

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

TESE DE DOUTORADO

**ANÉIS DE CRESCIMENTO DE
ARAUCARIA ANGUSTIFOLIA (BERTOL.) O. KUNTZE:
BASES DE DENDROECOLOGIA EM ECOSISTEMAS
SUBTROPICAIS MONTANOS NO BRASIL**

JULIANO MORALES DE OLIVEIRA

ORIENTADOR: DR. VALÉRIO DE PATTA PILLAR

CO-ORIENTADOR: DR. FIDEL ALEJANDRO ROIG

PORTO ALEGRE, NOVEMBRO DE 2007

Anéis de crescimento de
Araucaria angustifolia (Bertol.) O. Kuntze:
bases de dendroecologia em ecossistemas subtropicais montanos no Brasil

Por
Juliano Morales de Oliveira

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, do Instituto de Biociências, da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências com Ênfase em Ecologia.

Orientador
Dr. Valério De Patta Pillar
*Professor Titular, Departamento de Ecologia,
Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto
Alegre, Brasil.*

Co-orientador
Dr. Fidel Alejandro Roig
*Investigador, Instituto Argentino de Nivología,
Glaciología y Ciencias Ambientales, Centro Regional
de Investigaciones Científicas y Tecnológicas, Mendoza,
Argentina.*

Comissão avaliadora
Dr. Mário Tomazello Filho
*Professor Associado, Departamento de Ciências
Florestais, Escola Superior de Agronomia Luiz de
Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba,
Brasil.*

Dra. Lucia Rebello Dillenburg
*Professora Adjunta, Departamento de Botânica,
Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto
Alegre, Brasil.*

Dr. Marcelo D. Barrera
*Professor, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales,
Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.*

Porto Alegre, novembro de 2007



Espírito da Mata

Quando em tronco encontrares
teu corpo feito,
Já teus pés em raízes vão estar
Procurando na terra,
Da água, o leito,
E não mais braços, sim galhos
Pra se abraçar!

Em árvore transmutado,
Poderás entender
O que a força do mato
Já começa a dizer!
(...)

Sérgio Cassiano

Agradecimentos

É com grande alegria e honra que olho para o passado e vejo que não concluí esta jornada sozinho, nem poderia. Muitas foram as instituições e pessoas que contribuíram ativamente na minha formação doutoral, seja pela infra-estrutura e suporte financeiro, pela ajuda no árduo trabalho de campo e laboratório, pelas palavras de orientação e ensino ou pelos gestos de amizade e amor.

Esta tese foi apoiada por diversas instituições de fomento, pesquisa e ensino. Sou profundamente grato a todas essas, mas principalmente à Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS) e ao Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales (IANIGLA) pelo apoio estrutural e humano durante todo o curso. Foi fundamental o suporte do Inter-American Institute for Global Change Research (SGPII 03SGP211-223 e CRNII 005), financiando a montagem de um laboratório de dendroecologia na UFRGS, atividades de campo, bolsa de doutorado e intercâmbio de pesquisadores. No âmbito da cooperação entre a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e o Estado da Baviera - Alemanha (CAPES-BAVIERA 005/02) estagiei, com bolsa de doutorado-sanduiche, na Technische Universität München (TUM, Alemanha), na Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (WSL, Suíça) e na Università degli Studi di Roma “La Sapienza” (Itália). Durante grande parte do curso, recebi bolsa de doutorado e taxa de bancada do Conselho Nacional de Pesquisa e Desenvolvimento Tecnológico (CNPq). Através da cooperação entre CAPES e Secretaría de Ciencia, Tecnología e Innovación Productiva, Argentina (CAPES-SECYT 106/06) recebemos recursos para o intercâmbio de pesquisadores. A Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio Grande do Sul e o CNPq concederam bolsas de iniciação científica a projetos vinculados a esta tese. Contamos com excelentes infra-estrutura e serviços durante o trabalho de campo no Centro de Pesquisas e Conservação da Natureza

Pró-Mata, da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul; na Floresta Nacional de São Francisco de Paula, administrada pelo Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis; e na Fazenda Monte Negro, de propriedade da família Pereira. Os dados climáticos disponibilizados pelo Instituto Nacional de Meteorologia foram essenciais para o desenvolvimento deste trabalho.

Estudar dendroecologia demanda muito trabalho de campo e de laboratório, e esses requerem bons amigos, seja para “botar a mão na massa” ou “jogar conversa fora”. Muito obrigado aos colegas do Programa de Pós-Graduação e do Laboratório de Ecologia Quantitativa da UFRGS, e aos colegas do IANIGLA. Quero ressaltar a inestimável ajuda daqueles que estagiaram sob minha supervisão, Emiliano Santarosa, Rita Rauber e Felícia Fischer. Também, Rafael Machado, Laura Silva, Luiz Guilherme de Sá, Camila Castilho, Glauco Schüssler, Claudinei Monteiro e Rodrigo Bergamin, foram valorosos parceiros no trabalho de campo. Aos professores Ricardo Mello, Paulo Oliveira, Sandra Müller, Andreas Kindel, Adriano Melo, Lúcia Dillemburg, João André Jarenkow e Sérgio Camiz, agradeço sua disponibilidade e presteza para ajudar-me a solucionar dúvidas sobre Ecologia, Botânica e Estatística.

Durante a construção desta tese, tão importante quanto o conhecimento científico foram a amizade e o amor. Agradeço a todos meus amigos por isso, em especial à Björn Lindmann, Andrea Zellhuber e Koostella (Fernando de Souza) que me acolherem em suas casas durante minha estada na Alemanha. Demonstrações incansáveis de amor e dedicação, mesmo quando separados por um oceano ou por quilômetros de terra, sempre vieram dos meus queridos pais Jocelim Chocho de Oliveira e Dalva Maria Morales de Oliveira, de minha irmã Jucinéia Morales de Oliveira, de minha avó Gecy dos Santos Morales, e do meu grande amigo Maurício Vera Carravetta. Aos meus pais e minha avó deverei eternamente a excelente educação que recebi, e que tanto prezo. Realmente, sou muito feliz pela família

que tenho, e que nestes anos aumentou consideravelmente. Ingressaram neste amado grupo Marcel Collen, meu corajoso cunhado; Gabriel Bernardo de Oliveira Collen, meu lindo e iluminado sobrinho; Vilson Grassotti dos Santos e Sibila Amália Marchesini, meus dedicados sogro e sogra. Sobretudo, à minha amada esposa Melina Marchesini Grassotti dos Santos devo grande parte deste trabalho. Há três anos compartilhamos diariamente as dificuldades, descobertas, tristezas e alegrias deste doutorado, seja em casa, no campo ou no laboratório (somos também colegas!). Não haveria parceira melhor nesta caminhada. Muito obrigado minha querida! A etapa final deste curso exigiu-me tempo quase integral. Peço desculpas pela ausência e agradeço a compreensão e o apoio de todos os amigos e familiares.

Aos meus orientadores, Dr. Valério De Patta Pillar e Dr. Fidel Alejandro Roig, reconheço a confiança em meu trabalho, o apoio incondicional para desenvolver esta tese e a sincera amizade. Sobretudo, sou grato a Valério pelas oportunidades singulares de educação e pesquisa, oferecidas tanto no exterior como no próprio Laboratório de Ecologia Quantitativa; a Fidel, agradeço especialmente a dedicação ao ensino de dendrocronologia e a hospitalidade com que sempre me recebeu em Mendoza. Em nome da grande admiração que os tenho, humildemente, lhes dedico esta tese.

Porto Alegre, 21 de novembro de 2007

A handwritten signature in blue ink, appearing to read 'Juliano P. ...', is written in a cursive style.

Sumário

Resumo	viii
Abstract	ix
Lista de figuras	x
Lista de tabelas	x
Lista de apêndices	xi
1. Introdução	12
2. Dendroecologia em biomas brasileiros: estado da arte e perspectivas	16
Introdução	17
Fundamentos de dendrocronologia	18
Estudos de anéis de crescimento em biomas brasileiros	23
Discussão	33
Referências bibliográficas	35
Apêndice	43
3. Fundamentos de biologia, ecologia e dendroecologia de <i>Araucaria angustifolia</i>	48
4. Seasonal cambium activity in the subtropical rain forest tree <i>Araucaria angustifolia</i>	61
Introduction	62
Methods	65
Results	70
Discussion	77
References	81
Appendix	87
5. Climatic signals in growth rings of <i>Araucaria angustifolia</i> trees on southern Brazilian highlands	95
Introduction	96
Methods	100
Results	105
Discussion	110
References	116
Appendix	126
6. Conclusões	137

Resumo

Título: Anéis de crescimento de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) O. Kuntze: bases de dendroecologia em ecossistemas subtropicais montanos no Brasil.

Palavras-chave: periodicidade de crescimento; anatomia da madeira; câmbio vascular; Floresta Ombrófila Mista; Campos.

Determinadas espécies arbóreas apresentam ciclos anuais de crescimento e dormência, registrados no lenho por conspícuas estruturas anatômicas – os anéis de crescimento. Nessas árvores pode-se determinar a idade e taxas de crescimento, com resolução calendária anual, através da análise temporal dos anéis de crescimento (dendrocronologia), bem como estudar a variação dessas estruturas segundo as condições ambientais (dendroecologia). Pesquisas recentes têm descrito anéis de crescimento anuais num grande número de espécies tropicais e subtropicais. A exemplo do que ocorre em zonas temperadas e áridas, o desenvolvimento da dendroecologia pode contribuir substancialmente ao conhecimento da dinâmica do clima e da vegetação em ecossistemas tropicais e subtropicais. Nesta tese eu reviso e desenvolvo estudos dendroecológicos em biomas brasileiros, principalmente, em ecossistemas subtropicais montanos, visando solidificar a dendroecologia no país. Segundo ampla revisão bibliográfica, estudos relacionados à dendroecologia nos biomas brasileiros, em sua maioria, versam sobre a anatomia e periodicidade de formação de anéis de crescimento na flora; poucos efetivamente relacionam séries anuais de anéis de crescimento com variações do ambiente. As pesquisas estão concentradas em biomas florestais, notadamente na Amazônia. No intuito de facilitar estudos futuros, apresento uma compilação de 124 espécies que formam anéis anuais. Pesquisas inéditas sobre anéis de crescimento em *Araucaria angustifolia*, espécie típica de formações florestais e campestres em regiões montanas do sul e sudeste do Brasil, comprovam seu potencial dendroecológico. Através de análise da atividade cambial demonstro que esta espécie forma anéis de crescimento anuais, relacionados à variação sazonal de temperatura e fotoperíodo. Estudando séries temporais de largura de anéis de crescimento verifiquei a existência de padrões regionais de crescimento, relacionados à variação interanual do clima, principalmente da temperatura. Regionalmente, *A. angustifolia* parece sensível a déficit hídrico em Dezembro e Janeiro, bem como responde de forma complexa às condições térmicas em Maio e Junho. Padrões de crescimento divergente entre árvores de campo e de floresta podem estar relacionados ao regime de queimada da vegetação campestre, por sua vez, moderado pela precipitação no mês de ignição de queimadas (Agosto).

Abstract

Title: Growth rings of *Araucaria angustifolia* (Bertol.) O. Kuntze: fundamentals of dendroecology in subtropical mountain ecosystems in Brazil.

Key-words: growth periodicity; wood anatomy; vascular cambium; Araucaria Forest; Campos Grassland.

Certain tree species present annual cycles of growth and dormancy, imprinted in wood as conspicuous anatomical structures – the growth rings. Temporal analysis of annual growth rings (dendrochronology) allows the determination of tree age and growth rate, with calendar year resolution, and to study long-term relationship between tree-growth and environmental conditions (dendroecology). Recent studies have found annual growth rings in many tropical and subtropical species. As in temperate and arid zones, dendroecological investigations may contribute for understanding the dynamics of climate and vegetation in tropical and subtropical ecosystems. Here, I review and develop dendroecological studies in biomes of Brazil, aiming to support further advances. According to a broad literature review, dendroecological studies in Brazilian Biomes have focused mostly on anatomy and periodicity of growth ring formation; few of them relate growth ring time-series to environmental conditions. The studies are concentrated in forested biomes, noticeably in Amazonia. In order to assist future studies I present a compilation of 124 species that produce annual growth rings. Novel studies on *Araucaria angustifolia*, a typical conifer growing in forest and grassland ecosystems of south and southeast Brazilian highlands, confirm its dendroecological potential. By means of cambium activity examination I show that this species produces annual growth rings, related to seasonal variations of temperature and photoperiod. Analyses of ring-width time series revealed regional growth patterns related to inter-annual climate variations. In a regional extent, *A. angustifolia* trees are, probably, sensitive the water deficit in December and January, as well respond to thermal conditions of May and June, in a complex manner. Divergent patterns between grassland and forest trees may be related to grassland fire regimes, moderated by rainfall during the fire ignition period (August).

Lista de tabelas

4. Seasonal cambium activity in the subtropical rain forest tree <i>Araucaria angustifolia</i>	
Table 1: Association between annual radial growth rate of “injured” and “non-injured” trees in different periods, considering individual nearby tree series and average series of “injured” and “non-injured” trees	76
5. Climatic signals in growth rings of <i>Araucaria angustifolia</i> on southern Brazilian highlands	
Table 1: Location and data record period of the meteorological stations	104
Table 2: Descriptive statistics of <i>Araucaria angustifolia</i> ring-width chronologies.	105

Lista de figuras

4. Seasonal cambium activity in the subtropical rain forest tree <i>Araucaria angustifolia</i>	
Figure 1: Location of the study sites and meteorological stations in respect to the natural distribution of <i>Araucaria angustifolia</i> ; and monthly averages of temperature and precipitation in the study region, comparing years of study (2004, 2005 and 2006) to 95% confidence limits of long-term averages (1961-2003)	67
Figure 2: Temporal variations of cambium activity described by earlywood-latewood production and average growth rate with 95% confidence limits.	72
Figure 3: Principal Component Analysis of months on regional environmental variables and correlation between ordination axes and trees, described by temporal series of earlywood production and growth rate.	74
Figure 4: Association between annual radial growth rate of “injured” and “non-injured” trees.	76
5. Climatic signals in growth rings of <i>Araucaria angustifolia</i> on southern Brazilian highlands	
Figure 1: Location of study sites, meteorological stations and geographical distribution of <i>Araucaria angustifolia</i> ; and long-term monthly averages of mean temperature and total precipitation for the study region.	102
Figure 2: Ring-width chronologies of <i>Araucaria angustifolia</i> and sample size from FSP and FMN.	106
Figure 3: Correlation between FSP and FMN chronologies on 30 yr moving-windows	106

Figure 4: Ordination analyses of years described by standardized growth series of FSP and FMN trees, in different time windows	107
Figure 5: Correlation between annual tree growth and monthly climate variables.	109
Figure 6: Observed and predicted annual tree-growth, described by the first and second Principal Components	110

Lista de apêndices

2. Dendroecologia em biomas brasileiros: estado da arte e perspectivas	
Apêndice 1: Espécies de plantas ocorrentes em biomas brasileiros que formam anéis de crescimento anuais.	43
4. Seasonal cambium activity in the subtropical rain forest tree <i>Araucaria angustifolia</i>	
Appendix 1: Study sites.	87
Appendix 2: Ring-width series of trees sampled annually at Floresta Nacional de São Francisco de Paula.	89
Appendix 3: Ring-width series of trees sampled monthly at Centro de Pesquisas e Conservação da Natureza Pró-Mata.	92
5. Climatic signals in growth rings of <i>Araucaria angustifolia</i> on southern Brazilian highlands	
Appendix 1: Study site at Floresta Nacional de São Francisco de Paula.	126
Appendix 2: Study site at Fazenda Monte Negro.	127
Appendix 3: Ring-width series of cores taken from trees at Floresta Nacional de São Francisco de Paula and Fazenda Monte Negro.	128
Appendix 4: Average ring-width series of trees sampled at Floresta Nacional de São Francisco de Paula and Fazenda Monte Negro.	134
Appendix 5: Growth ring features of <i>Araucaria angustifolia</i> .	136

1. Introdução

Considere as seguintes perguntas acerca de espécies arbóreas de florestas tropicais ou subtropicais: quantos anos vivem? Como são suas estruturas etárias? Quais são suas taxas de crescimento? Como estas características variam em função do espaço e do tempo? Com exceção de algumas poucas espécies em determinados locais, não há hoje respostas precisas para tais perguntas, básicas para o entendimento da dinâmica destas populações e ecossistemas.

Em zonas de clima temperado ou árido o estudo de séries temporais de anéis de crescimento (dendrocronologia) e sua relação com variações ambientais (dendroecologia) é a alternativa mais precisa, rápida e econômica para determinar idade e a taxa de crescimento de árvores. Nestes ambientes, o crescimento das plantas dá-se em ciclos anuais, em função da forte sazonalidade climática. Estes ciclos, em muitas espécies lenhosas, são demarcados anatomicamente pela formação de anéis de crescimento no xilema. Logo, através da análise destas estruturas pode-se determinar, com resolução calendária anual, a idade e o incremento diamétrico do tronco de uma dada árvore (ver Fritts 1976; Schweingruber 1988).

Por que não empregar métodos dendroecológicos para estudar a dinâmica de populações de espécies arbóreas em florestas tropicais e subtropicais? Durante longa data imperou a idéia de que a formação de anéis de crescimento nestas plantas estaria vinculada a restrições (ambientais) de crescimento esporádicas ou ciclos endógenos específicos, pois as variações climáticas não seriam suficientemente drásticas e regulares para induzir ciclos anuais de atividade cambial (*e.g.* Larcher 2000; Schweingruber 1996). Entretanto, pesquisas recentes têm comprovado a ocorrência de anéis de crescimento anuais em várias espécies tropicais e subtropicais, em resposta a

variações ambientais sazonais, corroborando estudos pioneiros do final do século XIX e início do século XX (ver revisões históricas em Mariaux 1981 e Worbes 2002). Então, em determinados casos é possível estudar a dinâmica de espécies de árvores tropicais e subtropicais através de reconstruções dendroecológicas (*e.g.* Grau 2000; Worbes *et al.* 2003; Brienen & Zuidema 2006).

Quão drástica têm sido a variação do clima do período pós-industrial nas regiões tropicais e subtropicais? Considero que esta importante pergunta não pode ser respondida à contento, pois para isso seria necessário comparar as condições climáticas recentes, das últimas décadas ou século, às condições pretéritas, das quais há poucos dados precisos. Novamente, o desenvolvimento de estudos dendroecológicos nestas regiões pode trazer importantes contribuições. Havendo correlação entre séries temporais de anéis de crescimento (*e.g.* largura ou densidade) e medições meteorológicas instrumentais (*e.g.* temperatura) é possível modelar a variação climática pretérita com base em séries temporais de anéis de crescimento. Esta técnica têm sido amplamente utilizada em zonas temperada e árida (*e.g.* Esper *et al.* 2002) e, em alguns casos, também nos trópicos e subtropicais (*e.g.* Jacoby & D'arrigo 1990; Villaba *et al.* 1998).

Nesta tese eu reviso e desenvolvo estudos dendroecológicos em biomas brasileiros, principalmente, em ecossistemas subtropicais montanos, visando solidificar a dendroecologia no país. O texto consta de duas revisões bibliográficas, duas pesquisas inéditas e conclusões gerais. O primeiro capítulo, “Dendrocronologia em biomas brasileiros: estado da arte e perspectivas”, com co-autoria de Valério De Patta Pillar e Fidel Alejandro Roig, revisa a literatura concernente buscando identificar padrões recorrentes e lacunas, e propondo ações para o desenvolvimento da dendroecologia em

âmbito nacional. O segundo capítulo “Fundamentos de biologia, ecologia e dendroecologia de *Araucaria angustifolia*” é uma revisão bibliográfica sobre esta espécie, visando embasar os dois capítulos seguintes. Em “Seasonal cambium activity in the subtropical rain forest tree *Araucaria angustifolia*”, com co-autoria de Emiliano Santarosa, V. D. Pillar e F. A. Roig, estudou-se o ritmo de atividade cambial em *A. angustifolia*, a fim de testar se os anéis de crescimento são formados com periodicidade anual e de determinar o ritmo intra-anual de formação de madeira, relacionando-o às condições climáticas regionais. Em “Climatic signals in growth rings of *Araucaria angustifolia* on southern Brazilian highlands”, com co-autoria de F. A. Roig e V. D. Pillar, estudou-se séries temporais de anéis de crescimento de *A. angustifolia* com o objetivo de identificar padrões espaço-temporais e suas relações com as variações climáticas regionais durante o último século. O capítulo final reúne as principais conclusões dos anteriores, discutindo-as à luz do objetivo geral desta tese.

Referências bibliográficas

- Brienen R. J. W. & Zuidema P. A. (2006) Lifetime growth patterns and ages of Bolivian rain forest trees obtained by tree ring analysis. *Journal of Ecology* **94**, 481–493.
- Esper J., Cook E. R. & Schweingruber F. H. (2002) Low-frequency signals in long tree-ring chronologies for reconstructing past temperature variability. *Science* **295**, 2250–2253.
- Fritts H. C. (1976) *Tree Rings and Climate*. Academic Press, London.
- Grau H. R. (2000) Regeneration patterns of *Cedrela lilloi* (Meliaceae) in northwestern Argentina subtropical montane forests. *Journal of Tropical Ecology* **16**, 227–242.

- Jacoby G. C. & D'Arrigo R. D. (1990) Teak (*Tectona grandis* L.F.), a tropical species of large-scale dendroclimatic potential. *Dendrochronologia* **8**, 83–98.
- Larcher W. (2000) *Ecofisiologia Vegetal*. Rima Artes e Textos, São Carlos.
- Mariaux, A. (1981) Past efforts in measuring age and annual growth in tropical trees. In: *Age and Growth Rate of Tropical Trees: New Directions for Research* (ed. F. H. Borman & G. Berlyn) pp. 20-30. Yale University, New Haven.
- Schweingruber F. H. (1988) *Tree Rings: Basics and Applications of Dendrochronology*. D. Reidel Publishers, Dordrecht.
- Schweingruber F. H. (1996) *Tree Rings and Environment: Dendroecology*. Hall Haupt Publishers, Berne and Stuttgart.
- Villalba R., Grau H. R., Boninsegna J. A., Jacoby G. C. & Ripalta, A. (1998) Tree-ring evidence for long-term precipitation changes in subtropical South America. *International Journal of Climatology* **18**, 1463–1478.
- 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.
- Worbes M., Staschel R., Roloff A. & Junk W. J. (2003) Tree ring analysis reveals age structure, dynamics and wood production of a natural forest stand in Cameroon. *Forest Ecology and Management* **173**, 105–123.

2. Dendroecologia em biomas brasileiros: estado da arte e Perspectivas*

Resumo

Em biomas temperados e áridos, estudos de séries temporais de anéis de crescimento de plantas (dendrocronologia) e sua relação com variáveis ambientais (dendroecologia) têm sido uma ferramenta eficiente e amplamente utilizada na descrição e predição de padrões e processos ecológicos, com alta resolução e amplitude temporais. Neste sentido, o recente desenvolvimento de estudos dendroecológicos em ecossistemas tropicais e subtropicais têm contribuído ao conhecimento ecológico destes, aportando dados temporais até então praticamente inexistentes. Neste artigo, nós apresentamos uma sucinta descrição dos fundamentos da dendrocronologia e revisamos os estudos relacionados à dendroecologia em biomas brasileiros, buscando identificar padrões recorrentes e lacunas, e propondo ações para o desenvolvimento dessa ciência em âmbito nacional. A maioria dos estudos realizados no Brasil versa sobre a ocorrência e periodicidade de formação de anéis de crescimento na flora. Há um número expressivo de espécies que formam anéis de crescimento anuais nos biomas Amazônia, Mata Atlântica e Pantanal, em resposta à ciclos sazonais de inundação, precipitação ou temperatura. Não encontramos publicações de estudos realizados nos biomas Cerrado, Caatinga e Pampa. Apesar do reconhecido potencial da flora, há pouquíssimos estudos que efetivamente relacionam séries anuais de anéis de crescimento com variações do ambiente. No intuito de desenvolver a dendroecologia no Brasil sugerimos: (1) a criação de uma rede de cooperação entre os grupos de pesquisa interessados no estudo de anéis de crescimento; (2) a formação de especialistas, por

* Com colaboração de Valério D. Pillar & Fidel A. Roig

meio de disciplinas específicas em cursos de graduação e pós-graduação; e (3) a ampliação e criação de grupos de pesquisa em dendrocronologia.

Palavras-chave: anéis de crescimento, anatomia da madeira, câmbio vascular, árvores tropicais

Introdução

Conhecer como os fenômenos ecológicos variam em função do tempo é fundamental para interpretar tais fenômenos e, principalmente, para predizê-los frente a diferentes cenários ambientais. Em biomas temperados e áridos, estudos de séries temporais de anéis de crescimento de plantas (dendrocronologia) têm sido eficientes na descrição e predição de variações ecológicas, com altas resolução e amplitude temporais. Neste sentido, o desenvolvimento da dendrocronologia em ecossistemas tropicais e subtropicais pode contribuir substancialmente ao conhecimento ecológico destes, aportando dados temporais até então praticamente inexistentes.

No Brasil, estudos relacionados à dendrocronologia são recentes, mas já formam um corpo teórico denso, passível de uma análise conjunta. A fim de facilitar a comunicação com profissionais e alunos não familiarizados com o tema, iniciamos esta revisão por uma sucinta descrição dos fundamentos da dendrocronologia. Em seguida, apresentamos os principais resultados e conclusões de estudos conduzidos em biomas brasileiros, que relacionam anéis de crescimento de plantas a variações ambientais, buscando identificar padrões recorrentes e lacunas. Por fim, sugerimos algumas ações com vistas ao desenvolvimento da dendrocronologia em âmbito nacional.

Fundamentos de dendrocronologia

Um breve histórico

Dendrocronologia (*dendron*, madeira; *chronos*, tempo; e *logos*, estudo) é definida como a ciência de determinar a idade das plantas por meio de anéis de crescimento do xilema. Suas bases teóricas remontam ao século XVI, com Leonardo Da Vinci. Contudo, é somente no início do século XX que a dendrocronologia se solidifica como ciência, influenciada principalmente por Andrew E. Douglass, um astrônomo norte-americano. Douglass foi pioneiro em utilizar e desenvolver métodos para: relacionar séries temporais de anéis de crescimento com fenômenos climáticos e astronômicos, reconstruir séries de crescimento milenares e datar madeiras arqueológicas (ver revisões históricas em Fritts 1976; Schweingruber 1988, 1996). Desde então, a dendrocronologia tem evoluído de forma multidisciplinar, associada fundamentalmente às ciências ambientais. Desta ligação surge a dendroecologia, ciência que por meio de seqüências temporais de anéis de crescimento investiga fenômenos ecológicos (Schweingruber 1996).

Formação de anéis de crescimento

Para qualquer análise dendrocronológica é imprescindível plantas com anéis de crescimento, formados com periodicidade conhecida. Anéis de crescimento são estruturas anatômicas do xilema secundário que, observadas em corte transversal, configuram círculos mais ou menos concêntricos e contínuos, ao redor da medula. Dentre os grupos taxonômicos que podem formar anéis de crescimento, destacam-se as gimnospermas e angiospermas dicotiledôneas (Iqbal 1990; Larson 1994).

Em gimnospermas, os anéis de crescimento são definidos por diferenças no lúmen e espessamento das paredes dos traqueídes. Em dicotiledôneas, devido à maior complexidade da madeira, os anéis de crescimento podem ser definidos por diversas características, tais como: diferenças no lúmen e espessamento das fibras (análogo às gimnospermas); diferenças no diâmetro e na disposição dos vasos; ou presença de parênquima axial marginal. Estas características, ou ainda outras, podem aparecer conjuntamente. As características diagnósticas dos anéis de crescimento são relativamente constantes em uma dada espécie, embora sua conspicuidade possa variar em função do ambiente (Schweingruber 1996, 2007).

Células de xilema e de floema secundários são originárias do câmbio vascular. Este meristema compõe uma bainha contínua que recobre o xilema e é recoberta pelo floema. Por meio de divisões periclinais, o câmbio forma novos elementos xilemáticos e floemáticos, respectivamente, em direção ao interior e exterior do corpo vegetal. Logo, quanto mais próximo ao câmbio mais recentes são as células de xilema (Iqbal 1990; Larson 1994). Isso permite ordenar os anéis de crescimento em escala temporal, pois, quanto mais próximo ao câmbio mais recente é o anel, e vice-versa quanto mais próximo à medula (Stokes & Smiley 1968). Contudo, para datá-los de forma absoluta, é preciso conhecer o ritmo de atividade cambial, já que a existência de anéis de crescimento numa dada espécie não implica que estes sejam formados com periodicidade anual, tampouco regular.

Plantas com ritmo de crescimento anual são comuns em biomas temperados ou áridos, onde a sazonalidade climática define uma estação de crescimento e dormência a cada ano. Em regiões temperadas o crescimento secundário dá-se nos meses de primavera e verão, pois as baixas temperaturas de outono e inverno induzem à

dormência cambial. Em regiões áridas é o regime anual de chuva e seca que leva, respectivamente, à atividade ou à dormência do câmbio vascular (Kozłowski & Pallardy 1997).

Também nas regiões de clima do tipo mediterrâneo há um grande número de espécies lenhosas que formam anéis de crescimento. Porém, a existência de dois períodos de estresse climático – invernos frios e verões secos – freqüentemente levam à formação de dois anéis de crescimento num mesmo ano. Esse ritmo de atividade cambial pode variar entre anos ou locais, dificultando a datação acurada dos anéis de crescimento e, conseqüentemente, a aplicação de métodos dendrocronológicos (Cherubini *et al.* 2003).

Em biomas tropicais e subtropicais há pouco conhecimento acerca da ocorrência e ritmo de formação de anéis de crescimento. Em comparação ao observado em biomas temperados ou áridos, é notório que um menor número de espécies da flora tropical e subtropical forma anéis de crescimento, e que estes são freqüentemente pouco conspicuos (Jacoby 1989; Stahle 1999). De modo geral, acreditava-se que as variações das condições climáticas nestes ambientes não seriam suficientemente drásticas e regulares para induzir ciclos periódicos de atividade cambial. Logo, a existência de anéis de crescimento denotaria restrições (ambientais) de crescimento esporádicas ou ciclos endógenos específicos, em ambos os casos, impassíveis de datação (*e.g.* Larcher 2000; Schweingruber 1996). Contudo, pesquisas recentes têm comprovado a ocorrência de anéis de crescimento anuais em várias espécies tropicais e subtropicais, corroborando estudos pioneiros do final do século XIX e início do século XX (ver revisões históricas em Mariaux 1981 e Worbes 2002). Ciclos anuais de dormência cambial (ou redução drástica do crescimento) em espécies tropicais estão principalmente relacionados a

regimes estacionais de seca (Veter & Botosso 1989; Devall *et al.* 1995; Worbes 1999; Enquist & Leffler 2001; Worbes *et al.* 2003) ou inundação (Worbes 1988, 1989; Callado *et al.* 2001b; Schöngart *et al.* 2002; Dezzeo *et al.* 2003). Em regiões de clima subtropical, as variações sazonais de temperatura e fotoperíodo são apontadas como as principais determinantes de sazonalidade cambial, levando à formação de anéis de crescimento anuais em determinadas espécies (Jacoby 1989; Villalba *et al.* 1998, Yáñez-Espinosa *et al.* 2006; Morales *et al.* 2004; Venugopal & Liangkuwang 2007).

Árvores como integradoras das condições ambientais

Inúmeros fatores ambientais, bióticos e abióticos, regulam o crescimento secundário das plantas, tais como: competição e facilitação entre organismos; água; luz; temperatura; nutrientes; poluentes; vento; fogo; etc. Desta forma, anéis de crescimento anuais são verdadeiros “arquivos históricos” das condições ambientais, uma vez que suas características (*e.g.* largura, densidade, quantidade de vasos, composição química) também variam em função do ambiente. Mas, decodificar esta informação não é trivial, principalmente porque os fatores ambientais que regulam o crescimento secundário, além de múltiplos, são interativos. A limitação ambiental não é constante ao longo do tempo, pois alguns fatores restringem o crescimento de forma relativamente contínua (*e.g.* temperatura), enquanto outros têm influência esporádica (*e.g.* fogo). Também, a resposta das plantas aos fatores de estresse varia em velocidade e duração (Kozlowski & Pallardy 1997; Fritts 1976). Portanto, conhecer a resposta das plantas às condições ambientais é fundamental para interpretar os padrões temporais de variação dos anéis de crescimento.

Conforme a teoria ecológica dos fatores limitantes, o crescimento vegetal será restringido, principalmente, por fatores ambientais que estejam em níveis extremos (ver Odum 1988). Logo, espera-se que estes fatores estejam também fortemente relacionados com variações temporais na estrutura dos anéis de crescimento. Árvores sob a influência de um mesmo fator limitante, que varie de intensidade ao longo dos anos, devem apresentar sincronismo na variação da largura dos anéis de crescimento. Por exemplo, numa região em que o crescimento das plantas é limitado pela disponibilidade hídrica do ano corrente, espera-se que a maioria das árvores formem anéis de crescimento estreitos em anos de baixa pluviosidade e anéis mais largos em anos chuvosos. Nestes casos, comparando séries temporais de anéis de crescimento entre árvores pode-se aferir e corrigir a datação destes, bem como, datar com resolução anual amostras de madeira quaisquer, desde que sejam contemporâneas a alguma série de idade conhecida. Este princípio, fundamental na dendrocronologia, é denominado datação-cruzada. Via de regra, o sincronismo de crescimento entre árvores de uma dada região é determinado por variações climáticas, indicando uma atividade cambial sazonal. Assim, através da datação-cruzada pode-se inferir se uma dada população de plantas forma anéis de crescimento com periodicidade verdadeiramente anual (Fritts 1976; Schweingruber 1988; Stahle 1999).

Aplicações

Uma base metodológica simples e muito eficaz faz da dendrocronologia uma ciência de custo-benefício favorável e, por isso, amplamente utilizada. Dentre suas aplicações, destacam-se: reconstruções e previsões climáticas, manejo florestal, reconstruções históricas de incêndios, de ataques de insetos, de avalanches, de

atividades vulcânicas, etc. Segue, a sinopse de algumas obras que tratam sobre métodos de análise dendrocronológica ou trazem exemplos de sua aplicação, com atenção àquelas que enfocam plantas tropicais e subtropicais.

Stokes & Smiley (1968) e Schweingruber (1988, 2007) detalham técnicas de obtenção, preparação e datação de amostras de madeira para estudos dendrocronológicos. Fritts (1976) e Cook & Kairiukstis (1990) versam sobre análise numérica de dados dendrocronológicos, com ênfase em dendroclimatologia. Schweingruber (1996) aborda dendroecologia, trazendo um grande número de exemplos e ilustrações. Roig (2000) apresenta estudos dendrocronológicos em ecossistemas neotropicais, em contraponto às obras anteriores, embasadas em pesquisas conduzidas (principalmente) no hemisfério norte. Bormann & Berlyn (1981), Baas & Vetter (1989) e Eckstein *et al.* (1995) registram contribuições de três reuniões científicas devotadas à dendrocronologia de espécies tropicais. Exemplos relacionados à flora brasileira são dados em Tomazello-Filho *et al.* (2001), quanto a princípios e aplicações da dendrocronologia; e Botosso & Tomazello-Filho (2001), quanto a métodos de avaliação da atividade cambial.

Estudos de anéis de crescimento em biomas brasileiros

Quem, quando e porquê?

Que espécies formam anéis de crescimento? Que fatores determinam a ocorrência destas estruturas e o seu ritmo de formação? Como discutido na seção anterior, estas são questões cruciais para a aplicação de métodos dendrocronológicos. Portanto, iniciaremos a discussão sobre dendroecologia no Brasil revisando tais aspectos. Limitamos nossa busca bibliográfica a periódicos científicos e livros técnicos.

Organizamos os estudos conforme sua representatividade nos biomas brasileiros, conforme a classificação de IBGE (2004).

Alves & Angyalossy-Alfonso (2000) estudaram a flora brasileira quanto à ocorrência de anéis de crescimento e sua relação com fatores macro-ambientais (clima, vegetação, altitude e região geográfica). Das 491 espécies (133 gêneros; 22 famílias) avaliadas 236 (48%) apresentaram anéis de crescimento. A ocorrência dessas estruturas esteve diretamente relacionada a condições de marcada sazonalidade térmica, e inversamente a condições de pouca variação intra-anual de precipitação e temperatura.

No bioma Amazônia, três tipos florestais têm sido intensamente estudados quanto a ocorrência e periodicidade de formação de anéis de crescimento: várzea, igapó e terra firme. Florestas de várzea e igapó ocorrem na bacia aluvial dos grandes rios, sendo caracterizadas por longas (até 9 meses) inundações sazonais, e diferindo entre si quanto à disponibilidade de nutrientes: alta na várzea e baixa no igapó (ver Worbes 1989); florestas de terra firme ocorrem em quotas mais elevadas, não sujeitas aos pulsos de inundação, mas influenciadas pela sazonalidade de precipitação (ver Vetter & Botosso 1989). Worbes (2002), revisando estudos anteriores na Amazônia Central, listou a ocorrência de anéis de crescimento em 98% de espécies em floresta de várzea (44 de 45 espécies avaliadas) e 68% em floresta de igapó (23 de 34). Em região próxima, mas em florestas de terra firme, Vetter (2000) observou que das 35 espécies avaliadas anatomicamente, 20 (57%) apresentavam anéis de crescimento, mas apenas 9 (26%) com limites bem definidos.

Embora várias espécies apresentem anéis de crescimento, mais ou menos distinguíveis, cabe ressaltar que as características anatômicas que os definem podem variar consideravelmente entre indivíduos de uma mesma espécie, e mesmo numa

mesma planta. Em indivíduos de *Tabebuia barbata* de floresta inundável, o limite dos anéis de crescimento é geralmente delimitado por uma camada de parênquima axial terminal. Entretanto, em árvores com grande incremento radial nota-se também diferença entre lenhos inicial e tardio. Nestas, os anéis formados contêm grande quantidade de tecido parenquimático de reserva em relação ao tecido fibroso de sustentação. O inverso é observado em árvores com incremento radial reduzido, onde os anéis são menos nítidos. Esta variação anatômica denota diferentes estratégias de crescimento em função do ambiente: anéis largos são típicos de indivíduos crescendo em solo fértil e/ou bem iluminados, enquanto anéis estreitos são formados em indivíduos crescendo em solo pobre e/ou sombreados (Worbes 1988). Também em Meliáceas de floresta de terra firme, diferentes estruturas anatômicas delimitam anéis de crescimento numa mesma espécie. Em *Swietenia macrophylla* e *Carapa guianensis* os limites dos anéis na fase juvenil dão-se, principalmente, por faixas marginais de vasos ou de canais de resina; e por parênquima axial marginal na fase adulta. Já em *Cedrela odorata*, os limites dos anéis de crescimento não variam entre as fases de desenvolvimento, sendo constantemente delimitados por uma seqüência de zonas fibrosa e porosa com parênquimas paratraqueal e marginal (Dünisch *et al.* 2002). Em muitas espécies amazônicas, a nitidez dos anéis de crescimento aumenta com a idade da planta (Worbes 1989, 2002), indicando que os ciclos de crescimento são menos marcados no início do seu desenvolvimento. Possivelmente, a formação de anéis de crescimento pouco conspícuos durante as fases iniciais de desenvolvimento esteja associada às baixas intensidades luminosas do sub-bosque (Détienne 1989) e a mudanças na fenologia foliar (Brienen & Zuidema 2005).

Algumas espécies ocorrentes nestas tipologias florestais foram avaliadas quanto ao ritmo de atividade cambial, sua relação com fenologia e com variáveis ambientais. Em florestas alagáveis, a formação de anéis de crescimento anuais é geralmente atribuída às inundações sazonais, que induzem à dormência ou à grande redução da atividade cambial, devido a condições edáficas anaeróbicas (ver Worbes 1995, 1997). Worbes (1989) listou 28 espécies de florestas inundáveis da Amazônia Central com anéis de crescimento anuais, 16 ocorrendo em várzea e 13 em igapó. Dezzeo *et al.* (2003), por meio de análise isotópica e datação-cruzada mostraram a existência de anéis de crescimento anuais em quatro espécies – *Campsiandra laurifolia*, *Acosmium nitens*, *Pouteria orinocoensis* e *Psidium ovatifolium* – de floresta inundável na Amazônia Ocidental (Rio Mapire, Venezuela). Schöngart *et al.* (2002), estudando espécies de floresta de várzea (Manaus, AM) quanto a variações mensais na circunferência de tronco (15 espécies) e fenofases (23 espécies), demonstraram que plantas de diferentes ecótipos funcionais – perenifólias, breve-decíduas, decíduas e caule-suculentas (ver Borchert 1994; Borchert & Rivera 2001) – renovam a folhagem, florescem e não apresentam incremento de tronco durante o período de inundação, indicando que ciclos sazonais de atividade cambial e fenologia são fortemente influenciados pelo regime fluvial de cheia-vazante.

Em florestas de terra firme, a formação anual de anéis de crescimento é geralmente atribuída ao regime sazonal de chuvas, onde a baixa precipitação durante a estação seca reduz a disponibilidade de água no solo, induzindo à dormência ou à redução da atividade cambial (Vetter & Botosso 1989). Na Amazônia Central (Manaus, AM), Botosso *et al.* (2000) demonstraram que a atividade cambial em *Cedrela odorata*, *Calophyllum angulare* e *Eperua bijga* está associada ao regime de chuvas, uma vez que

o incremento em circunferência do tronco, nas três espécies, concentrou-se no período chuvoso, sendo pouco intenso no período seco. Brienen & Zuidema (2005), através de datação-cruzada e análise isotópica, comprovaram a formação anual de anéis de crescimento em seis espécies – *Amburana cearensis*, *Bertholletia excelsa*, *Cedrelinga catenaeformis*, *Cedrela odorata*, *Peltogyne* cf. *heterophylla* e *Tachigali vasquezii* – na Amazônia Ocidental (Riberalta, Bolívia). Na Amazônia Meridional (Aripuanã, MG), dados de avaliações dendrométricas semanais e datação-cruzada mostraram que as Meliáceas *Cedrela fissilis*, *Cedrela odorata* e *Swietenia macrophylla* formam anéis de crescimento anuais, com um período de dormência cambial na estação seca (Dünisch 2005; Dünisch *et al.* 2003). Contudo, em condições de seca menos severa (em Manaus, AM), espécies de Meliáceas apresentam grande variação na periodicidade de formação de anéis de crescimento. Nessas condições, conforme dados de contagem de anéis de crescimento em indivíduos de idade conhecida e medições dendrométricas mensais, *Cedrela odorata* forma anéis de crescimento anuais; *Swietenia macrophylla* forma anéis anuais somente quando adulta; nas fases iniciais de desenvolvimento esta espécie pode formar mais de um anel por ano, em decorrência de pequenas reduções na disponibilidade hídrica durante o período (normalmente) chuvoso; em *Carapa guianensis*, tanto indivíduos jovens quanto adultos, respondem ao déficit e excesso hídricos durante a estação chuvosa formando anéis supra-anuais (Dünisch *et al.* 2002).

Para avaliar que fator ambiental – clima (inundação ou precipitação) ou fotoperíodo – é o principal determinante de padrões sazonais de fenologia e atividade cambial em florestas tropicais, Schöngart *et al.* (2002) compararam seus resultados, em floresta inundável (Manaus, AM), com os de Worbes (1999), em floresta não alagável (Estado Barinas, Venezuela). Diferentes relações entre padrões fenológicos e de

atividade cambial com o comprimento do dia nos locais avaliados indicam que os respectivos ciclos hídricos anuais (inundação e precipitação) são os principais determinantes da sazonalidade fenológica em espécies arbóreas naquelas florestas.

No bioma Mata Atlântica, os estudos sobre ocorrência e periodicidade de formação de anéis de crescimento, embora pouco numerosos, representam diferentes formações: Floresta Ombrófila Densa, Floresta Estacional Semi-decidual, Floresta Estacional Decidual e Floresta Ombrófila Mista. Em área alagável de Floresta Ombrófila Densa (RJ), Callado *et al.* (2001a) encontraram anéis de crescimento anatomicamente distinguíveis em 10 das 13 espécies avaliadas. Padrões anatômicos dos anéis de crescimento indicaram associações com a filogenia, a fenologia e as condições ambientais: diferentes estruturas definem os anéis entre as espécies avaliadas, sendo similares a outras espécies filogeneticamente próximas; espécies decíduas formaram anéis distinguíveis, independentemente do regime hídrico; enquanto espécies semidecíduas ou perenifólias tenderam a formar anéis distinguíveis em indivíduos submetidos a regimes sazonais de inundação, e anéis pouco distinguíveis ou indistinguíveis em indivíduos permanentemente inundados.

Naquela área de estudo de Floresta Ombrófila Densa (RJ), Callado *et al.* (2001b) avaliaram a periodicidade de formação de anéis de crescimento e sua relação com fenologia e com fatores ambientais em quatro espécies: *Tabebuia cassinoides*, *Tabebuia umbellata*, *Symphonia globulifera* e *Alchornea sidifolia*. Em todas, a formação de anéis de crescimento foi anual. Entretanto, as espécies diferiram quanto aos períodos de atividade cambial (segundo a formação de lenho tardio) e quanto aos padrões fenológicos; bem como no sincronismo destas variáveis e sua relação com o regime hídrico. Seus resultados indicam que diferentes fatores estão associados a ciclos

sazonais de desenvolvimento nessas espécies, possivelmente, fotoperíodo, em *T. umbellata*; estratégias reprodutivas, em *A. sidifolia*; ritmos endógenos, em *S. globulifera*; e alagamento, em *T. cassinoides*. Por meio de medições dendrométricas mensais, Callado *et al.* (2004) concluíram que *T. umbellata* é tolerante à inundação, apresentando incremento de tronco durante o período de cheia.

Em Floresta Estacional Semidecidual (SP), Tomazello-Filho *et al.* (2004) avaliaram anatomia da madeira de 41 espécies, encontrando anéis distinguíveis em 9 espécies (22%) e anéis pouco distinguíveis em 10 espécies (24%). Não houve relação evidente entre o grau de distinguibilidade dos anéis e a fenologia foliar (perene, semidecídua e decídua) das espécies. Nesta mesma região, Lisi *et al.* (2007) avaliaram 24 espécies de floresta semidecídua quanto à ocorrência e ritmo de formação de anéis de crescimento, e à fenologia. Conforme dados de medições dendrométricas mensais e de marcação cambial, todas espécies apresentaram ritmos anuais de crescimento, mas nem todas apresentavam anéis de crescimento distinguíveis com facilidade; 68% das espécies formaram anéis visíveis, 16% formaram anéis moderadamente visíveis e 16% formaram anéis visíveis com dificuldade. O estresse hídrico, decorrente da baixa pluviosidade invernal, foi apontado como o principal fator determinante dos ritmos sazonais de atividade cambial e fenologia foliar.

Em Floresta Estacional Decidual (Misiones, Argentina), Boninsegna *et al.* (1989) encontraram anéis de crescimento em 10 das 13 espécies avaliadas. Baseados em estudos anteriores, os autores concluem que em 5 destas – *Cedrela fissilis*, *Parapiptadenia rigida*, *Cordia trichotoma*, *Chorisia speciosa* e *Aspidosperma polineuron* – a periodicidade de formação dos anéis de crescimento é anual, mas não esclarecem quais fatores estariam relacionados à atividade cambial sazonal.

Em Floresta Ombrófila Mista, dados de datação-cruzada (Seitz & Kanninen 1989; Oliveira *et al.* 2007ab) e dendro-isotópicos (Lisi *et al.* 2001) comprovam que *Araucaria angustifolia* forma anéis de crescimento anuais. Nesta espécie, o ritmo intra-anual de formação de anéis de crescimento está diretamente associado à variação sazonal de fotoperíodo e temperatura, não havendo relação aparente com a precipitação (Oliveira *et al.* 2007b). Também em *Cedrela fissilis*, dados de datação-cruzada e medições dendrométricas mensais comprovam a formação de anéis de crescimento anuais, possivelmente, influenciada pela variação sazonal de fotoperíodo e temperatura (Dünisch 2005). Medições dendrométricas trimensais em 7 espécies arbóreas – *Araucaria angustifolia*, *Nectandra gradiflora*, *Campomanesia xanthocarpa*, *Ocotea porosa*, *Matayba elaeagnoides*, *Cinnamomum vesiculosum* e *Prunus brasiliensis* – mostram incremento radial alto no verão, baixo na primavera e outono, e próximo à zero no inverno (Figueiredo-Filho *et al.* 2003), corroborando a influência da variação sazonal (fotoperíodo e/ou temperatura) sobre a atividade cambial neste tipo florestal.

Nos demais biomas, estudos sobre ocorrência e periodicidade de formação de anéis de crescimento são escassos (ou mesmo inexistentes). No bioma Pantanal, Mattos *et al.* (1999) encontraram anéis de crescimento anuais em ramos de 35 espécies, crescendo em Floresta Estacional Semidecidual, não inundável. Os autores não discutem fatores ambientais relacionados à sazonalidade cambial. Não encontramos estudos realizados nos biomas Caatinga, Cerrado e Pampa.

Dendroecologia em biomas brasileiros

Estudos que buscam relação entre séries temporais de anéis de crescimento e fatores ambientais locais foram desenvolvidos no bioma Amazônia, fundamentalmente.

Em florestas inundáveis, Worbes (1988, 1989) utilizou séries temporais de largura de anéis de crescimento para estudar a dinâmica de estabelecimento de *Tabebuia barbata* em ilhas fluviais. Na ilha da Marchantaria, próximo à margem do rio, as árvores se estabeleceram recentemente (*ca.* 1960), com alto incremento radial, denotando boas condições luminosas; no centro desta ilha as árvores se estabeleceram anteriormente (*ca.* 1920), apresentando padrão de incremento radial que evidencia estabelecimento em área aberta, seguido de intensa competição. Na ilha do Carreiro, com maior extensão, árvores na região central se estabeleceram ainda anteriormente (*ca.* 1870), apresentando incremento radial estacionário, indicando ausência de maiores distúrbios antrópicos. Worbes (1989) apresenta dados de idade (máxima) e incremento radial anual (médio) para 28 espécies arbóreas ocorrentes nestas florestas. Este tipo de informação é de suma importância para planejar ciclos sustentáveis de exploração madeireira em espécies tropicais (*e.g.* Stahle *et al.* 1999; Worbes *et al.* 2003). Brienens & Zuidema (2006) analisaram padrões de crescimento em seis espécies de terra firme na Amazônia Ocidental (Riberalta e Beni, Bolívia). Seus resultados mostram que a relação entre idade e diâmetro de tronco apresentou grande variação, reforçando a importância da dendrocronologia na determinação de idade de árvores tropicais; análises temporais de supressão e liberação de crescimento indicam que diferentes padrões de acesso ao dossel estão relacionados à estrutura etária; e variações interespecíficas sugerem a existência de diferentes estratégias de vida em espécies não-pioneiras.

A busca por sinais climáticos em anéis de crescimento tem sido, provavelmente, o principal motivador de estudos dendrocronológicos nos trópicos e subtropicais. Conforme apresentado anteriormente, em florestas inundáveis do bioma Amazônia a atividade cambial é fortemente regulada pelo pulso de inundação, determinando um

período de dormência cambial durante a fase alagada. Estudos dendrocronológicos nestas áreas demonstram que a duração da estação de crescimento, medida pelo número de dias emersos, está diretamente relacionada ao incremento radial anual em várias espécies, tais como *Tabebuia barbata* (Worbes 1988) e *Piranhea trifoliata* (Schöngart *et al.* 2004) na Amazônia Central; e *Campsiandra laurifolia*, *Acosmium nitens*, *Pouteria orinocoensis* e *Psidium ovatifolium* na Amazônia Ocidental (Dezzeb *et al.* 2003). Conforme demonstrado por Schöngart *et al.* (2004) em *Piranhea trifoliata*, espécies de florestas inundáveis na Amazônia podem ser empregadas em reconstruções dendrocronológicas de fenômenos climáticos globais, como o El Niño Oscilação Sul.

Em floresta de terra firme, onde o déficit hídrico durante o período de baixa pluviosidade é o principal limitante sazonal da atividade do câmbio, a variação interanual da largura de anéis de crescimento está diretamente relacionada à precipitação, durante o início da estação de crescimento corrente, conforme observado em *Swietenia macrophylla* (Dünisch *et al.* 2003), *Amburana cearensis*, *Cedrelinga catenaeformis* e *Tachigali vasquezii* (Brienen & Zuidema 2005), ou ao final da estação de crescimento do ano anterior, como em *Cedrela odorata* (Dünisch *et al.* 2003; Brienen & Zuidema 2005) e *Cedrela fissilis* (Dünisch 2005). Tais variações refletem diferentes estratégias de crescimento das espécies (Brienen & Zuidema 2005).

No bioma Mata Atlântica, espécies em Floresta Ombrófila Mista foram avaliadas quanto a suas características dendroclimatológicas. Neste ambiente de clima subtropical úmido, a variação na largura dos anéis de crescimento em *Araucaria angustifolia* (Oliveira *et al.* 2007a) e *Cedrela fissilis* (Dünisch 2003) está associada às condições térmicas durante a estação de crescimento corrente e anterior.

Discussão

A maioria dos estudos realizados no Brasil, ou em ecossistemas ocorrentes no seu território, versa sobre a ocorrência e periodicidade de formação de anéis de crescimento na flora. Há um número expressivo de espécies passíveis de análise dendrocronológica: 58 espécies no bioma Amazônia, 32 no bioma Mata Atlântica e 35 no bioma Pantanal formam anéis de crescimento comprovadamente anuais (Anexo 1). Isso não significa que este tema esteja ultrapassado, pelo contrário. Somos completamente ignorantes a respeito dos biomas Cerrado (segundo maior no Brasil), Caatinga e Pampa. Mesmo naqueles biomas mais intensamente investigados, há uma gama de espécies e condições ambientais que sequer foi avaliada quanto à existência de anéis de crescimento. Ademais, tão importante quanto identificar uma espécie com anéis de crescimento anuais, é descobrir quais fatores estão associados à sua sazonalidade cambial, pois espécies co-ocorrentes podem formar anéis de crescimento anuais em resposta a diferentes fatores (*e.g.* Callado *et al.* 2001b), bem como uma mesma espécie pode mudar a periodicidade de formação destas estruturas ao longo do seu desenvolvimento (*e.g.* Dünisch 2002). Também, os fatores relacionados à variação na distinguibilidade dos anéis de crescimento entre indivíduos de uma espécie, ou mesmo entre espécies, merece maior investigação, principalmente quanto à influência da fenologia foliar e da filogenia (ver Callado *et al.* 2001a).

A despeito desta variabilidade na dinâmica de atividade cambial, os estudos realizados permitem distinguir três grandes fatores ambientais relacionados à formação de anéis de crescimento anuais em biomas brasileiros: inundação, precipitação e temperatura. Pulsos sazonais de inundação determinam sazonalidade cambial na planície de inundação dos grandes rios Amazônicos (ver Worbes 1995, 1997) e,

provavelmente, em áreas inundáveis na planície do Pantanal. O regime sazonal de precipitação está associado à formação de anéis de crescimento anuais em florestas tropicais dos biomas Amazônia (*e.g.* Vetter & Botosso 1989), Mata Atlântica (Lisi *et al.* 2007) e, possivelmente, também no Pantanal (Mattos *et al.* 1999) e Cerrado. A variação anual da temperatura está relacionada a ciclos sazonais de crescimento em florestas subtropicais do bioma Mata Atlântica (*e.g.* Oliveira *et al.* 2007b) e, provavelmente, em formações lenhosas do bioma Pampa.

Certamente, a maior virtude da dendrocronologia é prover dados temporais sobre condições ambientais que influenciaram o desenvolvimento de uma dada árvore. Em contraponto às investigações sobre ocorrência e periodicidade de formação de anéis de crescimento em espécies ocorrentes nos biomas brasileiros, há pouquíssimos estudos que efetivamente relacionam séries anuais de anéis de crescimento com variações do ambiente. Uma vez comprovada a anualidade de formação dos anéis de crescimento numa dada espécie, a simples contagem e medição destas estruturas pode prover dados precisos (ou pelo menos boas estimativas) sobre a estrutura etária e padrões temporais de crescimento daquela espécie (*e.g.* Brienen & Zuidema 2006). Por outro lado, a aplicação de anéis de árvores no estudo de relações entre clima e crescimento exige, adicionalmente, maior rigor na datação dos anéis, *i.e.* que as árvores sejam passíveis de datação-cruzada (*e.g.* Schöngart *et al.* 2004).

A dendrocronologia tem se mostrado uma ferramenta adequada à investigação de fenômenos ecológicos em diversos biomas brasileiros, ressaltando-se sua contribuição ao entendimento de processos ecológicos em florestas alagáveis amazônicas. Contudo, o potencial desta ciência deve ser melhor explorado. Sugerimos, então, algumas ações com vistas ao desenvolvimento da dendroecologia no Brasil: (1)

criação de uma rede de cooperação entre os grupos de pesquisa interessados no estudo de anéis de crescimento; (2) formação de especialistas, por meio de disciplinas específicas em cursos de graduação e pós-graduação; e (3) ampliação e criação de grupos de pesquisa em dendrocronologia.

Agradecimentos

Este trabalho foi apoiado pelo Inter-American Institute for Global Change Research (Grants SGP II 03SGP211-223 e CRNII 005), Conselho Nacional de Pesquisa e Desenvolvimento Tecnológico (CNPq), Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES, Brasil), Estado da Baviera (Alemanha) e Secretaría de Ciencia, Tecnología e Innovación Productiva (SECYT, Argentina), no âmbito dos projetos de cooperação CAPES-BAVIERA (005/02) e CAPES-SECYT (106/06). Somos gratos à Technische Universität München (TUM, Alemanha) e Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (WSL, Suíça) por disponibilizar o acesso aos seus acervos bibliográficos.

Referências bibliográficas

- Alves E. S. & Angyalossy-Alfonso V. (2000) Ecological trends in the wood anatomy of some Brazilian species. 1. Growth rings and vessels. *IAWA Journal* **21(1)**, 3–30.
- Boninsegna J. A., 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 Bulletin* **10 (2)**, 161–169.
- Baas P. & Vetter R. E. (1989) Growth rings in tropical trees. *IAWA Bulletin* **10(2)**, 95–84.

- Borchert R. (1994) Water status and development of tropical trees during seasonal drought. *Trees* **8**, 115–125.
- Borchert R. & Rivera G. (2001) Photoperiodic control of seasonal development and dormancy in tropical stem-succulent trees. *Tree physiology* **21**, 201–212.
- Bormann F. H. & Berlyn G. (1981) *Age and Growth Rate of Tropical Trees: New Directions for Research*. Yale University Press, New Haven.
- Botosso P. C. & Tomazello-Filho M. (2001) Aplicação de faixas dendrométricas na dendrocronologia: avaliação da taxa e ritmo de crescimento do tronco de árvores tropicais e subtropicais. In: *Indicadores Ambientais: Conceitos e Aplicações* (eds N.B. Maia, H. L. Martos & W. Barrella) pp. 145–171. EDUC, São Paulo.
- Botosso P. C., Vetter R. E. & Tomazello-Filho M. (2000) Periodicidade e taxa de crescimento de árvores de cedro (*Cedrela odorata* L. Meliaceae), jacareúba (*Calophyllum angulare* A. C. Smith, Clusiaceae) e muirapiranga (*Eperua bijuga* Mart. ex Benth, Leg. Caesalpinoideae) de floresta de terra firme, em Manaus-AM. In: *Dendrocronologia en América Latina*. (ed F. A. Roig) pp. 357–380. EDIUNC, Mendoza.
- Brienen R. J. W & Zuidema P. A. (2005) Relating tree growth to rainfall in Bolivian rain forests: a test for six species using tree ring analysis. *Oecologia* **146**, 1–12.
- Brienen R. J. W & Zuidema P. A. (2006) Lifetime growth patterns and ages of Bolivian rain forests trees obtained by tree ring analysis. *Journal of Ecology* **94**, 481–493.
- Callado C. H., Neto S. J. S., Scarano F. R., Barros C. F. & Costa C. G. (2001a) Anatomical features of growth rings in flood-prone trees of the Atlantic rain forest in Rio de Janeiro, Brazil. *IAWA Journal* **22(1)**, 29–42.

- Callado C. H., Neto S. J. S., Scarano F. R. & Costa C. G. (2001b) Periodicity of growth rings in some flood-prone trees of Atlantic Rain Forest in Rio de Janeiro, Brazil. *Trees* **15**, 492–497.
- Callado C. H., Neto S. J. S., Scarano F. R., & Costa C. G. (2004) Radial growth dynamics of *Tabebuia umbellata* (Bignoniaceae), a flood-tolerant tree from the Atlantic forest swamps in Brazil. *IAWA Journal* **25(2)**, 175–183.
- Cherubini P., Gartner B. L., Tognetti R., Bräker O. U., Schoch W. & Innes J. L. (2003) Identification, measurement and interpretation of tree rings in woody species from mediterranean climates. *Biological Reviews* **78**, 199– 48.
- Cook E. R. & Kairiukstis L. A. (1990) *Methods of Dendrochronology. Applications in the Environmental Science*. Kluwer, Amsterdam.
- Détienne P. (1989) Appearance and periodicity of growth rings in some tropical woods. *IAWA Bulletin* **10(2)**, 123–132.
- Devall M. S., Parresol B. R. & Wright, S. J. (1995) Dendroecological analysis of *Cordia alliodora*, *Pseudobombax septenatum* and *Annona spraguei* in Central Panama. *IAWA Journal* **16(4)**, 411–424.
- 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 Ecology* **168(1)**, 165–175.
- 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.

- Dünisch O., Bauch J. & Gasparotto, L. (2002) Formation of increment zones and intraannual growth dynamics in the xylem of *Swietenia macrophylla*, *Carapa guianensis*, and *Cedrela odorata* (Meliaceae). *IAWA Journal* **23(2)**, 101–119.
- Dünisch O., Ribeiro V., Montóia R. and Bauch J. (2003) Dendroecological investigations on *Swietenia macrophylla* King and *Cedrela odorata* L. (Meliaceae) in the central Amazon. *Trees* **17**, 244–250.
- Eckstein D. Sass U. & Baas P. (1995) Growth periodicity in tropical trees. *IAWA Journal* **16(4)**, 323–442.
- Enquist B. J. & Leffler A. J. (2001) Long-term tree ring chronologies from sympatric tropical dry-forest trees: individualistic responses to climatic variation. *Journal of Tropical Ecology* **17**, 41–60.
- Figueiredo-Filho A., Hubie S. R., Schaaf L. B., Figueiredo D. J. & Sanquetta C. R. (2003) Avaliação do incremento em diâmetro com uso de cintas dendrométricas em algumas espécies de uma Floresta Ombrófila Mista localizada no Sul do Estado do Paraná. *Revista Ciências Exatas e Naturais* **5(1)**, 69–84.
- Fritts H. C. (1976) *Tree Rings and Climate*. Academic Press, London.
- IBGE (2004) *Mapa de Biomas do Brasil. Primeira Aproximação*. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro. (assecível em www.ibge.gov.br)
- Iqbal M. (1990) *The Vascular Cambium*. Wiley, New York.
- Jacoby G. C. (1989) Overview of tree-ring analysis in tropical regions. *IAWA Bulletin* **10(2)**: 99-108.
- Kozlowiski T. T. & Pallardy, S. G. (1997). *Growth Control in Woody Plants*, Academic Press, San Diego and London.
- Larcher W. (2000) *Ecofisiologia Vegetal*. Rima Artes e Textos, São Carlos.

- Larson P. R. (1994) *The Vascular Cambium: Development and Structure*. Springer-Verlag, Berlin.
- Lisi C. S., Pessenda L. C. R., Tomazello-Filho M. & Rozanski K. (2001) 14C Bomb effect in tree rings of tropical and subtropical species of Brazil. *Tree-ring Research* **57(2)**, 191–196.
- Lisi C. S., Tomazello-Filho M., Botosso P. C., Roig F. A., Maria V. R. B., Ferreira-Fedele L. & Voigt A. R. A. (2007) Tree-ring formation, radial increment periodicity, and phenology of tree species from a seasonal semi-deciduous forest in southeast Brazil. Submitted to *IAWA Journal*.
- Mariaux, A. (1981) Past efforts in measuring age and annual growth in tropical trees. In: Borman, F. H. & Berlyn, G. (eds) *Age and Growth Rate of Tropical Trees: New Directions for Research*. Yale University, New Haven.
- Mattos P. P., Seitz R. A. & Muniz G. I. B (1999) Identification of annual growth rings based on periodical shoot growth. In: *Tree-ring Analysis. Biological, Methodological and Environmental Aspects* (eds R. Wimmer & R. E. Vetter) pp. 139–145. CABI Publishing, New York.
- Morales M. S., Villalba R., Grau H. R. & Paolini L. (2004) Rainfall-controlled tree growth in high-elevation subtropical treelines. *Ecology* **85 (11)**, 3080–3089.
- Odum E. P. (1988) *Ecologia*. Editora Guanabara, Rio de Janeiro.
- Oliveira J. M., Roig, F. A. & Pillar V. D (2007a) Seasonal cambium activity in the subtropical rain forest tree *Araucaria angustifolia*. Submitted to *Austral Ecology*.
- Oliveira J. M., Santarosa E., Pillar V. D. & Roig, F. A. (2007b) Seasonal cambium activity in the subtropical rain forest tree *Araucaria angustifolia*. Submitted to *Trees*.

- Roig F. A. (2000) *Dendrocronología en América Latina*. EDIUNC, Mendoza.
- Schöngart J., Junk J. J., Piedade M. T. F., Ayres J. M., Hüttermann A. & Worbes M. (2004) Teleconnection between tree growth in the Amazonian floodplains and the El Niño–Southern Oscillation effect. *Global Change Biology* **10**, 683–692.
- Schöngart J., Piedade M. T. F., Ludwigshausen S., Hornas V. & Worbes M. (2002) Phenology and stem-growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forests. *Journal of Tropical Ecology* **18**, 581–597.
- Schweingruber F. H. (1988) *Tree Rings: Basics and Applications of Dendrochronology*. D. Reidel Publishers, Dordrecht.
- Schweingruber F. H. (1996) *Tree Rings and Environment: Dendroecology*. Hall Haupt Publishers, Berne and Stuttgart.
- Schweingruber F. H. (2007) *Wood Structure and Environment*. Springer Verlag, Berlin and Heidelberg.
- Seitz R. A. & Kanninen M. (1989) Tree ring analysis of *Araucaria angustifolia* in Southern Brazil: preliminary results. *IAWA Bulletin* **10(2)**, 170–174.
- Stahle D. W. (1999) Useful strategies for the development of tropical tree-ring chronologies. *IAWA Journal* **20(3)**, 249–253.
- Stahle D. W., Mushove P. T., Cleaveland M. K., Roig F. & Haynes G. A. (1999) Management implications of annual growth rings in *Pterocarpus angolensis* from Zimbabwe. *Forest Ecology and Management* **124**, 217–229.
- Stokes M. A. & Smiley T. L. (1968) *An Introduction to Tree-ring Dating*. The University of Chicago Press, Chicago and London.

- Tomazello-Filho M., Botosso P. C. & Lisi C. S. (2001) Análise e aplicação dos anéis de crescimento das árvores como indicadores ambientais: dendrocronologia e dendroclimatologia. In: *Indicadores Ambientais: Conceitos e Aplicações* (eds N.B. Maia, H. L. Martos & W. Barrella) pp. 118–143. EDUC, São Paulo.
- Tomazello-Filho M., Lisi C., Hansen N & Cury G. (2004) Anatomical features of increment zones in different tree species in the State of São Paulo, Brazil. *Scientia Forestalis* **66**, 46–55.
- Venugopal N. & Liangkuwang M. G. (2007) Cambial activity and annual rhythm of xylem production of elephant apple tree (*Dillenia indica* Linn.) in relation to phenology and climatic factor growing in sub-tropical wet forest on northeast India. *Trees* **21**, 101–110.
- Vetter R. E. (2000) Growth periodicity and age of Amazonian tree species. Methods for their determination. In: *Dendrocronología en América Latina*. (ed. F. A. Roig) pp 135–155. EDIUNC, Mendoza.
- Vetter R. E. & Botosso P. C. (1989) Remarks of age and growth rate determination of Amazonian trees. *IAWA Bulletin* **10(2)**, 133–145.
- Villalba R., Grau H. R., Boninsegna J. A., Jacoby G. C. & Ripalta, A. (1998) Tree-ring evidence for long-term precipitation changes in subtropical South America. *International Journal of Climatology* **18**, 1463–1478.
- Worbes M (1988) Variety in structure of annual growth zones in *Tabebuia barbarta* (E. Mey) Sandw., Bignoniaceae, a tropical tree species from Central Amazonian inundation forests. *Dendrochronologia* **6**: 71-89
- Worbes M (1989) Growth rings, increment and age in inundation forests, savannas and a mountain forest in the neotropics. *IAWA Journal* **10(2)**, 109–122.

- Worbes M (1995) How to measure growth dynamics in tropical trees. *IAWA Journal* **16(4)**, 337–351.
- Worbes M (1997) The forest ecosystems of the floodplains. In: *The Central Amazon Floodplains. Ecology of a Pulsing System* (ed. W. J. Junk) pp 223–266. Springer Verlag, Berlin.
- Worbes M (1999) Annual growth rings, rainfall-dependent growth and long-term growth patterns of tropical trees from the Caparo Forest Reserve in Venezuela. *Journal of Ecology* **87**, 391–403.
- 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.
- Worbes M., Staschel R., Roloff A. & Junk W. J. (2003) Tree ring analysis reveals age structure, dynamics and wood production of a natural forest stand in Cameroon. *Forest Ecology and Management* **173**, 105–123.
- Yáñez-Espinosa L., Terrazas T. & López-Mata L. (2006) Integrated analysis of tropical trees growth: a multivariate approach. *Annals of Botany* **98**, 637–645.

Apêndice

Apêndice 1: Espécies de plantas ocorrentes em biomas brasileiros que formam anéis de crescimento anuais. A classificação de biomas e tipos de vegetação segue IBGE (2004). Referenciamos estudos que mostram evidências de formação sazonal de anéis de crescimento nestas espécies. Legenda: FVA, floresta de várzea; FIG, floresta de igapó; FTF, floresta de terra firme; FOD, Floresta Ombrófila Densa; FES, Floresta Estacional Semidecidual; FED, Floresta Estacional Decidual; e FOM, Floresta Ombrófila Mista.

Taxa	Bioma (vegetação)	Referência
ANACARDIACEAE		
<i>Astronium fraxinifolium</i> Schott	Pantanal (FES)	Mattos <i>et al.</i> (1999)
<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	Mata Atlântica (FES)	Lisi <i>et al.</i> (2007)
ANNONACEAE		
<i>Duguetia uniflora</i> Mart.	Amazônia (FIG)	Worbes (2002)
<i>Pseudoxandra polyphleba</i> (Diels)	Amazônia (FVA)	Worbes (2002)
APOCYNACEAE		
<i>Aspidosperma polineuron</i> Mull.	Mata Atlântica (FES, FED)	Boninsegna <i>et al.</i> (1989); Lisi <i>et al.</i> (2007)
AQUIFOLIACEAE		
<i>Ilex inundata</i> Reissek	Amazônia (FVA)	Worbes (1989)
ARAUCARIACEAE		
<i>Araucaria angustifolia</i> (Bertol.) O. Kuntze	Mata Atlântica (FOM)	Seitz & Kanninen (1989); Lisi <i>et al.</i> (2001); Oliveira <i>et al.</i> (2007ab)
BIGNONIACEAE		
<i>Crescentia amazonica</i> Ducke	Amazônia (FVA)	Worbes (2002)
<i>Jacaranda cuspidifolia</i> Mart.	Pantanal (FES)	Mattos <i>et al.</i> (1999)
<i>Tabebuia aurea</i> (Manso) B. et H.	Pantanal (FES)	Mattos <i>et al.</i> (1999)
<i>Tabebuia barbata</i> (E. Mey.) Sandwith	Amazônia (FVA, FIG)	Worbes (2002); Schöngart <i>et al.</i> (2002)
<i>Tabebuia cassinoides</i> (Lam.) DC	Mata Atlântica (FOD)	Callado <i>et al.</i> (2001b)
<i>Tabebuia heptaphylla</i> (Vell.) Tol.	Pantanal (FES)	Mattos <i>et al.</i> (1999)
<i>Tabebuia impetiginosa</i> (Mart.) Standl.	Pantanal (FES)	Mattos <i>et al.</i> (1999)
<i>Tabebuia ochracea</i> (Cham.) Stdl.	Pantanal (FES)	Mattos <i>et al.</i> (1999)
<i>Tabebuia serratifolia</i> (Vahl.) Nichols.	Mata Atlântica (FES)	Lisi <i>et al.</i> (2007)
<i>Tabebuia roseo-alba</i> (Rid.) Sandw.	Pantanal (FES)	Mattos <i>et al.</i> (1999)
<i>Tabebuia umbellata</i> (Sond.) Sandwith	Mata Atlântica (FOD)	Callado <i>et al.</i> (2001b, 2004)
<i>Zeyheria tuberculata</i> (Vell.) Bureau	Mata Atlântica (FES)	Lisi <i>et al.</i> (2007)
BOMBACACEAE		
<i>Chorisia speciosa</i> St. Hill.	Mata Atlântica (FED)	Boninsegna <i>et al.</i> (1989)
<i>Pseudobombax marginatum</i> (St. Hil.) Rob.	Pantanal (FES)	Mattos <i>et al.</i> (1999)
<i>Pseudobombax munguba</i>	Amazônia (FVA)	Worbes (2002); Schöngart <i>et al.</i> (2002)
<i>Scleronema micranthum</i> (Ducke) Ducke	Amazônia (FTF)	Vetter & Botosso (1989)
BORAGINACEAE		
<i>Cordia glabrata</i> (Mart.) A. DC.	Pantanal (FES)	Mattos <i>et al.</i> (1999)

Apêndice 1: continuação

Taxa	Bioma (vegetação)	Referência
<i>Cordia trichotoma</i> Vell.	Mata Atlântica (FED)	Boninsegna <i>et al.</i> (1989)
BURSERACEAE		
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) March.	Pantanal (FES)	Mattos <i>et al.</i> (1999)
CAPPARIDACEAE		
<i>Crataeva benthamii</i> Eichler	Amazônia (FVA)	Worbes (2002)
CECROPIACEAE		
<i>Cecropia latiloba</i> Miq.	Amazônia (FVA)	Worbes (2002)
CHRYSOBALANACEAE		
<i>Licania heteromorpha</i> Benth.	Amazônia (FIG)	Worbes (2002)
CLUSIACEAE		
<i>Rheedia macrophylla</i> Planch. & Triana	Amazônia (FVA)	Worbes (2002)
<i>Symphonia globulifera</i> L.	Mata Atlântica (FOD)	Callado <i>et al.</i> (2001b)
COMBRETACEAE		
<i>Terminalia argentea</i> Mart. et Zucc.	Pantanal (FES)	Mattos <i>et al.</i> (1999)
EUPHORBIACEAE		
<i>Alchornea sidifolia</i> Müll. Arg.	Mata Atlântica (FOD)	Callado <i>et al.</i> (2001b)
<i>Hevea guianensis</i> Aubl.	Amazônia (FIG)	Worbes (2002)
<i>Mabea nitida</i> Spruce ex Benth.	Amazônia (FIG)	Worbes (2002)
<i>Margaritaria nobilis</i> L. f.	Amazônia (FVA)	Worbes (2002)
<i>Piranhea trifoliata</i> Baill.	Amazônia (FVA)	Worbes (2002); Schöngart <i>et al.</i> (2002; 2004)
<i>Securinega guarayuva</i> Kuhlman	Mata Atlântica (FES)	Lisi <i>et al.</i> (2007)
FLACOURTIACEAE		
<i>Casearia decandra</i> Jack.	Pantanal (FES)	Mattos <i>et al.</i> (1999)
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	Pantanal (FES)	Mattos <i>et al.</i> (1999)
<i>Laetia corymbulosa</i> Spruce ex Benth.	Amazônia (FVA)	Worbes (2002); Schöngart <i>et al.</i> (2002)
<i>Laetia suaveolens</i> Benth.	Amazônia (FIG)	Worbes (2002)
HOUMIRIACEAE		
<i>Humiriastrum cuspidatum</i> (Benth.) Cuatrec.	Amazônia (FIG)	Worbes (2002)
LAURACEAE		
<i>Endlicheria arunciflora</i> (Meisn.) Mez & C. K. Alenn	Amazônia (FIG)	Worbes (2002)
<i>Ocotea porosa</i> (Nees & Mart. ex. Nees) L. Barroso	Mata Atlântica (FES)	Lisi <i>et al.</i> (2007)
<i>Ocotea suaveolens</i> Hassl.	Pantanal (FES)	Mattos <i>et al.</i> (1999)
<i>Nectandra amazonum</i> Nees	Amazônia (FVA)	Worbes (2002); Schöngart <i>et al.</i> (2002)
LECYTHIDACEAE		
<i>Bertholletia excelsa</i> H.B.K.	Amazônia (FTF)	Vetter & Botosso (1989); Brienen & Zuidema (2005)
<i>Cariniana estrellensis</i> (Raddi) Kuntze	Mata Atlântica (FES)	Lisi <i>et al.</i> (2007)
<i>Cariniana legalis</i> (Mart.) Kuntze	Mata Atlântica (FES)	Lisi <i>et al.</i> (2007)

Apêndice 1: continuação

Taxa	Bioma (vegetação)	Referência
<i>Eschweilera albiflora</i> Miers	Amazônia (FVA)	Worbes (2002)
LEGUMINOSAE		
<i>Acosmium nitens</i> (Vog.) Yakoul	Amazônia (FIG)	Dezzeb et al. (2003)
<i>Amburana cearensis</i> (Allemao) A.C.Smith	Amazônia (FTF)	Brienen & Zuidema (2005)
<i>Albizia niopoides</i> (Spruce) Burk.	Pantanal (FES)	Mattos et al. (1999)
<i>Anadenanthera columbrina</i> Bren	Pantanal (FES)	Mattos et al. (1999)
<i>Anadenanthera macrocarpa</i> (Benth.) Brenan	Mata Atlântica (FES)	Lisi et al. (2007)
<i>Andira cuyabensis</i> Bth.	Pantanal (FES)	Mattos et al. (1999)
<i>Bowdichia virgilioides</i> H.B.K.	Pantanal (FES)	Mattos et al. (1999)
<i>Caesalpinia ferrea</i> Mart. ex. Tul.	Mata Atlântica (FES)	Lisi et al. (2007)
<i>Campsiandra laurifolia</i> Benth.	Amazônia (FIG)	Dezzeb et al. (2003)
<i>Centrolobium tomentosum</i> Guill. ex. Benth	Mata Atlântica (FES)	Lisi et al. (2007)
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	Mata Atlântica (FES)	Lisi et al. (2007)
<i>Dipterix alata</i> Vog.	Mata Atlântica (FES); Pantanal (FES)	Lisi et al. (2007); Mattos et al. (1999)
<i>Cedrelinga catenaeformis</i> (Ducke) Ducke	Amazônia (FTF)	Brienen & Zuidema (2005)
<i>Hymenaea courbaril</i> L.	Mata Atlântica (FES)	Lisi et al. (2007)
<i>Hymenaea stigonocarpa</i> (Mart.) Hayne	Pantanal (FES)	Mattos et al. (1999)
<i>Inga uruguensis</i> H. et A.	Pantanal (FES)	Mattos et al. (1999)
<i>Macrolobium acaciifolium</i> Benth.	Amazônia (FVA, FIG)	Worbes (2002); Schöngart et al. (2002)
<i>Myroxylon balsamum</i> Harms	Mata Atlântica (FES)	Lisi et al. (2007)
<i>Parapiptadenia rigida</i> Benth.	Mata Atlântica (FED)	Boninsegna et al. (1989)
<i>Parkia auriculata</i> Spruce ex. Benth.	Amazônia (FIG)	Worbes (2002)
<i>Peltogyne</i> cf. <i>heterophylla</i> M.F.Silva	Amazônia (FTF)	Brienen & Zuidema (2005)
<i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub.	Mata Atlântica (FES)	Lisi et al. (2007)
<i>Piptadenia gonoacantha</i> (Mart.) J. F. Macbr.	Mata Atlântica (FES)	Lisi et al. (2007)
<i>Pithecolobium inaequale</i> Benth.	Amazônia (FVA)	Worbes (2002)
<i>Platycyamus regnellii</i> Benth	Mata Atlântica (FES)	Lisi et al. (2007)
<i>Poecilanthe amazonica</i> (Ducke) Ducke	Amazônia (FIG)	Worbes (2002)
<i>Pterogyne nitens</i> Tul.	Pantanal (FES)	Mattos et al. (1999)
<i>Schizolobium parahyba</i> (Vell.) Blake	Mata Atlântica (FES)	Lisi et al. (2007)
<i>Sclerolobium aureum</i> (Tul.) Bth.	Pantanal (FES)	Mattos et al. (1999)
<i>Stryphnodendron obovatum</i> Bth.	Pantanal (FES)	Mattos et al. (1999)
<i>Swartzia argentea</i> Spruce ex. Benth.	Amazônia (FIG)	Worbes (2002)
<i>Swartzia laeviscarpa</i> Amshoff	Amazônia (FIG)	Worbes (2002)
<i>Swartzia macrocarpa</i> Spruce ex. Benth.	Amazônia (FIG)	Worbes (2002)
<i>Swartzia polyphylla</i> DC.	Amazônia (FIG)	Worbes (2002)
<i>Tachigali vasquezii</i> J.J.Pipeloy	Amazônia (FTF)	Brienen & Zuidema (2005)
<i>Vatairea macrocarpa</i> (Bth.) Ducke	Pantanal (FES)	Mattos et al. (1999)
<i>Vatairea guianensis</i> Aubl.	Amazônia (FVA)	Worbes (2002)
MELASTOMATACEAE		
<i>Mouriri elliptica</i> Mart.	Pantanal (FES)	Mattos et al. (1999)
<i>Mouriri guianensis</i> Aubl.	Amazônia (FVA)	Worbes (2002)

Apêndice 1: continuação

Taxa	Bioma (vegetação)	Referência
MELIACEAE		
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	Amazônia (FTF) Mata Atlântica (FOM, FED)	Dünisch (2005) Dünisch (2005); Boninsegna <i>et al.</i> (1989)
<i>Cedrela odorata</i> L.	Amazônia (FTF)	Dünisch <i>et al.</i> (2002, 2003); Brienen & Zuidema (2005)
<i>Swietenia macrophylla</i> King in Hook.	Amazônia (FTF)	Dünisch <i>et al.</i> (2002, 2003)
<i>Trichilia elegans</i> A. Juss.	Pantanal (FES)	Mattos <i>et al.</i> (1999)
<i>Trichilia singularis</i> C. DC.	Amazônia (FVA)	Worbes (2002)
MORACEAE		
<i>Sorocea duckei</i> W. C. Burger	Amazônia (FVA)	Worbes (2002)
MYRTACEAE		
<i>Calyptanthus spruceana</i> O. Berg	Amazônia (FVA)	Worbes (2002)
<i>Myrciaria amazonica</i> O. Berg	Amazônia (FVA)	Worbes (2002)
<i>Psidium acutangulum</i> DC.	Amazônia (FVA)	Worbes (2002)
<i>Psidium ovatifolium</i> Berg. ex Desc.	Amazônia (FIG)	Dezzeb <i>et al.</i> (2003)
POLYGONACEAE		
<i>Triplaris surinamensis</i> Cham.	Amazônia (FVA)	Worbes (2002); Schöngart <i>et al.</i> (2002)
RHAMNACEAE		
<i>Colubrina glandulosa</i> Perkins	Mata Atlântica (FES)	Lisi <i>et al.</i> (2007)
<i>Rhamnidium elaeocarpum</i> Reiss.	Pantanal (FES)	Mattos <i>et al.</i> (1999)
RUTACEAE		
<i>Balfourodendron riedelianum</i> Engl.	Mata Atlântica (FES)	Lisi <i>et al.</i> (2007)
<i>Esenbeckia leiocarpa</i> Engl.	Mata Atlântica (FES)	Lisi <i>et al.</i> (2007)
<i>Zanthoxylum compactum</i> (Albuq.) P.G. Waterman	Amazônia (FVA)	Worbes (2002)
<i>Zanthoxylum hasleriana</i> Chod.	Pantanal (FES)	Mattos <i>et al.</i> (1999)
SALICACEAE		
<i>Salix humboldtiana</i> Willd.	Amazônia (FVA)	Worbes (2002)
SAPINDACEAE		
<i>Matayba macrolepis</i> Radlk.	Amazônia (FVA)	Worbes (2002)
<i>Matayba steinbachii</i> Melch.	Amazônia (FVA)	Worbes (2002)
SAPOTACEAE		
<i>Dilodendron bipinnatum</i> Radlk.	Pantanal (FES)	Mattos <i>et al.</i> (1999)
<i>Elaeoluma glabrescens</i> (Mart. & Eichl. ex Miq) Aubrév.	Amazônia (FVA)	Worbes (2002)
<i>Labatia glomerata</i> Pohl ex Miq.	Amazônia (FVA)	Worbes (2002); Schöngart <i>et al.</i> (2002)
<i>Neoxythece elegans</i> (A.DC.) Aubrév.	Amazônia (FIG)	Worbes (2002)
<i>Pouteria orinocoensis</i> (Aubrév.) Penn. ined.	Amazônia (FIG)	Dezzeb <i>et al.</i> (2003)
<i>Pouteria ramiflora</i> (Mart.) Radlk.	Pantanal (FES)	Mattos <i>et al.</i> (1999)
STERCULIACEAE		
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	Mata Atlântica (FES)	Lisi <i>et al.</i> (2007)
<i>Sterculia apetala</i> (Jack.) Karst.	Pantanal (FES)	Mattos <i>et al.</i> (1999)

Apêndice 1: continuação

Taxa	Bioma (vegetação)	Referência
TILIACEAE		
<i>Luehea cymulosa</i> Spruce ex Benth.	Amazônia (FVA)	Schöngart <i>et al.</i> (2002)
<i>Luehea paniculata</i> Mart.	Pantanal (FES)	Mattos <i>et al.</i> (1999)
VERBENACEAE		
<i>Aegiphilla sellowiana</i> Cham.	Mata Atlântica (FES)	Lisi <i>et al.</i> (2007)
<i>Vitex cymosa</i> Bert. ex Spreng.	Amazônia (FVA); Pantanal (FES)	Worbes (2002); Schöngart <i>et al.</i> (2002); Mattos <i>et al.</i> (1999)
VOCHYSIACEAE		
<i>Erismia calcaratum</i> Warm.	Amazônia (FIG)	Worbes (2002)
<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	Pantanal (FES)	Mattos <i>et al.</i> (1999)

3. Fundamentos de biologia, ecologia e dendroecologia de *Araucaria angustifolia*

Araucaria angustifolia (Bertol.) O. Kuntze (popularmente pinheiro-brasileiro, pinho ou pinheiro-do-paraná) é uma conífera arbórea da família Araucariaceae. Essa família de origem Mesozóica [ca. 250 milhões de anos antes do presente (AP)], é caracterizada por árvores de grande porte, tanto no registro fóssil como contemporâneo. Na flora atual, as araucariáceas estão distribuídas, fundamentalmente, no hemisfério austral (América do Sul, Austrália, Nova Caledônia, Nova Zelândia e outras ilhas do Pacífico Sul), sendo composta por trinta e três espécies, subdivididas em três gêneros: *Araucaria*, dezenove espécies; *Agathis*, treze espécies; e *Wollemia*, uma espécie (Hill 1995; Setoguchi *et al.* 1998).

Tipicamente, indivíduos adultos de *A. angustifolia* têm entre 20 e 40 m de altura; tronco único, ereto, cilíndrico, com diâmetro de 1 a 2 m; casca de aproximadamente 15 cm de largura, resinosa, com desprendimento externo em placas; copa umbeliforme, com pseudo-verticilos agrupados na porção apical; ramos agrupados nas extremidades distais dos pseudo-verticilos; e acículas verde-escuras, coriáceas, lanceoladas, com até 6 cm de comprimento por 1 cm de largura, com espinho apical. Indivíduos jovens freqüentemente apresentam copa cônica, com pseudo-verticilos também em porções mais basais do tronco. O sistema radicular caracteriza-se por uma raiz pivotante bem desenvolvida e raízes finas próximas à superfície (Reitz & Klein 1966; Carvalho 2003).

Seu lenho é formado principalmente por traqueídes, que medem em média 3874 μm de comprimento e 39 μm de largura, e por raios medulares unisseriados, cujas células medem em média 209 μm de comprimento e 28 μm de largura. Praticamente,

não há outro tecido parenquimático ou canais resiníferos. Há pouca distinção entre alburno e cerne, sendo este mais róseo ou pardacento e aquele mais esbranquiçado. As camadas de crescimento são macroscopicamente visíveis (Mattos 1972). A densidade média é de aproximadamente $0,50 \text{ g} \times \text{cm}^{-3}$, com pouca variação radial e entre indivíduos de diferentes estratos (Wehr & Tomazello-Filho 2000).

A. angustifolia é dióica, raramente monóica por trauma ou ataque de patógenos, e polinizada pelo vento. Os grãos de pólen são esféricos, de aproximadamente $61,5 \text{ } \mu\text{m}$, com taxas de flutuação em torno de $15 \text{ cm} \times \text{s}^{-1}$ (Sousa & Hattmer 2003). As flores masculinas são escamas coriáceas, agrupadas num microestróbilo cilíndrico, de 10 a 22 cm de comprimento por 2 a 5 cm de diâmetro (mingote). As flores femininas são brácteas escamiformes coriáceas, agrupadas num macroestróbilo (pinha). O macroestróbilo maduro tem de 10 a 25 cm de diâmetro, com 5 a 150 sementes carnosas (pinhões), de 3 a 8 cm de comprimento, 8,7 g em média, ricas em amido (Reitz & Klein 1966; Carvalho 2003). O desenvolvimento do microestróbilo dá-se entre fevereiro e agosto, com a liberação do pólen em agosto e setembro. O macroestróbilo inicia sua formação, possivelmente em fevereiro, estando visível em maio. Após a fecundação, entre agosto e setembro, o crescimento do microestróbilo segue uma função logística, com forte aceleração entre o décimo segundo (agosto) e o décimo nono mês (março). Depois desse período, de aproximadamente dezanove meses, ocorre a maturação e a queda das sementes, entre abril e julho (Mantovani *et al.* 2004). As sementes são recalcitrantes, perdendo completamente a viabilidade quando atingem menos de 25% de umidade (Panza *et al.* 2002).

A dispersão primária das sementes é barocórica, principalmente, ou ornitocórica, neste caso ressaltando-se a importância das galhas (*Cyanocorax* spp.). A dispersão

secundária é fundamentalmente mastozoocórica, com destaque para a cutia (*Dasyprocta azarae*) e pequenos mamíferos (Vieira & Iob 2007). *A. angustifolia* representa uma importante fonte de alimento para fauna e para as populações humanas, uma vez que produz grande quantidade de sementes de alto valor nutritivo, ademais num período de baixa disponibilidade de recursos alimentares similares (Paise & Vieira 2005).

A área de ocorrência de *A. angustifolia* no início do século XX totalizava ca. 200 mil Km², em regiões montanas compreendidas entre 19°15' e 31°30' Sul e 41°30' e 54°30' Oeste, principalmente no Sul do Brasil (ca. 46 mil km² no Rio Grande do Sul, 57 mil km² no Santa Catarina e 74 mil km² no Paraná), e no Sudeste do Brasil (São Paulo, Minas Gerais, Rio de Janeiro e Espírito Santo), Nordeste da Argentina (Misiones) e Sudeste do Paraguai (Alto Paraná). Seus limites altitudinais são de 200 m acima do nível do mar (anm), ao Sul, e 2300 m anm, ao Norte; em geral entre 500 e 1800m anm (Hueck 1972; Machado & Siqueira 1980; Carvalho 2003).

A distribuição geográfica de *A. angustifolia* está fortemente relacionada a um clima subtropical mesotérmico úmido ou superúmido, caracterizado pela estacionalidade térmica, com verões amenos e invernos frios, e pela precipitação abundante e bem distribuída ao longo do ano. Contudo, na área setentrional da sua distribuição (SE do Brasil) o regime de precipitação é também estacional, com seca invernal fraca à moderada (Nimer 1989). As condições térmicas são apontadas como fatores determinantes da sua distribuição. Na região de ocorrência dessa espécie as médias anuais de temperatura são de 22,1 °C as máximas, de 11,5 °C as mínimas e de 15,9 °C as normais; as temperaturas médias nos solstícios de verão e inverno são inferiores a 18 e 15 °C, respectivamente; e há pelo menos três meses consecutivos com temperaturas médias mínimas inferiores a 10 °C (de Julho a Agosto, normalmente). Em

áreas de maior altitude, principalmente no Sul do Brasil, podem ocorrer geadas e, por vezes, nevascas. A precipitação total anual média é de 1829 mm, variando regionalmente entre 1414 e 2397 mm (Backes 1999).

A. angustifolia se estabelece em diferentes condições edáficas, desde de Cambissolos Húmicos alumínico, com baixa fertilidade e teores elevados de alumínio, como em Latossolos Vermelhos distroféricos, com alta fertilidade. Todavia, sua produtividade é maior em solos com horizonte A bem desenvolvido, com alto conteúdo de cálcio e magnésio, ou saturação de bases, profundos, friáveis, porosos, bem drenados, com boa capacidade de retenção de água e de textura franca a argilosa (Camargo 2003).

A. angustifolia ocorre principalmente em hábitat florestal, associada a diversas espécies arbóreas latifoliadas (ca. 350 espécies) e a uma conífera, *Podocarpus lambertii* Klotzsch ex Endl. (Podocarpaceae). Essa flora é formada por elementos de origem temperada, como por exemplo, Winteraceae, Cunoniaceae, Berberidaceae, bem como as próprias coníferas; e elementos de origem tropical, tais como Lauraceae, Myrtaceae, Meliaceae, Elaeocarpaceae e Dicksoniaceae. Devido a sua alta densidade, frequência e cobertura, *A. angustifolia* exerce forte dominância nessas florestas, formando um estrato emergente ou um dossel denso, sobre estratos inferiores dominados por espécies latifoliadas, onde se destacam, pela riqueza de espécies e dominância, Myrtaceae, Lauraceae e Aquifoliaceae (Rambo 1951, 1953, 1956ab; Jarenkow & Baptista 1987; Silva *et al.* 1997; Leite 2002; Weachter 2002; Souza 2007). Nessas florestas, *A. angustifolia* tem papel fundamental na produtividade e ciclagem de nutrientes, totalizando mais da metade da produção anual de serrapilheira (Backes *et al.* 2005). Dado suas características florísticas e ecológicas, as florestas com *A. angustifolia*

compõe uma tipologia vegetacional singular, denominada Floresta Ombrófila Mista (popularmente pinhais ou mata com araucária) (Veloso *et al.* 1991). Principalmente em regiões elevadas, a Floresta Ombrófila Mista está associada a Campos, caracterizados por um estrato herbáceo denso, com dominância de gramíneas cespitosas altas, onde *A. angustifolia* ocorre de forma isolada ou em pequenos agrupamentos (Klein 1960).

Segundo estudos fitogeográficos (Rambo 1951, 1953, 1956ab; Klein 1975) e paleopolínicos (Behling 2002; Behling *et al.* 2004; Behling & Pillar 2007) esse mosaico de formações campestres e florestais decorre da dinâmica de comunidades, influenciada por alterações climáticas do Quaternário. Registros de pólen em turfeiras indicam que desde o último período glacial até 4.000 anos AP, inicialmente sob condições climáticas mais frias e secas (de 50.000 a 10.000 anos AP) e posteriormente mais quentes com precipitação estacional (de 10.000 a 4.000 anos AP), dominavam na região formações campestres, estando as florestas restritas a refúgios úmidos como vales de rios. Desde então, sob condições climáticas similares às contemporâneas, as florestas tem se expandido sobre as formações campestres, processo que se intensificou a partir de 1.500 anos AP.

Principalmente em Campos protegidos de queima e pastejo, se observam atualmente indícios de expansão da Floresta Ombrófila Mista (Oliveira 2003; Pillar 2003; Oliveira & Pillar 2004; Pillar *et al.* 2007), onde *A. angustifolia* tem papel destacado, colonizando áreas campestres e facilitando o estabelecimento de outras espécies florestais (Klein 1960; Duarte *et al.* 2006). A regeneração de *A. angustifolia* em hábitat florestal é um tema controverso. Observações fitossociológicas em florestas indicam baixa densidade de regenerantes dessa espécie em relação às espécies latifoliadas, o que tem sido interpretado como indício de declínio populacional daquela

espécie em favorecimento de elementos tropicais (Klein 1960; Silva *et al.* 1997; Silva *et al.* 1998). Contudo, plântulas de *A. angustifolia* se estabelecem e desenvolvem sob diferentes níveis de luminosidade, demonstrando que este fator não limita sua regeneração (Inoue & Torres 1980; Duarte & Dillenburg 2000; Duarte *et al.* 2002), contrapondo a classificação de *A. angustifolia* como espécie pioneira heliófila (Klein 1960). Ainda, dados sobre estruturas diamétricas embasam a hipótese de que *A. angustifolia* é uma espécie pioneira de vida longa, com regeneração dependente de distúrbios de larga escala espacial (Souza 2007), possivelmente incêndios, dado que determinadas características morfológicas desta espécie (*e.g.* fuste alto e córtex espesso) indicariam adaptações para resistir a essa perturbação (Soares 1980, 1990).

A. angustifolia é considerada criticamente ameaçada de extinção (Farjon 2006), devido à drástica redução do seu tamanho populacional causada pela exploração madeireira e pela conversão de áreas de Floresta Ombrófila Mista e Campos em plantios agrícolas e cidades. Os remanescentes de Floresta Ombrófila Mista totalizam menos de 6% da superfície original, sendo raras as manchas com estrutura primitiva (Koch 2002). Possivelmente, essas modificações ambientais têm alterado a estrutura diamétrica (Souza 2007) e reduzido a variabilidade genética (Auler *et al.* 2002) das populações remanescentes.

A análise de séries temporais de anéis de crescimento de plantas (dendrocronologia) e sua relação com condições ambientais (dendroecologia) têm sido amplamente empregada em estudos de auto-ecologia, de dinâmica de populações e de reconstruções ambientais diversas (Schweingruber 1996). Avanços no conhecimento da ecologia de *A. angustifolia* e das formações vegetais onde esta ocorre podem ser obtidos

através de estudos dendroecológicos, a exemplo de outras Araucariaceae (Burns 1993; Fowler *et al.* 2000; Gonzáles *et al.* 2005; Gonzáles & Veblen 2006).

Em *A. angustifolia*, os anéis de crescimento são delimitados por uma fina camada de lenho tardio, com traqueídes achatados radialmente e de paredes celulares grossas (Roig 2000). Evidências dendroisotópicas e dendrocronológicas demonstram que a periodicidade de formação dos anéis é anual, requisito fundamental para estudos dendroecológicos. Lisi *et al.* (2001) encontraram forte associação entre variações temporais de $^{14}\text{CO}_2$ atmosférico e de $\Delta^{14}\text{C}$ nos anéis de dois indivíduos de *A. angustifolia*. Uma vez que a fixação de ^{14}C pelas plantas é proporcional às concentrações de $^{14}\text{CO}_2$ atmosféricas, estes resultados indicam que os anéis em *A. angustifolia* são formados anualmente. Seitz & Kaninnen (1989) estudaram séries anuais crescimento (baseadas na largura dos anéis) de dez indivíduos de *A. angustifolia*, encontrando alta associação entre árvores (correlação média $r= 0.6$, para um período de 54 anos). Este sincronismo, além de corroborar a anualidade dos anéis, sugere a existência de um fator ambiental, possivelmente climático, determinando variações temporais de crescimento comuns às árvores analisadas.

Referências bibliográficas

- Auler N. M. F.; Reis M. M.; Guerra M. P. & Nodari R. O. (2002) The genetics and conservation of *Araucaria angustifolia*: I. genetic structure and diversity of natural populations by means of non-adaptive variation in the State of Santa Catarina, Brazil. *Genetics and Molecular Biology* **25(3)**, 329–338.
- Backes A. (1999) Condicionamento climático e distribuição geográfica de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) O. Kuntze no Brasil – II. *Pesquisas. Botânica* **49**, 31–51.

- Backes A.; Prates F. L. & Viola M. (2005) Produção de serrapilheira em Floresta Ombrófila Mista, em São Francisco de Paula, Rio Grande do Sul, Brasil. *Acta Botânica Brasílica* **19**(1), 155–160.
- Behling H. (2002) South and southeast Brazilian grassland during Late Quaternary times: a synthesis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **177**, 19–27.
- Behling H. & Pillar V. D. (2007) Late Quaternary vegetation, biodiversity and fire dynamics on the southern Brazilian highland and their implication for conservation and management of modern Araucaria forest and grassland ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Biological Sciences* **362**, 243–251.
- Behling H., Pillar V. D., Orlóci L. & Bauermann S.G. (2004) Late Quaternary Araucaria forest, grassland (Campos), fire and climate dynamics, studied by high-resolution pollen, charcoal and multivariate analysis of the Cambará do Sul core in southern Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **203**, 277–297.
- Burns B. R. (1993) Fire-induced dynamics of *Araucaria araucana* – *Nothofagus antarctica* forest in the southern Andes. *Journal of Biogeography* **20**, 669–685.
- Carvalho P. E. R. (2003) *Espécies Arbóreas Brasileiras*. Embrapa Informação Tecnológica, Brasília.
- Duarte L. S. & Dillenburg L. R. (2000) Ecophysiological responses of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) seedlings to different irradiance levels. *Australian Journal of Botany* **48**, 531–537.

- Duarte L. S.; Dillenburg L. R. & Rosa M. G. (2002) Assessing the hole of light availability in the regeneration of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae). *Australian Journal of Botany* **50**, 741–751.
- Duarte L. S.; Dos-Santos, M. M. G.; Hartz S. M. & Pillar V. D. (2006). Role of nurse plants in Araucaria Forest expansion over grassland in south Brazil. *Austral Ecology* **31**, 520–528.
- Farjon A. (2006) *Araucaria angustifolia*. In: *2006 IUCN Red List of Threatened Species* (ed IUCN). Disponível em <http://www.iucnredlist.org>. Acessado em 22 de junho de 2006.
- Fowler A., Palmer J., Salinger J., & Odgen J. (2000) Dendroclimatic interpretation of tree-rings in *Agathis australis* (kauri). 2. Evidence of a significant relationship with ENSO. *Journal of The Royal Society of New Zealand* **30(3)**: 277–292.
- González M. E. & Veblen T. T. (2006) Climatic influences on fire in *Araucaria araucana*-*Nothofagus* forests in the Andean cordillera of south-central Chile. *Ecoscience* **13(3)**, 342–350.
- González M. E.; Veblen T. T. & Sibold J. S. (2005) Fire history of *Araucaria*-*Nothofagus* forests in Villarica National Park. *Journal of Biogeography* **32**, 1187–1202.
- Hill R. S. (1995) Conifer origin, evolution and diversification in the Southern Hemisphere. In: *Ecology of the Southern Conifers*. (eds N. J. Enright and R. S. Hill) pp. 10–29. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hueck K. (1972) *As Florestas da América do Sul*. Editora da Universidade de Brasília, Brasília.

- Inoue M. T. & Torres D. V. (1980) Comportamento do crescimento de mudas de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze em dependência da intensidade luminosa. *Floresta* **11**, 7–11.
- Jarenkow J. A. & Baptista L. R. M. (1987) Composição florística e estrutura da mata com araucária na Estação Ecológica de Aracuri, Esmeralda, Rio Grande do Sul. *Napaea* **3**, 9–18.
- Klein R. M. (1960) O aspecto dinâmico do pinheiro brasileiro. *Sellowia* **12**, 17–51.
- Klein R. M. (1975) Southern Brazilian phytogeographic features and the probable influence of upper Quaternary climatic changes in the floristic distribution. *Boletim Paranaense de Geociências* **33**, 67–88.
- Koch Z. (2002) *Araucária: a Floresta do Brasil Meridional*. Olhar Brasileiro, Curitiba.
- Leite P. F. (2002). Contribuição ao conhecimento fitoecológico do sul do Brasil. *Ciência & Ambiente* **24**, 51–73.
- Lisi C. S., Pessenda L. C. R., Tomazello-Filho M. & Rozanski K. (2001) ¹⁴C Bomb effect in tree rings of tropical and subtropical species of Brazil. *Tree-ring Research* **57(2)**, 191–196.
- Machado S. A. & Siqueira J. D. P. (1980) Distribuição natural de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. In: *Problemas Florestais do Gênero Araucaria* (ed IUFRO) pp 4-9. Fundação de Pesquisas Florestais do Paraná, Curitiba.
- Mantovani A., Morellato P. C. & Reis M. S. D. (2004) Fenologia reprodutiva e produção de sementes em *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze. *Revista Brasileira de Botânica* **27(4)**, 787–796.
- Mattos J. R. (1972) *O Pinheiro Brasileiro*. Grêmio Politécnico, São Paulo.
- Nimer E. (1989) *Climatologia do Brasil*, 2ª ed. IBGE, Rio de Janeiro.

- Oliveira J. M. (2003) Padrões e processos vegetacionais em ecótonos de campos e floresta com araucária. In: *Ecosystemas Brasileiros: Manejo e Conservação* (ed V. Claudino-Salles). Expressão Gráfica, Fortaleza.
- Oliveira, J. M. & Pillar, V. D. (2004) Vegetation dynamics on mosaics of Campos and Araucaria Forest between 1974 and 1999 in Southern Brazil. *Community Ecology* **5(2)**, 197–202.
- Paise G. & Vieira E. M. (2005) Produção de frutos e distribuição espacial de angiospermas com frutos zoocóricos em uma Floresta Ombrófila Mista no Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* **28(3)**, 615–625.
- Panza V.; Lainez V.; Maroder H.; Prego I. & Maldonado S. (2002) Storage reserves and cellular water in mature seeds of *Araucaria angustifolia*. *Botanical Journal of the Linnean Society* **140**, 273–281.
- Pillar V. D. (2003) Dinâmica da expansão florestal em mosaicos de floresta e campos no sul do Brasil. In: *Ecosystemas Brasileiros: Manejo e Conservação* (ed V. Claudino-Salles) pp 209-216. Expressão Gráfica, Fortaleza.
- Pillar V. D.; Müller S. C.; Oliveira J. M. & Machado R. E. (2007) Mosaicos de Campos e Floresta com Araucária: dilemas para a conservação. In: *Floresta de Araucária: Ecologia, Conservação e Desenvolvimento Sustentável* (eds T. L. Dutra, A. F. Souza, A. Backes, A. M. L. Zanchet, C. R. Fonseca & G. Ganade). Holos, Ribeirão Preto. No prelo.
- Rambo B. (1951) O elemento andino no pinhal riograndense. *Anais Botânicos do Herbário Barbosa Rodrigues* **3**, 7–39.
- Rambo B. (1953) História da flora do planalto riograndense. *Anais Botânicos do Herbário Barbosa Rodrigues* **5**, 185–232.

- Rambo B. (1956a). A flora fanerogâmica dos aparados riograndenses. *Sellowia* **7**, 235–298.
- Rambo B. (1956b). *A Fisonomia do Rio Grande do Sul – Ensaio de Monografia Natural*. Livraria Selbach, Porto Alegre.
- Reitz R. & Klein R. M. (1966) *Araucariaceas. Flora Ilustrada Catarinense*. Herbário Barbosa Rodriguez, Itajaí.
- Roig F. A. (2000) Dendrocronología en los bosques del Neotrópico: revisión y prospección futura. In: *Dendrocronología em América Latina* (ed. F. A. Roig) pp. 307–355. EDIUNC, Mendoza.
- Schweingruber F. H. (1996) *Tree Rings and Environment: Dendroecology*. Hall Haupt Publishers, Berne e Stuttgart.
- Seitz R. A. & Kanninen M. (1989) Tree ring analysis of *Araucaria angustifolia* in Southern Brazil: preeliminary results. *IAWA Bulletin* **10(2)**, 170–174.
- Setoguchi H., Asakawa A., Pintaud J., Jaffré T. & Veillon J. (1998) Phylogenetic relationships within Araucariaceae based on *rbcL* gene sequences. *American Journal of Botany* **85(11)**, 1507–1516.
- Silva J. A.; Salomão A. N.; Gripp A. & Leite E. J. (1997) Phytosociological survey in Brazilian forest genetic reserve of Caçador. *Plant Ecology* **133**, 1–11.
- Silva J. A.; Salomão A. N. & Netto A. M. (1998) Natural regeneration under *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze forest in the genetic reserve of Caçador-SC. *Revista Árvore* **22(2)**, 143–153.
- Soares R. V. (1980) Considerações sobre a regeneração natural da *Araucaria angustifolia*. In: *Problemas Florestais do Gênero Araucaria* (ed IUFRO) pp 173–176. Fundação de Pesquisas Florestais do Paraná, Curitiba.

- Soares R. V. (1990) Fire in some tropical and subtropical South American vegetation types: an overview. In: *Fire in the Tropical Biota* (ed J. G. Goldammer) pp 63-81. Springer-Verlag, Berlin.
- Sousa V. & Hattmer H. H. (2003) Pollen dispersal and gene flow pollen in *Araucaria angustifolia*. *Australian Journal of Botany* **51**, 309–317.
- Souza A. F. (2007) Ecological interpretation of multiple population size structures in trees: the case of *Araucaria angustifolia* in South America. *Austral Ecology* **32**, 524–533.
- Veloso H. P., Rangel-Filho A. L. R. & Lima J. C. A. (1991) *Classificação da Vegetação Brasileira Adaptada a um Sistema Universal*. IBGE, Rio de Janeiro.
- Vieira E. M. & Iob G. (2007) Dispersão e predação de sementes da araucária (*Araucaria angustifolia*). In: *Floresta de Araucária: Ecologia, Conservação e Desenvolvimento Sustentável* (eds T. L. Dutra, A. F. Souza, A. Backes, A. M. L. Zanchet, C. R. Fonseca & G. Ganade). Holos, Ribeirão Preto. No prelo.
- Weachter J. L. (2002). Padrões atuais na flora atual do Rio Grande do Sul. *Ciência & Ambiente* **24**, 93–108.
- Wehr N. J. & Tomazello-Filho M. (2000) Caracterização dos anéis de crescimento de árvores de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze, através da microdensitometria de raios X. *Scientia Forestalis* **58**, 161–170.

4. Seasonal cambium activity in the subtropical rain forest tree *Araucaria angustifolia*^{*†}

Abstract

The information on the timing and dynamics of tree ring formation is essential to assess the seasonal behavior of secondary wood growth and its associated environmental influences. *Araucaria angustifolia* is a dominant species in highland pluvial ecosystems of southeastern South America. Previous investigations indicated that their growth rings are formed annually, but no information exists about the timing of growth ring formation and the environmental triggers influencing cambium activity. In this paper we examine inter- and intra-annual cambial activity in *A. angustifolia*, through anatomical and dendrochronological evidences at two study sites, and model the relationships between regional climate variation and intra-annual tree-ring formation. The results confirm the annual growth ring formation in *A. angustifolia* and indicate that its growth season extends from October to April. Day length and temperature were the main environmental factors influencing the seasonal cambium activity. Our results point out evidences of the dendrochronological potential of *A. angustifolia* for ecological and climatological studies in southeastern South America.

Keywords: cambium activity, growth ring, secondary growth, wood anatomy.

* With collaboration of Emiliano Santarosa, Valério D. Pillar & Fidel A. Roig.

† Formatted according to guidelines for publication in “Trees Structure and Function”.

Introduction

The information on growth rates and age structure in a population of trees offers insights on the dynamics of the system in space and time, which is essential for climate inferences, forest ecology interpretation, ecosystem conservation and sustainable management, especially in a global change scenario (IPCC 2001). Dendrochronological investigations in temperate and arid woodlands have provided valuable information in that sense. In these ecosystems, due to a strong dependence of tree growth to seasonal climate, distinct growth rings of annual resolution allow the construction of age structures and growth rates histories for many species. Furthermore, many of these growth ring series have been largely applied to reconstruct past environmental conditions, allowing for a better understanding of the modern climate variation in a long-term perspective (Schweingruber 1996; Fritzt 1976).

In tropical and subtropical woodlands such studies are harder to implement, since the basic research on wood anatomy and cambium activity is scarce, resulting in lack of knowledge about the timing of tree-ring formation and hence, in realistic calculations of tree age and radial growth (Martínez-Ramos and Alvarez-Buylla 1998; Clark and Clark 1999; Worbes and Junk 1999). Nevertheless, an increasing number of studies have attested the existence of annual growth rings in many tropical tree species and pointed out environmental conditions triggering the seasonal growth (Jacoby 1989; Worbes 2002). The recognition of periodical wood layer formation has increased the use of dendrochronological techniques in the tropics and subtropics with many ecological and environmental applications, particularly in studies of plant dynamics and relationships between growth and environmental conditions (Stahle et al. 1999; Schöngart et al. 2002; Morales et al. 2004).

Seasonality of cambial activity in the tropics has been mostly reported in water stressed environments (Boninsegna et al. 1989; Devall et al. 1995; Worbes 1999; Enquist and Leffler 2001; Worbes et al. 2003; Lisi et al. 2007) and flooded forests (Worbes 1988, 1989; Callado et al. 2001; Schöngart et al. 2002; Dezzeo et al. 2003). However, cyclic production of wood may occur also on mesic and moderately warm environments, such as wet forests (Vetter and Botosso 1989; Fichtler et al. 2003). Despite the evidence of annual growth ring formation in a variety of tropical and subtropical ecosystems, we should reliably demonstrate that cambium activity is seasonally affected by particular environmental factors to avoid misinterpretations arising from growth ring chronologies (Stahle 1999; Worbes 1995, 2002).

Araucaria angustifolia (Bertol.) O. Kuntze (Araucariaceae) is a subtropical conifer, considered as target for dendrochronological studies in the Neotropics (Roig 2000). This is a dioecious tree, characterized by an umbel-like crown and a long straight cylindrical trunk, reaching up to 40 m of height and 2 m of trunk diameter. It occurs in the southern and southeastern Brazilian mountains (also in the NW of Argentina and SE of Paraguay), from 19°15' and 31°30' S and 41°30' to 54°30' W; and between 400 and 1800 m a.s.l., forming the emergent or canopy strata in dense forest stands (commonly know as *Araucaria* forest; Mixed Ombrophylus Forest *sensu* Veloso et al. 1991) and also colonizing natural grasslands at higher altitudes (Klein 1960, Hueck 1972; Reitz and Klein 1966; Carvalho 2003). This species is fundamental for ecosystem structure and functioning, since it achieves high stem density and biomass, and it is directly involved in many ecosystem processes (Klein 1960; Backes et al. 2005; Paise and Vieira 2005; Duarte et al. 2006). Regardless of its great ecological relevance it is

critically endangered due to timber exploitation and habitat depletion (Farjon 2006; Koch 2002).

A. angustifolia forms growth rings, which anatomical boundaries are marked by a thin latewood layer of thick-walled radial flattened tracheids. Dendrochronologic and isotopic evidence support the annual formation of growth rings. Seitz and Kanninen (1989) developed a ring-width chronology with high average correlation among trees ($r=0.6$ for a 54 yr period), indicating an annual growth synchronism between trees of a forest stand in São João do Triunfo (Paraná State). Lisi et al. (2001) found the $\Delta^{14}\text{C}$ concentrations on growth rings of *A. angustifolia*, growing in Camanducaia (Minas Gerais State) and Arapoti (Paraná State), to be in conformity with temporal changes of atmospheric $\Delta^{14}\text{C}$ concentrations by nuclear bomb effects during the 60's, also advocating for an annual ring formation. Growth ring counting reveals this is a long-living species, attaining several hundred years (ca. 400 yr; J.M. Oliveira personal observation).

Despite several indications of seasonal cambium activity in *A. angustifolia*, the timing and the ecological factors involved in the ring formation are not known. In this paper we examine the timing of growth ring formation in *A. angustifolia*, through anatomical and dendrochronological evidence, and investigate relationships between regional environmental variation and intra-annual wood formation

Methods

Ecological setting

The study sites are located in the southern extreme of the species' geographical distribution, at altitudes around 900 m a.s.l. (Fig. 1a). The climate in the study region, as in the entire species distribution, is mild-mesothermic with well-distributed rainfall along the year. The mean annual temperature is 14.5 °C and the mean total annual precipitation is over 2000 mm (Nimer 1989). During the study period (between 2004 and 2006) the monthly mean temperature and total monthly precipitation records were statistically different from long-term weather averages, with warmer and less rainy conditions, especially from October 2004 to February 2005 (Fig. 1b).

Inter-annual cambium activity

The study of annual cambium activity was carried out in eighteen *A. angustifolia* trees, growing in an old-growth forest stand at the Floresta Nacional de São Francisco de Paula (FSP) (Fig 1a; Appendix 1a). We selected single-stemmed canopy trees with no evidence of external damages, in order to reduce growth variations caused by competition and injuries. For each tree, transversal wood sections (cores) were extracted with an increment borer (5.1 mm diameter) in May 2004, August 2005 and August 2006. These cores were taken along the longitudinal axis of the trunk, bottom-up oriented and spaced 5 cm from one another. The cores were mounted in wooden supports, air-dried and mechanically polished with sandpaper of gradually finer grades of grain (from 60 to 600 grains). We inspected and dated the growth rings (rings) with a stereomicroscope following the methods described by Stokes and Smiley (1968). The calendar ages of the rings were assigned according to the Schulman's method (1956).

The rings were measured with the help of a Velmex[®] measurement system, precision of 0.01 mm (Appendix 2). The dating accuracy was checked by cross-synchronization of the obtained time-serie patterns of narrow and wide rings from each tree (Holmes 1983; Stokes and Smiley 1968).

Intra-annual cambium activity

The study of monthly cambium activity was carried out at the Centro de Pesquisas e Conservação da Natureza Pró-Mata (CPM) (Fig 1a). Six canopy trees were selected from areas in forest interior (Appendix 1b) and six from forest-grassland border (Appendix 1c) habitats, following the same criteria selection used on the inter-annual cambium activity study. Wood cores were taken monthly, from April 10th 2005 to August 11th 2006. The cores were extracted, prepared, dated and measured (Appendix 3) as in the inter-annual cambium activity study, but were shorter in order to include the outermost ten growth rings, approximately. In each tree, we compared successive cores to observe changes in wood-anatomy related to cambium activity.

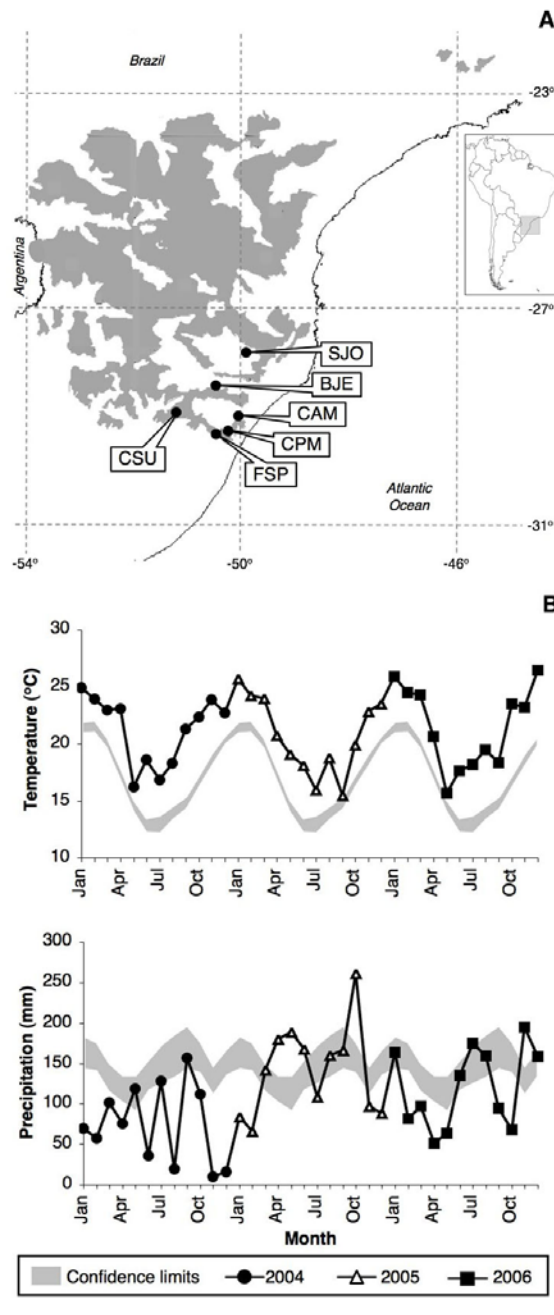


Fig. 1: Location of the study sites and meteorological stations in respect to the natural distribution of *Araucaria angustifolia* (A); monthly averages of temperature and precipitation in the study region (B), comparing years of study (2004, 2005 and 2006) to 95% confidence limits of long-term averages (1961-2003). Study sites: Floresta Nacional de São Francisco de Paula (FSP, 880 m a.s.l.) and Centro de Pesquisas e Conservação da Natureza Pró-Mata (CPM, 900 m a.s.l.); meteorological stations: Caxias do Sul (CSU, 760 m a.s.l.), Cambará do Sul (CAM, 905 m a.s.l.), Bom Jesus (BJE, 1048 m a.s.l.) and São Joaquim (SJO, 1415 m a.s.l.)

We described the cambium activity in terms of beginning and ending production of earlywood and latewood zones, by checking the tracheid morphology in terms of the relative differences in cell wall thickness on the core's margin. Then, we described the cambium activity quantitatively by comparing the width (w_t) of the outermost ring between successive cores (*i.e.*, $t = 1$ to 17th month). The following conceptual model was considered to explain differences in ring width:

$$w_{t+1} - w_t = C + M + E$$

where w is the width of the outermost ring for times t and $t+1$; C is a component related to actual cambium activity (radial growth); M is related to morphological characteristics on the coring positions along the trunk (*e.g.* ring eccentricities and reaction wood); and E is related to unexplained (random) variation. If determination of the growing period is feasible, we may define a k_t coefficient describing the probability for C to be effective, varying from 0 to 1. When the cambium is inactive, $k_t=0$ and C has no influence; when the cambium is active, $k_t > 0$ and C does have some influence. It is important to note that k_t may differ between trees and along time. In order to reduce the influence of the M component a standardization procedure of w_t was performed as follows:

$$z_t = k_t \times \frac{w_t}{\frac{1}{p} \sum_{j=1}^p q_{tj}}$$

where the denominator of the second term is the average width of p reference rings (q_t), defined as the inner rings present and complete in all the cores of a given tree. In this case we used as reference rings those corresponding to 1999 to 2003, which were present in all cores of all trees. Through examination of earlywood and latewood cell production, we determined dormant and growing periods, and considered $k_t=0$ on dormant periods and $k_t=1$ on growing periods.

We also partitioned the z_t series into growing seasons (in this case 2004-2005 and 2005-2006). In order to remove inter-annual variability, $z_{t|y}$ widths belonging to each growing season series y were standardized by the maximum value within the corresponding y series and a standardized radial growth at each time t was computed as:

$$u_t = \frac{z_{t|y}}{\text{SUP } z_{t|y}}$$

where y varied from 1 (2004-2005) to 2 (2005-2006). The radial growth rate (g_t) for a given time t was then calculated as:

$$g_t = \frac{u_{t|y+1} - u_{t|y}}{\Delta_t}$$

The dependence of cambium activity to regional environmental conditions was investigated through exploratory and linear modeling methods. The factors influencing growth were described as monthly (from March 2005 to July 2006) series of day length (in hours), mean air temperature (temperature; in Celsius degrees), total potential evapotranspiration (evapotranspiration; in millimeters) and total precipitation (precipitation; in millimeters). The day length was calculated for the CPM study site, while the remaining (climatic) variables were regional means integrating records of four meteorological stations near to CPM, obtained at the Instituto Nacional de Meteorologia (Fig 1b). Based on correlations between variables, a Principal Component Analysis was performed to highlight environmental trends in time.

Triplot projections (Digby and Kempton 1994) were used to investigate general responses of cambium activity to environmental variation, by computing correlations between ordination axes and cambium activity time series, described for each tree in terms of earlywood production (binary data) and growth rate (continuous data). Linear regression models of cambium activity were fitted on environmental descriptors, using

time series of relative frequency of earlywood production and average radial growth rate (g_t) as predicted variables. Randomization tests were applied to evaluate the statistical significance of the regression models (Manly 1991). The ordination, regression and randomization tests were computed on Multiv software (Pillar 2006).

Since injuries caused by wood coring may influence tree growth characteristics of successive wood cores, a field experiment was performed to evaluate this possible effect. Cores of “injured” trees (sampled for cambium activity research) and “non-injured” trees (canopy *A. angustifolia* trees growing as close as possible to each “injured” tree) were obtained on March 10th 2007. The wood cores were taken, prepared, dated and measured as previously described. Annual radial growth rate series from 1995 to 2006 were calculated for each tree by dividing each ring width by the ring width of the previous year. Based on this data set (24 trees: 12 “injured” and 12 “non-injured”; record time span between 1995 and 2006), we performed correlation analyses to evaluate the coring effect on tree growth, by comparing “injured” and “non-injured” trees. Error probabilities for correlation were generated via randomization, according to methods described in Pillar and Orlóci (1996).

Results

Inter-annual cambial activity

Fourteen out of eighteen trees sampled at FSP were used to evaluate the annual ring production in *A. angustifolia*. The remaining trees did not cross-date due to wood irregularities (*e.g.* missing rings, unclear ring boundaries, reaction wood and damaged cores) and were not considered on further analyses. Those fourteen trees had high correlation coefficients between their corresponding ring-width time series. The mean

cross-correlation within trees was $r=0.87$ ($sd=\pm 0.14$) for a period of 37 yr ($sd=\pm 8$). All these trees formed one ring between May 2004 and August 2005, and another between August 2005 and August 2006. In all the cores, the outermost ring presented well-developed latewood, indicating that the termination of the growing season occurred in autumn-winter months for the years 2004, 2005 and 2006.

Intra-annual cambial activity

The cambial activity described in terms of earlywood and latewood production shows that all trees studied at CPM had finished the formation of the 2004 ring (2004-2005 growing season) and formed the entire 2005 ring (2005-2006 growing season). Nevertheless, the ring development timing had great variation among trees (Fig. 2a). During the 2004-2005 growing season, the ending of earlywood production was between March and May 2005 (April mostly). According to the first appearance of earlywood tracheids in the core's margin, the 2005-2006 growing season initiated between September and December 2005 (October mostly). The production of the earlywood zone ended between February and April 2006 (February mostly). During this growing season, the average time of earlywood formation was five months (minimum 3 months; maximum 7 months). On both growing seasons and trees the earlywood-latewood transition was gradual and the total latewood zone was rather narrow, with a layer of approximately three cells in width. We estimated less than two months of latewood development in all trees and growing seasons. Latewood production occurred between April and July 2005 (May-June mostly) and March-June 2006 (March-April mostly). The dormant period extended between June and November 2005 (July-

September mostly), with average duration of four months (minimum 2 months; maximum 5 months).

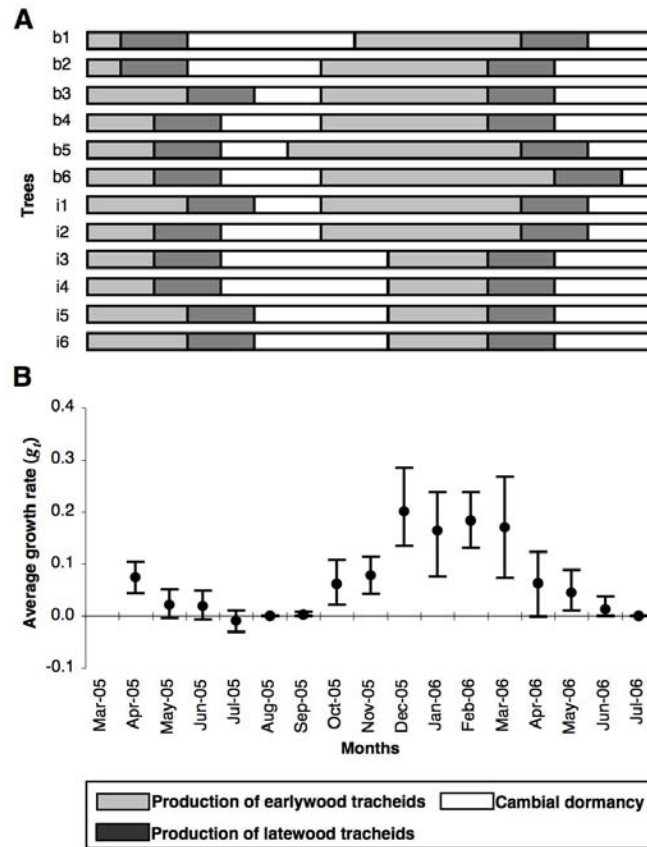


Fig. 2: Temporal variations of cambium activity described by earlywood-latewood production (A) and average growth rate with 95% confidence limits (B). Legend: forest-grassland border trees (b); forest interior trees (i).

The temporal variation of growth rate is in agreement with the earlywood-latewood development. In April 2005 and from October 2005 to March 2006, periods of earlywood production, the average growth rate was positive; while from May to June 2005 and April to June 2006, periods of latewood production, the average growth rate was null or marginally positive. During the 2005-2006 growing season, the growth rate curve was smooth and unimodal, attaining higher values from December 2005 to March

2006. Marginally negative growth rates were observed on some trees, indicating that some effect of morphological irregularities persisted despite the standardization procedures (Fig. 2b).

Links between cambial activity and environmental factors

The first ordination axis (68% of the total variance) defined a gradient of day length, temperature and evapotranspiration from winter to summer months (for those variables $r > 0.9$), and the second axis (25%) defined a gradient of precipitation ($r = 1.0$) (Fig. 3). Triplot projections indicated a homogeneous response of cambium activity among trees to regional environmental variation. The trees presented a positive association of earlywood production to the first axis (mean $r = 0.74$; $sd = \pm 0.12$) and no association to the second axis (mean $r = -0.08$; $sd = \pm 0.11$) (Fig. 3a). Growth rate showed similar trends to the first axis (mean $r = 0.59$; $sd = \pm 0.18$), but a negative association to the second axis (mean $r = -0.30$; $sd = \pm 0.11$) (Fig. 3b). These results indicated a strong direct response of cambium activity (plus increase in cell size), reflected in earlywood production and growth rate, to evapotranspiration, temperature and day length; while a weak inverse response was observed in relation to precipitation.

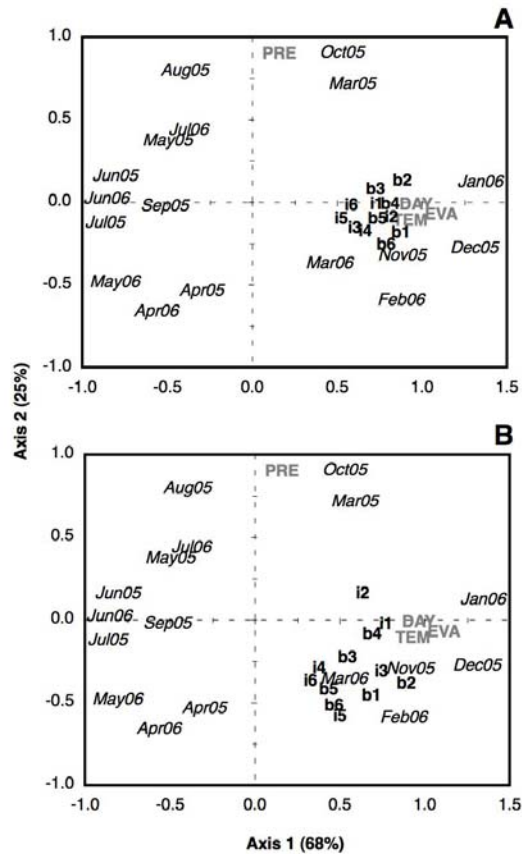


Fig. 3: Principal Component Analysis of months (from March 2005 to July 2006) on regional environmental variables (DAY, day length; TEM, temperature; EVA, evapotranspiration; PRE, precipitation) and correlation between ordination axes and trees, described by temporal series of earlywood production (A) and growth rate (B). The ordination (same on A and B) was computed on correlations between environmental variables. Legend: forest-grassland border trees (b); forest interior trees (i).

Since day length, temperature and evapotranspiration were highly correlated (see Fig. 3) we applied a co-factorial modeling to describe cambium activity in terms of environmental variables. According to that analysis, day length and temperature (only the fraction not associated to day length; 47% of its total variance) are the factors that better explained cambium activity, while evapotranspiration (only the fraction not associated to day length and temperature; 4% of its total variance) and precipitation did

not add relevant information to the model. Earlywood production and growth rate were therefore explained by the following adjusted regression models:

$$e_t = -0.955 + 0.12 \times d_t + 0.094 \times h_t'$$

$$g_t = -0.148 + 0.019 \times d_t + 0.017 \times h_t'$$

where e_t is the relative frequency of trees producing earlywood tracheids in a given month t ; d_t is the day length; h_t' is the variance of temperature not explained linearly by d_t (the residuals of $h_t = \alpha + \beta d_t$); and g_t is the growth rate. Those models explained *ca.* 80% of earlywood production ($R^2=0.81$; $p=0.0001$) and growth rate ($R^2=0.79$; $p=0.0001$), confirming the growth-environment relationship evidenced on the first ordination axis.

Coring effect on tree growth

The analyses of coring effect on tree growth revealed that the association between “injured” and “non-injured” trees was scale dependent. Considering annual growth rates of each individual from 1995 to 2003, a period prior to wood coring, there was no significant correlation between “injured” and “non-injured” nearby trees. This pattern persisted during the 2004-2006 period, after wood coring started. However, when relating the average time series of “injured” and “non-injured” trees, we found a positive correlation pattern that was not apparently modified after coring started (Fig. 4; Table 1).

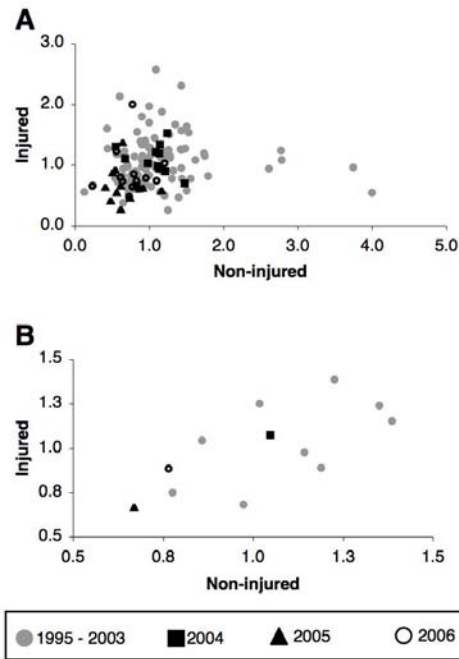


Fig. 4: Association between annual radial growth rate of “injured” and “non-injured” trees. Injured trees *versus* non-injured nearby trees (A) and average series of injured *versus* non-injured trees (B). The points identify calendar year observations.

Table 1: Association between annual radial growth rate of “injured” (I) and “non-injured” (N) trees in different periods, considering individual nearby tree series and average series of “injured” and “non-injured” trees. Correlation coefficient, r ; sample size, n ; and error probability, p .

Period	Individual nearby series			Average series		
	$r(I;N)$	n	$p(r^{md} \geq r)$	$r(I;N)$	n	$p(r^{md} \geq r)$
1995-2006	0.05	144	0.6209	0.68	12	0.0174
1995-2003	0.11	108	0.2004	0.57	9	0.1060
2004-2006	0.23	36	0.1852	0.95	3	0.3238

Discussion

High cross-correlation of ring-width series within trees at FSN demonstrates that patterns of narrow and wide rings in *A. angustifolia* could be used as reference to the synchronization between cores, allowing for the determination of the ring formation timing, in a similar way of cambial wounding methods (Mariaux 1967; Détienne 1989). This method was formerly used to determine annual ring formation on other tropical and subtropical species such as *Cedrela angustifolia* and *Juglans australis* growing in northeast Argentina (Villalba et al. 1985). Ash (1983) evaluated the annual formation of rings in two Araucariaceae in Australia, *Agathis robusta* and *Araucaria cunninghamii*, and found that most of the trees formed one ring per year, but also many anomalies were observed, such as false and missing rings. Missing rings are known to occur in *A. angustifolia* (Seitz and Kanninen 1989), and were also verified in some of our cores.

Our results, in agreement to previous dendrochronological (Seitz and Kanninen 1989) and dendroisotopical (Lisi et al. 2001) studies, are a reliable indication of seasonal ring formation in *A. angustifolia*. All the analyzed trees at FSP (14) and CPM (12) produced one ring per year during their respective study period (from May 2004 to August 2006 in FSP and from April 2005 to August 2006 in CPM). Such extensive confirmation of seasonal wood-layer formation is needed to support the development of tree-ring chronologies with tropical and subtropical species (Stahle 1999; Worbes 1995, 2002).

Monthly coring of trees at CPM provided a better assessment of the ring development timing. In general terms, the first earlywood tracheids were formed in October; earlywood production persisted until March, with higher growth rates from December to March; the growth rate became to be lower and a narrow band of latewood

tracheids was formed between April and May, finishing the growth ring formation. Similar growing periods were reported elsewhere in tropical and subtropical species, but showing a variety of environmental triggers of seasonal growth. *Cedrela fissilis*, growing in subtropical rain forests of Paraná (Brazil), forms growth rings between October and March, probably in response to the temperature variation (Dünisch 2005). *Cedrela odorata* and *C. fissilis* growing in tropical forests of Mato Grosso (Brazil) develop growth rings from September to May and October to April, respectively, in response to the seasonal rainfall regime (Dünisch et al. 2003; Dünisch 2005). The same pattern has been observed in many tree species from tropical forests with seasonal rainfall in São Paulo, Brazil (Lisi et al. 2007). Seasonal growth was determined by temperature and day length variation on three tree species growing in a subtropical forest with seasonal rainfall regime in Veracruz (Mexico) (Yáñez-Espinosa et al. 2006). Cambium activity in *Dillenia indica*, growing in subtropical wet forest of Northeast India, is influenced by seasonal temperature cycles (Venugopal and Liangkuwang 2007). In a wet tropical rain forest of Costa Rica, the secondary growth in many species has annual periodicity, but the seasonal environmental triggers are still unknown (Fichtler et al. 2003). *Agathis australis*, a subtropical Araucariaceae of New Zealand, forms seasonal growth rings between September and May (Buckley et al. 2000). Seasonal growth of *Araucaria cunninghamii* seems to be mainly determined by temperature, while in *Agathis robusta* precipitation might also be a relevant factor over growth (Ash 1983). Despite the great ecological variation, many tropical and subtropical tree species do present seasonal growth and have similar growth timing. The major differences between tropical and subtropical seasonal-growing trees lie on the

environmental determinants of the periodic growth: temperature and precipitation seems to be the major triggers in subtropical and tropical forests, respectively.

According to our findings, a complex of day length and temperature is the major environmental factor determining secondary growth seasonality in *A. angustifolia*. Since evapotranspiration is highly associated to those variables it is also a good predictor of cambial activity. Precipitation is not relevant in determining seasonal growth periods in *A. angustifolia*, but water availability might be a relevant factor on tree growth when inter-annual variation is considered. The relationships we found between seasonal cambium activity and regional environment are consistent with long-term climate variation within the species range, where well defined annual cycles are observed for temperature, but not for precipitation. Furthermore, investigations carried out in a Mixed Ombrophylus Forest in Paraná (Brazil) found the day length and temperature as important environmental triggers of seasonal phenological patterns among many plant life-forms (Marques et al. 2004). A broad anatomical study of woody species in Brazil indicated that the growth rings are positively associated to subtropical climatic conditions (Alves and Angyalossy-Alfonso 2000). Since phenology and cambium activity are associated, we may conjecture that many other species in the Mixed Ombrophylus Forest produce seasonal growth rings in response to the intra-annual climate variation.

Our results corroborate previous studies concerning annual growth rings in *A. angustifolia*, and thus conform a strong prove of reliable seasonal growth. The analytical methodology developed was efficient in determining the intra-annual timing of growth ring formation and the monthly radial increment. Furthermore, comparisons of annual growth rates on “injured” and “non-injured” trees suggest that wood coring

had no effect on the annual tree-growth rate, or at least, the effect was not stronger than any other source of variation not considered in this analysis. Thus, the coring procedure was not likely to bias the estimations of cambium activity.

The resulting growth time series could be used to evaluate growth-environmental relationships, regardless some negative growth rates suggesting that the standardizations we used probably did not completely remove non-growth related factors (*M* and *E*). For the first time we show the regional environmental factors triggering the seasonal cambium activity in *A. angustifolia*, indicating that evapotranspiration, temperature and day length are highly correlated factors to seasonal wood growth. Experimental research under natural and controlled conditions may provide answers for individualistic effects of those variables on cambium activity. The great variation on onset and ending dates among trees, as well as on growth rates, indicate that timing of cambium activity in *A. angustifolia* is a complex phenomenon, which deserves more ecological investigation.

Acknowledgments

This research was funded by the Inter-American Institute for Global Change Research (Grants SGP II 03SGP211-223 and CRNII 005) and Conselho Nacional de Pesquisa e Desenvolvimento Tecnológico (CNPq) for project founding and scholarships; to Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio Grande do Sul (FAPERGS) and Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior for scholarships; and to Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (IBAMA) and Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (PUCRS) for allowing field studies and facilities at FSP and CPM, respectively.

References

- Alves ES and Angyalossy-Alfonso V (2000) Ecological trends in the wood anatomy of some Brazilian species. 1. Growth rings and vessels. IAWA J. 21(1): 3-30
- Ash J (1983) Growth rings in *Agathis robusta* and *Araucaria cunninghamii* from tropical Australia. Aust. J. Bot. 31: 269-275
- Backes A; Prates, F. and Viola, MG (2005) Produção de serapilheira em Floresta Ombrófila Mista, em São Francisco de Paula, Rio Grande do Sul, Brasil. Acta Bot. Bras. 19(1): 155-160
- Boninsegna JA, Villalba R, Amarilla L and Ocampo J (1989) Studies on tree rings, growth rates and age-size relationships of tropical tree species in Misiones, Argentina. IAWA Bull. 10(2):161-169
- Buckley B, Ogden J, Palmer J, Fowler A and Salinger J (2000) Dendroclimatic interpretation of tree-rings in *Agathis australis* (kauri). 1. Climate correlation functions and master chronology. J. R. Soc. N. Z. 30(3): 283-275
- Callado CH, Neto SJS, Scarano FR and Costa CG (2001) Periodicity of growth rings in some flood-prone trees of Atlantic Rain Forest in Rio de Janeiro, Brazil. Trees 15: 492-497
- Carvalho PER (2003) Espécies Arbóreas Brasileiras. Embrapa Informação Tecnológica, Brasília
- Clark DA and Clark DB (1999) Assessing the growth of tropical rain forest trees: issues for forest modeling and management. Ecol. Appl. 9(3): 891-997
- Détienne P (1989) Appearance and periodicity of growth rings in some tropical woods. IAWA Bull. 10(2): 123-132

- Devall MS, Parresol BR and Wright SJ (1995) Dendroecological analysis of *Cordia alliodora*, *Pseudobombax septenatum* and *Annona spraguei* in Central Panama. IAWA J. 16(4):411-424
- Dezzeo N, Worbes M, Ishii I and 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
- Digby PGN and Kempton RA (1994) Multivariate Analysis of Ecological Communities. Chapman and Hall, London
- Duarte LS, Dos Santos MMG, Hartz SM and Pillar VD (2006) The role of nurse plants in Araucaria forest expansion over grassland in south Brazil. Austral Ecol. 31: 520-528
- Dünisch O (2005) Influence of the El-niño southern oscillation on cambial growth of *Cedrela fissilis* Vell. in tropical and subtropical Brazil. J. Appl. Bot. Food Qual. 79: 5-11
- Dünisch O, Ribeiro V, Montóia R and Bauch J (2003) Dendroecological investigations on *Swietenia macrophylla* King and *Cedrela odorata* L. (Meliaceae) in the central Amazon. Trees 17: 244-250
- Enquist BJ and Leffler AJ (2001) Long-term tree ring chronologies from sympatric tropical dry-forest trees: individualistic responses to climatic variation. J. Trop. Ecol. 17: 41-60
- Farjon A (2006) *Araucaria angustifolia*. In: IUCN. 2006 IUCN Red List of Threatened Species [online]. Available from <http://www.iucnredlist.org>

- Fichtler E, Clark DA and Worbes M (2003) Age and long-term growth of trees in an old-growth tropical rain forest, based on analyses of tree rings and ^{14}C . *Biotropica* 35(3): 306-317
- Fritz HC (1976) *Tree rings and climate*. Academic Press, London
- Holmes LR (1983) Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-ring Bull.* 43: 69-78
- Hueck K (1972) *As Florestas da América do Sul*. Ed. da Universidade de Brasília, Brasília
- IPCC (2001) *Climate Change 2001: The Scientific Basis*. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge and New York
- Jacoby GC (1989) Overview of tree-ring analysis in tropical regions. *IAWA Bull.* 10(2): 99-108
- Klein RM (1960) O aspecto dinâmico do Pinheiro Brasileiro. *Sellowia* 12: 17-48
- Koch Z (2002) *Araucária: a Floresta do Brasil Meridional*. Olhar Brasileiro, Curitiba
- Lisi CS, Pessenda LCR, Tomazello-Filho M and Rozanski K (2001) ^{14}C Bomb effect in tree rings of tropical and subtropical species of Brazil. *Tree-ring Res.* 57(2): 191-196
- Lisi CS, Tomazello-Filho M, Botosso PC, Roig FA, Maria VRB, Ferreira-Fedele L and Voigt ARA (2007) Tree-ring formation, radial increment periodicity, and phenology of tree species from a seasonal semi-deciduous forest in southeast Brazil. Submitted to *IAWA J.*
- Manly BFJ (1991) Regression analysis. In: Manly BFJ *Randomization and Monte Carlo Methods in Biology*. Chapman and Hall, London, pp 91-111

- Mariux A (1967) Les cernes dans les bois tropicaux africains, nature et périodicité. B. F. Trop. 113: 3-14
- Marques MCN, Roper JJ and Salvalaggio APB (2004) Phenological patterns among plant life-forms in a subtropical forest in southern Brazil. Plant Ecol. 173(2): 203-213
- Martínez-Ramos M and Alvarez-Buylla ER (1998) How old are tropical rain forest trees? Trends Plant Sci. 3(10): 400-405
- Morales MS, Villalba R, Grau HR and Paolini L (2004) Rainfall-controlled tree growth in high-elevation subtropical treelines. Ecology 85(11): 3080-3089
- Nimer E (1989) Climatologia do Brasil. 2ª ed. IBGE, Rio de Janeiro
- Paise G and Vieira EM (2005) Produção de frutos e distribuição espacial de angiospermas com frutos zoocóricos em uma Floresta Ombrófila Mista no Rio Grande do Sul, Brasil. Rev. Bras. Bot. 28(3): 615-625
- Pillar VD (2006) MULTIV. Multivariate Exploratory Analysis, Randomization Testing and Bootstrap Resampling. User's Guide v. 2.4. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre [online]. Available from <http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br>
- Pillar VD and Orlóci L (1996) On randomization testing in vegetation science: multifactor comparison of relevé groups. J. Veg. Sci. 7: 585-592
- Reitz R and Klein RM (1966) Araucariaceas. Flora Ilustrada Catarinense. Herbário Barbosa Rodriguez, Itajaí
- Roig FA (2000) Dendrocronología en los bosques del Neotrópico: revisión y prospección futura. In: Roig FA (ed) Dendrocronología em América Latina. EDIUNC, Mendoza, pp 307-355

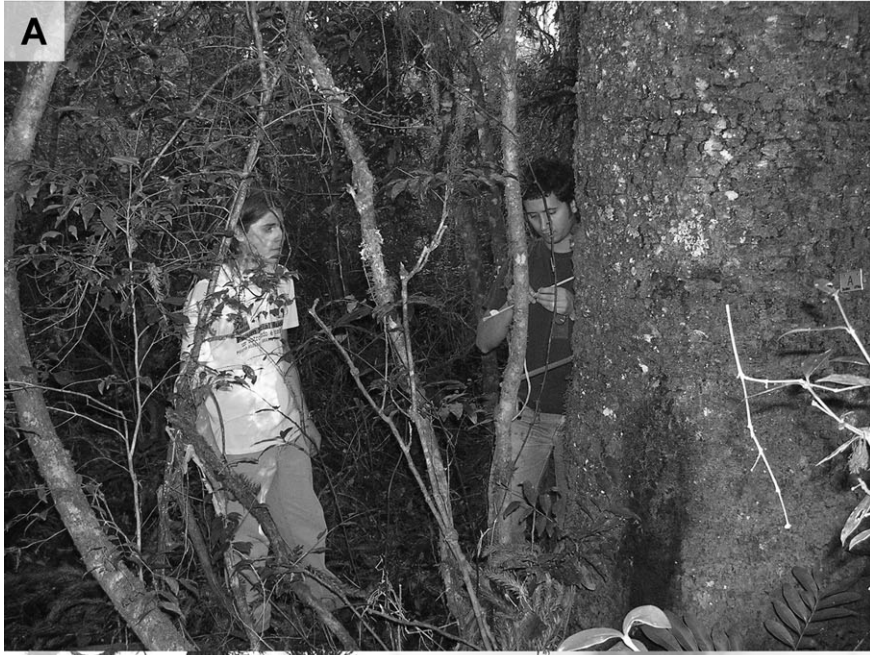
- Schöngart J, Piedade MTF, Ludwigshausen S, Hornas V and Worbes M (2002) Phenology and stem-growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forests. *J. Trop. Ecol.* 18: 581-597
- Schulman E (1956) *Dendroclimatic Change in Semiarid America*. University of Arizona Press, Tucson
- Schweingruber FH (1996) *Tree Rings and Environment: Dendroecology*, Hall Haupt Publishers, Berne and Stuttgart
- Seitz RA and Kanninen M (1989) Tree ring analysis of *Araucaria angustifolia* in Southern Brazil: preeliminary results. *IAWA Bull.* 10(2): 170-174
- Stahle D (1999) Useful strategies for the development of tropical tree-ring chronologies. *AIWA J.* 20(3): 249-253
- Stahle DW, Mushove PT, Cleaveland MK, Roig F and Haynes GA (1999) Management implications of annual growth rings in *Pterocarpus angolensis* from Zimbabwe. *For. Ecol. Manage.* 124: 217-229
- Stokes MA and Smiley TL (1968) *An Introduction to Tree-ring Dating*. The University of Chicago Press, Chicago and London
- Veloso HP, Rangel-Filho ALR, Lima JCA (1991) *Classificação da Vegetação Brasileira Adaptada a um Sistema Universal*. IBGE, Rio de Janeiro
- Venugopal N and Liangkuwang MG (2007) Cambial activity and annual rhythm of xylem production of elephant apple tree (*Dillenia indica* Linn.) in relation to phenology and climatic factor growing in sub-tropical wet forest on northeast India. *Trees* 21: 101-110
- Vetter RE and Botosso PC (1989) Remarks on age and growth rate determination of Amazonian trees. *IAWA J.* 10(2): 133-145

- Villalba R, Boninsegna JA and Holmes RL (1985) *Cedrela angustifolia* and *Juglans australis*: two new tropical species useful in dendrochronology. *Tree-ring Bull.* 45: 25-35
- Worbes M (1988) Variety in structure of annual growth zones in *Tabebuia barbarta* (E. Mey) Sandw., Bignoniaceae, a tropical tree species from Central Amazonian inundation forests. *Dendrochronologia* 6: 71-89
- Worbes M (1989) Growth rings, increment and age in inundation forests, savannas and a mountain forest in the neotropics. *IAWA J.* 10(2): 109-122
- Worbes M (1995) How to measure growth dynamics in tropical trees. *IAWA J.* 16(4): 337-351
- Worbes M (1999) Annual growth rings, rainfall-dependent growth and long-term growth patterns of tropical trees from the Caparo Forest Reserve in Venezuela. *J. Ecol.* 87: 391-403
- 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
- Worbes M and Junk WJ (1999). How old are tropical trees? The persistence of a myth. *IWA J.* 20(3): 255-260
- Worbes M, Staschel R, Roloff A and Junk W J (2003) Tree ring analysis reveals age structure, dynamics and wood production of a natural forest stand in Cameroon. *For. Ecol. Manage.* 173:105-123
- Yáñez-Espinosa L, Terrazas T and López-Mata (2006) Integrated analysis of tropical trees growth: a multivariate approach. *Ann. Bot.* 98: 637-645

Appendix

Appendix 1: Study sites. Floresta Nacional de São Francisco de Paula: taking wood cores of an *Araucaria angustifolia* tree (A). Centro de Pesquisas e Conservação da Natureza Pró-Mata: road crossing the area where we sampled trees in forest interior habitat (B) and area where we sampled trees in forest border habitat (C).

In the next page.



Appendix 2: Ring-width series (in millimeters) of trees sampled annually at Floresta Nacional de São Francisco de Paula (fourteen cross-dated trees). Codes identify trees (FSP01 to FSP20) and sample dates (a or b: May 2004; x or y: August 2005; and z: August 2006). The cores are stored recorded at the Quantitative Ecology Laboratory, Ecology Department, UFRGS.

Growth ring	FSP01b	FSP02a	FSP03a	FSP04a	FSP05a	FSP06a	FSP08b	FSP11b	FSP12a	FSP13a	FSP14b	FSP17b	FSP19a	FSP20a
2003	1.3	2.1	2.5	1.1	0.9	0.9	1.1	1.2	3.4	1.6	1.1	1.9	2.6	1.1
2002	1.6	2.9	5.6	1.2	1.1	0.9	1.1	0.4	3.0	2.4	2.4	2.9	1.2	0.8
2001	1.8	3.2	6.2	1.1	0.3	1.6	0.4	1.0	3.6	3.1	3.5	5.0	1.4	1.3
2000	2.7	2.2	3.8	2.2	0.5	3.2	1.8	0.9	3.6	3.1	3.2	6.0	1.6	1.9
1999	5.3	3.3	1.1	1.2	1.0	2.7	0.8	1.8	3.9	5.9	3.2	7.4	1.4	4.9
1998	3.7	3.0	1.2	1.3	0.7	2.2	1.7	1.9	2.8	4.0	2.1	8.7	0.7	5.3
1997	2.7	1.5	1.1	1.3	0.4	5.1	0.4	2.3	2.9	1.2	1.3	9.2	1.7	4.0
1996	3.4	1.9	1.4	1.2	1.3	3.7	1.0	1.9	3.6	2.7	2.4	11.1	2.2	0.9
1995	2.9	1.7	1.7	1.0	0.9	0.8	1.3	1.3	3.5	2.3	2.8	9.2	1.9	0.7
1994	2.4	2.0	1.6	1.0	3.5	0.3	0.6	1.3	3.6	2.6	3.2	7.7	1.9	1.2
1993	3.8	1.9	2.1	1.0	4.3	0.2	0.9	1.4	3.4	3.5	4.2	6.5	1.4	1.3
1992	5.1	2.0	3.0	1.3	3.1	0.8	1.0	2.9	3.9	3.9	5.0	2.2	1.5	3.7
1991	2.7	0.7	3.0	1.2	5.0	0.4	1.7	6.7	3.4	3.2	4.5	0.6	1.5	3.9
1990	1.6	0.8	3.1	1.3	4.5	1.1	1.6	6.3	3.6	4.3	2.7	1.0	1.9	3.0
1989	1.8	1.0	1.8	0.9	4.6	1.3	0.7	6.9	3.1	5.1	1.9	0.8	1.3	1.2
1988	1.8	0.8	2.3	1.4	2.2	1.5	0.4	8.1	4.0	6.7	1.4	1.9	1.6	0.8
1987	1.5	0.7	3.7	1.1	1.2	1.9	0.5	6.7	3.2	6.4	1.8	2.9	1.3	0.8
1986	1.7	1.1	2.3	1.0	0.8	1.1	1.3	6.6	4.0	7.0	1.1	1.1	1.9	0.9
1985	2.5	2.3	3.7	1.0	0.8	0.7	1.9	6.4	4.1	8.4	1.3	3.8	3.5	2.3
1984	2.4	2.7	1.8	1.1	1.6	0.8	2.2	6.1	3.9	7.4	1.8	4.4	3.4	4.9
1983	3.6	3.2	1.2	1.3	3.4	1.0	1.0	7.2	4.3	5.2	1.6	5.6	2.9	8.2
1982	4.7	2.5	0.8	2.1	1.9	0.9	0.6	5.7	3.8	4.6	2.6	1.8	3.2	4.8
1981	2.4	2.0	0.8	1.2	2.3	1.1	1.3	4.2	3.3	3.4	2.4	1.0	4.0	3.6
1980	5.4	2.1	1.2	1.6	3.3	2.1	2.0	4.1	3.5	2.1	1.9	0.6	6.6	1.4
1979	9.2	2.5	1.8	1.4	4.6	2.1	1.5	3.0	3.8	2.4	2.5	0.7	4.6	0.6
1978	6.9	3.0	1.3	2.3	7.5	3.4	3.4	3.8	2.6	1.6	1.8	1.7	4.2	0.7
1977	5.6	2.7	2.6	2.5	0.0	1.8	4.7	3.2	2.3	1.1	1.7	2.4	6.2	1.7
1976	5.8	2.6	6.4	2.4	2.4	1.7	3.0	4.0	3.0	1.5	3.1	3.2	7.1	2.3
1975	5.3	3.7	9.1	3.1	1.9	1.8	3.8	8.8	2.7	1.4	3.0	3.8	8.0	3.9
1974	5.6	3.9	8.2	2.3	3.2	2.1	3.2	10.6	3.5	1.6	4.9	3.5	8.7	4.3
1973	2.9	4.0	2.9	1.6	3.0	1.9	1.8	9.5	3.0	1.6	5.4	3.0	8.7	4.5
1972	4.5	3.9	2.1	1.6	3.4	2.2	0.7	9.8	3.3	1.7	7.2	1.0	10.7	5.4
1971	4.8	3.3	0.7	1.2	3.9	1.9	1.4	8.0	3.8	1.8	8.7	4.6	6.6	5.2
1970	3.4	3.7	2.2	1.4	4.8	1.7	0.2	5.9	3.4	2.2	5.9	4.1	6.4	5.9
1969	4.7	3.7	1.9	2.3	4.2	1.3	0.3	4.1	3.8	2.1	5.3	2.3	6.5	5.9
1968	4.8	3.6	1.3	1.3	3.0	1.9	0.6	2.8	4.1	2.1	5.5	3.9	6.0	3.3
1967	3.6	3.6	1.8	2.4	2.5	1.5	0.3	1.0	3.7	2.3	6.4	3.8	8.2	4.2
1966	3.2	2.5	2.7	1.3	1.3	3.2	1.1	2.1	4.4	3.6	9.1	2.3	6.5	4.9
1965	1.9	3.2	1.7	1.7	2.5	2.3	1.8	4.5	4.0	3.8	7.4	1.2	6.8	5.4
1964	4.6	2.5	1.2	2.4	3.1	2.9	1.3	2.9	3.7	4.4	6.7	2.2	8.4	7.5
1963	5.4	3.6	0.9	2.1	4.7	2.3	1.7	3.3	4.6	4.0	9.4	4.2	7.4	8.3
1962	5.9	2.4	1.5	2.1	2.9	0.8	2.6	2.3	2.7	2.7	10.3	4.1	7.2	6.1
1961	4.6	2.5	2.5	3.6	3.7	1.0	4.1	5.1	1.7	11.6	3.9	3.9	5.3	3.2
1960	4.4	2.0	3.3	3.3	5.9	1.1	5.2	6.4	1.8	11.8	4.5	4.5	5.2	2.2
1959	2.2	1.8	3.4	3.5	2.6	2.1	5.0	5.7	1.6	8.8	8.8	2.2	4.4	1.8
1958	5.1	3.1	4.1	2.1	2.2	2.9	2.8	5.2	9.1	1.8	9.1	0.6	5.1	1.7
1957	6.1	5.0	6.4	2.1	3.2	5.8	3.4	4.9	2.3	8.4	1.1	6.9	1.8	
1956	1.3	4.5	6.6	1.9	4.7	5.7	4.1	5.1	5.4	11.6	3.6	5.7	6.3	2.7
1955	1.2	4.5	8.6	2.1	4.4	6.7	3.0	0.7	5.2	8.2	7.1	9.2	5.6	
1954	4.8	4.6	5.3	2.4	3.0	4.2	3.8	1.5	5.6	7.6	11.1	7.3	4.8	
1953	4.8	5.6	5.3	3.2	2.2	5.9	3.0	3.9	3.3	6.7	11.8	8.8	6.4	
1952		5.6	5.6	3.3	3.0	5.0	4.6	6.1	4.0	6.1	10.4	12.0	6.6	
1951		6.3	4.6	2.6	2.9	3.4	2.5	7.6	6.4	5.2	9.1	11.1	5.6	
1950		6.7	2.5	1.5	4.1	2.0	3.7		7.0	6.7	9.2	10.6	6.2	
1949		5.8	3.6	1.0	6.2	1.9	1.2		10.5	3.2	9.4	12.0	6.0	
1948		5.1	2.0	2.9	8.4	2.2	1.8		12.7	5.0	9.0		4.0	
1947		4.6	3.4	4.1	6.5	3.0	1.0		9.5	6.2	9.3		3.5	
1946		5.3	2.2	4.2	4.3	2.1	2.4		6.6	4.7	10.7		2.1	
1945		3.6	2.3	4.8	0.9	5.4	6.7		2.3	3.7	10.2		3.2	
1944		4.9	2.3	4.7	0.3	6.9	9.0		4.3	3.6	11.1		4.6	
1943		5.4	4.7	4.1	1.3	7.5			3.5	4.1	16.5		6.7	
1942		5.4	6.6	3.7	2.7	5.5			3.5	4.9	5.8		7.7	
1941		4.7	8.1	2.7	4.1				5.7	5.6	6.1		10.0	
1940		5.8	8.9	2.5	5.1				6.4	6.6			8.1	
1939		4.9	7.1	2.4	3.5				3.3	9.7			6.5	
1938		4.6		2.8	1.2				5.2	6.7			6.7	
1937		5.0		3.4	2.2				4.0	6.8			5.0	
1936		6.0		3.5	2.7				2.5	8.0				
1935		5.8		2.6	3.5				5.2					
1934		5.4		4.1	4.2				3.4					
1933				3.6	4.8				7.9					
1932				2.9	6.5				14.2					
1931				1.7	6.8				8.4					
1930				3.1	6.6				5.2					
1929				3.2	5.2				9.6					
1928				4.1	5.0				1.9					
1927				3.6	4.9				4.1					
1926				5.2	6.3				3.0					
1925				5.3	6.1				3.5					
1924				2.8					2.5					
1923									3.5					
1922									1.8					
1921									1.6					
1920									2.4					
1919									2.1					
1918									2.1					
1917									4.3					
1916									3.3					
1915									5.6					
1914									1.5					
1913									4.6					
1912									10.7					
1911									7.5					
1910									3.4					
1909									3.9					

Appendix 2: continued.

Growth ring	FSP01z	FSP02z	FSP03z	FSP04z	FSP05z	FSP06z	FSP08z	FSP11z	FSP12z	FSP13z	FSP14z	FSP17z	FSP19z	FSP20z
2005	4,5	4,9	4,2	2,9	3,6	3,7	3,1	4,2	3,5	6,4	4,5	2,4	5,7	2,8
2004	1,9	3,7	4,5	1,2	0,8	1,1	1,9	1,7	2,7	2,2	3,2	1,9	6,1	1,9
2003	1,5	2,8	1,8	1,1	0,7	1,1	1,2	1,0	2,9	2,0	1,2	2,0	2,5	1,3
2002	1,6	3,0	4,5	1,1	0,4	0,8	1,0	0,7	3,0	2,3	2,3	2,9	1,4	1,0
2001	2,0	3,0	6,2	1,6	0,5	1,6	0,9	1,1	3,5	3,2	3,3	5,0	1,6	1,4
2000	3,1	2,5	3,7	1,3	0,5	3,4	1,9	1,1	3,3	3,8	3,2	6,3	1,0	1,3
1999	5,3	3,6	0,7	1,5	0,8	2,7	1,1	1,7	3,3	5,5	2,7	6,1	1,2	1,6
1998	3,9	2,4	0,9	1,2	0,7	2,1	1,9	2,0	2,7	3,8	2,2		0,9	1,5
1997	2,6	0,7	1,1	0,5	0,3	5,3	0,4	2,0	2,8	1,4	1,1		1,5	0,7
1996	2,8	1,9	1,3	1,3	1,4	3,0	1,3	1,9		3,0	2,3		1,6	1,9
1995	2,9	1,5	1,4	1,5	1,3	0,6	1,3	1,1		1,8	2,1		1,8	1,4
1994	2,2	1,6	1,4	0,7	3,0	0,6	0,8	0,9			3,2		1,5	1,6
1993	3,4	1,7	2,2	0,7	3,9	0,5	1,0	1,5			4,1		1,3	2,0
1992	4,5	1,7	3,0	0,9	1,1	0,7	1,0	2,4			5,4		1,5	1,5
1991	2,3	0,8	3,4	0,7	4,6	0,9	1,8	6,2			4,8		1,7	0,9
1990	1,5	0,9	3,5	1,5	4,8	1,2	1,7	6,3			3,1		1,9	0,5
1989		0,9	1,7	1,6	6,1	1,1	0,4	7,3			2,3		1,7	0,7
1988		0,8	2,6	1,8	0,0	2,1	0,4				1,7		1,5	0,9
1987		0,6	3,6	1,4	2,7	1,5	0,5				1,5		1,8	1,1
1986			2,6	1,6	1,8	0,4	1,3				1,6		2,2	0,7
1985			3,2	1,8	0,7	0,9	1,8				1,1		2,8	0,9
1984			1,5	1,6	1,8	0,7	2,3						3,0	1,1
1983			1,4	1,3	4,2	0,8	0,3						3,3	1,3
1982			0,8	2,0	2,2	0,5	1,0						2,8	1,2
1981			0,9	1,3	1,8	0,9	1,5						4,0	0,8
1980			0,8	2,4	2,8	1,7	1,6							0,5
1979			0,6	2,3		1,9	1,6							0,7
1978			1,1	2,3		3,3	3,1							0,3
1977			1,4	2,9		1,6	5,2							1,5
1976			1,6	2,8		1,3	3,3							2,7
1975			2,8	3,4		1,4								4,5
1974						1,8								4,1
1973						1,5								4,3
1972						1,8								3,0
1971						1,7								
1970						1,5								

Appendix 3: Ring-width series (in milimeters) of trees sampled monthly at Centro de Pesquisas e Conservação da Natureza Pró-Mata. Codes identify trees (CPM01 to CPM06, forest border trees; CPM07 to CPM12, forest interior trees) and sample dates (from a: April 2005 to q: August 2006). The cores are recorded at the Quantitative Ecology Laboratory, Ecology Department, UFRGS.

	Growth ring															
	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005
CPM01a										8,2	5,1	5,4	4,5	4,9	3,0	
CPM01b								9,6	7,9	8,0	5,6	5,7	4,8	4,8	3,0	
CPM01c								9,4	7,9	8,1	5,6	5,7	4,8	4,9	3,0	
CPM01d							10,4	9,2	7,8	8,1	5,5	5,8	4,8	5,0	3,1	
CPM01e	8,0	8,7	6,9	6,0	4,3	9,5	10,1	9,1	7,3	7,7	5,6	6,1	5,2	5,0	3,0	
CPM01f								8,5	6,8	7,1	5,3	5,6	4,9	5,0	3,1	
CPM01g								9,9	8,2	6,8	6,9	5,5	6,1	5,2	5,2	3,0
CPM01h				6,0	4,6	9,7	9,4	8,3	6,7	6,9	5,6	6,2	5,5	5,2	3,4	
CPM01i					4,6	8,2	9,1	8,5	6,6	6,5	5,6	6,5	5,7	5,5	3,3	0,2
CPM01j								8,7	6,8	6,2	5,4	6,6	5,7	5,7	3,2	0,4
CPM01k								9,0	6,9	5,8	5,2	6,6	5,9	5,7	3,4	0,5
CPM01l									6,8	5,6	5,0	6,6	5,8	5,8	3,4	0,8
CPM01m									6,8	5,7	4,9	6,5	5,9	5,8	3,7	1,0
CPM01bn										5,6	4,6	6,4	5,8	5,6	3,7	1,1
CPM01o								8,5	6,8	5,6	4,6	6,5	6,0	5,9	3,7	1,2
CPM01p							8,9	8,6	6,9	5,8	4,7	6,3	5,7	5,7	3,5	1,0
CPM01q						7,9	8,9	8,3	7,0	5,8	4,4	6,2	6,4	5,7	4,0	1,3
CPM02a					5,8	4,8	3,0	1,0	6,4	9,0	5,7	6,8	6,6	7,3	6,9	
CPM02b			9,1	6,7	4,9	4,2	3,2	1,2	6,7	9,5	6,3	6,8	6,0	6,9	7,5	
CPM02c					4,9	4,1	3,2	1,3	6,9	9,6	6,4	6,7	5,9	6,9	7,7	
CPM02d					4,8	4,0	3,2	1,3	7,1	9,6	6,6	6,6	5,9	6,9	7,9	
CPM02e	5,2	6,8	9,0	6,9	4,6	4,1	3,5	1,5	7,3	9,6	7,1	7,3	5,8	6,7	7,8	
CPM02f					7,3	5,3	4,2	3,7	8,5	10,2	7,4	7,1	5,9	6,9	8,0	
CPM02g					7,1	4,5	4,0	3,7	1,6	7,5	9,8	7,6	7,8	6,0	6,0	7,5
CPM02h					9,0	7,2	3,5	3,9	3,5	1,8	7,8	9,7	8,1	8,5	6,4	0,1
CPM02i		7,0	9,3	7,7	3,6	3,7	3,3	1,6	8,7	9,5	8,1	8,7	6,5	5,8	6,7	0,4
CPM02j				7,8	3,5	3,2	3,6	2,6	8,6	9,2	7,7	8,8	6,4	5,7	6,4	0,7
CPM02k										8,9	7,5	8,7	6,3	5,6	6,3	1,0
CPM02l										8,5	7,3	8,7	6,2	5,5	6,3	1,4
CPM02m										8,7	7,5	8,9	6,4	5,3	6,0	1,8
CPM02bn								3,1	8,9	8,8	7,5	9,2	6,4	5,6	6,2	1,8
CPM02o						3,4	3,4	2,4	8,4	9,5	8,0	9,2	6,7	5,8	6,4	2,3
CPM02p				8,7	4,5	3,5	3,6	2,5	8,1	9,4	7,3	8,7	6,4	5,6	6,2	2,3
CPM02q					4,5	3,3	3,7	2,6	8,4	8,9	7,2	8,6	6,4	5,7	6,4	2,6
CPM03a							7,8	6,6	9,2	7,5	6,9	7,3	7,7	6,9	5,3	
CPM03b							7,8	6,4	9,1	7,2	5,9	6,5	7,0	6,6	5,5	
CPM03c							7,6	6,4	9,2	7,3	6,1	6,6	7,1	6,7	5,7	
CPM03d							7,4	6,4	9,3	7,4	6,2	6,6	7,3	6,9	5,8	
CPM03e							7,3	5,9	9,0	7,5	5,9	6,6	7,6	6,6	6,2	
CPM03f						6,8	7,2	5,4	8,9	7,3	5,9	6,1	7,4	7,4	6,2	
CPM03g							7,0	5,6	8,6	6,9	5,7	6,1	7,0	6,1	5,9	
CPM03h						7,0	6,8	5,7	8,5	6,9	5,8	6,2	7,4	5,8	5,6	0,2
CPM03i						7,1	7,1	6,0	8,2	7,2	5,9	6,2	7,1	6,3	6,0	0,3
CPM03j		7,4	7,9	7,2					5,7	8,4	7,5	6,4	7,2	6,6	6,2	0,7
CPM03k									6,0	8,2	7,3	6,4	6,3	6,9	6,0	6,3
CPM03l									6,2	7,5	7,6	5,9	6,0	7,2	6,5	6,8
CPM03m									6,7	7,9	8,1	6,2	6,3	7,5	7,0	6,9
CPM03bn							8,5	7,1	8,0	8,3	5,9	6,3	7,3	7,5	7,1	2,4
CPM03o								7,1	7,9	8,1	6,4	6,4	7,8	7,4	7,4	3,0
CPM03p								7,1	8,7	8,0	6,3	6,0	7,2	6,6	7,1	2,4
CPM03q								6,9	8,4	8,1	6,3	6,2	7,2	7,2	6,9	2,9
CPM04a						7,8	8,2	8,6	9,9	5,7	1,9	5,7	7,5	8,3	6,7	
CPM04b							7,4	7,8	8,7	5,0	1,8	5,3	7,3	8,7	6,7	
CPM04c							7,2	7,9	9,1	5,1	1,7	4,5	7,0	8,1	7,1	
CPM04d							7,0	8,0	9,4	5,1	1,7	3,8	6,7	7,6	7,5	
CPM04e							6,9	6,8	8,7	4,6	3,2	4,0	7,1	7,8	8,6	
CPM04f		6,5	8,7	9,3	9,4	8,4	8,3	6,8	6,2	8,5	4,9	1,4	2,8	6,5	7,0	7,3
CPM04g							6,7	6,1	7,9	4,7	1,5	2,9	6,7	6,8	7,0	
CPM04h					9,9	8,9	6,8	5,4	7,2	5,1	1,8	2,5	5,9	5,3	5,6	0,2
CPM04i					10,1	9,0	6,9	5,3	7,2	5,0	1,6	2,6	6,5	5,3	5,3	0,4
CPM04j		5,5	8,6	8,4			6,9	4,9	7,1	5,0	1,8	2,6	5,8	5,5	5,0	0,6
CPM04k										5,3	1,9	2,7	5,6	4,2	4,9	0,8
CPM04l						8,5	7,0	4,8	6,6	5,4	2,0	2,7	5,8	5,2	4,8	0,9
CPM04m							7,2	5,1	7,1	5,3	1,8	2,6	5,9	4,5	5,0	1,1
CPM04bn							7,2	5,3	6,8	6,2	1,8	2,3	5,5	4,6	4,9	1,3
CPM04o							8,9	7,7	5,4	6,4	5,3	1,8	2,5	5,7	6,0	5,2
CPM04p							8,7	7,8	5,5	6,6	5,3	1,9	2,8	5,9	5,9	5,4
CPM04q					8,4	8,7	7,8	5,8	6,8	5,5	1,8	2,9	5,6	6,1	5,0	1,5
CPM05a								10,4	12,2	10,5	6,0	9,5	7,0	6,6	5,0	
CPM05b										10,4	6,3	8,7	6,9	6,9	5,4	
CPM05c										10,4	6,4	8,9	6,9	6,8	5,6	
CPM05d									12,9	10,6	6,5	9,1	6,9	6,7	5,8	
CPM05e								11,2	11,2	13,4	10,7	6,8	8,9	6,9	7,0	5,4
CPM05f										10,6	6,7	8,8	7,2	6,9	5,6	
CPM05g										10,1	7,5	9,1	7,1	6,8	5,7	0,1
CPM05h										10,4	6,8	9,0	7,2	6,8	5,6	0,2
CPM05i						10,9	10,8	10,7	12,5	10,2	6,8	8,4	7,1	6,6	5,6	0,5
CPM05j										10,4	6,7	8,7	7,0	6,8	5,8	0,9
CPM05k										10,4	6,7	8,9	6,9	6,5	5,8	1,3
CPM05l										10,4	6,9	9,2	7,2	6,8	5,8	1,6
CPM05m										10,0	7,1	9,3	7,5	7,4	6,0	2,4
CPM05bn										10,4	7,0	9,3	7,8	6,8	6,0	2,4
CPM05o										10,4	7,2	9,5	7,9	7,0	6,1	3,2
CPM05p										10,4	7,0	8,8	7,5	6,8	5,9	2,7
CPM05q										10,4	6,8	8,7	7,1	6,7	5,5	3,2

Appendix 3: continued.

	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	Growth ring		1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005
								1997	1998							
CPM06a									9,5	10,9	8,2	7,1	9,5	10,1	10,3	
CPM06b										10,6	8,1	7,3	9,4	10,1	11,2	
CPM06c										10,6	8,0	7,2	9,5	9,9	11,0	
CPM06d										10,5	7,9	7,1	9,6	9,7	10,8	
CPM06e	14,1	13,2	15,5	16,2	12,2	9,9	10,5	9,4	9,0	10,8	7,9	7,2	9,3	9,4	10,4	
CPM06f						9,6	10,2	9,1	8,9	10,7	8,0	7,2	9,3	9,7	10,6	
CPM06g									8,9	10,5	8,0	7,0	9,5	9,3	10,8	
CPM06h									9,0	10,8	8,1	7,6	9,8	9,8	11,3	0,2
CPM06i						9,7	10,0	9,3	8,9	10,9	8,2	7,7	10,0	9,5	11,1	0,5
CPM06j								8,7	8,7	10,9	8,3	7,8	9,9	10,2	11,1	0,9
CPM06k									8,7	10,6	8,4	7,9	10,1	10,3	11,5	1,4
CPM06l									8,6	11,1	8,8	8,6	10,1	11,0	11,5	2,6
CPM06m									8,7	11,3	8,7	8,5	10,4	11,0	12,0	3,4
CPM06bn										10,8	8,2	8,1	10,8	10,6	12,2	3,5
CPM06o										10,8	9,2	8,8	11,2	10,9	12,9	4,2
CPM06p										10,8	9,0	8,8	10,6	10,9	12,9	4,8
CPM06q										10,8	8,3	7,7	9,9	10,9	13,3	4,7
CPM07a	4,2	2,9	5,2	6,9	4,9	4,8	4,9	1,9	3,0	2,5	2,3	1,4	2,1	3,9	3,4	
CPM07b		2,9	4,7	6,4	4,6	4,6	4,5	1,8	2,9	2,6	2,3	1,1	1,8	4,1	3,6	
CPM07c			2,8	4,5	6,4	4,5	4,7	4,5	1,7	3,0	2,7	2,3	1,0	1,9	3,9	3,5
CPM07d	3,6	2,7	4,3	6,3	4,3	4,7	4,5	1,6	3,0	2,7	2,2	0,9	2,0	3,7	3,4	
CPM07e	3,7	2,9	4,8	6,6	4,8	5,1	4,7	1,9	3,0	2,7	2,4	1,2	1,9	3,6	3,2	
CPM07f			4,8	6,6	4,7	5,0	4,6	1,8	3,3	2,7	2,6	1,1	2,2	4,0	3,5	
CPM07g	1,1	0,9	1,9	3,3	2,6	3,6	2,9	2,2	2,3	1,6	1,5	1,0	1,8	2,6	2,2	
CPM07h	3,8	3,1	5,0	7,1	5,2	4,9	5,0	2,1	3,2	2,9	2,5	1,1	2,1	4,2	3,6	0,3
CPM07i	3,5	3,1	4,9	6,6	4,9	4,9	4,6	2,3	3,2	2,9	2,4	1,3	2,2	4,2	3,5	0,4
CPM07j	3,9	3,4	4,9	6,8	4,6	4,7	4,4	2,2	3,1	3,0	2,6	1,4	2,6	4,7	4,0	0,5
CPM07k	3,9	3,5	5,1	7,0	5,0	4,8	4,7	2,2	3,3	3,1	2,6	1,3	2,4	4,8	4,1	0,7
CPM07l	3,9	3,3	5,2	6,9	4,8	5,0	4,8	2,3	3,5	3,3	2,8	1,7	3,0	5,2	4,2	1,1
CPM07m		3,2	5,6	6,9	4,9	4,9	4,6	2,1	3,2	3,2	2,5	1,5	2,7	4,8	4,2	1,2
CPM07bn	3,8	3,1	4,8	6,9	4,8	5,2	4,8	2,5	3,4	3,4	2,7	1,6	3,2	5,1	4,2	1,3
CPM07o	4,0	3,1	5,3	7,0	5,3	5,3	4,8	2,5	3,5	3,5	2,8	1,6	3,4	5,2	4,2	1,4
CPM07p			5,2	7,0	4,6	5,3	5,2	2,5	3,9	4,1	3,0	1,9	3,4	5,4	4,7	1,4
CPM07q	3,9	3,4	5,1	6,5	4,6	5,1	5,0	2,5	4,1	4,2	2,9	2,2	3,3	5,5	4,7	2,0
CPM08a	0,9	0,7	0,6	2,3	2,0	2,9	3,1	1,8	1,1	1,5	0,6	0,8	0,8	1,1	0,7	
CPM08b	1,4	1,6	1,3	3,1	3,0	3,3	3,2	2,1	1,2	1,5	1,0	1,0	0,9	1,3	1,0	
CPM08c	1,5	1,6	1,2	3,1	2,8	3,3	3,1	2,0	1,3	1,5	1,0	1,1	1,0	1,3	1,2	
CPM08d	1,5	1,6	1,0	3,1	2,6	3,2	3,0	1,9	1,3	1,5	1,1	1,2	1,1	1,4	1,5	
CPM08e	1,5	1,6	1,1	3,1	2,7	3,4	3,2	2,0	1,3	1,4	1,1	1,0	1,0	1,3	1,3	
CPM08f	1,6	1,7	1,0	3,2	2,8	3,2	3,0	2,0	1,1	1,6	0,9	1,1	1,1	1,5	1,2	
CPM08g	1,4	1,8	1,1	3,0	2,7	3,0	2,9	1,7	1,1	1,5	0,9	1,0	1,0	1,4	1,0	
CPM08h	1,6	1,8	1,3	3,0	2,7	3,2	2,9	1,9	1,1	1,6	1,2	1,1	1,0	1,4	1,0	0,1
CPM08i	1,4	1,7	1,0	3,1	2,7	2,8	2,8	1,6	1,0	1,6	0,9	0,9	1,1	1,3	1,1	0,2
CPM08j	1,7	1,7	0,9	3,2	2,7	3,0	2,9	1,8	0,9	1,6	0,9	0,9	1,1	1,3	0,9	0,4
CPM08k	1,4	1,8	0,9	3,3	2,7	3,1	3,0	1,7	1,1	1,4	1,0	1,1	1,0	1,3	1,1	0,6
CPM08l	1,5	1,8	1,0	4,5	3,0	3,2	3,2	1,7	0,9	1,5	0,9	1,1	1,0	1,3	1,0	0,6
CPM08m	1,6	1,7	1,1	3,4	3,2	3,7	3,2	2,0	1,1	1,7	1,0	1,1	1,0	1,4	1,1	0,6
CPM08bn	1,3	1,8	1,0	3,6	3,3	3,9	3,6	2,2	1,3	1,7	1,1	1,1	1,1	1,4	1,0	0,5
CPM08o	1,3	1,7	1,0	3,7	3,2	3,7	3,4	2,1	1,3	1,7	1,0	1,1	1,1	1,4	1,0	0,6
CPM08p	1,4	1,7	1,0	3,4	3,0	3,4	3,3	2,0	1,4	1,8	1,0	1,0	1,1	1,5	0,9	0,5
CPM08q	1,4	1,5	0,9	3,4	2,6	3,7	3,0	1,9	1,5	1,7	1,0	1,2	1,2	1,5	1,0	0,6
CPM09a	5,4	4,0	5,6	7,6	6,4	5,0	2,0	0,8	1,3	1,5	1,5	0,6	1,6	4,2	3,0	
CPM09b	5,6	4,0	5,5	7,4	6,1	4,6	2,2	0,8	1,0	1,4	1,5	0,9	2,0	4,4	3,7	
CPM09c	5,7	4,0	5,5	7,4	6,3	4,8	2,4	1,1	1,2	1,5	1,7	1,1	2,4	4,6	3,9	
CPM09d	5,8	4,0	5,4	7,4	6,4	4,9	2,5	1,3	1,3	1,6	1,8	1,3	2,8	4,8	4,1	
CPM09e	5,5	3,8	4,8	6,7	5,8	4,9	2,5	1,2	1,4	1,5	1,9	1,4	3,4	5,7	4,5	
CPM09f	5,4	3,9	4,7	7,1	6,0	5,0	2,3	1,2	1,4	1,6	1,9	1,3	3,1	5,2	4,6	
CPM09g						4,6	2,2	1,1	1,3	1,4	1,9	1,4	3,6	5,7	4,9	
CPM09h	5,5	3,5	4,6	6,3	5,3	4,4	2,4	1,3	1,5	1,7	2,0	1,7	4,1	6,1	5,1	
CPM09i		3,5	4,2	5,7	4,8	4,1	2,3	1,2	1,3	1,5	2,0	1,5	4,2	6,3	5,5	
CPM09j				5,5	4,5	3,8	2,1	1,2	1,4	1,5	1,9	1,8	4,3	6,2	5,4	0,3
CPM09k	5,5	3,7	3,9	5,6	4,5	3,9	2,1	1,1	1,4	1,6	2,0	1,9	4,8	6,2	5,5	0,7
CPM09l	5,4	3,8	4,1	6,0	4,7	3,6	2,0	0,8	1,2	1,6	1,8	1,6	4,0	5,8	5,3	0,7
CPM09m		4,0	4,4	5,9	4,8	3,4	1,9	0,9	1,7	1,6	1,9	1,8	4,3	6,0	5,0	0,9
CPM09bn		3,7	4,7	6,1	4,8	3,6	2,2	1,0	1,4	1,6	1,8	1,9	4,3	5,9	4,9	1,0
CPM09o			4,6	6,5	5,0	3,8	2,1	0,9	1,4	1,6	1,7	1,7	4,2	6,0	4,9	1,0
CPM09p	6,0	4,2	4,5	6,4	5,2	4,0	2,2	1,3	1,3	1,5	1,9	1,9	4,2	5,8	4,6	1,0
CPM09q	5,9	4,6	4,8	6,3	5,2	3,7	2,1	1,1	1,6	1,8	1,8	1,8	4,5	5,8	4,8	1,2

Appendix 3: continued.

	Growth ring															
	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005
CPM10a	1.4	1.3	2.4	1.7	1.5	1.3	1.6	1.0	2.1	4.4	3.1	5.0	9.5	10.0	10.0	
CPM10b	2.0	1.2	1.1	0.9	2.3	1.7	1.4	1.1	0.9	1.7	1.7	2.5	7.4	7.0	7.8	
CPM10c	1.7	1.2	1.0	1.4	2.1	1.5	1.2	0.9	0.9	1.6	1.6	2.4	7.1	6.6	7.8	
CPM10d	1.4	1.1	0.8	1.9	1.9	1.3	0.9	0.6	0.9	1.4	1.6	2.4	6.7	6.2	7.7	
CPM10e	1.7	1.1	1.1	1.9	1.5	1.1	0.5	0.5	0.6	1.0	1.2	1.8	4.7	5.5	6.2	
CPM10f	2.4	1.6	1.1	1.1	1.8	1.6	1.1	0.8	1.1	1.0	1.3	1.9	4.9	5.1	5.9	
CPM10g	1.8	1.3	1.1	2.1	1.8	1.1	0.5	0.5	0.5	0.9	1.1	1.5	4.1	4.7	5.4	
CPM10h	1.5	1.0	1.1	1.8	1.6	1.0	0.7	0.4	0.6	1.0	1.3	1.3	3.6	4.0	4.3	
CPM10i	1.7	1.1	1.1	1.8	1.8	1.1	0.7	0.5	0.6	1.0	1.2	1.3	3.7	3.9	4.2	
CPM10j	1.8	1.1	1.0	1.8	2.0	1.2	0.7	0.5	0.5	0.9	1.2	1.3	3.8	3.9	4.2	0.3
CPM10k	1.7	1.1	1.0	1.8	1.6	1.1	0.6	0.5	0.6	0.7	0.9	1.2	3.4	4.2	4.1	0.5
CPM10l	1.9	1.2	1.0	1.8	1.6	1.1	0.4	0.5	0.6	0.9	1.1	1.1	3.6	3.9	4.1	0.6
CPM10m	2.4	1.6	1.0	1.0	1.8	1.7	1.0	0.5	0.6	1.3	1.0	1.1	3.5	4.0	3.8	1.6
CPM10bn	2.5	1.6	1.1	1.0	1.8	1.7	1.1	0.5	1.1	1.0	1.1	1.3	3.7	3.9	3.7	1.7
CPM10o	1.6	1.0	1.2	1.9	1.9	1.2	0.6	0.6	0.6	0.7	1.0	1.2	3.9	4.2	3.8	1.1
CPM10p	1.7	1.0	0.9	1.7	1.7	1.1	0.7	0.8	0.7	0.9	1.1	1.4	4.1	4.1	3.7	1.4
CPM10q	2.0	1.3	1.1	1.9	1.8	1.2	0.7	0.9	0.8	1.0	1.1	1.2	4.4	4.0	3.5	1.1
CPM11a	3.6	3.4	4.8	4.3	2.9	3.7	2.9	1.8	2.3	3.7	3.1	2.1	3.0	4.3	4.3	
CPM11b	4.1	3.8	5.1	4.5	3.3	4.0	3.0	2.1	2.6	3.6	3.2	2.0	2.8	4.1	4.5	
CPM11c	4.2	3.9	5.1	4.8	3.4	4.1	3.0	2.2	2.6	3.7	3.2	2.1	2.9	4.1	4.5	
CPM11d	4.2	4.0	5.1	5.0	3.4	4.1	2.9	2.2	2.6	3.8	3.3	2.2	3.1	4.1	4.6	
CPM11e	4.3	4.2	5.1	5.1	3.5	4.2	2.9	2.1	2.7	3.9	3.3	2.2	2.9	4.2	4.5	
CPM11f					3.8	4.6	3.3	2.2	2.9	4.0	3.3	2.3	3.0	3.9	3.8	
CPM11g								2.9	4.1	3.3	2.3	3.1	4.3	4.4	4.1	
CPM11h						5.1	3.7	2.7	3.4	4.5	3.6	2.3	3.0	3.9	4.1	
CPM11i		4.0	5.4	5.2	4.1	5.0	3.7	2.8	3.2	4.6	3.5	2.6	3.1	4.3	4.5	
CPM11j			5.5	5.4	4.1	5.0	3.7	2.8	3.5	4.8	3.7	2.7	3.1	4.2	4.4	0.2
CPM11k				4.2	5.1	3.8	2.9	3.6	4.7	3.7	2.8	3.3	4.5	4.7	4.4	0.4
CPM11l				5.8	4.4	5.3	4.1	3.0	3.9	4.9	3.8	2.9	3.5	4.3	4.4	0.8
CPM11m							3.2	4.0	5.5	4.0	3.3	3.9	4.6	4.5	1.0	1.0
CPM11bn				5.2	4.2	5.2	4.1	3.2	4.1	5.3	4.2	3.5	4.0	4.9	5.1	1.4
CPM11o								3.3	4.0	5.4	4.5	3.4	4.1	5.1	5.3	1.5
CPM11p									4.1	5.6	4.6	3.8	4.1	5.1	5.1	1.3
CPM11q						5.0	3.9	3.1	4.1	5.5	4.5	3.8	4.6	4.9	5.3	2.3
CPM12a	4.2	4.0	5.4	6.1	4.8	2.4	2.1	0.5	1.5	0.8	0.5	1.1	1.6	2.2	1.9	
CPM12b	3.9	4.1	4.9	5.9	4.8	2.6	2.4	0.6	1.6	0.9	0.6	1.2	1.6	2.0	2.0	
CPM12c	3.9	4.1	4.9	5.9	4.9	2.6	2.3	0.4	1.5	0.7	0.7	1.3	1.6	2.0	2.0	
CPM12d	3.8	4.1	4.8	5.9	4.9	2.6	2.2	0.5	1.5	0.5	0.7	1.4	1.7	2.1	2.0	
CPM12e	3.9	4.0	4.9	6.1	4.9	2.9	2.3	0.8	1.7	0.7	0.8	1.7	1.8	2.3	2.0	
CPM12f	3.7	4.1	4.6	6.3	5.0	3.0	2.3	0.4	1.7	0.7	0.8	1.6	1.6	2.9	1.9	
CPM12g	3.8	4.4	6.2	5.1	2.6	2.0	1.6	0.5	0.9	1.5	0.8	1.6	0.7	2.0	1.6	
CPM12h	3.4	4.4	5.9	5.2	3.2	2.0	1.7	0.7	1.0	1.7	0.8	1.7	0.9	2.0	1.7	
CPM12i	3.6	4.3	5.9	5.1	3.1	2.0	1.7	0.5	1.0	1.8	0.9	1.7	0.9	2.1	1.7	
CPM12j	3.8	4.2	5.9	4.9	3.0	1.9	1.7	0.4	1.0	1.9	0.9	1.8	1.0	2.1	1.6	0.8
CPM12k	3.5	4.3	5.8	5.0	3.0	2.0	1.7	0.3	1.1	1.9	1.0	1.9	1.0	2.2	1.8	0.5
CPM12l	3.4	4.0	5.5	4.9	3.0	2.1	1.7	0.5	1.1	2.0	1.0	1.9	0.9	2.0	1.8	0.8
CPM12m	3.1	3.9	5.4	5.1	3.1	2.0	1.7	0.5	1.2	2.1	1.0	2.1	1.0	2.2	1.9	1.3
CPM12bn	3.2	3.8	5.2	4.9	3.2	1.9	1.6	0.5	1.2	2.2	0.9	1.8	1.1	2.1	2.0	1.5
CPM12o	3.2	4.0	5.3	5.2	3.2	2.0	1.5	0.7	1.6	2.6	0.9	1.9	1.2	2.2	2.1	1.6
CPM12p	3.2	3.7	5.4	5.0	3.4	2.0	1.4	0.5	1.7	2.1	1.2	2.3	1.2	2.2	2.0	1.7
CPM12q	3.3	4.2	4.9	5.3	3.1	2.1	1.6	0.5	1.7	2.2	1.1	2.2	1.2	2.3	2.3	1.4

5. Climatic signals in growth rings of *Araucaria angustifolia* on southern Brazilian highlands^{*†}

Abstract

Araucaria angustifolia (Bertol.) O. Kuntze (Araucariaceae) is a Neotropical tree, widely distributed in subtropical mountain rain forests and nearby natural grasslands of Southern Brazil. Previous investigations confirm that *A. angustifolia* produces seasonal growth rings, but its dendroclimatic and dendroecological potential is barely known. In this paper, we investigate long-term growth patterns of *A. angustifolia* using high-resolution growth ring time series and the association to climate over the last century. Wood cores of *A. angustifolia* trees, growing in forest (30 trees) and grassland (30 trees) stands, were obtained with increment borer. The cores were surfaced, measured and cross-dated. The dated ring-width time series were standardized and submitted to correlation and ordination analyses to verify growth trends among sites and trees. Growth-climate relationships were investigated using correlation and regression analyses, comparing the ordination axe scores to time series of precipitation and temperature recorded at four meteorological stations in the study region. Due to anatomical irregularities, mainly wedging rings, only 35 out of 60 trees could be cross-dated and used in further analyses. Correlation analyses comparing individual series showed common tree-growth trends within and between sites, indicative of a regional environmental forcing determining inter-annual cambial activity variation in *A. angustifolia*. Ordination analyses supported that pattern, showing a convergent trend among all trees on the first axis. Moreover, the second axis presented divergent trends

* With collaboration of Fidel A. Roig & Valério D. Pillar.

† Formatted according to guidelines for publication in “Austral Ecology”.

between trees in forest and grassland sites. The convergent trend was moderately associated ($R^2=0.32$; $P=0.0001$) to temperature during summer and autumn months, while the divergent trend was weakly associated to winter precipitation ($R^2=0.08$; $P=0.0088$). Despite growing in distinct habitats and disturbance regimes, *A. angustifolia* trees share a common long-term growth pattern, which is significantly related to thermal conditions during the current and previous growing seasons. Moreover, site-specific characteristics may influence opposite growth responses and association to climate conditions between forest and grassland trees.

Keywords: dendrochronology, wedging ring, subtropical rain forest, Campos, fire.

Introduction

Growth rings of woody plants are a major high-resolution data source for studies of long-term environmental changes, especially in regions under strong seasonal climatic conditions (Fritts 1976; Schweingruber 1996; Vaganov *et al.* 2006). Dendrochronological studies are scarce in tropical and subtropical ecosystems, despite promising results that have been obtained since the late 19th century (see historical review in Mariaux 1981; and Worbes 2002). Some reasons of the limited development of this science in the tropics can be attributed to the low frequency of tree species forming well-defined growth rings compared to temperate and arid floras (Stahle 1999). This situation motivated an increasing number of studies dealing with the growth ring formation, particularly their wood anatomical features, the timing and dynamics of the tree ring formation and its links with phenological changes and climate seasonality (*e.g.*

Boninsegna *et al.* 1989; Détienné 1989; Alves & Angyalossy-Alfonso 2000; Borchert 1999; Roig 2000; Callado *et al.* 2001; Roig *et al.* 2005; Lisi *et al.* 2007)

The tropics represent a key piece in the understanding of the planetary climatic system. Since few long-term instrumental or proxy climatic data exist for this zone, most of the dendrochronological studies in subtropical and tropical regions have focused on the identification of climate-sensitive species and further development of growth ring chronologies that could be used as proxy data for climatological investigation (*e.g.* Villalba *et al.* 1998; Bhattacharyya & Yadav 1999; Buckley *et al.* 2000; Fowler *et al.* 2000; Biondi 2001; Morales *et al.* 2004; Speer *et al.* 2004; Brienen & Zuidema 2005; Dünisch 2005). Few studies developed tree ring chronologies for other ecological applications (*e.g.* Stahle *et al.* 1999; Grau *et al.* 2003; Worbes *et al.* 2003; Brienen & Zuidema 2006; Martin & Fahey 2006).

Araucaria angustifolia (Bertol.) O. Kuntze (Araucariaceae) is a Neotropical species that produces seasonal growth rings, but its dendrochronological potential is barely known. According to Oliveira *et al.* (2007) the growth rings in *A. angustifolia* are formed between spring (October) and autumn (May) months, being the day length and temperature the main environmental factors influencing the seasonal cambium activity. Seitz & Kanninen (1989), based on stumps of ten trees, developed a ring-width chronology with a high mean correlation among trees ($r=0.6$ for a 54 yr period), indicating annual growth synchronism among individuals for a subtropical forest in south Brazil. Lisi *et al.* (2001) found $\Delta^{14}\text{C}$ concentrations in dated growth rings of *A. angustifolia* in conformity with temporal changes of atmospheric $\Delta^{14}\text{C}$ concentrations by nuclear bomb effects during the 60's, also advocating for an annual growth ring formation. Nevertheless, basic questions had not been addressed yet, such as: to what

degree the tree-ring chronologies are correlated among different sites? How tree-ring variability is related to climate?

A. angustifolia occurs naturally in south and south-eastern Brazilian highlands (also in the NW of Argentina and SE of Paraguay) from 19°15' to 31°30' S and 41°30' to 54°30' W, and between 400 and 1800 m a.s.l. (Hueck 1972; Carvalho 2003). Its spatial distribution is associated to a subtropical climate, characterized as mild-mesothermic with abundant and evenly distributed rainfall (Nimer 1989). The South Atlantic Convergence Zone (SACZ) and El Niño Southern Oscillation (ENSO) are the main atmospheric circulation features influencing those climatic characteristics. Above average rainfall and temperature tend to occur during the ENSO warm phase (el Niño), and lower rainfall and temperature during the cool phase (la Niña) (Aceituno 1988; Fontana & Berlato 2003; Grim *et al.* 2000; Montecinos *et al.* 2000). During the spring (October-November) there is a clear spatial coherence in the SE sector of South America facing the manifestation with either warm-humid or cold-dry signals (Montecinos *et al.* 2000). Also, the alternate conditions of drought and humidity during the summer are related to the migration and strengthening of SACZ (Nogués-Paelge & Mo 1997). SACZ intensification is associated with a precipitation deficit over the South American subtropics. Instead, when the SACZ weakens, the precipitation in the region is abundant (Casarin & Kousky 1986; Diaz & Aceituno 2003).

In the region of natural occurrence of *Araucaria angustifolia*, the indigenous vegetation is composed of a forest-grassland mosaic. The forests, commonly known as Araucaria forests, are distinct associations among tropical and austral-antarctic floras (Rambo 1951, 1953, 1956ab; Waechter 2002), in which *A. angustifolia* forms an emergent or canopy stratum, mostly on mountain slopes and upper river valleys (Veloso

et al. 1991; Jarenkow & Baptista 1987). On the uplands, Araucaria forest patches intermingle with grassland (Campos), characterized by a dense stratum of tall tussock grasses (Klein 1960; Duarte *et al.* 2006b). Palaeopollen and charcoal evidences (Behling 2002; Behling *et al.* 2004; Behling & Pillar 2007), supporting earlier phytogeographical studies (Rambo 1951, 1953, 1956ab; Klein 1975), show that Campos was the dominant vegetation type during the last glacial and post-glacial phases. Campos have been progressively colonized by Araucaria forest elements since 4000 yr before present. This forest expansion process has been facilitated by changes in climate, with prevailing wetter and cooler conditions, but also restricted by fire and, later, grazing regimes (Pillar & Quadros 1997; Behling 2002; Behling *et al.* 2004; Behling & Pillar 2007). Under current climate conditions, Araucaria forest expansion over Campos can be detected, especially in mosaic areas undisturbed by fire and cattle grazing (Oliveira & Pillar 2004; Oliveira 2003; Pillar 2003). Moreover, *A. angustifolia* is frequently found as a pioneer tree colonizing grasslands, and it is likely acting as an attractor to animals dispersing other forest diaspores (Duarte *et al.* 2006a).

A better understanding of climate and vegetation dynamics in southern Brazilian highlands can be substantially improved by the information derived from the application of dendrochronological techniques. In this paper we investigate long-term growth patterns of *A. angustifolia* through high-resolution growth ring time series and its association to climate over the last century.

Methods

Study location and climate

The study region is the highland plateau (around 1000 m a.s.l.), corresponding to the south-eastern limit of the species distribution. The indigenous vegetation is a mosaic of Campos and Araucaria forest. Cattle grazing, logging, agriculture and silviculture have been the main land use. The study sites are an Araucaria forest stand, at Floresta Nacional de São Francisco de Paula (FSP; 29°25'44"S, 50°23'31"W; 866 m a.s.l.; Appendix 1), a federal conservation unit (since 1945) in São Francisco de Paula municipality; and a group of *A. angustifolia* trees growing over Campos, at Fazenda Monte Negro (FMN; 28°35'37"S, 49°48'56"W; 1265 m a.s.l.; Appendix 2), a private farm with extensive cattle grazing in São José dos Ausentes municipality (Fig. 1A).

Both sites presented rock outcrops, indicating shallow soils. The terrain inclination was *ca.* 5 and 20 degrees at FSP and FMN, respectively. According to FSP managers, selective logging of few *A. angustifolia* trees occurred at the studied stand in the mid of 1940's. At FMN, the grassland have been managed with fire by decades, as reported by local farmers and evidenced by carbonized barks and fire scars in several studied trees.

The climate in the study region, as in the entire species distribution, is mild-mesothermic with well-distributed rainfall along the year (Nimer 1989). According to regional meteorological data, the mean annual temperature is 16 °C and the mean total annual precipitation is 1805 mm. Frosts on open areas and sporadic snowfall on higher altitudes may occur, especially in winter. Monthly normal temperature and precipitation for the study region are shown on Fig. 1B.

Sampling and analysis of wood cores

Thirty living *A. angustifolia* trees were selected per site. The average trunk diameter at breast high of these trees was 70 cm (sd±14) at FSP and 46 cm (sd±14) at FMN; and the average total high was 18 m (sd±1) at FSP and 14 m (sd±3) at FMN. For each tree, between 2 to 5 transversal wood cores were obtained with the help of an increment borer ($\varnothing=5.1$ mm), adding up to 114 and 108 cores at FSP and FMN, respectively. The sampling was performed in May 2004 and August 2005 at FSP, and in June 2004 and November 2004 at FMN.

The cores were mounted on wooden supports, air-dried and mechanically polished with sandpaper of gradually finer grades of grain (from 60 to 600 grains). The growth rings were inspected with a stereomicroscope and dated according to the methods described in Stokes & Smiley (1968). The calendar age of the growth rings was assigned according to the Schulman's criteria (1956), and widths measured with a measurement device (precision of 0.01 mm). In order to check dating accuracy, the resulting ring-width time series were compared within and among trees at each collection site, by synchronizing patterns of wide and narrow growth ring (cross-dating), with the help of printed graphics and COFECHA software (Stokes & Smiley 1968; Holmes 1983) (Appendix 3). Cross-dating is only possible if tree-growth is similarly influenced by a macroclimatic signal. This gives a similar pattern of growth in a defined tree population, allowing the verification of annual tree ring formation and correction of primary dating errors caused by partial or false rings. After cross-dating, the width of partial growth rings was estimated according to the growth trends observed in complete cores of the same tree.

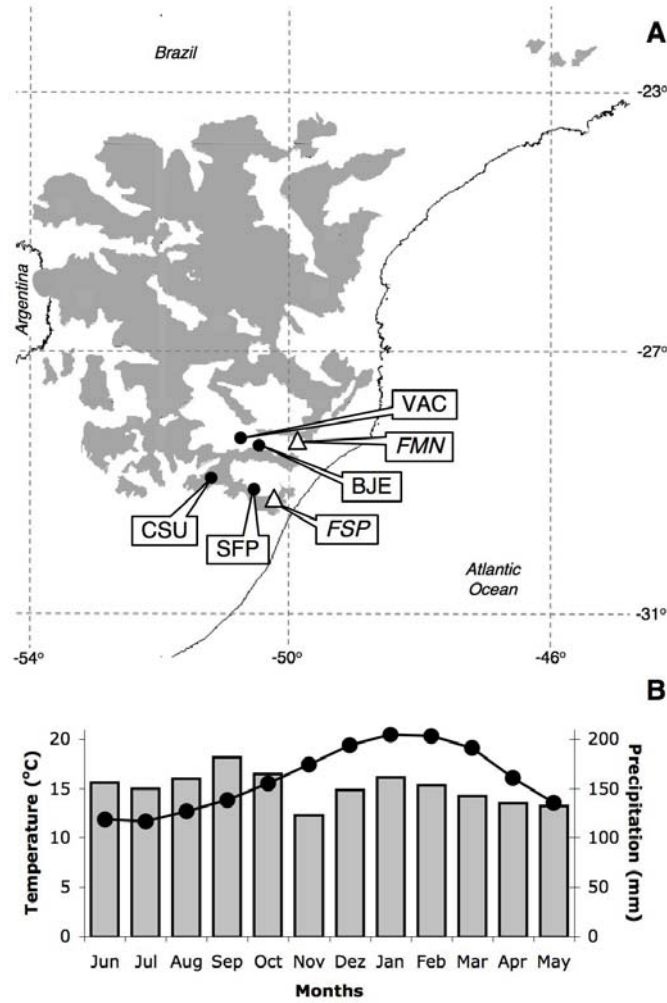


Fig. 1. In A, location of the study sites (triangles), meteorological stations (dots) and the geographical distribution of *Araucaria angustifolia* (grey patches; modified from Hueck 1972); in B, long-term monthly averages of mean temperature (line) and total precipitation (bars) for the study region. See Table 2 for meteorological data specifications. FSP, Floresta Nacional de São Francisco de Paula; FMN, Fazenda Monte Negro; SFP, São Francisco de Paula; CSU, Caxias do Sul; BJE, Bom Jesus; and VAC, Vacaria.

Standardized series and site chronologies

Ecological factors influencing tree-growth may be better identified after partitioning the time series of ring-width in different frequency-responses. In order to emphasize the year-to-year growth variation the cross-dated series were averaged for each tree and then standardized (Appendix 4). For each tree series we fitted a cubic smooth spline function, 50% frequency-response cut-off for 50 yr segment length, and computed the ratios between observed and predicted values (Cook & Kairiukstis 1990). In ratio series the autocorrelation was filtered using autoregressive linear modelling (Cook 1985). The resulting series (standardized series) were dimensionless, with unit mean and linear autocorrelation close to zero.

Site chronologies were obtained by combining the standardized series on a bi-weighted robust mean series (Cook 1985; Cook & Kairiukstis 1990). The chronologies' quality was evaluated by the mean correlation between series – \bar{r} , and the mean sensitivity index – \bar{s} (Cook & Kairiukstis 1990). The association between chronologies was verified using correlation analysis, computed for the common time-span and for moving windows of 30 yr length lagged 1 yr. Standardizations, chronologies, \bar{r} and \bar{s} were computed on ARSTAN software (Cook 1985; Cook & Krusic 2005).

Tree-growth patterns and relationships with climate

To explore growth patterns among trees we carried out ordinations (Principal Component Analysis), based on correlation matrices comparing trees by their standardized growth series. Ordinations were performed for the 1911 to 2000 time period and for moving windows of 30 yr length lagged 15 yr, within that period. In each

ordination, only series longer than 75% of the window length were considered. These analyses were computed on MULTIV software (Pillar 2006).

Tree-growth and climate associations were investigated applying correlation and regression analyses. As regional descriptors of tree-growth we considered the first two principal components generated for the 1911 to 2000 time period. The climate variables were annual series of total precipitation and mean temperature, recorded monthly in four meteorological stations nearby the sample sites, but spanning different periods (Fig. 1A; Table 1). After centring, the climate series were averaged among sites to generate a single regional annual series for each monthly variable, covering the 1913 to 1998 period. The tree-growth series (principal components) were then correlated to each of these series of monthly variables, matching the series by the same year (lag = 0) or by the previous year (lag = 1, *e.g.*, tree-growth of 1990 matching the climate data of 1989). By ordering the resulting correlation coefficients in chronological order we generated a correlation profile, highlighting monthly periods of stronger climatic influence on tree-growth. Those periods were used as factors in regression models predicting the annual tree-growth variation described by the principal components.

Table 1. Location and data record period of the meteorological stations.

	SFP	CSU	BJE	VAC
Municipality	São Francisco de Paula	Caxias do Sul	Bom Jesus	Vacaria
Latitude	29°20'S	29°10'S	28°40'S	28°33'S
Longitude	50°31'W	51°12'W	50°26'W	50°42'W
Elevation a.s.l.	912 m	759 m	1047 m	954 m
Record period	1913-1961	1931-1998	1948-1998	1931-1997

Results

Site chronologies

The synchronization of the tree ring width series indicates a common growth trend among *A. angustifolia* trees within both study sites: seventeen trees at FSP and eighteen at FMN were successfully cross-dated. Anatomical irregularities, mainly wedging rings and periods of fuzzy growth ring boundaries caused difficulties for cross-dating, leading to a smaller sample size in the chronology (Appendix 4). The occurrence of those tricky anatomical features increased with tree age, especially at FMN. Hence, at that site some older trees were not completely cross-dated, been the outermost portions excluded from further analyses. The period represented by five or more trees spanned from 1882 to 2003 at FSP, and from 1861 to 2003 at FMN. Descriptive statistics and graphical representation of FSP and FMN chronologies are shown on Table 2 and Fig. 2, respectively. The correlation between FSP and FMN chronologies considering the total common period (122 yr) was $r=0.31$. However, according to the moving window analysis the strength of this association increased from earlier to latter periods (Fig. 3).

Table 2. Descriptive statistics of *Araucaria angustifolia* ring-width chronologies.

	FSP	FMN
Time span	1882-2003	1861-2003
Number of trees	17	18
Number of cores	54	62
Number of growth rings	1621	1911
Mean series length	122 yr (sd±16)	90 yr (sd±25)
\bar{r}	0.25 (sd±0.04)	0.34 (sd±0.06)
\bar{s}	0.24	0.16

FSP, Floresta Nacional de São Francisco de Paula; FMN, Fazenda Monte Negro; \bar{r} , mean correlation between series; and \bar{s} , mean sensitivity index.

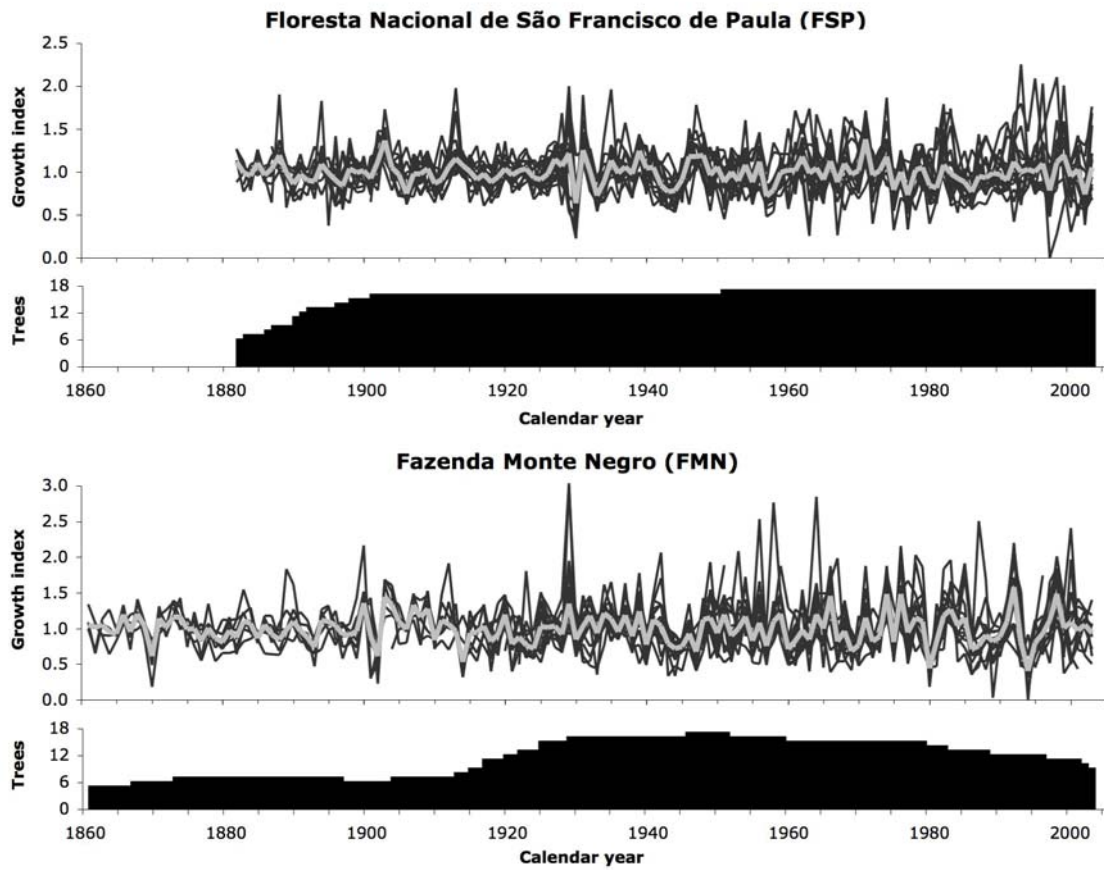


Fig. 2. Ring-width chronologies of *Araucaria angustifolia* (grey line) and sample size (number of trees) from FSP and FMN. The black lines show standardized series per tree.

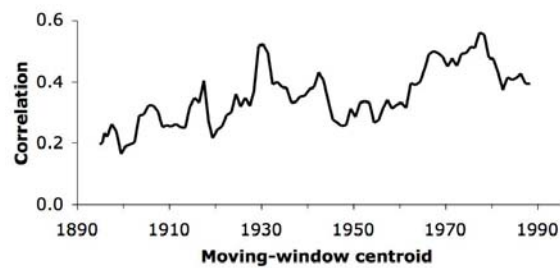


Fig. 3. Correlation between FSP and FMN chronologies on 30 yr moving-windows.

Tree-growth patterns and relationships with climate

The ordination analysis for the overall period (1911 to 2000) revealed convergent and divergent growth trends between FSP and FMN trees. The first principal component (PC1) defined a direct association between FSP and FMN trees – a convergent trend, while the second principal component (PC2) showed opposite relation between the sampled sites – a divergent trend. The growth-variance explained by PC1 (25%) was *ca.* twofold higher than PC2 (13%), indicating that the convergent trend was more relevant than the divergent one. Ordination analyses in shorter time periods (30 yr windows) indicated that these patterns were consistent through time (Fig. 4).

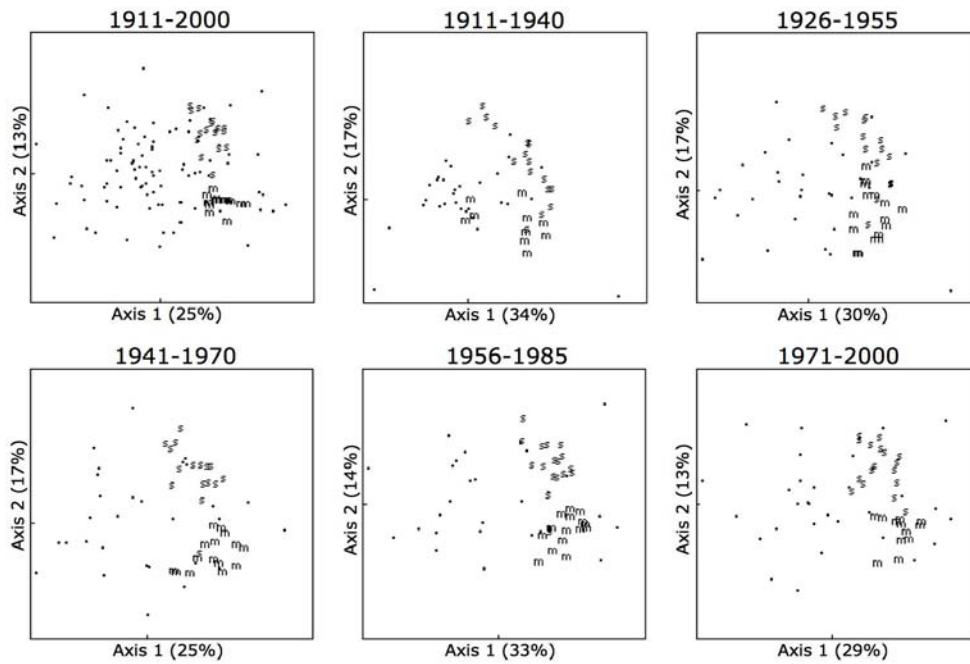


Fig. 4. Ordination analyses of years (dots) described by standardized growth series of FSP (s) and FMN (m) trees, in different time windows.

The profiles describing the correlation between the principal components and climate variables show monthly periods with relevant climatic influence on annual tree-growth. Therefore, distinct climatic signals were linked to PC1 and PC2 (Fig. 5). Convergent growth trends (PC1) were mostly related to thermal conditions during autumn and summer months. The correlation between PC1 and mean temperature was negative for previous May, negative for current December and January, and positive for current May and June. These climate variables combined in a linear model explained 32% ($P=0.0001$) of PC1 variation (Fig. 6). Divergent growth trends (PC2) were weakly associated to climate; the most relevant trend was a negative correlation to total precipitation in August preceding current growing season. Thus, August rainfall was directly associated to growth on FMN and inversely on FSP. Nevertheless, this variable explained only 8% ($P=0.0088$) of PC2 variation (Fig. 6).

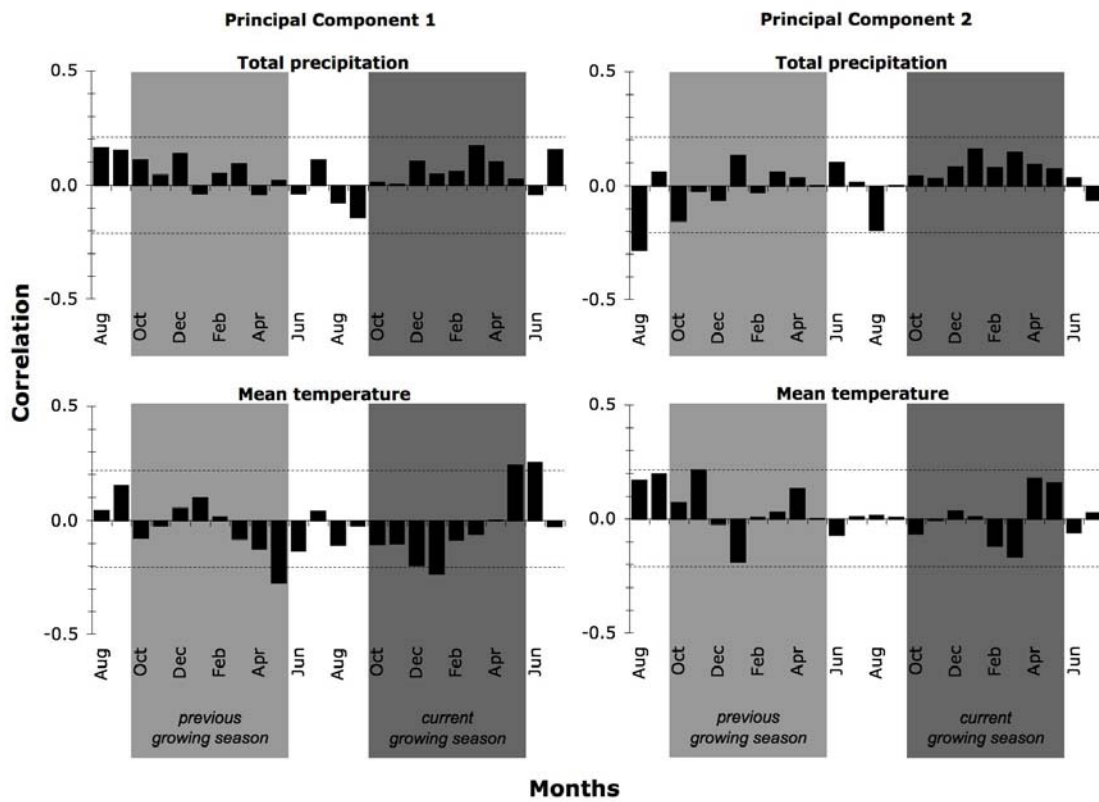


Fig. 5. Correlation between annual tree growth (ordination axes) and monthly climate variables (departures of total precipitation and mean temperature). Shaded periods identify the previous and current growing seasons and dashed lines the 95% confidence limits.

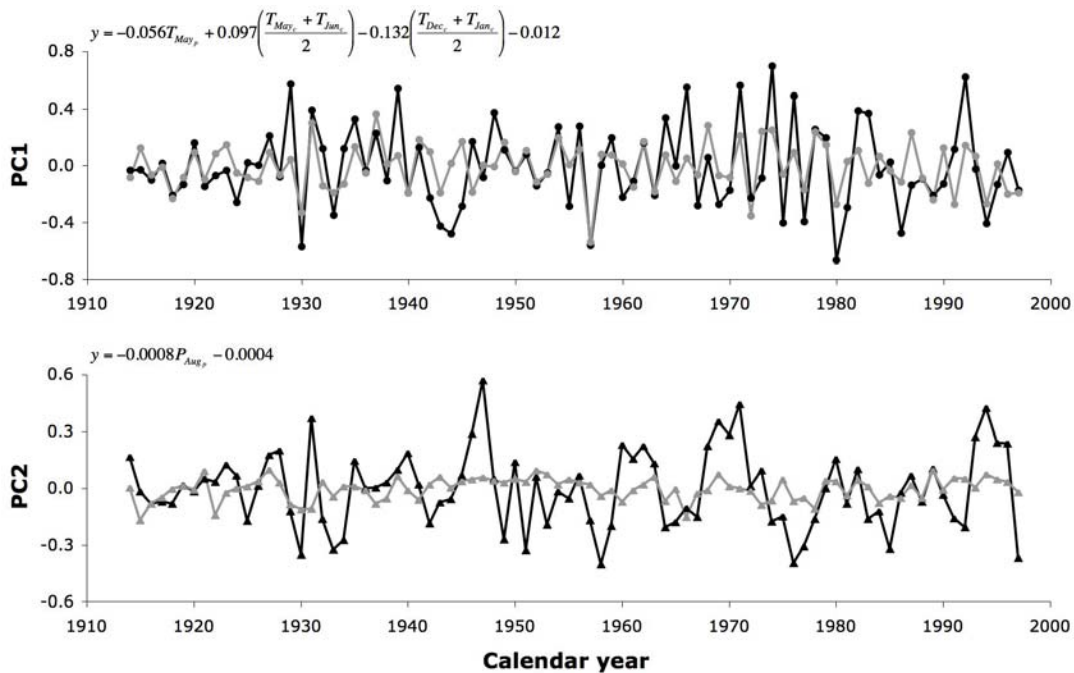


Fig. 6. Observed (black lines) and predicted (grey lines) annual tree-growth, described by the first (PC1) and second (PC2) principal components. Predictive models based on climate variables are shown above each graphic, where T and P are, respectively, departures of mean temperature and total precipitation in a given month of the current (c) or previous (p) year.

Discussion

Tree-ring time series and growth patterns

Tree-ring series of *Araucaria angustifolia* were successfully cross-dated and combined in site chronologies. However, wedging rings made cross-dating a very difficult task at both analyzed sites. These abnormal growth rings, resulting from discontinuous cambium activity over the meristematic sheath (Kozłowski 1971; Larson 1994), represent an important limitation for dendrochronological development in many tropical and subtropical species (Dunwiddie 1979; Ogden 1981; Ash 1983; Norton *et al.* 1987; February & Stock 1998; Bergin 2000; Worbes 2002; Brien & Zuidema 2005). Wedging rings had been reported in *A. angustifolia* (Seitz & Kaninnen 1989; Oliveira *et*

al. 2007) and other Araucariaceae, such as *Araucaria cunninghamii* (Ogden 1981; Ash 1983), *Agathis robusta* (Ash 1983), *Agathis moorei* (Détiene 1989), *Agathis australis* (Dunwiddie 1979; Norton *et al.* 1987) and *Wollemia nobilis* (Heady *et al.* 2002). As in *A. angustifolia*, wedging rings are frequent in *Agathis australis* and *Pinus occidentalis* but careful cross-dating allowed long-term ring-width chronologies to be developed with these species (Buckley *et al.* 2000; Fowler *et al.* 2000; Boswijk *et al.* 2006; Speer *et al.* 2004). Further studies concerning the occurrence and morphology of wedging rings in *A. angustifolia* would improve the cross-dating efficiency, particularly from increment borer samples.

Growth synchronization within trees at FSP and FMN corroborates preliminary dendrochronological investigation showing a common growth trend for *A. angustifolia* trees growing in a subtropical forest at São João do Triunfo (SJT), in the Paraná state, Brazil (Seitz & Kanninen 1989). The growth correlation within sites was similar at FSP and FMN ($\bar{r} \approx 0.3$), but lower than found in SJT ($\bar{r} = 0.6$). Such difference may indicate a stronger common growth signal at SJT, but also may be related to particular sampling, standardization and correlation computation (series length) methods. Rather than differences, those results indicate that growth ring chronologies of *A. angustifolia* may be developed over a large extent, since SJT is about 380 km north from FSP and FMN.

Indeed, correlation and ordination analyses comparing growth time-series demonstrate that trees at FSP and FMN, distant *ca.* 100 km and growing under distinct habitat and disturbance regimes, share a relevant year-to-year growth signal. Such regional growth trend is a strong evidence of seasonal cambium activity (Fritts 1976; Stahle 1999), confirming annual growth ring production in *A. angustifolia* (Seitz &

Kanninen 1989; Lisi *et al.* 2001; Oliveira *et al.* 2007) and suggesting the existence of regional environmental factors forcing inter-annual growth trends.

Ordination analysis evidenced spatial patterns related to long-term growth of *A. angustifolia*. The first principal component (PC1) highlighted convergent tree-growth between FSP and FMN, while the second principal component (PC2) showed divergent growth between those sites. We conjecture that these patterns were linked to environmental forcings operating in different spatial scales: convergent trends should be related to regional environmental factors and divergent trends to local environmental factors influencing the tree-growth response to macro-environmental conditions. According to these hypotheses, year-to-year growth variation of *A. angustifolia* would be more influenced by regional than local scale factors, since PC1 represents a larger growth variation in the system than PC2.

Tree-growth links to climate

Based on these hypotheses, when compared to regional climate variables, PC1 will present stronger association to climate than PC2. Our correlation and regression analyses describing the linear association between ordination axes and climate variables confirm that expectation and support the hypotheses. Moreover, our results reinforce the relevance of climatic conditions for inter-annual variation of secondary growth in *A. angustifolia*.

Convergent growth trends were related to temperature conditions during summer and autumn months. The negative growth response to temperature for current December and January may indicate water stress due to increased evapotranspiration in hotter months. Similar growth response was found in *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch

growing in xeric Patagonian sites (Villalba *et al.* 1989). In high-elevation subtropical Andean sites, under a seasonal precipitation regime, some tree species presented a negative growth response to summer temperature, synchronous to a positive response to precipitation (Morales *et al.* 2004). In *A. angustifolia*, however, correlations between PC1 and precipitation during current growing season months were not statistically significant (despite being positive). Growth relationships to autumn temperature, negative for previous May and positive for current May and June, suggests that temperature determines whether *A. angustifolia* will mobilize carbohydrate for wood formation (Kozlowski & Pallardy 1997) in late growing season or store it for the next growth period. It means that high autumn temperature would influence the current growth ring, under development since the previous spring (Oliveira *et al.* 2007), to be wide. Whereas May and June correspond the late growing season (Oliveira *et al.* 2007), stored carbohydrates must be the main energy source for wood formation related to that temperature stimulus. High autumn temperature imply that a lower level of stored carbohydrate would be available for the next growing season, determining the new growth ring to be narrower. Opposite relations are expected under low autumn temperatures.

Dendroclimatic research in *Agathis australis* (Buckley *et al.* 2000) revealed that its annual radial growth is mostly dependent on rainfall during the previous growing period, but growth-temperature relations were similar to those we observed in *A. angustifolia*: negative correlations with temperature on current growing season (mainly, December and January) and previous autumn (May). According to those authors, clear, sunny days in early summer (October to December) may be associated with cold nights, which bring down mean temperatures. Thus, negative correlation to current summer

temperature must reflect a direct influence of sunshine hours on radial growth. The authors did not discuss the growth association to previous autumn temperature.

Convergent growth variation of *A. angustifolia* was associated to temperature but not to precipitation. A dendrochronological study of *Cedrela fissilis* Vell., a deciduous Meliaceae tree, growing in Araucaria forest in Paraná (Brazil), revealed a significant long-term correlation to temperature and no correlation to precipitation (Dünisch 2005). Moreover, intra-annual cambial activity of *A. angustifolia*, and apparently, *C. fissilis* is mainly influenced by seasonal temperature and photoperiod variation (Oliveira *et al.* 2007; Dünisch 2005). These evidence point to temperature as a major regional factor determining seasonal and inter-annual cambium activity of trees in subtropical mountain rain forests of southern Brazil.

Divergent growth trends were inversely related to total precipitation in August of the previous growing season, that is, the correlation was negative in FSP (forest) and positive in FMN (grassland). This pattern suggests an interaction between regional climate (rainfall) and local disturbance (fire regimes in grassland) affecting tree-growth. In traditional cattle raising farms, Campos are burned systematically (every two or three years) in order to remove dead herbaceous biomass and stimulate grass resprouting in spring. Anthropogenic fires on Campos are usually ignited between August and September (Heringer & Jacques 2001). August rainfall must influence fire characteristics, being inversely related to fire intensity (Pillar 2003). Fire management may influence *A. angustifolia* trees established over Campos by reducing tree-growth due to injuries on plant tissues; or improving tree-growth by making available mineral nutrients resulting from burned Campos biomass. Our evidences indicate that the former situation is a more likely explanation for the positive relation between tree growth and

precipitation in August for the grassland site (FMN). More intense grassland fires, due to lower rainfall during the ignition period (August), would cause damages to *A. angustifolia* trees established on grasslands (FMN), reducing tree-growth two years latter.

Outlook to further dendroecological investigations

The formation of annual and climate-sensitive growth rings in *A. angustifolia* allow new opportunities to derive useful information for ecological studies in pluvial mountain ecosystems of subtropical South America. The counting of growth rings provides an estimation of tree age. Therefore, additional cross-dating of ring-width patterns may enhance age determinations to calendar year resolution. Studies on population structure of *A. angustifolia*, focused mostly on tree-size parameters (*e.g.* Souza 2007), would be improved in temporal scale by simple application of dendrochronological techniques.

Hypotheses concerning the growth response of *A. angustifolia* to changes in environmental conditions, based on short-term experiments (*e.g.* Mósena & Dillenburg 2004), could be verified using analyses of longer ring-width time series. Further, ecophysiological investigations could clarify our hypotheses concerning mechanisms of regional climate and site-specific influence on tree growth.

New tree-ring chronologies would help us to better understand the influence of regional climate conditions on *A. angustifolia* growth in the Brazilian highlands. Moreover, the existence of multi-centennial *A. angustifolia* trees (ca. 400 yr old, J. M. Oliveira personal observation) would bring a unique opportunity for climate reconstructions in eastern subtropical South America.

Acknowledgments

We are grateful to the Inter-American Institute for Global Change Research (Grants SGP II 03SGP211-223 and CRNII 005) and Conselho Nacional de Pesquisa e Desenvolvimento Tecnológico (CNPq) for project founding and scholarships and to Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) for scholarships. CAPES and Secretaría de Ciencia, Tecnología e Innovación Productiva (SECYT, Argentina), within CAPES-SECYT cooperation project, also supported this research. The Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (IBAMA) and Mr. Domingos C. Pereira allowed field studies and facilities at FSP and FMN, respectively. The Instituto Nacional de Meteorologia (INMET) provided valuable climatological data. We are sincerely thankful to Rafael E. Machado, Melina M. G. dos Santos, Emiliano Santarosa, Susana Monge, Rita C. Rauber e Felícia Fischer for helping us in the field and laboratory tasks.

References

- Aceituno P. (1988) On the functioning of the Southern Oscillation in the south american sector. *Monthly Weather Review* **116**, 505–524.
- Alves E. S. & Angyalossy-Alfonso V. (2000) Ecological trends in the wood anatomy of some Brazilian species. 1. Growth rings and vessels. *IAWA Journal* **21(1)**, 3–30.
- Ash J. (1983) Growth rings in *Agathis robusta* and *Araucaria cunninghamii* from tropical Australia. *Australian Journal of Botany* **31**, 269–275.
- Bhattacharyya A. & Yadav R. R. (1999) Climatic reconstructions using tree-ring data from tropical and temperate regions of India - a review. *IAWA Journal* **20(3)**, 311–316.

- Behling H. (2002) South and southeast Brazilian grassland during Late Quaternary times: a synthesis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **177**, 19–27.
- Behling H. & Pillar V. D. (2007) Late Quaternary vegetation, biodiversity and fire dynamics on the southern Brazilian highland and their implication for conservation and management of modern Araucaria forest and grassland ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Biological Sciences* **362**, 243–251.
- Behling H., Pillar V. D., Orlóci L. & Bauermann S.G. (2004) Late Quaternary Araucaria forest, grassland (Campos), fire and climate dynamics, studied by high-resolution pollen, charcoal and multivariate analysis of the Cambará do Sul core in southern Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **203**, 277–297.
- Bergin D. O. (2000) Current knowledge relevant to management of *Podocarpus totara* for timber. *New Zealand Journal of Botany* **38**, 343–359.
- Biondi F. (2001) A 400-year tree-ring chronology from the tropical treeline of North America. *Ambio* **30(3)**, 162–166.
- Boninsegna J. A., 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 Bulletin* **10(2)**, 161–169.
- Borchert R. (1999) Climatic periodicity, phenology, and cambium activity in tropical dry forest trees. *IAWA Journal* **20(3)**, 239–247.

- Boswijk G., Fowler A., Lorrey A., Palmer J. & Ogden J. (2006) Extension of the New Zealand kauri (*Agathis australis*) chronology to 1724 BC. *The Holocene* **16(2)**, 188–199.
- Brienen R. J. W. & Zuidema P. A. (2005) Relating tree growth to rainfall in Bolivian rain forests: a test for six species using tree ring analysis. *Oecologia* **146**, 1–12.
- Brienen R. J. W. & Zuidema P. A. (2006) Lifetime growth patterns and ages of Bolivian rain forest trees obtained by tree ring analysis. *Journal of Ecology* **94**, 481–493.
- Buckley B., Odgen J., Palmer J., Fowler A. & Salinger J. (2000) Dendroclimatic interpretation of tree-rings in *Agathis australis* (kauri). 1. Climate correlation functions and master chronology. *Journal of The Royal Society of New Zealand* **30(3)**, 263–276.
- Callado C. H., Neto S. J. S., Scarano F. R. & Costa C. G. (2001) Periodicity of growth rings in some flood-prone trees of Atlantic Rain Forest in Rio de Janeiro, Brazil. *Trees* **15**, 492–497.
- Carvalho P. E. R. (2003) *Espécies Arbóreas Brasileiras*. Embrapa Informação Tecnológica, Brasília.
- Casarin D. P. & Kousky V. E. (1986) Anomalias de precipitação no sul do Brasil e variações na circulação atmosférica. *Revista Brasileira de Meteorologia* **1**, 83–90.
- Cook E. R. (1985) A time series analysis approach to tree-ring standardization. Ph. D. Thesis, University of Arizona, Tucson.
- Cook E. R. & Krusic P. J. (2005) *Program ARSTAN. A Tree-Ring Standardization Program Based on Detrending and Autoregressive Time Series Modeling, with Interactive Graphics*. Tree-Ring Laboratory, Lamont Doherty Earth Observatory of Columbia University, Palisades. Available from URL: <http://www.ltrr.arizona.edu>

- Cook E. R. & Kairiukstis L. A. (1990) *Methods of Dendrochronology. Applications in the Environmental Science*. Kluwer, Amsterdam.
- Détienne P. (1989) Appearance and periodicity of growth rings in some tropical woods. *IAWA Bulletin* **10(2)**, 123–132.
- Diaz A., & Aceituno P. (2003) Atmospheric circulation anomalies during episodes of enhanced and reduced convective cloudiness over Uruguay. *Journal of Climate* **16**, 3171–3185.
- Duarte L. S.; Dos-Santos, M. M. G.; Hartz S. M. & Pillar V. D. (2006a). Role of nurse plants in Araucaria Forest expansion over grassland in south Brazil. *Austral Ecology* **31**, 520–528.
- Duarte L. S., Machado R. E., Hartz S. M. & Pillar V. D. (2006b). What saplings can tell us about forest expansion over natural grasslands. *Journal of Vegetation Science* **17**, 799–808.
- 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.
- Dunwiddie P. (1979) Dendrochronological studies of indigenous New Zealand trees. *New Zealand Journal of Botany* **17**, 251–266.
- February E. C. & Stock W. D. (1998) An assessment of the dendrochronological potential of two *Podocarpus* species. *The Holocene* **8(6)**, 747–750.
- Fontana D. C. & Berlato M. A. (2003) *El Niño e La Niña: Impactos no Clima, na Vegetação e na Agricultura do Rio Grande do Sul; Aplicações de Previsões Climáticas na Agricultura*. Editora da UFRGS, Porto Alegre.

- Fowler A., Palmer J., Salinger J., & Odgen J. (2000) Dendroclimatic interpretation of tree-rings in *Agathis australis* (kauri). 2. Evidence of a significant relationship with ENSO. *Journal of The Royal Society of New Zealand* **30(3)**: 277–292.
- Fritts H. C. (1976) *Tree Rings and Climate*. Academic Press, London.
- Grau H. R., Easdale T. A. & Paolini L. (2003) Subtropical dendroecology – dating disturbances and forest dynamics in northwestern Argentina mountain ecosystems. *Forest Ecology and Management* **177**, 131–143.
- Grimm A. M., Barros, V. R. & Doyle, M. E. (2000) Climate variability in southern South America associated with El Niño and La Niña events. *Journal of Climate* **13**, 35–58.
- Heady R. D., Banks J. G. & Evans P. D. (2002). Wood anatomy of wollemi pine (*Wollemia nobilis*, Araucariaceae). *IAWA Journal* **23(4)**, 339–357.
- Heringer I. & Jacques, A. V. A. (2001) Adaptações das plantas ao fogo: enfoque na transição floresta-campo. *Ciência Rural* **31(6)**: 1085–1090.
- Holmes L. R. (1983) Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-ring Bulletin* **43**, 69–78.
- Hueck K. (1972) *As Florestas da América do Sul*. Editora da Universidade de Brasília, Brasília.
- Jarenkow J. A. & Baptista L. R. M. (1987) Composição florística e estrutura da mata com araucária na Estação Ecológica de Aracuri, Esmeralda, Rio Grande do Sul. *Napaea* **3**, 9–18.
- Klein R. M. (1960). O aspecto dinâmico do pinheiro brasileiro. *Sellowia* **12**, 17–51.

- Klein R. M. (1975) Southern Brazilian phytogeographic features and the probable influence of upper Quaternary climatic changes in the floristic distribution. *Boletim Paranaense de Geociências* **33**, 67–88.
- Kozłowski T. T. (1971). *Growth and Development of Trees*, Vol. II. Academic Press, New York and London.
- Kozłowski T. T. & Pallardy S. G. (1997) *Growth Control in Woody Plants*. Academic Press, San Diego.
- Larson, P. R. (1994) *The Vascular Cambium*. Springer-Verlag, Berlin.
- Lisi C. S., Pessenda L. C. R., Tomazello-Filho M. & Rozanski K. (2001) ^{14}C Bomb effect in tree rings of tropical and subtropical species of Brazil. *Tree-ring Research* **57(2)**, 191–196.
- Lisi C. S., Tomazello-Filho M., Botosso P. C., Roig F. A., Maria V. R. B., Ferreira-Fedele L. & Voigt A. R. A. (2007) Tree-ring formation, radial increment periodicity, and phenology of tree species from a seasonal semi-deciduous forest in southeast Brazil. Submitted to *IAWA Journal*.
- Mariaux, A. (1981) Past efforts in measuring age and annual growth in tropical trees. In: *Age and Growth Rate of Tropical Trees: New Directions for Research* (ed. F. H. Borman & G. Berlyn) pp. 20-30. Yale University, New Haven.
- Martin P. H. & Fahey T. J. (2006) Fire history along environmental gradients in the subtropical pine forests of the Cordillera Central, Dominican Republic. *Journal of Tropical Ecology* **22**, 289–302.
- Montecinos A., Díaz A. & Aceituno P. (2000) Seasonal diagnostic and predictability of rainfall in subtropical South America based on tropical Pacific SST. *Journal of Climate* **13**, 746–758.

- Morales M. S., Villalba R., Grau H. R. & Paolini L. (2004) Rainfall-controlled tree growth in high-elevation subtropical treelines. *Ecology* **85**(11), 3080–3089.
- Mósená M. & Dillenburg L. R. (2004) Early growth of Brazilian pine (*Araucaria angustifolia* [Bertol.] Kuntze) in response to soil compactation and drought. *Plant and Soil* **258**, 293–306.
- Nimer E. (1989) *Climatologia do Brasil*, 2nd ed. IBGE, Rio de Janeiro.
- Nogués-Paegle J. & Mo K. C. (1997) Alternating wet and dry conditions over South America during summer. *Monthly Weather Review* **125**, 279–291.
- Norton D. A., Palmer J. G. & Ogden J. (1987) Dendrochronological studies in New Zealand. 1. An evaluation of tree age estimates based on increment cores. *New Zealand Journal of Botany* **25**, 373–383.
- Ogden J. (1981) Dendrochronological studies and the determination of tree ages in the Australian tropics. *Journal of Biogeography* **8**, 405–420.
- Oliveira J. M. (2003) Padrões e processos vegetacionais em ecótonos de campos e floresta com araucária. In: *Ecossistemas Brasileiros: Manejo e Conservação* (ed V. Claudino-Salles) pp. 383–391. Expressão Gráfica, Fortaleza.
- Oliveira J. M. & Pillar V. D. (2004) Vegetation dynamics on mosaics of *Campos* and *Araucaria* forest between 1974 and 1999 in southern Brazil. *Community Ecology* **5**, 197–202.
- Oliveira J. M., Santarosa E., Pillar V. D. & Roig, F. A. (2007) Seasonal cambium activity in the subtropical rain forest tree *Araucaria angustifolia*. Submitted to *Trees*.

- Pillar V. D. (2003) Dinâmica da expansão florestal em mosaicos de floresta e campos no sul do Brasil. In: *Ecosystemas Brasileiros: Manejo e Conservação* (ed V. Claudino-Salles) pp. 209–216. Expressão Gráfica, Fortaleza.
- Pillar V. D. (2006) *MULTIV. Multivariate Exploratory Analysis, Randomization Testing and Bootstrap Resampling*. Departamento de Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. Available from URL: <http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br>
- Pillar V. D. & Quadros F. L. F (1997) Grassland-forest boundaries in southern Brazil. *Coenoses* **12(2-3)**, 119–126.
- Rambo B. (1951) O elemento andino no pinhal riograndense. *Anais Botânicos do Herbário Barbosa Rodrigues* **3**, 7–39.
- Rambo B. (1953) História da flora do planalto riograndense. *Anais Botânicos do Herbário Barbosa Rodrigues* **5**, 185–232.
- Rambo B. (1956a). A flora fanerogâmica dos aparados riograndenses. *Sellowia* **7**, 235–298.
- Rambo B. (1956b). *A Fisonomia do Rio Grande do Sul – Ensaio de Monografia Natural*. Livraria Selbach, Porto Alegre.
- Roig F. A. (2000) Dendrocronología en los bosques del Neotrópico: revisión y prospección futura. In: *Dendrocronología em América Latina* (ed. F. A. Roig) pp. 307–355. EDIUNC, Mendoza.
- Roig F. A., Osornio J. J. J., Diaz J. V., Luckman B., Tiessen H., Medina A. & Noellemeyer E. J. (2005) Anatomy of growth rings at the Yucatan Peninsula. *Dendrochronologia* **22**, 187–193.
- Schulman E. (1956) *Dendroclimatic Change in Semiarid America*. University of Arizona Press, Tucson.

- Schweingruber F. H. (1996) *Tree Rings and Environment: Dendroecology*. Hall Haupt Publishers, Berne and Stuttgart.
- Seitz R. A. & Kanninen M. (1989) Tree ring analysis of *Araucaria angustifolia* in Southern Brazil: preliminary results. *IAWA Bulletin* **10(2)**: 170–174.
- Souza A. F. (2007) Ecological interpretation of multiple population size structures in trees: the case of *Araucaria angustifolia* in South America. *Austral Ecology* **32**, 524–533.
- Speer J. H., Orvis K. H., Grissino-Mayer H. D., Kennedy L. M. & Horn, S. P. (2004) Assessing the dendrochronological potential of *Pinus occidentalis* Swartz in the Cordillera Central of the Dominican Republic. *The Holocene* **14(4)**, 563–569.
- Stahle D. W. (1999) Useful strategies for the development of tropical tree-ring chronologies. *IAWA Journal* **20(3)**, 249–253.
- Stahle D. W., Mushove P. T., Cleaveland M. K., Roig F. & Haynes G. A. (1999) Management implications of annual growth rings in *Pterocarpus angolensis* from Zimbabwe. *Forest Ecology and Management* **124**, 217–229.
- Stokes M. A. & Smiley T. L. (1968) *An Introduction to Tree-ring Dating*. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Vaganov E. A., Hughes M. K. & Shashkin A. V. (2006) *Growth Dynamics of Conifer Tree Rings. Images of Past and Future Environments*. Springer-Verlag, Berlin and Heidelberg.
- Veloso H. P., Rangel-Filho A. L. R. & Lima J. C. A. (1991) *Classificação da Vegetação Brasileira Adaptada a um Sistema Universal*. IBGE, Rio de Janeiro.

- Villalba R., Boninsegna J. & Cobos D. (1989) *A tree-ring reconstruction of summer temperature between A.D. 1500 and 1974 in western Argentina*. Third International Conference of the Southern Hemisphere Meteorology and Oceanography, Buenos Aires.
- Villalba R., Grau H. R., Boninsegna J. A., Jacoby G. C. & Ripalta, A. (1998) Tree-ring evidence for long-term precipitation changes in subtropical South America. *International Journal of Climatology* **18**, 1463–1478.
- Waechter J. L. (2002) Padrões fitogeográficos na flora atual do Rio Grande do Sul. *Ciência & Ambiente* **24**, 93–108.
- 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.
- Worbes M., Staschel R., Roloff A. & Junk W. J. (2003) Tree ring analysis reveals age structure, dynamics and wood production of a natural forest stand in Cameroon. *Forest Ecology and Management* **173**, 105–123.

Appendix

Appendix 1: Study site at Floresta Nacional de São Francisco de Paula.



Appendix 2: Study site at Fazenda Monte Negro.



Appendix 3: continued.

FSP19a 1890 42 57 52 47 58 51 56 40 38 32
FSP19a 1900 21 50 73 126 110 94 66 76 83 84
FSP19a 1910 65 62 60 103 120 103 90 90 70 73
FSP19a 1920 73 79 58 67 70 53 57 91 70 91
FSP19a 1930 84 110 171 145 107 64 57 80 86 98
FSP19a 1940 113 105 58 34 32 63 94 97 120 106
FSP19a 1950 111 120 88 73 92 63 69 51 44 52
FSP19a 1960 53 72 74 84 68 65 82 60 65 64
FSP19a 1970 66 107 87 87 80 71 62 42 46 66
FSP19a 1980 40 32 29 34 35 19 13 16 13 19
FSP19a 1990 15 15 14 19 19 22 17 7 14 16
FSP19a 2000 14 12 26 999
FSP19b 1895 94 70 63 63 50
FSP19b 1900 52 79 98 128 125 110 80 104 102 129
FSP19b 1910 108 113 128 131 139 130 113 143 138 160
FSP19b 1920 144 111 101 90 106 105 103 112 79 109
FSP19b 1930 98 167 165 88 68 200 215 183 149 230
FSP19b 1940 198 158 102 67 51 56 82 98 114 93
FSP19b 1950 97 94 78 81 89 75 63 41 23 25
FSP19b 1960 32 46 49 51 43 47 64 56 56 73
FSP19b 1970 74 119 107 80 86 96 90 82 66 78
FSP19b 1980 41 34 45 48 42 47 31 45 26 24
FSP19b 1990 21 22 22 21 15 12 21 13 25 27
FSP19b 2000 29 33 33 29 999
FSP19c 1907 94 117 142
FSP19c 1910 117 125 126 145 129 120 115 118 137 130
FSP19c 1920 118 96 78 68 66 61 51 75 20 79
FSP19c 1930 64 116 131 102 98 176 195 197 148 96
FSP19c 1940 122 143 95 88 68 91 131 111 132 84
FSP19c 1950 77 79 40 49 71 70 121 101 108 126
FSP19c 1960 118 149 109 120 83 98 98 75 81 68
FSP19c 1970 71 79 67 52 63 72 68 62 54 79
FSP19c 1980 47 44 51 56 43 43 26 29 24 16
FSP19c 1990 17 17 15 15 18 19 26 14 22 20
FSP19c 2000 23 19 12 17 17 999
FSP19d 1907 101 88 98
FSP19d 1910 84 96 105 132 152 124 134 134 132 110
FSP19d 1920 102 81 68 63 69 78 74 107 68 65
FSP19d 1930 58 76 89 56 49 44 51 74 119 176
FSP19d 1940 147 139 111 89 93 84 125 142 170 125
FSP19d 1950 93 100 54 56 69 57 73 48 62 91
FSP19d 1960 81 59 41 18 17 13 20 39 53 53
FSP19d 1970 83 172 183 149 128 90 60 39 36 44
FSP19d 1980 36 36 48 57 63 61 54 50 43 34
FSP19d 1990 29 29 28 31 26 23 19 13 20 18
FSP19d 2000 17 29 22 30 33 999
FSP20a 1886 42 51 53 53
FSP20a 1890 46 50 39 27 44 43 42 23 40 40
FSP20a 1900 42 41 37 74 73 84 61 73 80 97
FSP20a 1910 82 71 73 210 92 82 68 59 38 40
FSP20a 1920 47 54 67 64 61 49 35 32 45 87
FSP20a 1930 60 65 62 45 28 46 50 67 65 81
FSP20a 1940 100 77 67 46 32 21 35 40 60 62
FSP20a 1950 56 66 64 48 56 27 18 17 18 22
FSP20a 1960 32 61 83 75 54 49 42 33 59 59
FSP20a 1970 52 54 45 43 39 23 17 7 6 14
FSP20a 1980 36 48 82 49 23 9 8 8 12 30
FSP20a 1990 39 37 13 12 7 9 0 40 53 49
FSP20a 2000 19 13 8 11 999
FSP20c 1905 93 72 89 84 100
FSP20c 1910 79 78 85 87 112 83 66 55 32 39
FSP20c 1920 47 40 42 55 54 56 47 45 27 126
FSP20c 1930 87 111 102 81 86 121 98 86 64 85
FSP20c 1940 117 100 70 67 66 55 69 87 95 65
FSP20c 1950 67 87 82 57 69 56 44 23 29 38
FSP20c 1960 56 63 113 105 50 43 51 57 90 60
FSP20c 1970 28 35 56 61 81 27 15 7 6 7
FSP20c 1980 11 10 19 20 23 12 7 9 8 9
FSP20c 1990 8 10 0 0 14 30 43 63 83 53
FSP20c 2000 24 12 6 5 4 999
FSP20d 1889 55
FSP20d 1890 59 51 51 47 53 58 62 41 43 47
FSP20d 1900 58 56 43 80 89 94 70 87 94 100
FSP20d 1910 77 89 77 86 112 89 80 77 75 74
FSP20d 1920 77 65 65 66 63 64 59 49 48 86
FSP20d 1930 53 69 51 25 29 43 40 45 46 56
FSP20d 1940 47 43 36 48 42 32 41 49 51 43
FSP20d 1950 50 45 45 54 71 56 49 24 18 18
FSP20d 1960 22 28 30 36 40 66 65 46 49 44
FSP20d 1970 35 43 31 0 0 0 0 0 25
FSP20d 1980 32 39 46 23 13 9 8 6 7 13
FSP20d 1990 15 16 8 0 0 0 5 7 8 5
FSP20d 2000 9 6 4 8 12 999
FSP21a 1891 62 56 55 58 58 43 47 59 52
FSP21a 1900 62 56 54 63 66 45 28 32 36 57
FSP21a 1910 58 40 74 95 99 103 86 97 115 108
FSP21a 1920 103 95 67 70 53 74 77 113 96 99
FSP21a 1930 55 98 58 32 52 60 67 68 72 81
FSP21a 1940 67 38 20 13 11 26 38 78 85 50
FSP21a 1950 65 31 29 15 12 20 34 21 19 15
FSP21a 1960 16 13 36 34 18 19 24 26 39 49
FSP21a 1970 58 70 34 33 39 24 26 20 30 30
FSP21a 1980 23 20 19 28 28 27 36 38 24 22
FSP21a 1990 27 34 34 27 24 15 13 21 11 12
FSP21a 2000 13 12 0 4 14 999
FSP21b 1887 95 83 72
FSP21b 1890 51 60 60 60 82 81 71 56 71 80
FSP21b 1900 77 66 74 90 83 59 49 60 48 45
FSP21b 1910 40 43 79 92 86 94 85 101 109 103
FSP21b 1920 107 89 69 75 82 107 95 117 105 98
FSP21b 1930 63 108 89 48 44 94 72 79 75
FSP21b 1940 63 78 44 31 26 27 46 25 16 2
FSP21b 1950 11 7 15 26 31 35 39 24 16 23
FSP21b 1960 57 49 44 54 42 64 87 84 73 43
FSP21b 1970 42 59 38 33 35 27 21 15 28 35
FSP21b 1980 21 22 48 71 64 60 62 61 37 42
FSP21b 1990 51 62 56 44 43 46 40 31 38 37
FSP21b 2000 999
FSP21c 1898 115 102
FSP21c 1900 109 99 91 108 90 65 47 53 40 45
FSP21c 1910 50 64 71 96 93 99 96 109 93 79
FSP21c 1920 122 128 102 95 80 78 40 80 81 86
FSP21c 1930 35 83 91 50 51 60 41 34 33 41
FSP21c 1940 44 53 33 21 20 18 25 26 17 10
FSP21c 1950 17 29 33 42 38 36 59 48 33 45
FSP21c 1960 76 87 78 56 37 27 42 33 22 22
FSP21c 1970 22 24 16 17 19 19 21 13 17 25
FSP21c 1980 16 0 14 13 21 28 32 26 9 9
FSP21c 1990 12 27 51 53 43 28 18 18 27 28
FSP21c 2000 20 6 999
FSP21d 1912 127 186 128 154 146 166 108 95
FSP21d 1920 113 125 138 161 166 149 116 115 87 75
FSP21d 1930 62 101 83 47 53 71 65 75 68 73
FSP21d 1940 60 87 76 70 55 70 75 76 59 31
FSP21d 1950 31 37 58 44 26 31 35 21 11 10
FSP21d 1960 0 16 39 36 22 32 66 36 13 23
FSP21d 1970 59 107 87 59 76 64 52 22 40 83
FSP21d 1980 46 16 76 154 74 57 26 16 53 82
FSP21d 1990 65 91 85 62 47 28 999
FSP22c 1903 68 66 49 36 29 43 68
FSP22c 1910 68 47 43 59 52 51 52 57 27 20
FSP22c 1920 21 25 45 72 74 71 40 56 43 143
FSP22c 1930 134 123 100 58 57 72 67 65 47 61
FSP22c 1940 45 57 84 60 76 53 73 75 87 96
FSP22c 1950 89 62 61 49 34 28 38 28 30 38
FSP22c 1960 40 46 55 54 49 50 54 44 36 36
FSP22c 1970 30 36 26 29 36 21 25 24 45 53
FSP22c 1980 32 59 60 57 58 65 54 48 43 41
FSP22c 1990 46 40 39 54 55 60 60 45 44 46
FSP22c 2000 29 60 75 76 76 999
FSP22d 1896 69 59 63 64
FSP22d 1900 68 54 64 76 62 41 33 23 29 41
FSP22d 1910 40 26 28 38 42 50 65 69 53 48
FSP22d 1920 58 63 64 66 67 65 56 77 66 66
FSP22d 1930 60 71 62 50 51 46 47 35 27 28
FSP22d 1940 27 37 26 20 15 17 17 26 32 20
FSP22d 1950 38 39 34 35 21 18 28 19 19 21
FSP22d 1960 27 35 30 16 21 15 16 17 19 22
FSP22d 1970 17 19 12 10 13 6 7 0 6 11
FSP22d 1980 8 13 11 12 6 9 7 7 0 0
FSP22d 1990 9 9 8 5 14 10 22 20 15 14
FSP22d 2000 7 15 18 999
FSP22e 1925 145 81 109 128 127
FSP22e 1930 86 111 120 94 91 80 69 72 62 61
FSP22e 1940 40 61 46 33 24 40 54 43 66 55
FSP22e 1950 39 22 17 51 67 38 52 39 53 60
FSP22e 1960 36 34 55 27 42 44 58 25 22 10
FSP22e 1970 15 27 18 33 48 36 41 18 25 27
FSP22e 1980 9 10 41 56 33 12 14 12 19 19
FSP22e 1990 23 22 39 42 0 0 0 9 20 20
FSP22e 2000 32 19 22 10 999
FSP22b 1929 121
FSP22b 1930 91 141 146 131 127 106 94 67 90 86
FSP22b 1940 40 63 77 58 37 41 43 54 59 59
FSP22b 1950 56 41 38 54 67 38 35 26 37 49
FSP22b 1960 40 30 50 48 52 34 36 13 24 18
FSP22b 1970 32 36 21 22 53 38 63 61 45 26
FSP22b 1980 14 22 36 38 22 14 7 16 24 14
FSP22b 1990 19 26 35 39 0 11 20 24 18 5
FSP22b 2000 999
FSP22e 1925 148 99 115 123 128
FSP22e 1930 77 108 111 99 101 102 86 86 54 56
FSP22e 1940 29 60 57 51 44 43 33 20 46 49
FSP22e 1950 40 35 22 43 52 33 28 18 46 59
FSP22e 1960 36 40 35 26 27 41 44 22 24 16
FSP22e 1970 17 18 9 10 16 16 20 36 36 27
FSP22e 1980 13 14 27 25 22 23 11 8 8 12
FSP22e 1990 13 24 35 31 0 0 10 16 16 12
FSP22e 2000 21 21 35 17 5 999
FSP22d 1922 54 201 106 136 114 122 85 114
FSP22d 1930 67 138 118 136 167 76 85 47 52 55
FSP22d 1940 24 14 15 11 16 8 14 17 50 65
FSP22d 1950 47 30 10 18 27 22 23 13 18 33
FSP22d 1960 24 20 26 24 19 29 38 20 23 14
FSP22d 1970 9 12 9 21 49 30 35 29 40 28
FSP22d 1980 10 9 22 18 18 15 7 7 9 4
FSP22d 1990 10 32 47 35 7 8 10 12 24 12
FSP22d 2000 20 20 11 11 999
FSP23a 1867 60 68 74
FSP23a 1870 46 68 76 74 74 78 53 33 49 46
FSP23a 1880 43 52 32 36 37 30 39 42 44 43
FSP23a 1890 46 53 59 46 47 39 33 13 0 35
FSP23a 1900 68 39 27 46 49 53 43 53 41 46
FSP23a 1910 36 31 40 31 32 24 15 21 14 27
FSP23a 1920 38 28 19 20 16 12 16 14 14 23
FSP23a 1930 19 17 8 11 19 40 35 51 53 68
FSP23a 1940 57 35 39 21 17 16 27 20 23 34
FSP23a 1950 40 45 44 51 45 35 41 42 42 42
FSP23a 1960 22 15 15 16 18 14 30 30 14 2
FSP23a 1970 11 12 17 17 24 16 16 9 12 11
FSP23a 1980 5 5 7 10 10 16 12 11 10 5
FSP23a 1990 4 6 15 9 4 5 10 999
FSP23b 1867 53 74 68
FSP23b 1870 50 78 71 86 93 64 60 67 71 74
FSP23b 1880 71 90 58 73 98 77 97 67 84 124
FSP23b 1890 125 136 124 92 101 111 116 0 49 87
FSP23b 1900 84 73 41 87 124 131 107 92 60 92
FSP23b 1910 84 70 86 71 45 27 10 18 10 16
FSP23b 1920 39 31 19 17 12 13 20 14 7 12
FSP23b 1930 9 9 9 12 18 23 22 37 34 41
FSP23b 1940 36 61 70 73 54 45 61 34 31 43
FSP23b 1950 47 55 56 47 49 24 21 15 22 26
FSP23b 1960 17 13 9 6 8 9 11 10 8 4
FSP23b 1970 999

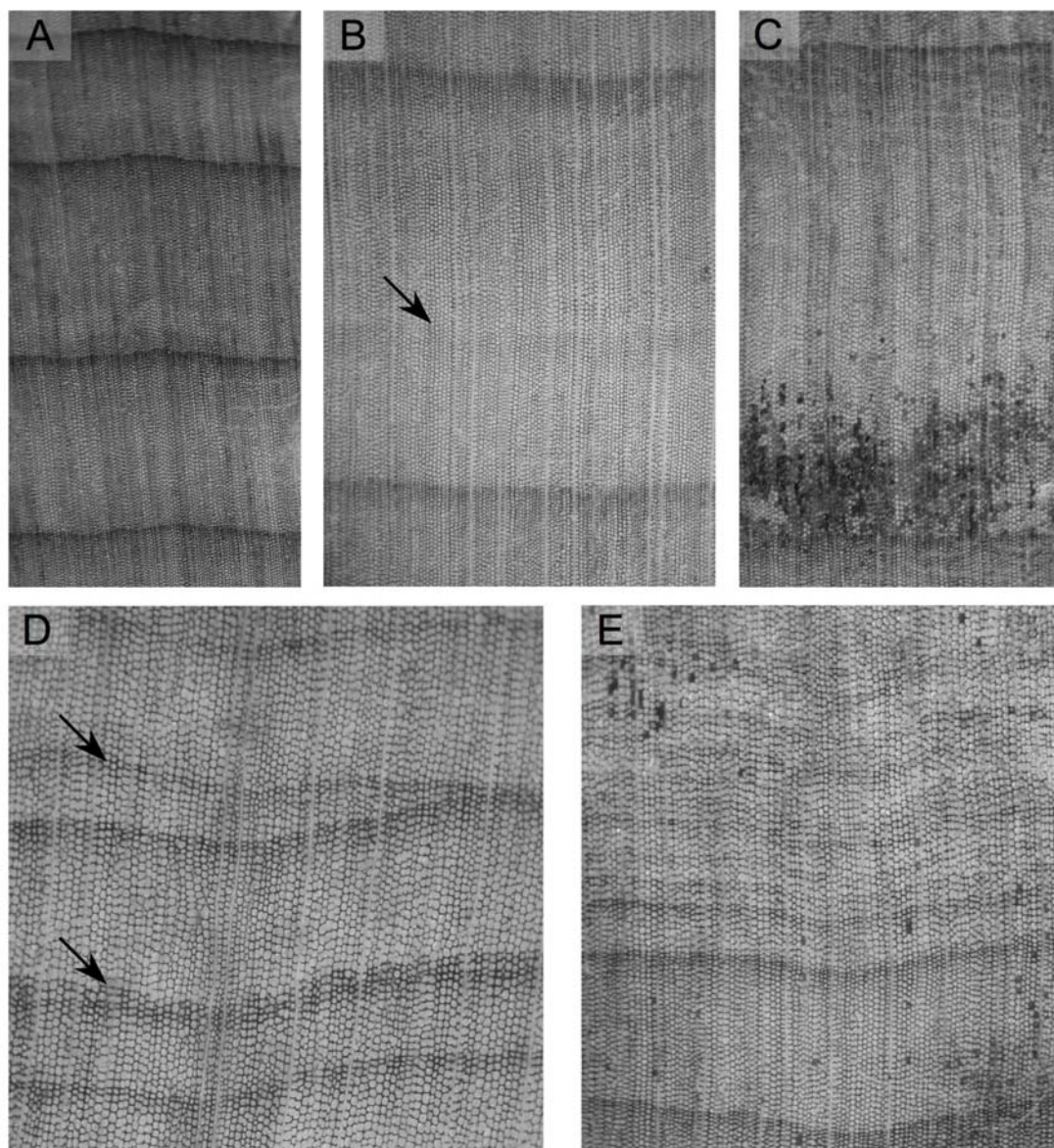
Appendix 3: continued.

FMN27c	1860	66	62	40	57	76	61	64	59	48	58
FMN27c	1870	43	39	44	48	38	31	34	23	24	15
FMN27c	1880	9	15	15	16	11	10	14	16	8	12
FMN27c	1890	15	10	15	16	16	20	21	17	13	9
FMN27c	1900	17	24	17	19	24	26	18	24	24	17
FMN27c	1910	14	12	19	26	0	23	29	34	10	24
FMN27c	1920	34	28	23	23	11	11	23	23	10	20
FMN27c	1930	15	15	32	21	18	21	25	15	14	22
FMN27c	1940	19	21	36	40	22	18	15	11	17	22
FMN27c	1950	16	21	14	17	38	42	71	52	35	33
FMN27c	1960	15	9	14	11	14	13	16	0	8	7
FMN27c	1970	6	6	6	5	17	8	15	11	999	
FMN27d	1860	38	58	39	45	64	55	66	53	50	55
FMN27d	1870	48	50	48	58	55	46	52	41	43	38
FMN27d	1880	24	23	24	35	34	27	29	26	20	23
FMN27d	1890	27	28	27	22	19	25	20	21	18	12
FMN27d	1900	25	26	16	20	22	22	22	35	29	30
FMN27d	1910	21	17	21	24	7	8	19	31	19	16
FMN27d	1920	37	32	22	17	12	12	13	20	19	37
FMN27d	1930	33	28	27	21	25	26	27	37	27	24
FMN27d	1940	25	30	30	28	25	19	22	11	23	28
FMN27d	1950	24	31	29	26	38	30	33	25	21	24
FMN27d	1960	15	8	10	6	11	10	13	8	13	6
FMN27d	1970	8	9	10	9	18	10	14	13	15	13
FMN27d	1980	999									
FMN28a	1873	79	80	78	72	65	61	52			
FMN28a	1880	52	69	44	64	67	51	52	50	35	40
FMN28a	1890	57	51	34	31	55	59	64	39	31	52
FMN28a	1900	63	26	29	62	71	55	41	48	47	61
FMN28a	1910	49	53	50	49	24	18	9	18	25	31
FMN28a	1920	42	34	20	35	36	23	32	30	24	58
FMN28a	1930	47	19	9	6	5	4	6	10	14	15
FMN28a	1940	13	31	46	999						
FMN28b	1873	79	46	54	43	43	44	23			
FMN28b	1880	24	41	27	30	28	30	20	28	42	27
FMN28b	1890	25	24	18	12	21	21	23	18	22	22
FMN28b	1900	41	5	4	33	25	22	19	36	29	35
FMN28b	1910	27	24	9	9	3	0	0	17	31	40
FMN28b	1920	38	22	5	8	3	18	21	23	24	21
FMN28b	1930	17	10	5	4	5	9	9	18	11	20
FMN28b	1940	10	15	18	8	4	2	5	6	5	8
FMN28b	1950	11	6	6	4	7	7	16	7	5	8
FMN28b	1960	999									
FMN28c	1881	42	42	66	69	59	63	53	51	58	
FMN28c	1890	56	53	37	25	52	52	72	42	35	49
FMN28c	1900	63	26	39	76	61	54	50	58	58	66
FMN28c	1910	39	53	45	43	18	24	21	26	10	36
FMN28c	1920	51	27	16	24	16	17	23	16	11	36
FMN28c	1930	28	14	0	3	14	27	27	28	18	10
FMN28c	1940	7	10	24	999						
FMN28d	1881	45	23	27	36	39	31	21	32	38	
FMN28d	1890	38	30	28	22	42	32	34	27	23	23
FMN28d	1900	54	13	11	40	48	40	31	45	30	31
FMN28d	1910	16	18	29	33	7	17	19	23	29	32
FMN28d	1920	32	27	25	25	19	15	20	15	0	33
FMN28d	1930	22	14	5	6	9	29	20	16	16	16
FMN28d	1940	17	15	14	999						
FMN30a	1904	39	51	57	68	72	77				
FMN30a	1910	55	78	74	57	40	53	37	57	64	37
FMN30a	1920	44	21	32	39	45	74	47	49	25	56
FMN30a	1930	29	50	53	36	44	37	17	39	47	65
FMN30a	1940	27	46	57	24	9	13	21	4	9	22
FMN30a	1950	12	29	35	14	13	10	20	13	20	5
FMN30a	1960	0	10	12	19	38	4	0	0	0	8
FMN30a	1970	5	18	12	12	20	11	17	10	14	11
FMN30a	1980	5	6	9	20	20	14	7	5	999	
FMN30b	1922	35	28	16	68	75	75	67	131		
FMN30b	1930	81	108	88	86	98	117	73	83	78	94
FMN30b	1940	72	107	91	45	32	36	26	8	8	37
FMN30b	1950	38	62	65	45	32	15	9	5	23	14
FMN30b	1960	9	4	9	33	71	39	18	6	5	0
FMN30b	1970	0	12	12	9	13	13	23	15	39	53
FMN30b	1980	10	6	9	24	35	56	18	999		
FMN30c	1914	17	63	65	100	51	39				
FMN30c	1920	81	31	71	45	30	86	97	83	67	133
FMN30c	1930	81	115	84	70	75	85	80	59	54	57
FMN30c	1940	11	45	54	28	24	17	16	9	23	53
FMN30c	1950	26	21	39	16	14	13	20	25	44	37
FMN30c	1960	6	7	6	17	49	49	6	0	0	0
FMN30c	1970	9	38	34	19	48	17	36	9	41	43
FMN30c	1980	22	14	10	27	28	15	5	999		
FMN30d	1914	13	64	58	70	32	31				
FMN30d	1920	61	24	37	23	17	48	37	53	47	80
FMN30d	1930	37	53	44	32	69	66	51	55	26	32
FMN30d	1940	15	24	35	20	20	13	14	11	15	40
FMN30d	1950	37	38	24	22	10	7	11	7	11	15
FMN30d	1960	11	6	6	13	30	10	6	0	0	0
FMN30d	1970	0	13	8	9	16	6	14	13	29	31
FMN30d	1980	15	17	11	26	25	17	7	5	13	999

Appendix 4: Average ring-width series (Tuckson format) of trees sampled at Floresta Nacional de São Francisco de Paula (FSP01 to FSP23) and Fazenda Monte Negro (FMN02 to FMN30).

FSP01	1882	158	158	124	146	125	77	194	105		
FSP01	1890	97	104	96	64	99	82	48	40	29	64
FSP01	1900	70	52	75	85	78	82	99	87	98	68
FSP01	1910	73	72	89	83	71	78	91	66	61	81
FSP01	1920	69	53	64	74	58	42	53	44	60	33
FSP01	1930	16	36	30	21	19	28	33	37	33	37
FSP01	1940	42	43	42	38	31	24	26	55	57	42
FSP01	1950	33	22	34	23	29	18	28	25	19	28
FSP01	1960	32	33	33	30	38	23	38	34	53	59
FSP01	1970	60	56	38	31	29	20	19	10	24	24
FSP01	1980	9	8	16	19	20	16	13	21	31	32
FSP01	1990	25	19	21	15	15	22	31	21	18	48
FSP01	2000	35	37	22	29	999					
FSP02	1875	117	127	155	47	71					
FSP02	1880	93	107	110	101	91	90	84	100	115	95
FSP02	1890	68	68	65	59	57	65	40	53	69	74
FSP02	1900	59	52	75	90	66	58	43	38	47	38
FSP02	1910	26	35	50	62	61	60	51	44	42	51
FSP02	1920	49	58	53	51	40	41	47	56	52	27
FSP02	1930	9	44	45	40	44	42	36	36	38	45
FSP02	1940	39	40	43	34	24	36	32	37	40	46
FSP02	1950	41	33	36	30	34	38	49	28	19	21
FSP02	1960	26	22	36	22	32	21	27	21	27	25
FSP02	1970	27	34	29	28	29	17	24	20	20	18
FSP02	1980	16	16	21	29	23	20	11	8	6	8
FSP02	1990	8	11	18	11	18	14	13	15	29	26
FSP02	2000	25	32	29	21	999					
FSP04	1875	120	178	195	128	137					
FSP04	1880	155	141	147	125	112	109	93	90	110	92
FSP04	1890	68	47	61	63	48	55	50	60	51	52
FSP04	1900	71	53	89	105	78	64	70	60	57	46
FSP04	1910	39	45	63	115	87	61	56	33	29	47
FSP04	1920	51	47	49	48	44	38	57	69	69	42
FSP04	1930	30	53	39	37	33	35	35	48	47	59
FSP04	1940	50	55	44	34	20	30	33	37	38	28
FSP04	1950	23	24	27	20	25	24	28	19	17	17
FSP04	1960	16	19	27	21	31	20	21	18	26	25
FSP04	1970	28	33	24	26	27	19	25	21	24	19
FSP04	1980	18	16	18	17	15	14	16	17	20	16
FSP04	1990	13	12	22	21	19	21	22	15	20	27
FSP04	2000	18	19	15	21	999					
FSP06	1882	126	119	87	97	83	83	78	58		
FSP06	1890	39	32	22	36	43	39	22	11	46	48
FSP06	1900	53	45	42	91	94	82	57	67	74	73
FSP06	1910	52	74	75	87	98	92	76	72	58	75
FSP06	1920	84	86	88	77	62	61	53	76	80	83
FSP06	1930	44	54	42	34	38	55	61	61	41	62
FSP06	1940	67	67	41	30	13	19	38	54	53	40
FSP06	1950	41	23	32	21	22	21	30	19	17	17
FSP06	1960	21	15	24	20	17	10	18	18	25	38
FSP06	1970	39	48	27	23	32	20	23	15	25	22
FSP06	1980	16	9	26	19	21	13	12	28	23	22
FSP06	1990	20	21	42	61	65	85	75	33	11	5
FSP06	2000	7	10	6	7	999					
FSP07	1875	96	105	85	66	53					
FSP07	1880	69	55	70	51	49	68	62	57	79	76
FSP07	1890	48	36	41	57	59	58	49	66	52	44
FSP07	1900	41	53	79	93	75	51	55	58	67	66
FSP07	1910	49	49	53	55	63	66	59	67	69	60
FSP07	1920	58	80	75	74	53	72	81	86	89	98
FSP07	1930	35	63	49	41	29	54	85	92	78	89
FSP07	1940	74	86	59	34	32	50	70	65	81	70
FSP07	1950	67	51	64	61	70	54	54	30	19	30
FSP07	1960	40	45	43	14	29	21	33	30	36	30
FSP07	1970	26	51	51	54	51	38	38	30	36	47
FSP07	1980	41	34	60	73	66	48	34	29	27	25
FSP07	1990	20	13	13	9	15	24	20	14	13	23
FSP07	2000	16	15	7	14	999					
FSP08	1898	84	68								
FSP08	1900	79	81	100	89	65	73	68	64	49	54
FSP08	1910	70	101	92	89	72	82	62	66	60	60
FSP08	1920	65	59	66	69	68	45	58	55	90	47
FSP08	1930	9	78	50	31	24	29	22	39	37	49
FSP08	1940	50	57	53	58	51	31	61	58	49	34
FSP08	1950	46	36	47	39	68	37	38	25	24	23
FSP08	1960	31	42	61	61	49	34	38	32	51	64
FSP08	1970	65	76	53	56	58	42	38	30	17	21
FSP08	1980	36	31	34	40	28	18	12	17	15	20
FSP08	1990	16	15	27	35	27	21	39	21	19	19
FSP08	2000	18	8	10	7	999					
FSP11	1881	113	113	120	134	127	138	142	161	155	
FSP11	1890	144	132	108	97	111	115	116	92	102	101
FSP11	1900	100	103	90	118	120	112	96	89	79	85
FSP11	1910	72	59	65	71	74	74	66	69	65	55
FSP11	1920	66	57	61	57	53	49	51	60	51	95
FSP11	1930	65	73	79	51	44	62	69	99	92	91
FSP11	1940	61	73	61	35	17	24	39	60	64	71
FSP11	1950	60	54	59	37	37	28	41	19	9	29
FSP11	1960	16	23	39	52	57	54	44	28	29	35
FSP11	1970	31	47	52	44	54	41	46	39	47	51
FSP11	1980	41	29	32	20	19	21	11	18	22	21
FSP11	1990	18	15	19	19	18	13	17	10	15	13
FSP11	2000	12	13	5	7	999					
FSP12	1890	88	82	68	60	92	85	54	83	79	85
FSP12	1900	89	76	71	96	99	116	78	90	74	81
FSP12	1910	65	46	46	67	73	55	46	48	45	46
FSP12	1920	60	69	55	66	67	63	75	95	103	133
FSP12	1930	85	95	89	66	90	102	82	78	86	118
FSP12	1940	105	98	65	56	49	38	77	96	87	68
FSP12	1950	80	72	48	61	64	48	55	42	41	45
FSP12	1960	44	41	44	44	43	49	51	44	48	44
FSP12	1970	38	42	34	28	36	28	28	17	26	35
FSP12	1980	28	23	28	34	32	31	30	28	30	27
FSP12	1990	35	36	39	41	48	51	64	64	58	73
FSP12	2000	61	49	26	27	999					
FSP13	1891	162	134	111	132	119	120	97	129	112	
FSP13	1900	93	96	102	146	122	99	63	64	79	86
FSP13	1910	67	50	66	62	74	74	65	53	37	32
FSP13	1920	58	43	38	42	28	24	18	29	29	21
FSP13	1930	11	70	87	62	98	170	137	142	135	137
FSP13	1940	129	97	73	50	48	49	90	99	111	120
FSP13	1950	115	97	74	64	83	68	66	49	49	60
FSP13	1960	62	54	58	64	76	59	75	71	80	74
FSP13	1970	60	92	59	57	44	35	35	21	23	19
FSP13	1980	26	17	20	15	15	16	12	13	19	16
FSP13	1990	14	11	19	42	36	27	20	14	16	21
FSP13	2000	21	23	14	16	999					
FSP14	1892	79	83	172	78	125	69	85	88		
FSP14	1900	93	91	88	120	110	92	63	64	57	78
FSP14	1910	69	67	77	86	75	71	50	61	44	32
FSP14	1920	41	43	59	68	62	50	51	71	68	108
FSP14	1930	79	97	81	44	44	72	76	64	64	83
FSP14	1940	64	53	45	36	43	54	70	81	68	48
FSP14	1950	75	61	57	53	72	77	98	84	90	91
FSP14	1960	91	78	71	61	49	48	56	39	34	34
FSP14	1970	40	55	49	41	33	23	20	14	19	22
FSP14	1980	14	17	17	11	12	9	10	14	11	14
FSP14	1990	18	28	33	32	31	32	30	16	27	40
FSP14	2000	32	31	23	17	999					
FSP15	1901	25	87	121	136	145	96	82	73	82	
FSP15	1910	81	85	86	113	132	88	76	85	96	76
FSP15	1920	93	79	78	83	98	100	119	129	144	153
FSP15	1930	90	93	88	65	61	77	55	49	33	55
FSP15	1940	51	29	19	21	23	31	61	81	101	94
FSP15	1950	71	36	35	54	49	38	35	19	18	19

Appendix 5: Growth ring features of *Araucaria angustifolia*. In A, typical growth rings, with conspicuous earlywood and latewood cells; B, density fluctuation (arrow); C; resin deposition; D; wedging rings (arrows); and E; conspicuous growth rings preceding a period with growth rings of fuzzy boundaries.



6. Conclusões

Os estudos relacionados à dendroecologia em espécies ocorrentes nos biomas brasileiros, em sua maioria, versam sobre a anatomia e periodicidade de formação de anéis de crescimento. Compilando-os, verificamos que muitas espécies formam anéis de crescimento anuais nos Biomas Amazônia (58), Mata Atlântica (32) e Pantanal (35). Nos Biomas Cerrado, Caatinga e Pampa não encontramos nenhuma publicação relacionada à dendroecologia. De modo geral, a formação de anéis de crescimento anuais em ecossistemas tropicais está associada a ciclos intra-anuais de inundação ou precipitação, enquanto em ecossistemas subtropicais a variação da temperatura parece o fator determinante. Estudos sobre o ritmo de formação de anéis de crescimento e sua relação com fatores ambientais são ainda necessários, dada a grande diversidade florística e ambiental dos biomas brasileiros.

A despeito do reconhecido potencial em número de espécies, há pouquíssimos estudos que efetivamente relacionam séries anuais de anéis de crescimento com variações do ambiente. A lista de espécies com anéis de crescimento anuais aqui apresentada pode auxiliar na seleção de espécies para estudos dendroecológicos futuros. Ademais, o desenvolvimento desta ciência no Brasil pode ser beneficiado pelas seguintes ações: criação de uma rede de cooperação entre os grupos de pesquisa interessados no estudo de anéis de crescimento; formação de especialistas, por meio de disciplinas específicas em cursos de graduação e pós-graduação; e ampliação e criação de grupos de pesquisa em dendrocronologia.

Nossos estudos sobre anéis de crescimento de *Araucaria angustifolia* trazem contribuições inéditas à dendroecologia de ecossistemas subtropicais montanos do Brasil. Análises de datação cruzada e de acompanhamento mensal da formação de

xilema atestam a formação anual de anéis de crescimento nesta espécie, corroborando estudos anteriores. O desenvolvimento dos anéis de crescimento dá-se, aproximadamente, entre outubro e maio. O ritmo mensal de formação dos anéis de crescimento, descrito pelo incremento radial e pela formação de lenho inicial, está fortemente associado às variações do comprimento do dia e da temperatura, indicando que esses fatores são determinantes da sazonalidade de atividade do cambium vascular. Contudo, a influência individual destes deve ser ainda averiguada. O método utilizado para acompanhar o ritmo de atividade cambial é inovador quanto à descrição quantitativa de amostras mensais, obtidas com trado de incremento. Esta é uma alternativa simples, que pode ser empregada noutras espécies.

Análises de séries temporais de largura de anéis de crescimento demonstram que indivíduos de *A. angustifolia* apresentam crescimento sincrônico, tanto local como regionalmente, possibilitando a construção de cronologias de crescimento. Entretanto, irregularidades anatômicas, principalmente anéis localmente ausentes e anéis com limites difusos, dificultam significativamente a datação-cruzada de amostras obtidas com trado de incremento.

Análises de ordenação indicam duas tendências interanuais de crescimento em *A. angustifolia*, representadas no primeiro e segundo componentes principais, respectivamente. A tendência convergente, *i.e.* comum às árvores de ambos os sítios de estudo indica a existência de um fator regional que influencia o crescimento anual nesta espécie. Análises de correlação e regressão mostram que variações de temperatura, principalmente nos períodos de Dezembro a Janeiro e Maio a Junho, estão significativamente relacionadas à tendência convergente. Correlações negativas entre crescimento e temperaturas de Janeiro e Dezembro indicam que *A. angustifolia* é

sensível a déficit hídrico durante a estação de crescimento. Correlações significativas com a temperatura ao final da estação de crescimento (Maio e Junho), positiva para ano corrente e negativa para ano anterior, sugerem que as condições térmicas deste período determinam se as árvores mobilizarão carboidratos para a formação de madeira no ano corrente ou no ano seguinte. Por outro lado, a tendência divergente, *i.e.* antagônica entre árvores crescendo em ambientes campestre e florestal, revela a influência de fatores locais no crescimento. Análises de correlações entre o segundo componente principal (tendência divergente) e dados climáticos sugerem que precipitações abaixo da média em Agosto, mês em que usualmente os campos são queimados na região de estudo, por aumentarem a flamabilidade da biomassa campestre gerariam queimadas mais intensas, capazes de danificar árvores crescendo em hábitat campestre.

Embora as hipóteses acerca dos mecanismos que regulam as relações entre o crescimento anual de *A. angustifolia* e condições climáticas devam ser efetivamente testadas, é inegável o potencial desta espécie para desenvolver estudos dendroclimáticos. Sua ampla distribuição geográfica e a existência de populações remanescentes com indivíduos longevos reforça esta idéia. No sentido de aumentar o número e a extensão temporal de cronologias de *A. angustifolia*, os dados aqui apresentados podem auxiliar na datação-cruzada em outros sítios de estudo na região sul-sudeste de sua distribuição.