

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO
INSTITUTO DE FÍSICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FÍSICA AMBIENTAL

**RELAÇÕES CLIMÁTICAS COM O CRESCIMENTO E
DESENVOLVIMENTO DO XILEMA DO TRONCO DE**
Hymenaea stigonocarpa Mart. ex Hayne **EM ECÓTONO**
CERRADO-PANTANAL

JOSÉ GUILHERME ROQUETTE
(Autor)

FRANCISCO DE ALMEIDA LOBO
(Orientador)

Cuiabá-MT
Novembro/2022

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO
INSTITUTO DE FÍSICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FÍSICA AMBIENTAL

**RELAÇÕES CLIMÁTICAS COM O CRESCIMENTO E
DESENVOLVIMENTO DO XILEMA DO TRONCO DE**
Hymenaea stigonocarpa Mart. ex Hayne **EM ECÓTONO**
CERRADO-PANTANAL

JOSÉ GUILHERME ROQUETTE
(Autor)

*Tese apresentada ao Programa de Pós-
graduação em Física Ambiental da
Universidade Federal de Mato Grosso,
como parte dos requisitos para obtenção do
título de Doutor em Física Ambiental.*

FRANCISCO DE ALMEIDA LOBO
(Orientador)

Cuiabá-MT
Novembro/2022

Dados Internacionais de Catalogação na Fonte.

R786r Roquette, José Guilherme.

RELAÇÕES CLIMÁTICAS COM O CRESCIMENTO E
DESENVOLVIMENTO DO XILEMA DO TRONCO DE *Hymenaea*
stigonocarpa Mart. ex Hayne EM ECÓTONO CERRADO-PANTANAL
[recurso eletrônico] / José Guilherme Roquette. -- Dados eletrônicos (1
arquivo : 119 f., il. color., pdf). -- 2022.

Orientador: Francisco de Almeida Lobo.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Mato Grosso, Instituto de
Física, Programa de Pós-Graduação em Física Ambiental, Cuiabá, 2022.

Modo de acesso: World Wide Web: <https://ri.ufmt.br>.

Inclui bibliografia.

1. Dendrocronologia. 2. Anéis de crescimento. 3. Jatobá-do-cerrado.
4. Mudanças climáticas. 5. Secas. I. Lobo, Francisco de Almeida,
orientador. II. Título.

Ficha catalográfica elaborada automaticamente de acordo com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

Permitida a reprodução parcial ou total, desde que citada a fonte.

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO
INSTITUTO DE FÍSICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FÍSICA AMBIENTAL

FOLHA DE APROVAÇÃO

**TÍTULO: RELAÇÕES CLIMÁTICAS COM O CRESCIMENTO E
DESENCOLVIMENTO DO XILEMA DO TRONCO DE *Hymenaea stigonocarpa*
Mart. ex Hayne EM ECÓTONO CERRADO-PANTANAL**

AUTOR: JOSÉ GUILHERME ROQUETTE

Tese defendida e aprovada em 14 de novembro de 2022, pela comissão julgadora:

Dra. Carmen Eugenia Rodriguez Ortiz
Examinadora interna
Universidade Federal de Mato Grosso

Dr. George Louis Vourlitis
Examinador interno
California State University

Dr. Mário Tommasiello Filho
Examinador externo
Universidade de São Paulo

Dr. Fidel Alejandro Roig
Examinador externo
Universidad de Cuyo

Dr. Francisco de Almeida Lobo
Orientador
Universidade Federal de Mato Grosso

DEDICATÓRIA

Aos meus pais, Rosângela Ferraça Roquette e José Maria Roquette Júnior (*in memoriam*), por toda educação e esforço que fizeram para eu concluir mais esta etapa.

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao orientador, Dr. Francisco de Almeida Lobo, pelo incentivo e apoio ao desenvolvimento desta pesquisa, assim como aos valiosos ensinamentos e conselhos ao longo do período de doutoramento.

Agradeço aos membros da banca por todas as considerações, críticas e melhorias apontadas durante o exame de qualificação e defesa da tese.

Agradeço ao Programa de Pós-graduação em Física Ambiental, sobretudo ao Dr. José Nogueira de Souza (*in memoriam*), por me receber e dar a oportunidade de ampliar meus conhecimentos sobre as interações entre a biosfera e a atmosfera da Terra.

Agradeço aos amigos do Laboratório de Ecofisiologia Vegetal, da UFMT, pela colaboração e momentos de aprendizagem compartilhados na Fazenda Miranda.

Agradeço ao Dr. Clóvis Nobre de Miranda, proprietário da Fazenda Miranda, por disponibilizar a área para estudo e coleta das amostras.

Agradeço ao Dr. Mario Tomassiello Filho por me receber, ensinar e disponibilizar o Laboratório de Anatomia da Madeira e Dendrocronologia (LAIM), da ESALQ/USP, para o preparo e análise das amostras utilizadas nesta pesquisa.

Agradeço aos amigos do LAIM pelos ensinamentos compartilhados e momentos de aprendizagem e confraternização em Piracicaba. Me ajudaram muito.

Agradeço ao Dr. Fidel Alejandro Roig por todo treinamento na disciplina de Dendrocronologia e discussões acerca dos resultados desta pesquisa.

Agradeço ao Dr. Francisco Willian da Cruz Junior e a equipe do Laboratório de Isótopos Estáveis, do Instituto de Geociências da USP, por me receberem e auxiliarem no preparo e análises isotópicas das amostras.

Agradeço ao Ministério Público de Mato Grosso, sobretudo ao promotor de Justiça Marcelo Caetano Vacchiano e ao eng. florestal Felipe Daher, pelo apoio e incentivo para concluir esta pesquisa e o doutoramento.

Por fim, agradeço a todos que de alguma forma contribuíram para a conclusão desta pesquisa.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	vii
LISTA DE ABREVIATURAS	x
RESUMO	xi
ABSTRACT	xiii

CAPÍTULO 1 – DENDROCLIMATOLOGIA COM ÁRVORES TROPICAIS. 1

1.1. INTRODUÇÃO	3
1.2. A IMPORTÂNCIA DO CLIMA E O CONTEXTO ATUAL DAS MUDANÇAS CLIMÁTICAS	5
1.3. OS IMPACTOS DAS MUDANÇAS CLIMÁTICAS SOBRE AS ÁRVORES TROPICAIS	10
1.4. O REGISTRO NATURAL DO CLIMA NO XILEMA DAS ÁRVORES TROPICAIS	14
1.5. OS MÉTODOS DENDROCLIMATOLÓGICOS	22
1.6. CONSIDERAÇÕES FINAIS	36
1.7. REFERÊNCIAS	38

CAPÍTULO 2 – TELECONEXÕES E RELAÇÕES CLIMÁTICAS COM O CRESCIMENTO DE *Hymenaea stigonocarpa* Mart. ex Hayne EM ECÓTONO CERRADO-PANTANAL

46

2.1. INTRODUÇÃO	48
2.2. MATERIAL E MÉTODOS	51
2.2.1. ÁREA DO ESTUDO	51
2.2.2. DADOS DE CIRCULAÇÕES ATMOSFÉRICAS DE LARGA ESCALA E METEOROLÓGICOS	52
2.2.3. CONSTRUÇÃO DA SÉRIE DENDROCRONOLÓGICA	54
2.2.4. ANÁLISE DAS RELAÇÕES CLIMÁTICAS COM O CRESCIMENTO DE <i>H. stigonocarpa</i>	55
2.3. RESULTADOS	56
2.4. DISCUSSÃO	64
2.5. CONCLUSÃO	69
2.6. REFERÊNCIAS	70

CAPÍTULO 3 – ABORDAGEM *MULTI PROXIES* DE ANÉIS DE CRESCIMENTO DE *Hymenaea stigonocarpa* Mart. ex Hayne PARA ESTUDOS DENDROCLIMATOLÓGICOS EM ECÓTONO CERRADO-PANTANAL... 76

3.1. INTRODUÇÃO	78
3.2. MATERIAL E MÉTODOS	81
3.2.1. MENSURAÇÃO DA DENSIDADE E BIOMASSA DOS ANÉIS DE CRESCIMENTO	82
3.2.2. MENSURAÇÃO DOS VASOS, PARÊNQUIMAS E FIBRAS DOS ANÉIS DE CRESCIMENTO	83
3.2.3. MENSURAÇÃO DOS ISÓTOPOS ESTAVÉIS DE CARBONO E OXIGÊNIO DOS ANÉIS DE CRESCIMENTO	85
3.2.4. ANÁLISE DAS RELAÇÕES ENTRE VARIÁVEIS CLIMÁTICAS E VARIÁVEIS DOS ANÉIS DE CRESCIMENTO	86
3.3. RESULTADOS	87
3.3.1 SÉRIES DENDROCONOLÓGICAS E RELAÇÕES ENTRE AS VARIÁVEIS DOS ANÉIS DE CRESCIMENTO	87
3.3.2 RELAÇÕES ENTRE AS VARIÁVEIS DOS ANÉIS DE CRESCIMENTO E VARIÁVEIS CLIMÁTICAS	90
4. DISCUSSÃO	94
3.5. CONCLUSÃO	99
3.6. REFERÊNCIAS	100

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1.1 - Relações entre as mudanças associadas com o clima e as emissões antropogênicas de gases do efeito estufa após o período pré-industrial.....	8
FIGURA 1.2 – Representação dos tecidos de condução e sustentação das árvores.....	15
FIGURA 1.3 – Xilema de <i>Hymenaea stigonocarpa</i> Mart. ex Hayne na região de transição entre alburno e cerne.....	16
FIGURA 1.4 – Tipos de formação de anéis de crescimento em espécies tropicais.....	21
FIGURA 1.5 - Distribuição dos locais de realização de estudos dendrocronológicos em regiões tropicais.....	23
FIGURA 1.6 - Amostragem destrutiva: (1) seção transversal do tronco de <i>Bagassa guianensis</i> Aubl.; (2) cunha do tronco de <i>Dipteryx odorata</i> (Aubl.) Forsyth f.....	25
FIGURA 1.7 - Amostragem não-destrutiva: extração de amostra de xilema de <i>Hymenaea stigonocarpa</i> Mart. ex Hayne com sonda de Pressler.....	26
FIGURA 1.8 - Orifícios feitos por amostragem não-destrutiva com sonda de Pressler vedados com cera de carnaúba.....	26
FIGURA 1.9 - Comparação entre séries cronológicas de medidas absolutas (1) e padronizadas (2) das variações nas larguras dos anéis de crescimento das espécies <i>Swietenia macrophylla</i> King (linha espessa) e <i>Cedrela odorata</i> L. (linha fina) em Floresta Amazônica primária em Aripuanã, Mato Grosso, Brasil.....	30
FIGURA 1.10 - Exemplo de ajuste de curva dendrocronológica utilizando modelo cúbico <i>spline</i> na etapa de padronização.....	31
FIGURA 2.1 - Localização da área de coleta das amostras de <i>Hymenaea stigonocarpa</i> Mart. ex Hayne em ecótono Cerrado-Pantanal.....	52
FIGURA 2.3 - Cronologia residual final de <i>Hymenaea stigonocarpa</i> Mart. ex Hayne em ecótono Cerrado-Pantanal.....	57

FIGURA 2.3 – Padrões de anéis de crescimento de <i>Hymenanea stagnocarpa</i> Mart. ex Hayne encontrados nas amostras coletadas em ecótono Cerrado-Pantanal.....	57
FIGURA 2.4 – Relações entre a temperatura da superfície do mar com a cronologia residual final (1985:2020) de <i>Hymenaea stagnocarpa</i> Mart. ex Hayne no período início (a) e no final (b) do período de crescimento em ecótono Cerrado-Pantanal.....	59
FIGURA 2.5 – Relações entre índices de circulação atmosférica com o crescimento de <i>Hymenaea stagnocarpa</i> Mart. ex Hayne em ecótono Cerrado-Pantanal.....	60
FIGURA 2.6 – Relações entre o crescimento de <i>Hymenaea stagnocarpa</i> Mart. ex Hayne com variáveis meteorológicas em períodos anual, chuvoso e seco, na região de ecótono Cerrado-Pantanal.....	61
FIGURA 2.7 – Relações entre o crescimento de <i>Hymenaea stagnocarpa</i> Mart. ex Hayne com variáveis meteorológicas durante as quatro estações do ano na região de ecótono Cerrado-Pantanal.....	62
FIGURA 2.8 – Relações entre o crescimento de <i>Hymenaea stagnocarpa</i> Mart. ex Hayne com variáveis meteorológicas mensais na região de ecótono Cerrado-Pantanal.....	63
FIGURA 3.1 – Preparação e análise de amostras de xilema de <i>Hymenaea stagnocarpa</i> Mart. ex Hayne para obtenção de microdensitometria com raios X.....	83
FIGURA 3.2 – Mensuração de elementos anatômicos de amostras de xilema de <i>Hymenaea stagnocarpa</i> Mart. ex Hayne com <i>software</i> de processamento digital de imagem.....	84
FIGURA 3.3 – Preparação e análise de isótopos estáveis em amostras de xilema de <i>Hymenaea stagnocarpa</i> Mart. ex Hayne.....	86
FIGURA 3.4 – Cronologias finais das variáveis dos anéis de crescimento de <i>Hymenaea stagnocarpa</i> Mart. ex Hayne em região de ecótono Cerrado-Pantanal.....	88
FIGURA 3.5 – Relações entre as cronologias finais das variáveis dos anéis de crescimento de <i>Hymenaea stagnocarpa</i> Mart. ex Hayne em região de ecótono Cerrado-Pantanal.....	90
FIGURA 3.6 - Correlações significativas entre variáveis dos anéis de crescimento de <i>Hymenaea stagnocarpa</i> Mart. ex Hayne e variáveis meteorológicas na região de ecótono Cerrado-Pantanal.....	92
FIGURA 3.7 - Correlações significativas entre variáveis dos anéis de crescimento de <i>Hymenaea stagnocarpa</i> Mart. ex Hayne e variáveis meteorológicas na região de	

ecótono	Cerrado-
Pantanal.....	93

FIGURA 3.8 - Correlações entre as variáveis dos anéis de crescimento de <i>Hymenaea</i> <i>stignocarpa</i> Mart. ex Hayne e o índice de seca PDSI na região de ecótono Cerrado-	
Pantanal.....	94

LISTA DE ABREVIATURAS

AMO -	Índice Oscilação Multidecadal do Atlântico
El Niño -	El Niño Oscilação Sul (ENSO) 3.4
EPS -	<i>Expressed population signal</i>
GPS -	Sistema de posicionamento global
HadISSTT -	Variação da Temperatura da Superfície do Mar disponibilizada pelo <i>Hadley Centre Sea Ice and Sea Surface Temperature</i>
INMET -	Instituto Nacional de Meteorologica
IPCC -	<i>Intergovernmental Panel on Climate Change</i>
ITCZ -	Zona de Convergência Intertropical
KNMI -	<i>Koninklijk Nederlands Meteorologisch Instituut</i>
NAO -	Índice Oscilação do Atlântico Norte
NOAA -	<i>National Oceanic and Atmospheric Administration</i>
PDO -	Índice Oscilação Decadal do Pacífico
RBAR -	<i>Mean correlation coefficient</i>
SOI -	Índice Oscilação Sul
SSS -	<i>Subsample signal strenght</i>
TSA -	Índice Tropical Atlântico Sul
UNFCCC -	<i>United Nations Framework Convention on Climate Change</i>

RESUMO

O clima nas regiões tropicais permite e rege a existência da maior biodiversidade na Terra. Nas últimas décadas, evidências tem apontado para alterações nas condições climáticas nessas regiões, cuja principal causa é atribuída à emissão de gases do efeito estufa pelas atividades antrópicas, causando um aumento da temperatura média global. Mudanças no regime hidrológico na região de ecótono entre Cerrado e Pantanal têm sido observadas nos últimos anos, sendo previsto um aumento da temperatura média e ocorrência de secas severas para as próximas décadas na região, o que poderá impactar os ecossistemas existentes e a rica biodiversidade regional. Nesse contexto, as árvores são fundamentais para o melhor entendimento das mudanças que estão ocorrendo, pois registram nos seus tecidos ao longo do crescimento, notadamente no xilema, informações sobre o clima do local onde crescem, com resolução anual. No Capítulo 1, aborda-se a problemática das mudanças climáticas, os seus impactos sobre as árvores (com ênfase nas espécies tropicais) e os fundamentos e métodos para estudos dendroclimatológicos. Embora essa ciência tenha se expandido nos trópicos nos últimos anos, muitos desafios ainda devem ser enfrentados visando a ampliação do conhecimento sobre as espécies, sobre o clima passado e as mudanças que poderão ocorrer nessas regiões de acordo com cenários previstos de mudanças climáticas. Assim, o objetivo do Capítulo 2 foi o de avaliar as relações climáticas com o crescimento de *Hymenaea stgnocarpa* Mart. ex Hayne, a fim de identificar seu potencial para estudos dendrocronológicos e melhor entender como o crescimento da espécie responde às variações climáticas. Foram coletadas amostras de xilema na altura do peito de 67 árvores para construção de uma série dendrocronológica a partir da datação-cruzada com a largura dos anéis de crescimento, e analisadas as correlações com índices de circulações atmosféricas de larga escala provenientes dos oceanos Pacífico e Atlântico, bem como com variáveis meteorológicas relacionadas à disponibilidade de água, temperatura do ar e radiação solar. Observou-se correlações positivas e significativas somente com o índice de Oscilação Decadal do Pacífico durante o crescimento. As temperaturas máxima e média influenciaram negativamente o crescimento no seu início, enquanto a precipitação influenciou positivamente o crescimento no início e antes final desse período. No final do período chuvoso as correlações entre crescimento com as temperaturas do ar e a precipitação pluvial inverteram, sugerindo que as condições do solo mal drenado afetam o crescimento quando há saturação hídrica, podendo esse efeito ser minimizado com o aumento da insolação e consequente evaporação da água. Por fim, o Capítulo 3 teve como objetivo avaliar o potencial de diferentes variáveis dos anéis de crescimento do xilema do tronco de *Hymenaea stgnocarpa* Mart. ex Hayne em ecótono Cerrado-Pantanal, a partir da comparação com a série cronológica datada a partir da largura dos anéis de crescimento. Foram mensuradas variáveis relacionadas aos vasos, fibras e parênquimas, além da densidade e valores dos isótopos estáveis de ^{13}C e ^{18}O . Observou-se que outras variáveis dos anéis de crescimento possuem correlações mais fortes com variáveis meteorológicas, índices de circulação atmosféricas e de seca, quando comparadas com a largura dos anéis de crescimento. As variáveis dos elementos anatômicos apresentaram correlações significativas com medidas de precipitação acumulada, insolação total, temperatura do ar, e índice de circulação

atmosférica do Centro-Sul do Oceano Atlântico, antes e durante o crescimento a depender da variável climática. Os isótopos de ^{13}C apresentaram correlações positivas principalmente com a insolação total e precipitação pluvial durante o crescimento, e correlações negativas com o índice de circulação atmosférica no Norte do Oceano Atlântico, antes do crescimento. Os isótopos de ^{18}O e a densidade aparente do xilema apresentaram correlações significativas com as secas, além da precipitação pluvial e temperatura do ar, respectivamente, constituindo-se *proxies* promissores para estudos de eventos climáticos extremos na região.

Palavras-chave: Dendrocronologia, anéis de crescimento, jatobá-do-cerrado, mudanças climáticas, secas.

ABSTRACT

The climate in tropical regions allows and governs the existence of the greatest biodiversity on Earth. In recent decades, evidence has pointed to changes in climatic conditions in these regions, whose main cause is attributed to the emission of greenhouse gases by human activities, causing an increase in the average global temperature. Changes in the hydrological regime in the ecotone region between Cerrado and Pantanal have been observed in recent years, with an increase in average temperature and the occurrence of severe droughts for the next decades in the region, which could impact existing ecosystems and the rich regional biodiversity. In this context, trees are essential for a better understanding of the changes that are taking place, as they record in their tissues throughout their growth, notably in the xylem, information about the climate of the place where they grow, with annual resolution. Chapter 1 addresses the issue of climate change, its impacts on trees (with emphasis on tropical species) and the foundations and methods for dendroclimatological studies. Although this science has expanded in the tropics in recent years, many challenges still need to be faced in order to increase knowledge about the species, the past climate and the changes that may occur in these regions according to predicted climate change scenarios. Thus, the objective of Chapter 2 was to evaluate the climatic relationships with the growth of *Hymenaea stgnocarpa* Mart. ex Hayne, in order to identify its potential for dendrochronological studies and better understand how the species' growth responds to climatic variations. Xylem samples were collected at breast height from 67 trees to construct a dendrochronological series from cross-dating with the width of the growth rings, and the correlations with indices of large-scale atmospheric circulations from the Pacific and Atlantic oceans were analyzed, as well as meteorological variables related to water availability, air temperature and solar radiation. Positive and significant correlations were observed with the Pacific Decadal Oscillation Index during the growth period. Maximum and average temperatures negatively influenced growth at the beginning, while precipitation positively influenced growth at the beginning and end of this period. At the end of the rainy season, the correlations between growth with air temperatures and rainfall reversed, suggesting that poorly drained soil conditions affect growth when there is water saturation, and this effect can be minimized with increased insolation and consequent evaporation of water. Finally, Chapter 3 aimed to evaluate the potential of different variables in the xylem growth rings of the trunk of *Hymenaea stgnocarpa* Mart. ex Hayne in the Cerrado-Pantanal ecotone, from the comparison with the chronological series dated from the width of the growth rings. Variables related to vessels, fibers and parenchyma were measured, in addition to the density and values of stable isotopes of ^{13}C and ^{18}O . It was observed that other variables of the growth rings have stronger correlations with meteorological variables, atmospheric circulation and drought indices, when compared to the width of the growth rings. The variables of the anatomical elements presented significant correlations with measures of accumulated precipitation, total insolation, air temperature, and atmospheric circulation index of the Central-South Atlantic Ocean, before and during the growth, depending on the climatic variable. The ^{13}C isotopes showed positive correlations mainly with total insolation and rainfall during growth, and negative correlations with the atmospheric circulation

index in the North Atlantic Ocean before growth. The ^{18}O isotopes and the density showed significant correlations with droughts, in addition to rainfall and air temperature, respectively, constituting promising proxies for studies of extreme climatic events in the region.

Keywords: Dendrochronology, tree-rings, jatobá-do-cerrado, climate changes, drought.

CAPÍTULO 1 – DENDROCLIMATOLOGIA COM ÁRVORES TROPICAIS

RESUMO

O clima nas regiões tropicais permite e rege a existência da maior biodiversidade na Terra. Nas últimas décadas, evidências tem apontado para alterações nas condições climáticas nessas regiões, cuja principal causa é atribuída à emissão de gases do efeito estufa pelas atividades antrópicas, causando um aumento da temperatura média global. Os impactos dessas alterações colocam em risco a existência da vida como a conhecemos, bem como nossas atividades socioeconômicas, sobretudo nas regiões tropicais devido a maior sensibilidade de seus ecossistemas. Nesse contexto, as árvores são fundamentais para o melhor entendimento das mudanças que estão ocorrendo, pois registram nos seus tecidos ao longo do crescimento, notadamente no xilema, informações sobre o clima do local onde crescem, com resolução anual. Sendo os seres vivos mais longevos no planeta, e imóveis, as árvores têm grande potencial para fornecer informações e preencher lacunas sobre o clima de até milhares de anos atrás a partir da ciência conhecida como dendroclimatologia, e assim melhorar a nossa capacidade de prever as alterações futura. Nesta revisão, é apresentada uma introdução geral sobre a problemática das mudanças climáticas, os seus impactos sobre as árvores (com ênfase nas espécies tropicais) e os fundamentos e métodos para estudos dendroclimatológicos. Embora essa ciência tenha se expandido nos trópicos nos últimos anos, muitos desafios ainda devem ser enfrentados visando a ampliação do conhecimento sobre as espécies, sobre o clima passado e as mudanças que poderão ocorrer nessas regiões de acordo com cenários previstos de mudanças climáticas, sendo a colaboração e incentivo às pesquisas ações cruciais para alcançar esses objetivos.

Palavras-chave: Dendrocronologia, xilema, anéis de crescimento, mudanças climáticas, secas.

ABSTRACT

The climate in tropical regions allows and models the existence of the greatest biodiversity on Earth. In recent decades, evidence has pointed out changes in climatic conditions in these regions, which the main cause of it is attributed to the emission of greenhouse gases by human activities, causing an increase in the average global temperature. The impacts of these changes endanger the existence of life as we know, as well as our socio-economic activities, especially in tropical regions due to the greater sensitivity of these environments. In this context, trees are fundamental for a better understanding of the changes that are occurring, as they register information on local climate with annual resolution in their tissues during growth, notably in the xylem. As the most long-lived living beings on the planet, and immovable, trees have great potential to provide information and fill gaps in the climate up to thousands of years ago, and thus improve our ability to predict future changes, based on the science known as dendroclimatology. In this review, a general introduction is presented on the issue of climate change, its impacts on trees (with an emphasis on tropical species), and the principles and methods for dendroclimatological studies. Although this science has expanded in the tropics in recent years, many challenges still need to be faced to expand knowledge about species, the past climate, and the changes that may occur in these regions according to predicted climate change scenarios. In this sense, collaboration and incentives for research to achieve these goals are crucial.

Keywords: Dendrochronology, xylem, tree-rings, climate changes, drought.

1.1. INTRODUÇÃO

O clima é fundamental para a sobrevivência da vida na Terra e para o bom desenvolvimento das atividades socioeconômicas da humanidade. Nas últimas décadas, a preocupação sobre as mudanças climáticas tem emergido e ganhado destaque internacional nas discussões científicas e políticas. Diversos eventos de extremos meteorológicos têm sido associados com as mudanças climáticas recentes, cuja principal causa é apontada para o modelo de desenvolvimento econômico adotado pelo Homem, em razão da emissão de grande quantidade de gases do efeito estufa na atmosfera do planeta. Além das implicações nas atividades produtivas e interações sociais, o aumento da temperatura na Terra ameaça a vida na forma como a conhecemos, podendo causar o deslocamento ou até mesmo a extinção de espécies no planeta.

As alterações no clima podem ser estudadas por diferentes métodos e escalas de análise. Esses estudos são feitos geralmente a partir de medidas de parâmetros relacionados à atmosfera (precipitação, temperatura, umidade relativa, pressão, radiação, aerossóis etc.) com instrumentos em campo ou a partir de dados obtidos por sensores remotos a bordo de satélites. No entanto, esses dados têm um problema temporal, uma vez que as medições são feitas a partir de períodos relativamente recentes, não se contando com uma série histórica estatisticamente adequada, e isto dificulta o entendimento melhor sobre o comportamento do clima e sua variação em larga escala de tempo e espaço. Dessa forma, diferentes *proxies* têm sido utilizados para estudar o clima pretérito e fazer previsões futuras. *Proxies* são elementos na natureza que registram ao longo de sua existência informações do clima devido à forte influência que este exerce no processo de formação do próprio elemento, tais como o xilema (madeira) de árvores, corais em recifes, gelo, fósseis, matéria orgânica do solo etc. Dentre esses, o xilema se destaca em razão das árvores serem os seres vivos mais longevos na Terra, serem amplamente distribuídas, imóveis, e de relativamente fácil coleta, apresentando resolução anual de análise conferida pela marcação dos anéis de crescimento.

A dendroclimatologia é o ramo da dendrocronologia que estuda o clima a partir das informações registradas no xilema das plantas. Sua aplicação consiste na análise das relações entre os elementos anatômicos do xilema (anéis de crescimento, vasos, traqueídeos, parênquimas, fibras etc.) e dados climáticos de parâmetros meteorológicos e de circulações atmosféricas multidecadais. Essas informações são possíveis de serem obtidas devido ao clima ser um dos principais fatores que regulam o crescimento e desenvolvimento das plantas. As informações climáticas são impressas nas diferentes formas e quantidades dos elementos anatômicos no xilema ao longo do crescimento, sobretudo em regiões marcadas por forte sazonalidade climática e em espécies com alta plasticidade nos elementos anatômicos em resposta ao clima, podendo a história climática ser reconstruída a partir de plantas que produzem xilema.

O objetivo deste primeiro capítulo é apresentar a importância da climatologia no contexto atual de mudanças climáticas e como as árvores se constituem importantes *proxies* para o estudo climático, abordando os principais aspectos teóricos e metodológicos da dendroclimatologia como ferramenta para melhor compreensão e reconstrução do clima e seus impactos sobre a vegetação. A revisão foi feita a partir da busca de artigos nas bases científicas Scielo, Google Scholar, DOAJ e Periódicos CAPES, utilizando-se os termos “mudanças climáticas”, “dendroclimatologia”, “vegetação e clima”, “xilema”, “espécies tropicais”, entre outros, em inglês, espanhol e português, bem como consultando as referências utilizadas nas bibliografias encontradas, o sítio eletrônico do *International Panel on Climate Change* (IPCC) e o acervo pessoal.

1.2. A IMPORTÂNCIA DO CLIMA E O CONTEXTO ATUAL DAS MUDANÇAS CLIMÁTICAS

As mudanças climáticas ganharam destaque internacional após a apresentação do relatório intitulado “Nosso Futuro Comum” (“*Our Common Future*”) na Assembleia Geral das Nações Unidas em 1987, elaborado pela Comissão Mundial sobre o Desenvolvimento e Meio Ambiente (*World Commission on Environment and Development*). O documento que ficou conhecido posteriormente como “Relatório de Brundtland”, foi elaborado visando a construção de uma agenda global baseada no desenvolvimento sustentável, cujo conteúdo trata do desafio de conciliação entre meio ambiente e desenvolvimento econômico, principalmente em razão dos problemas relacionados à pobreza, desigualdade social e degradação ambiental, sobretudo nos países desenvolvidos e em desenvolvimento (UN, 1987). Dentre os problemas relatados, enfatizou-se a tendência de alteração radical do planeta com a destruição das florestas e queima de combustíveis fósseis, com a consequente emissão de gases do efeito estufa à atmosfera, que é apontada como a principal causa do aquecimento global recente (UN, 1987; IPCC, 2014; FAWZY *et al.*, 2020).

Assim, diante da ameaça do aquecimento global reportado, o Programa das Nações Unidas para o Meio Ambiente (*United Nations Environment Programme*), em conjunto com a Organização Mundial de Meteorologia (*World Meteorological Organization*), instituiu em 1988 o Painel Intergovernamental sobre Mudanças Climáticas, conhecido pela sigla IPCC (*Intergovernmental Panel on Climate Change*). O IPCC foi criado com o desafio inicial de preparar uma abrangente revisão e recomendações sobre o estado da arte do conhecimento científico sobre mudanças no clima, seus impactos socioeconômicos, potenciais estratégias de respostas e novos elementos para inclusão em possíveis convenções futuras.

Para prover a avaliação regular das bases científicas sobre mudanças climáticas, seus impactos e riscos futuros, bem como opções para adaptação e mitigação dos seus efeitos, o IPCC estabeleceu três grupos de análise e uma força tarefa: o Grupo I, lida com as bases da ciência física associada com as mudanças climáticas; o Grupo II, com os impactos, adaptações e vulnerabilidades associados com as mudanças climáticas; e o Grupo III, com as medidas de mitigação das

mudanças climáticas. Ainda, foi criada uma força tarefa voltada para o desenvolvimento e refinamento das metodologias para cálculo e reporte das emissões e remoções nacionais de gases de efeito estufa. Dessa forma, desde 1988, o IPCC produziu cinco relatórios de avaliação, contendo o maior conteúdo científico sobre mudanças climáticas produzido no mundo, além de relatórios sobre metodologias, relatórios especiais, artigos e materiais técnicos em resposta às requisições de informações científicas específicas pela *United Nations Framework Convention on Climate Change* (UNFCCC), governos e organizações internacionais.

No quinto relatório produzido pelo IPCC (2014) é destacada a influência do Homem no sistema climático, e que as emissões antropogênicas de gases do efeito estufa desde 1950 são as mais altas de décadas até milênios de anos atrás. Assim, o IPCC tem 95% de confiança de que a espécie humana é a principal causa do aquecimento global recente, em razão, principalmente, das emissões de dióxido de carbono (CO₂), metano (CH₄) e óxido nitroso (N₂O) na atmosfera, em níveis sem precedentes na história. Enfatizam ainda, que a atmosfera e oceanos têm sido aquecidos, as quantidades de gelo e neve diminuídas, e o nível dos mares aumentado, o que tem impactado tanto os sistemas antrópicos quanto naturais, costeiros e oceânicos.

O comportamento semelhante de incremento na curva das séries históricas de dados de temperatura média global dos continentes e oceanos, nível médio dos mares, médias globais de concentração dos principais gases do efeito estufa (CO₂, CH₄ e N₂O) e quantidades de emissões de CO₂ por atividades humanas (desde o ano 1850 - período pré-industrial), é apresentado pelo IPCC como forte evidência do impacto do Homem sobre o clima na Terra (**Figura 1.1**). A queima de combustíveis fósseis, a produção de cimento e a queima de gases industriais, bem como o desflorestamento e mudança do uso da terra, são as principais causas de origem antrópica que têm sido associadas com o aquecimento global atualmente (IPCC, 2014).

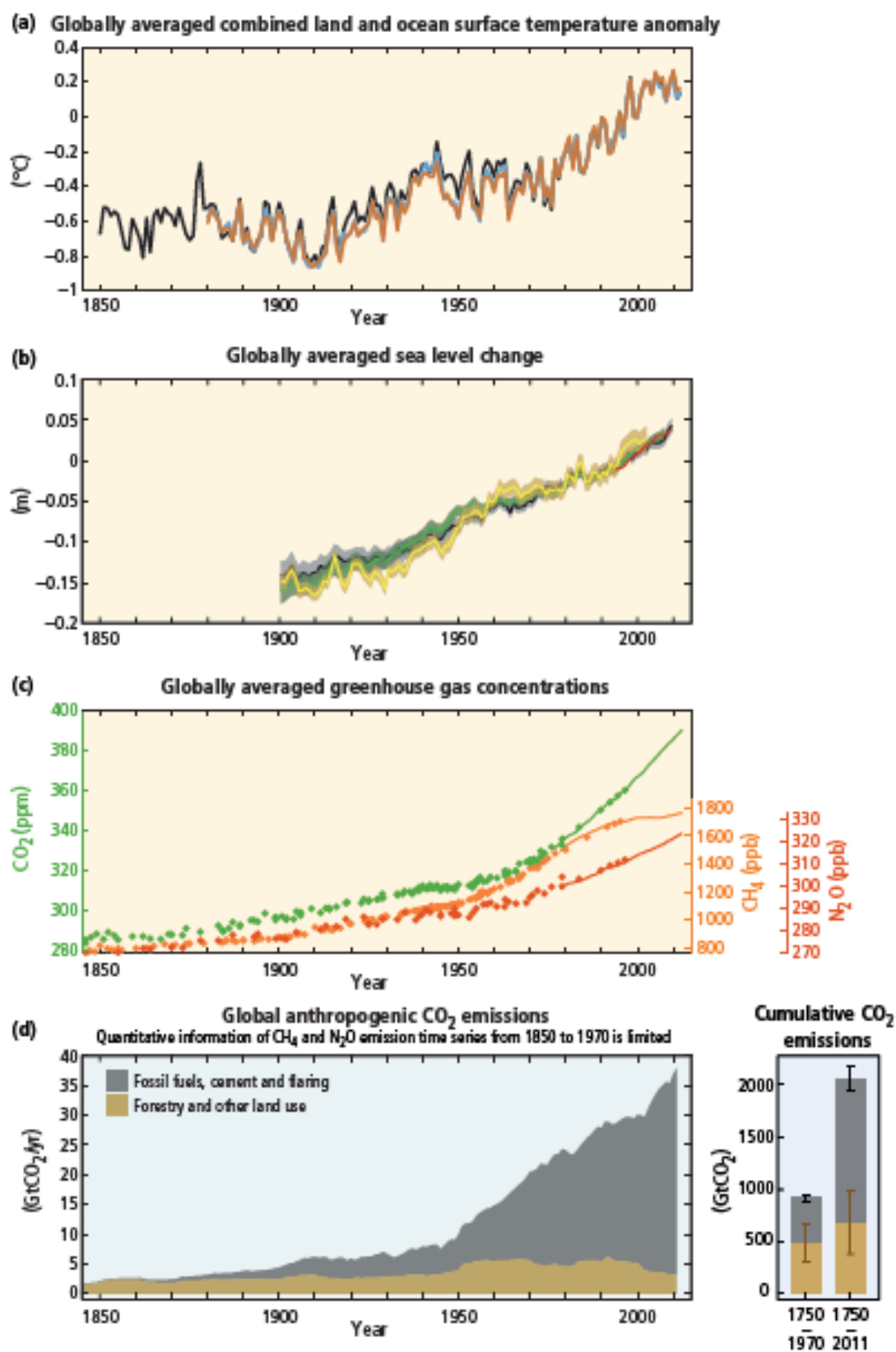


FIGURA 1.1 - Relações entre as mudanças associadas com o clima e as emissões antropogênicas de gases do efeito estufa após o período pré-industrial.

FONTE: IPCC (2014).

Somente em 2018, mais de 300 desastres naturais em diversas regiões do planeta foram associados principalmente com as mudanças climáticas, tais como secas severas, furações, tempestades, inundações, incêndios, calor extremo, entre outros (FAWZY *et al.*, 2020). Conforme relatório especial do IPCC (2018), estima-se que as atividades humanas causaram o aumento médio de 1,0°C desde o período pré-industrial até o presente, e caso as emissões de gases do efeito estufa continuem crescendo, o aumento da temperatura média global poderá atingir 1,5°C entre 2030 e 2052. Ainda, modelos robustos projetaram diferenças nas características de climas regionais considerando o aquecimento global de 1,5°C e entre 1,5°C e 2°C. Dentre essas diferenças, o maior aquecimento implica no aumento da temperatura média na maioria das regiões continentais e oceânicas, calor extremo na maioria das regiões habitadas, aumento da intensidade de precipitação em muitas regiões e maior probabilidade de secas e déficit de precipitação em outras.

De acordo com Schöngart & Junk (2007), em regiões tropicais os ecossistemas e meios socioeconômicos podem ser mais afetados pelo aumento da temperatura devido à maior vulnerabilidade às alterações no clima. Na Amazônia e no Pantanal, por exemplo, já tem sido observada uma tendência de climas mais quentes, bem como eventos extremos de precipitação e períodos de estiagens mais longos em algumas localidades (ALMEIDA *et al.*, 2017; THIELEN *et al.*, 2020).

Com relação à biodiversidade, espera-se que, com o aumento da temperatura média global, ocorra a perda ou transformação de ecossistemas e a extinção de espécies, sendo os impactos mais severos em um cenário de aumento de 2,0°C do que 1,5°C (IPCC, 2018). No meio socioeconômico, o aumento da temperatura média pode resultar em mudanças e perdas de áreas agrícolas, inundação de cidades costeiras com o aumento do nível dos oceanos, destruições em áreas urbanas e rurais por eventos extremos (tempestades, furacões, incêndios, desertificações etc.), conflitos geopolíticos pela disputa de recursos naturais, entre outros impactos que podem colapsar as economias das nações e a saúde e bem-estar das populações, incluindo perdas de vidas humanas (UN, 1987; FAWZY *et al.*, 2020).

Desde que a UNFCCC foi criada em 1992, com o principal objetivo de estabilizar a concentração de gases do efeito estufa na atmosfera e prevenir impactos severos no sistema climático, 197 países já ratificaram a convenção para

implementação de políticas para limitar as emissões antropogênicas e aumentar os sumidouros de gases do efeito estufa da atmosfera. Na 21ª Conferência das Partes da UNFCCC (COP-21), realizada em Paris em 2015, foi assinado um acordo entre diversas nações para limitar o aumento da temperatura global em até 2°C em 2100, contudo com a elevação dos esforços para que esse aumento seja preferencialmente de até 1,5°C, bem como outros compromissos para mitigação e adaptação às mudanças climáticas (FAWZY *et al.*, 2020).

De acordo com Fawzy *et al.* (2020), na literatura são citadas três principais abordagens para mitigação das mudanças climáticas: (i) o emprego de tecnologias para descarbonização e técnicas de redução de emissões de CO₂, tais como energia renovável, substituição de combustíveis fósseis, ganho em eficiência, energia nuclear, e sequestro e armazenamento de carbono e sua utilização; (ii) a utilização de novos métodos e tecnologias para remoção de CO₂ da atmosfera, conhecidas como tecnologias de emissões negativas, como a captura direta e armazenamento do carbono da atmosfera, fertilização e aumento da alcalinidade dos oceanos, florestamento e reflorestamento, sequestro de carbono pelo solo, construção e restauração de áreas úmidas, entre outros; e (iii) a alteração do balanço de energia do planeta por meio do manejo da radiação solar e terrestre com o emprego de tecnologias para estabilizar ou reduzir a temperatura, sem alterar a concentração de gases da atmosfera, como a injeção de aerossóis na estratosfera, alteração das nuvens, uso de espelhos refletores, entre outras técnicas.

Embora existam muitas opções para adaptação e mitigação dos impactos das mudanças climáticas, uma única alternativa não é suficiente para isso, devendo a escolha de uma ou mais estratégias, ser feita em cooperação entre todas as escalas e níveis da sociedade, sobretudo com a implementação de políticas públicas, inovação e investimentos em tecnologias (IPCC, 2014). Nesse contexto, o crescimento das árvores é um serviço ecossistêmico fundamental para dar suporte às estratégias de mitigação para as mudanças climáticas (VANNOPPEN *et al.*, 2018). Isso porque as florestas exercem grande influência no clima, assim como são influenciadas por ele, sendo bastante sensíveis às mudanças climáticas e, portanto, o melhor entendimento desse complexo sistema pode ajudar a compreender como as atividades humanas estão impactando o funcionamento dos ecossistemas (ALMEIDA *et al.*, 2017).

1.3. OS IMPACTOS DAS MUDANÇAS CLIMÁTICAS SOBRE AS ÁRVORES TROPICAIS

Beeckman (2016) estima que a massa de carbono estocado nas florestas do mundo é de 861 ± 66 Pg, sendo 55% desse total armazenado nas florestas tropicais, 32% nas florestas boreais e 14% nas florestas temperadas. De acordo com o autor, as plantas que produzem xilema são as principais responsáveis pelo armazenamento de carbono, cujo conteúdo nesse tecido representa cerca de 50% do total (>400 Pg C).

As árvores influenciam os ciclos biogeoquímicos, o clima e a biodiversidade em escala local e global, sendo cruciais para assegurar diversas funções ecológicas em diferentes escalas geográficas (BOWMAN *et al.*, 2013; BEECKMAN, 2016). Com as mudanças climáticas, espera-se um impacto negativo sobre a produtividade e sanidade das árvores, consequentemente alterando o papel das florestas em prover importantes serviços ecossistêmicos, sobretudo nas regiões tropicais (de MICCO *et al.*, 2019).

As árvores de florestas tropicais podem responder diferentemente frente às mudanças climáticas de longa duração e aos eventos extremos do clima. Fatores como temperatura, precipitação, CO_2 atmosférico e radiação solar (direta e difusa) afetam a fotossíntese e/ou respiração e, portanto, podem alterar o balanço e alocação de carbono e a produtividade das florestas. Tais impactos influenciam a performance das plantas em muitos aspectos referentes à mortalidade, recrutamento, crescimento, reprodução e fenologia (CLARK, 2007; VOURLITIS *et al.*, 2022).

O período em que o carbono é ativamente removido da atmosfera e assimilado pela fotossíntese é definido como a estação de crescimento (BABST *et al.*, 2014). Globalmente, a fotossíntese nos ecossistemas florestais absorve mais carbono da atmosfera do que é liberado pela respiração dos seres auto e heterotróficos (RATHGEBER *et al.*, 2016). Para cada molécula de CO_2 fixado durante a fotossíntese, uma molécula de água é consumida, no entanto, centenas de moléculas de água são perdidas em decorrência da abertura dos estômatos para entrada do CO_2 , fazendo com que as plantas demandem uma grande quantidade de água como contrapartida nesse processo (VENTURAS *et al.*, 2017).

Previsões de modelos climáticos sugerem um aumento de secas em regiões de florestas tropicais nas próximas décadas, o que representa potencial ameaça a esses

reservatórios de carbono. Dessa forma, ações locais para reduzir o estresse da seca devem ser identificadas e priorizadas, incluindo medidas voltadas para a redução de impactos pela exploração madeireira, fragmentação florestal e uso do fogo (CORLETT, 2016).

Algumas espécies são capazes de se adaptarem às condições extremas, sendo esperado que se distribuam amplamente ao longo do gradiente climático, enquanto espécies intolerantes terão mais dificuldades fisiológicas de se adaptarem e ficarão restritas em certas regiões geográficas. Nesse sentido, faz-se necessário melhor entendimento sobre como essas mudanças ocorrerão a nível de espécie conforme a dinâmica do clima para previsões futuras (GROENENDIJK *et al.*, 2015; ESQUIVEL-MUELBERT *et al.*, 2017).

Nos climas tropicais, a marcada sazonalidade dos períodos chuvosos e secos afeta a assimilação e a alocação de carbono nas plantas. Dessa forma, considerando o cenário previsto de aumento de secas severas nessas regiões, espera-se que ocorram alterações a nível de comunidades nessas localidades. As alterações previstas incluem desde mudanças na distribuição e especiação, até mesmo a extinção de espécies. Isso porque as respostas fisiológicas das plantas sob condições de estresse hídrico podem variar em razão das estratégias para se adaptarem e sobreviverem sob escassez, que requer habilidade para preservar a condutividade hidráulica e a capacidade de armazenamento de água que variam de acordo com a espécie e condições ambientais (WAGNER *et al.*, 2014; GROENENDIJK *et al.*, 2015; de MICCO *et al.*, 2016; WAGNER *et al.*, 2016; ESQUIVEL-MUELBERT *et al.*, 2017).

A relação entre precipitação e disponibilidade de água para as árvores não é direta, sendo determinada por várias características das plantas e do solo, tais como ponto de murcha permanente, capacidade de campo, distribuição de raízes etc. (WAGNER *et al.*, 2014). Wagner *et al.* (2016) encontraram resposta positiva entre precipitação e capacidade fotossintética das árvores quando a precipitação anual é inferior a 2.000 mm. Assim, os autores afirmam que nessas condições o principal fator que controla a capacidade fotossintética passa a ser a precipitação. Já em regiões tropicais onde não há limitação hídrica, o principal fator que limita a capacidade fotossintética é a temperatura máxima. Em estudos recentes conduzidos por Vourlitis *et al.* (2022) e Zuidema *et al.* (2022), a partir da análise do crescimento e de séries

cronológicas de diversas espécies de árvores nativas de regiões tropicais, os autores também evidenciaram as relações entre crescimento, precipitação pluvial e temperatura máxima do ar.

Secas naturais e experimentos de exclusão da precipitação em florestas tropicais resultaram no decréscimo de crescimento e aumento da mortalidade, sobretudo de árvores de grande porte (CORLETT, 2016). Cailleret *et al.* (2017) observaram forte redução no crescimento antes da morte em árvores de espécies com pouca quantidade de células de parênquima no xilema, de espécies de angiospermas tolerantes à sombra e de espécies com grande margem de segurança hidráulica. De acordo com Corlett (2016), os mecanismos associados com a morte das árvores ainda são pouco entendidos, porém a falha hidráulica parece estar robustamente relacionada, embora outros fatores possam ser significantes também, como a falta de carbono e falhas no floema. Ainda, os autores acrescentam que os padrões de crescimento antes da morte também são influenciados pelo tipo, duração, frequência e intensidade do fator de estresse que predispôs e levou a mortalidade.

De modo geral, Hatfield & Prueger (2015) afirmam que a temperatura é o principal fator climático que afeta o desenvolvimento das plantas, e que num cenário de aumento da temperatura global, espera-se que ocorra uma redução da produtividade. De acordo com os autores, a temperatura afeta mais a fase reprodutiva do que a vegetativa, o que pode causar prejuízos à polinização e produção de grãos e frutos, que são importantes para a economia e segurança alimentar. Ainda, os efeitos da temperatura podem ser potencializados pelo déficit hídrico ou saturação de água no solo, demonstrando que o entendimento da interação entre temperatura e água será necessário para o desenvolvimento de estratégias de adaptação efetivas para lidar com os impactos dos extremos de temperatura associados com as mudanças climáticas. Assim, estudos em diferentes zonas climáticas e biomas são essenciais para testar acuradamente os impactos do aumento da temperatura sobre a produtividade florestal (BABST *et al.*, 2014; HATFIELD; PRUEGER, 2015).

Embora o aumento da concentração de CO₂ na atmosfera possa facilitar a absorção de carbono e potencialmente levar à maior eficiência no uso da água pelas plantas, incertezas ainda existem sobre isso a longo prazo, bem como devido aos diferentes métodos adotados para essas mensurações (BRIENEN *et al.*, 2017). Além

disso, o impacto do aumento da temperatura associado com o aumento da concentração de CO₂ na atmosfera poderá levar ao aumento da demanda evaporativa do ar e, com isso, caso não haja suprimento de água adequado, haverá redução da condutância estomática, aumento da temperatura das folhas e, conseqüentemente, redução da fotossíntese, além de maior queda de folhas e acúmulo de biomassa morta na liteira disponível para decomposição.

Importante destacar que cada espécie tem seu crescimento e desenvolvimento afetado de modo particular pela temperatura, com amplitudes diferentes entre mínimo, máximo e ótimo (HATFIELD; PRUEGER, 2015). Groenendijk *et al.* (2015) não encontraram evidências em oito de dez espécies tropicais estudadas de que houve maior crescimento com o aumento de dióxido de carbono na atmosfera, o que mostra que os modelos preditivos de aumento na assimilação de carbono com o aumento do CO₂, podem estar errados para florestas tropicais, talvez devido ao aumento de temperatura prejudicar a capacidade fotossintética.

O papel das florestas no ciclo global de carbono faz delas essenciais para avaliar as mudanças na dinâmica de carbono e projetar com acurácia os *feedbacks* futuros da relação clima-vegetação (GROENENDIJK *et al.*, 2015). Como mencionado anteriormente, a maior parte da biomassa nas árvores está alocada no xilema (BEECKMAN, 2016), cuja formação depende da atividade do câmbio vascular, uma fina camada de células meristemáticas responsáveis pelo crescimento secundário das plantas e pelas grandes dimensões que podem atingir (de MICCO *et al.*, 2019). Rathgeber *et al.* (2016), acreditam que, no contexto atual de aceleração das mudanças climáticas, é crucial a investigação sobre a formação e produção do xilema, a fim de melhor avaliar como as mudanças climáticas impactam as árvores, as florestas, os ciclos biogeoquímicos, e o próprio clima.

1.4. O REGISTRO NATURAL DO CLIMA NO XILEMA DAS ÁRVORES TROPICAIS

As árvores são os maiores e mais longevos organismos vivos da Terra (WIMMER, 2002; de MICCO *et al.*, 2019), cujo crescimento e sobrevivência são moldados por uma infinidade de formas de raízes, caules e folhas, que são influenciadas pelas condições ambientais e características específicas das populações (FICHTLER; WORBES, 2012). A incapacidade de se moverem e a longevidade são características particularmente raras entre os seres vivos e, como fonte de dados, isto é uma grande vantagem para os pesquisadores, uma vez que, sendo imóveis, registram informações ao longo do crescimento sobre um mesmo local, e enquanto longevas, registram informações durante um longo período, que podem ser obtidas a partir de estudos detalhados do xilema em função das mudanças de acordo com o tamanho e idade do indivíduo (de MICCO *et al.*, 2019). Cada planta individual, por meio das suas estruturas celulares, tecidos e órgãos, e relações espaciais e estados fisiológicos, traz uma grande quantidade de informações sobre sua vida passada e o meio ambiente (WIMMER, 2002; ZUIDEMA *et al.*, 2013). Assim, para entender o crescimento das árvores é preciso compreender todo o contexto de cada elemento analisado, seja um órgão, tecido, célula ou partes de uma célula.

As árvores crescem a partir do momento que precisam aumentar a sua área para comportar uma nova camada de células de xilema, formadas pelos tecidos meristemáticos ao longo do tempo. Isso ocorre a partir da adição de novas células pelos meristemas apicais das raízes e troncos para o crescimento em comprimento (crescimento primário); e a partir da divisão de células do meristema cambial, anticlinal e periclinalmente, para crescimento em circunferência (crescimento secundário). Esses organismos conseguem reagir às mudanças no ambiente a partir da alteração de características nas células do xilema, que implicam reações em diferentes níveis, desde a árvore como um todo até características anatômicas e suas propriedades (LUTTGE, 2008; BEEKMAN, 2016).

O crescimento secundário é o que ocorre durante a maior parte da vida das árvores, e no xilema originado nesse processo é possível encontrar informações ambientais registradas ao longo de sua formação, como eventos de secas severas,

inundações, incêndios, geadas etc. Rathgeber *et al.* (2016) afirmam que somente com o entendimento do processo de formação do xilema é possível compreender como os anéis de crescimento e estruturas anatômicas foram originadas, para então poder recuperar informações sobre as condições ambientais e eventos extremos que aconteceram durante esse processo fisiológico.

Células produzidas pelo câmbio para o lado externo (em direção à casca) dão origem ao floema, responsável pelo transporte de carboidratos produzidos nas folhas, e para o lado interno (em direção à medula), ao xilema, responsável pelo transporte de água e sais minerais absorvidos pelas raízes (**Figura 1.2**). A formação de uma nova célula de xilema ocorre em cinco fases principais: (i) divisão da célula-mãe cambial, que cria uma nova célula; (ii) alargamento da nova célula criada; (iii) deposição da parede secundária; (iv) lignificação da parede celular; e (v) morte programada da célula. Durante estas etapas, as células dispostas em linhas radiais iniciam a diferenciação de acordo com a data do nascimento (RATHGEBER *et al.*, 2016). No xilema, as células podem ser diferenciadas em vasos, fibras, traqueídeos e parênquimas (**Figura 1.3**) (LUTTGE, 2008).

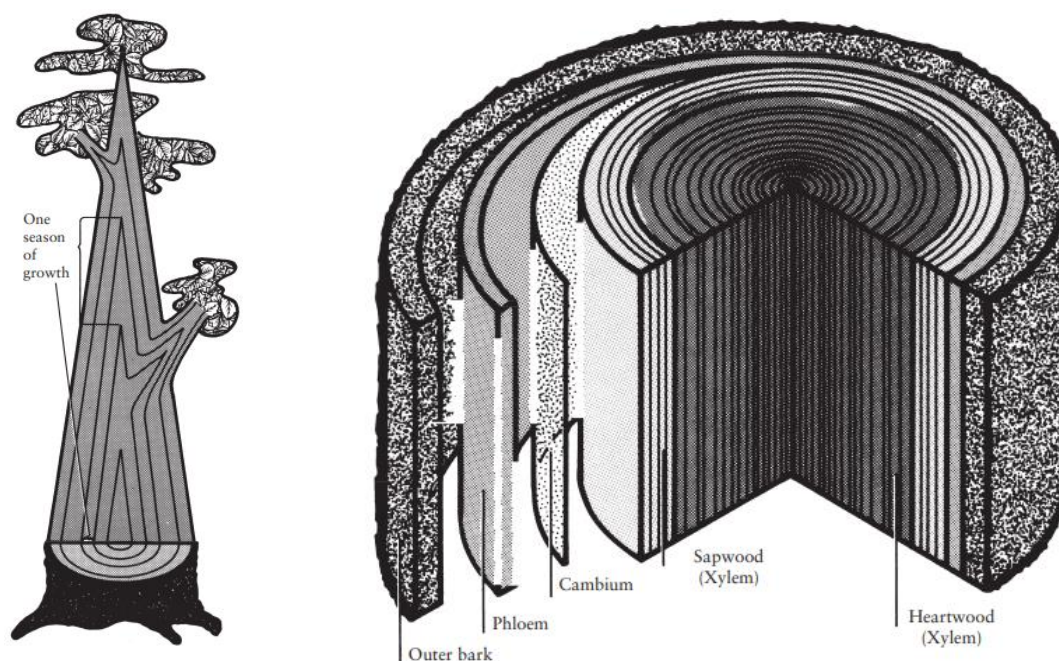


FIGURA 1.2 – Representação dos tecidos de condução e sustentação das árvores.

FONTE: Shmulsky & Jones (2011).

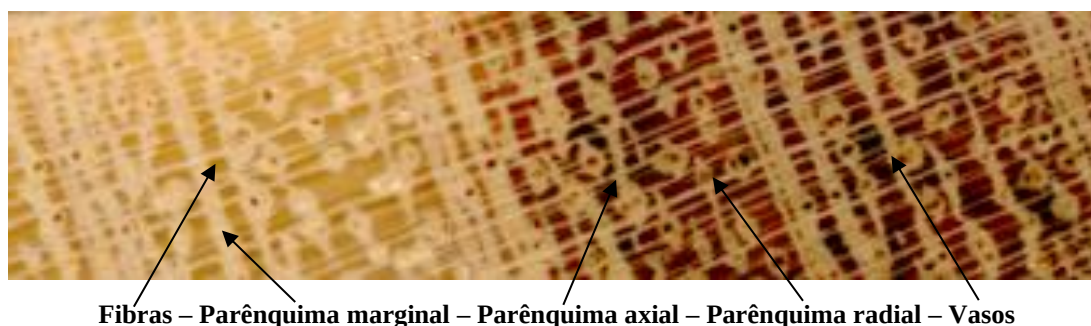


FIGURA 1.3 – Xilema de *Hymenaea stigonocarpa* Mart. ex Hayne na região de transição entre alburno e cerne.

O xilema das angiospermas é formado por um tecido mais heterogêneo e complexo, no qual os vasos atuam na condução da água, as fibras como suporte mecânico e as células de parênquima no armazenamento e transporte de nutrientes e água. Nas gimnospermas, de modo geral, os traqueídeos assumem tanto a função dos vasos de condução hidráulica, como a das fibras de sustentação mecânica. Tanto nas angiospermas como nas gimnospermas, quase todas as células do xilema são mortas até o final de seu desenvolvimento para cumprir suas funções, com exceção das células de parênquima, que podem permanecer vivas durante alguns anos (RATHGEBER *et al.*, 2016).

Pesquisas têm sugerido que o início do crescimento cambial está mais relacionado com o fotoperíodo (comprimento do dia) do que com fatores meteorológicos, tais como temperatura e precipitação (MARCATI *et al.*, 2016; de MICCO *et al.*, 2019). De acordo com Luttge (2008), o período de crescimento está relacionado com o clima, espécie, classe da copa, e pode ser diferente dependendo da localização do xilema na árvore. Ainda, durante esse período, as árvores podem sentir os efeitos de condições adversas em razão de mudanças climáticas, eventos exógenos, endógenos, ou antrópicos, que podem causar alterações e até mesmo cessar o desenvolvimento celular (FRITTS, 1971; de MICCO *et al.*, 2019). Assim, as novas células do xilema são suscetíveis de perceberem mudanças ambientais, e sinais são impressos nas células em desenvolvimento quando isso ocorre (FONTI *et al.*, 2010).

Sobretudo em biomas caracterizados por significativa sazonalidade, o câmbio vascular não é ativo durante todo o ano (apresenta dormência), e as taxas e durações de cada etapa da xilogênese dependem principalmente das condições ambientais, da

idade e espécie da planta (MARCATI *et al.*, 2016; de MICCO *et al.*, 2019). As etapas do desenvolvimento celular, até a diferenciação, ocorrem dentro de um curto intervalo de tempo (CALLADO *et al.*, 2013). Rathgeber *et al.* (2016) relatam que a maturidade das células pode ocorrer em um ou dois meses, enquanto Marcati *et al.* (2016) estudaram espécies tropicais que apresentam atividade cambial até a maturidade de até cinco meses.

A dormência do xilema é quebrada após a árvore voltar à condição favorável para o crescimento, a partir de quando são mobilizados hormônios nos ápices dos galhos e transportados através do tronco promovendo o estímulo necessário para o crescimento radial (WIMMER, 2002; LUTTGE, 2008). Durante a formação das paredes secundárias, hormônios também agem em muitos aspectos no controle da diferenciação, incluindo organização do citoesqueleto para orientação das microfibrilas de celulose, tráfego de vesículas para deposição na parede celular, polimerização da lignina e inclusão nas paredes celulares, e morte programada da célula (de MICCO, 2019).

O crescimento cambial varia ao longo da altura das árvores, sendo mais irregular nas raízes do que no tronco. Além disso, há casos em que ocorre a formação anual do xilema nas regiões próximas aos galhos, mas não atinge todo fuste, não sendo observada a nova camada de xilema em toda a árvore. Isto ocorre principalmente em árvores suprimidas ou velhas, ou pela morte ou dormência do câmbio em alguma região devido ao desfolhamento, queda de galhos, incêndios, entre outras injúrias. Além disso, perfurações nas árvores por animais, incêndios, poda de galhos etc., podem servir para entrada de patógenos, momento em que ocorre o processo de recuperação do xilema na planta, com a formação de calos até a regeneração do tecido (LUTTGE, 2008).

O crescimento secundário não é relacionado com a atividade fotossintética de modo linear, uma vez que o balanço de carbono na planta pode variar de acordo com a fenologia, queda de folhas, respiração e alocação de biomassa (van der SLEEN *et al.*, 2017). A atividade cambial está intimamente associada com a fisiologia de toda planta, e um caminho para observar o seu estado é por meio da fenologia, sendo o monitoramento da abscisão e brotação foliar de grande importância para melhor

compreensão das fases do crescimento secundário (CALLADO *et al.*, 2013; SILVA *et al.*, 2019).

Costa *et al.* (2013) notaram que a dormência e a abscisão foliar iniciaram no final da estação chuvosa, coincidindo com o período em que os dias começam a ficar mais curtos e as chuvas diminuem. Marcati *et al.* (2016) também evidenciaram em seus estudos a relação entre a brotação, comprimento do dia e atividade cambial em espécies decíduas e sempre-verdes do cerrado. Mendivelso *et al.* (2016) observou que a atividade cambial e a brotação de folhas iniciam durante a estação chuvosa, mas embora não tenha avaliado o fotoperíodo, notou que repostas sincronizadas podem ocorrer em menos que dez dias após ocorrer um balanço hídrico favorável para a planta. Assim, a observação da fenologia das espécies pode indicar a fase de crescimento em que a planta se encontra, bem como possíveis alterações fisiológicas, que podem indicar mudanças ambientais, identificáveis no xilema.

A grande variação intra e interespecífica no arranjo espacial das células de xilema mostra como as árvores conseguem se adaptar ou se ajustar às mudanças ambientais, e podem prover diferentes informações devido essa plasticidade (FICHTLER; WORBES, 2012; MORRIS *et al.*, 2018). O xilema tem grande funcionalidade como suporte mecânico e importância hidráulica para as árvores, cuja quantidade, forma e arranjo dos elementos anatômicos (fibras, vasos, traquédeos e parênquimas) refletem na performance das árvores sob as influências do ambiente (BEEKMAN, 2016).

A função mecânica do xilema é principalmente assegurada por fibras nas angiospermas (e também por traqueídeos em algumas espécies) e por tranqueídeos nas gimnospermas. Essa função é determinada pelas propriedades de suas paredes celulares, sendo que uma grande proporção dessas células confere maior resistência e densidade ao xilema. Além de importantes para o suporte e proteção da planta, as fibras/traqueídeos são relevantes para o armazenamento de carbono estocado nas paredes celulares. Nas gimnospermas, os traqueídeos também possuem importância hidráulica, pois são células conectadas por membranas e lúmens que permitem a passagem de água como vasos condutores. As mudanças na espessura da parede celular são as características mais marcantes desses elementos e podem revelar

mudanças ambientais ocorridas ao longo do crescimento da planta (HACKE; SPERRY, 2001; BEECKMAN, 2016; RATHGEBER *et al.*, 2016).

Os vasos são estruturas celulares que se conectam como uma rede e podem atingir vários metros ao longo do comprimento do xilema, formados por um conjunto de células sobrepostas e interconectadas por membranas lateralmente, os elementos de vasos. Essas células são especializadas no transporte de água nas angiospermas e garantem a eficiência e segurança hidráulica para a planta. A eficiência ocorre em razão da otimização da condutividade hidráulica, cujo fluxo de água é proporcional a quarta potência do diâmetro do vaso conforme a teoria de Hagen-Poiseuille. A segurança hídrica está relacionada com a capacidade de não sofrer embolia (obstrução da passagem de água devido a formação de bolhas de ar dentro dos vasos) com a cavitação (processo de passagem da água do estado líquido para o gasoso dentro dos vasos), o que pode ocasionar a morte por estresse hídrico (HACKE *et al.*, 2017).

As células de parênquima existem tanto em angiospermas quanto em gimnospermas, e têm as funções de armazenamento e transporte de carboidratos não estruturais, defesa contra patógenos, armazenamento e distribuição de água, armazenamento de minerais, transformação de alburno em cerne, comunicação entre xilema e floema, e biomecânica (BEECKMAN, 2016; MORRIS *et al.*, 2016; VENTURAS *et al.*, 2017). Ao contrário dos outros elementos do xilema (fibras, traqueídeos e vasos), as células de parênquima não são programadas para morrerem assim que se diferenciam, podendo se manterem vivas durante anos (LUTTGE, 2008; MORRIS *et al.*, 2016; BEECKMAN, 2016). Somente com a formação do cerne que ocorre a morte das células de parênquima, então o xilema naquela região se torna totalmente constituído por células mortas, e ocorre a redução das taxas metabólicas e atividade enzimática, depleção do amido, escurecimento, acumulação de extrativos, formação de tiloses etc., prejudicando a função hidráulica nessa região entorno da medula (LUTTGE, 2008).

As células de parênquima podem se arranjar de diferentes modos nos sentidos axial e radial do xilema, que em muitas espécies estão associadas com os vasos. Os parênquimas são classificados como apotraqueal (quando não ocorrem associados com vasos), paratraqueal (quando ocorrem associado com vasos), marginal (quando

ocorrem em linha ou faixa em uma camada contínua) e/ou ausentes (quando não ocorrem no xilema) (MORRIS *et al.*, 2015; MORRIS *et al.*, 2018).

O ritmo de crescimento radial é modelado pelas estações climáticas, sendo que a formação e organização do xilema com células diferenciadas de acordo com as condições ambientais, permite a extração de informações a partir dos anéis de crescimento, demarcados pelo xilema formado durante a estação de crescimento (lenho inicial) e fase de dormência (lenho tardio) (NATH *et al.*, 2016). Existem espécies em que a diferenciação das camadas de crescimento é bastante complexa ou imprevisíveis, bem como espécies e/ou regiões do xilema no tronco que podem não apresentar variação sazonal marcante, ou ainda, apresentar a marcação de mais de uma camada de crescimento numa mesma estação, decorrente da maior plasticidade em situações de estresse, cuja resposta varia conforme altura do tronco e local afetado (de MICCO *et al.*, 2019). De acordo com Tarelkin *et al.* (2016), no xilema do fuste é maior a probabilidade de encontrar camadas anuais do que no xilema de galhos, que respondem mais rapidamente às variações ambientais, e podem formar múltiplas camadas durante a mesma estação.

As espécies podem ser classificadas quanto a formação de anéis de crescimento como obrigatórias (formam anéis independentemente das condições ambientais), facultativas (formam anéis dependendo de um ou mais fator ambiental) e obrigatoriamente sem anéis (não formam camadas de crescimento previsíveis) (SILVA *et al.*, 2019). Os anéis de crescimento são formados como estratégia da espécie para suportarem condições adversas de crescimento e não morrerem em decorrência de estresses que podem levar à embolia ou ao congelamento (NATH *et al.*, 2016). De acordo com Silva *et al.* (2019), os anéis de crescimento podem ser formados das seguintes formas: (i) espessamento da parede celular dos traqueídeos formando uma camada fina dessas células no lenho tardio; (ii) espessamento da parede celular das fibras formando uma camada fina dessas células no lenho tardio; (iii) formação de vasos grandes com transição suave para vasos pequenos entre lenho inicial e tardio, os chamados anéis semi-porosos; (iv) formação de vasos somente no lenho inicial, os chamados anéis porosos; (v) formação de uma linha ou faixa de parênquima marginal; (vi) zona contínua de fibras (zona fibrosa); e (vii) dilatação de raios (**Figura 1.4**).

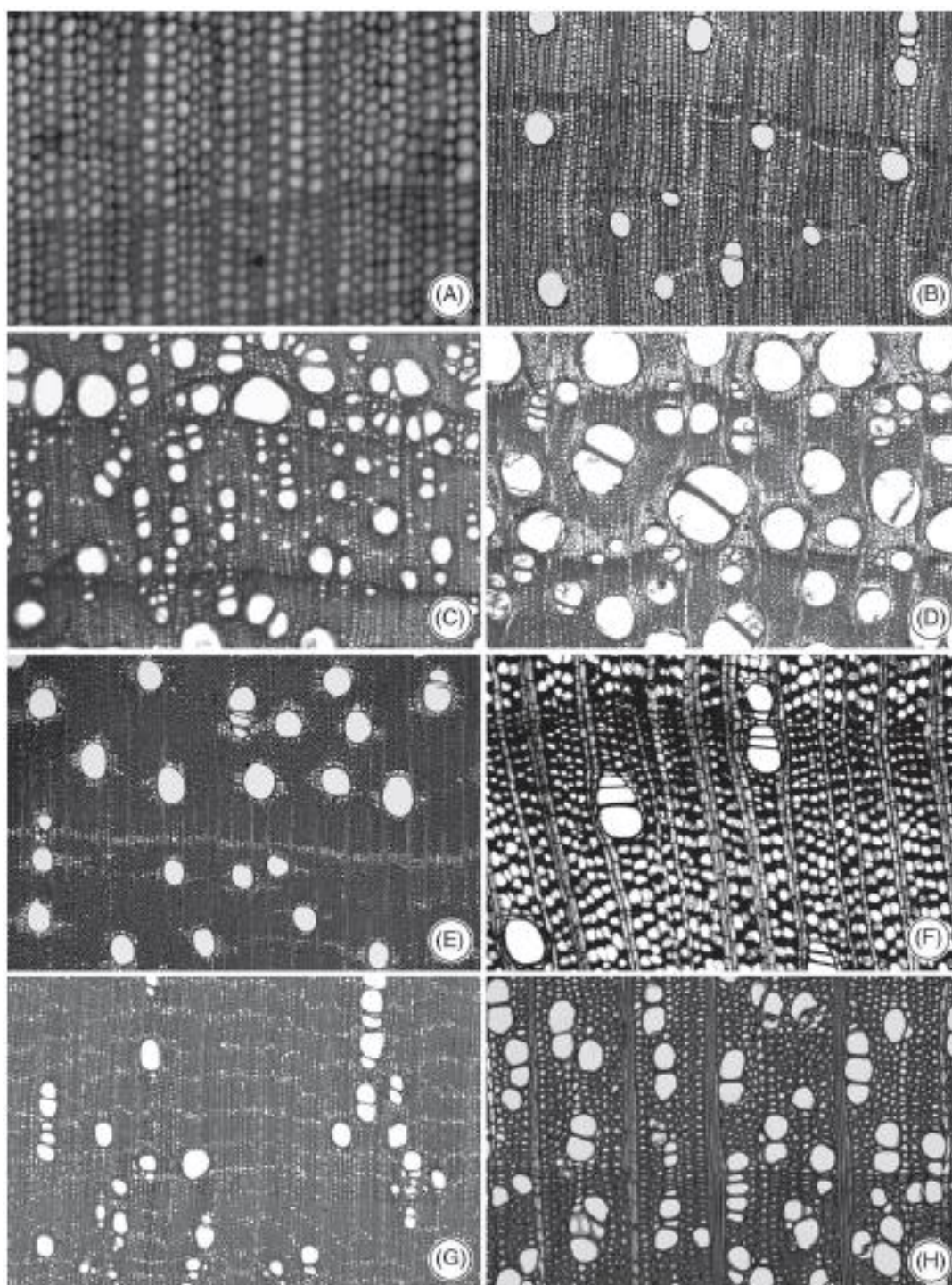


FIGURA 1.4 – Tipos de formação de anéis de crescimento em espécies tropicais. (A) espessamento da parede celular e/ou traqueídeos radiais achatados no lenho tardio; (B) espessamento da parede celular e/ou fibras achatadas no lenho tardio; (C) semi-poroso e espessamento da parede celular e/ou fibras dilatadas no lenho tardio; (D) poroso e espessamento da parede celular e/ou fibras achatadas no lenho tardio; (E) parênquima marginal e raios dilatados; (F) zona fibrosa e raios dilatados; (G) zona fibrosa, espessamento da parede celular e/ou achatamento das fibras no lenho tardio; (H) espessamento da parede celular e/ou achatamento radial das fibras no lenho tardio e raios dilatados.

FONTE: Silva *et al.* (2019).

Além das mudanças sazonais de acordo com o clima, espécie, porte e localização do xilema, há ainda o registro de eventos extremos que deixam sinais específicos impressos devido essa ocorrência, como mudanças de densidade, rachaduras, achatamento de fibras/traqueídeos, presença de tilos, deformação de vasos etc., que são oriundos da alteração das células em razão do impacto do fator de estresse que afeta a xilogênese no período do acontecimento (BRAUNING *et al.*, 2016). Muitas vezes essas alterações são chamadas de falsos ou múltiplo anéis, sobretudo nos casos de variações da densidade, seja pelo espessamento da parede celular de fibras/traqueídeos ou pela formação de parênquima marginal, e podem representar eventos extremos de clima durante uma estação (de MICCO *et al.*, 2016). Essas feições no xilema podem indicar diversos acontecimentos ambientais, tais como incêndios, geadas, vendavais, secas severas, descargas elétricas, estresses mecânicos, ataques de patógenos, entre outros (de MICCO *et al.*, 2016; BRAUNING *et al.*, 2016), que são raramente investigadas, e podem ocorrer dentro de um único anel de crescimento ou ao longo do crescimento, e provocarem mudanças nos anéis seguintes (BRAUNING *et al.*, 2016). Para maiores informações sobre as causas e características dessas alterações no xilema, recomenda-se a leitura do trabalho de Brauning *et al.* (2016).

1.5. OS MÉTODOS DENDROCLIMATOLÓGICOS

A dendrocronologia é a ciência que estuda a idade e as condições ambientais durante o crescimento das árvores a partir dos anéis de crescimento no xilema. Desde a época de Theophrastus de Eresus (372-287 a.c.), sabe-se que as árvores formam camadas de crescimento, mas foi somente no final do século 19 que Andrew Douglass desenvolveu as bases científicas para datação da idade das árvores (WIMMER, 2002). Anos seguintes, as informações contidas nos anéis de crescimento, foram relacionadas com fatores ambientais que influenciam no crescimento das árvores, sendo a dendrocronologia aplicada em diversas outras disciplinas, como a climatologia, a geomorfologia, a hidrologia, a arqueologia, a glaciologia, entre outras (BRÄKER, 2002).

No início da década de 1970, Fritts (1971) publicou conteúdo sobre os princípios e conceitos para estudos sobre o clima e ecologia utilizando anéis de crescimento de árvores para reconstrução da variação ambiental ocorrida no passado. O autor mostrou como é possível minimizar os efeitos de outros fatores, sobretudo os ontogenéticos, relacionados ao crescimento na idade “t”, e maximizar as informações do clima local contidas nos xilemas de uma população de árvores, utilizando-se de métodos estatísticos. Para isso, deve-se observar alguns princípios para que o sinal do clima possa ser maximizado, sendo eles: lei dos fatores limitantes; seleção do sítio; sensibilidade e medição da variabilidade de baixa e alta frequência; datação-cruzada; replicação; e modelagem da relação ambiental.

Durante um longo período desde a criação da dendrocronologia, estudos foram realizados somente com espécies nativas de regiões de clima temperado, uma vez que se acreditava que espécies de climas tropicais não formavam anéis de crescimento anual (WIMMER, 2002). Atualmente, é reconhecida a formação de anéis anuais em diversas espécies de climas tropicais, sobretudo em regiões que apresentam sazonalidade marcada por seca e chuva, ou frio e calor (SCHÖNGART *et al.*, 2005; BONINSEGNA *et al.*, 2009; FERRERO *et al.*, 2014). Apesar do reconhecimento da formação de anéis anuais em espécies tropicais, ainda existe uma lacuna de conhecimento dendroclimatológico nessas regiões (**Figura 1.5**) (ZUIDEMA *et al.*, 2013; QUESADA-ROMÁN, 2020).

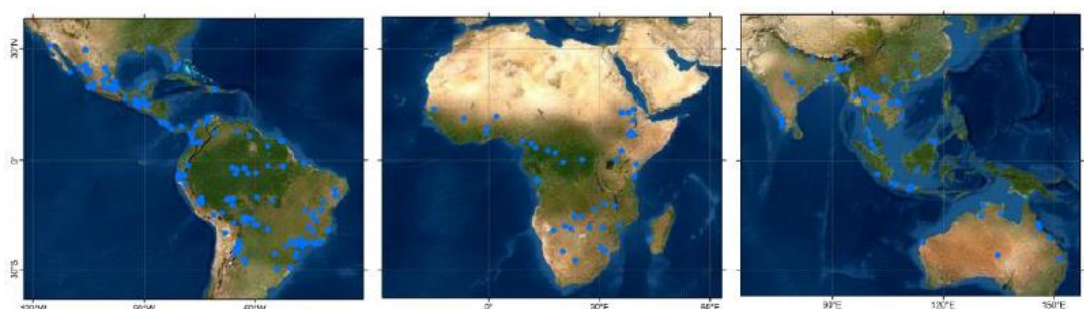


FIGURA 1.5 - Distribuição dos locais de realização de estudos dendrocronológicos em regiões tropicais.

FONTE: Quesada-Román (2020).

Para estudos dendroclimatológicos, a amostragem deve ser feita, sempre que possível, em árvores com crescimento regular em circunferência e com tronco retilíneo, de preferência livres de competição e sem sinais de injúrias ou madeira de

reação, de modo a minimizar os “ruídos” de outros fatores e maximizar a influência do clima (FRITTS, 1971). A extração de amostras deve ocorrer em regiões cilíndricas do tronco, sem a presença de sapopemas ou alguma outra deformação que altere o crescimento da área transversal em quaisquer regiões do tronco. Normalmente, em regiões mais distantes dos galhos é maior a probabilidade de estarem marcados anéis de crescimento anuais, considerando que o xilema nos galhos pode apresentar maior frequência de múltiplos anéis em uma mesma estação (TARELKIN *et al.*, 2016). Ainda, a espécie ou espécies a serem selecionadas devem apresentar anéis de crescimento previsíveis no xilema, de modo a permitir a datação de acordo com o calendário civil.

Conforme Sheppard (2010), para estudos dendroclimatológicos são necessárias ao menos 20 árvores. No entanto, a definição da intensidade de amostragem para conseguir informações robustas sobre o clima pode ser bastante variável e depende tanto da relação da espécie com o clima quanto das condições do ambiente e demais fatores que influenciaram no crescimento da população, não sendo possível estabelecer *a priori* a intensidade de amostragem ideal para qualquer população.

No caso das espécies tropicais, o crescimento radial pode ser bastante irregular devido ao conjunto de fatores e interações que conferem maior complexidade nesses sistemas (BONINSEGNA *et al.*, 2009; CONSTANTZ, 2015). Assim, nessas regiões, além de maior número de árvores amostradas, recomenda-se a coleta de amostras de diferentes raios para análise, visando identificar anéis de crescimento múltiplos ou ausentes durante a estação de crescimento por meio da comparação. Ainda, Constantz (2015) mostrou como é possível extrair informações das áreas dos anéis de crescimento com processamento digital de imagens, maximizando a relação com variáveis climáticas em relação a largura do anel, consistindo em uma alternativa para contornar o problema da irregularidade no crescimento radial irregular de espécies tropicais.

A amostragem pode ser feita de forma destrutiva e não-destrutiva (GARTNER *et al.*, 2015). A amostragem destrutiva é feita mediante o corte das árvores com motosserra, e pode propiciar a coleta de toda a seção transversal do xilema das árvores, na forma de discos, ou em cunhas, removidas em diferentes posições da

seção transversal (**Figura 1.6**). Via de regra, essa amostragem deve ser realizada em locais com autorização legal para exploração madeireira por implicar no corte e derrubada das árvores, se necessário. Há ainda, a necessidade de veículos apropriados para o transporte do volume de madeira a ser levado para o laboratório.



FIGURA 1.6 - Amostragem destrutiva: (1) seção transversal do tronco de *Bagassa guianensis* Aubl.; (2) cunha do tronco de *Dipteryx odorata* (Aubl.) Forsyth f.

Por sua vez, a amostragem não-destrutiva é realizada utilizando sondas metálicas manuais, tal como a sonda de *Pressler*, ou mecanizadas, compostas por uma broca metálica acoplada em motor para perfuração do tronco de árvores. A perfuração deve ser feita perpendicular ao fuste e prevendo atingir a medula da árvore (**Figura 1.7**). Após extraídas as amostras de xilema, o orifício feito, que pode variar de milímetros a centímetros de diâmetro, deve ser vedado para impedir ou dificultar a infestação de patógenos e/ou insetos no tronco das árvores. A vedação pode ser feita com material de cortiça, pedaços de madeira ou cavilhas, sendo o orifício na árvore, e

o material utilizado para preenchê-lo, previamente tratados com fungicida, tal como a calda bordalesa. Em seguida, utilizando-se de cera (carnaúba, abelha etc.) ou parafina, veda-se totalmente o orifício até a cicatrização do tronco das árvores (**Figura 1.8**).



FIGURA 1.7 - Amostragem não-destrutiva: extração de amostra de xilema de *Hymenaea stigonocarpa* Mart. ex Hayne com sonda de Pressler.



FIGURA 1.8 - Orifícios feitos por amostragem não-destrutiva com sonda de Pressler vedados com cera de carnaúba.

Ainda no campo, as amostras de xilema removidas por métodos não-destrutivos devem ser acondicionadas em tubos de material resistente, ou em outros suportes pré-moldados, para impedir que se quebrem durante o transporte até o laboratório. Normalmente, em amostragens não-destrutivas não são extraídos grandes volumes de xilema, o que facilita o transporte das amostras e permite que as árvores continuem vivas. Após terminar a coleta, com a devida marcação ou etiquetagem das amostras, estas devem ser colocadas para secar em locais sombreados e ventilados para minimizar efeitos de envergadura e rachadura do processo de secagem. Sobretudo para as amostras acondicionadas em canudos que não permitam a circulação de ar, mantendo o calor e umidade das amostras favoráveis à infestação por fungos, o processo de secagem deve ser feito em até poucas horas após a coleta, se possível, ainda no mesmo dia.

Após secas, as amostras devem ser polidas com lixas de diferentes gramaturas, em uma sequência iniciando com as mais grosseiras até as mais finas para melhor acabamento, conferindo melhor visualização e nitidez das estruturas anatômicas do xilema (FRITTS, 1971; BRÄKER, 2002; BONINSEGNA *et al.*, 2009; LOPEZ *et al.*, 2013; ZHANG, 2015). Isso também pode ser obtido por meio de corte com micrótomo deslizante ou com discos que conferem boa nitidez das estruturas anatômicas das amostras, sendo o corte preferível ao invés do lixamento, pois mantém as paredes e lúmens das células limpas (FONTI *et al.*, 2010).

É de grande importância que a orientação do xilema permita que os elementos anatômicos sejam analisados no sentido transversal, por isso, tanto a coleta como o preparo das amostras, devem ser rigorosos quanto a orientação do xilema, pois afeta diretamente o reconhecimento dos anéis de crescimento e mensurações de distâncias e áreas dos elementos anatômicos. Em algumas espécies, a própria grã da madeira (alinhamento das células em relação ao eixo longitudinal do xilema) já pode refletir dificuldades para análises e mensurações dos anéis de crescimento, ou ainda, devido algum período cuja orientação das células do xilema se alteraram durante o crescimento (GARTNER *et al.*, 2015; von ARX *et al.*, 2016; JACQUIN *et al.*, 2017).

As amostras de xilema polidas ou cortadas podem ser analisadas com lupa estereoscópica ou microscópica, com aumento de pelo menos 10x. Com isso, marca-se os anéis de crescimento de cada amostra, na transição entre o final da fase de

dormência e início da fase de crescimento. É importante que as características e os padrões de formação dos anéis de crescimento das amostras sejam identificados antes das mensurações, a fim de evitar erros com marcações de múltiplos ou falsos anéis anuais. Dependendo da espessura do corte, quando muito finos (micrométricos), pode-se usar corantes, tais como safranina, azul de metileno, entre outros, para colorir os elementos anatômicos e melhorar a nitidez antes da análise. A análise simultânea de diferentes raios de uma mesma árvore, por meio da comparação, pode auxiliar a identificar falsos anéis anuais, bem como validá-los, visando garantir maior qualidade na determinação da idade da árvore. As marcações dos limites dos anéis de crescimento devem ser precisas (DOWNES *et al.*, 2002; von ARX *et al.*, 2016).

Existem equipamentos mais modernos compostos por um computador acoplado a uma câmera estereoscópica ou régua milimétrica, tais como o Lintab e o Velmex, respectivamente, que permitem que as marcações sejam feitas diretamente em *software* de forma digital (FRITTS, 1971; BRÄKER, 2002; BONINSEGNA *et al.*, 2009; LOPEZ *et al.*, 2013; VANNOPPEN *et al.*, 2018). Outra alternativa, é a partir do escaneamento das amostras e produção de imagens em alta definição para marcação dos anéis de crescimento em *softwares* desenvolvidos para dendrocronologia ou que possam ser adaptados (FONTI *et al.*, 2010).

Diversos parâmetros podem ser extraídos dos anéis de crescimento anuais. A dendrocronologia convencional se utiliza da largura dos anéis de crescimento para datar as árvores e relacionar o crescimento com o clima, além das larguras do lenho tardio e inicial, quando possível essa distinção e mensuração (FRITTS, 1971). No entanto, outros parâmetros relacionados aos vasos, parênquimas, fibras, densidade e composição química, têm sido explorados mais recentemente, e demonstrado grande potencial para estudos sobre o clima (FONTI *et al.*, 2010; BEEKMAN, 2016).

A confirmação da datação de uma árvore pode ser feita a partir da análise das correlações das séries de larguras ou índices de anéis de crescimento entre as árvores amostradas, a partir de um procedimento conhecido como datação-cruzada (*crossdating*). Para isso, os valores de cada série temporal de largura dos anéis de crescimento são filtrados e transformados a partir de ajustes matemáticos para reduzir a variância de baixa frequência e adequar a variância de alta frequência para datação, em razão principalmente das tendências do crescimento biológico das plantas. Após,

os valores anuais médios dos anéis de crescimento são calculados para construção de uma “cronologia final”, que será correlacionada com cada série individual, removendo temporariamente da cronologia final a informação da série a ser testada antes da análise de correlação. As correlações são testadas entre segmentos pré-definidos, e parcialmente sobrepostos, deslocando as séries para frente ou para trás a fim de identificar as melhores correlações, com uma significância de 99% (FRITTS, 1971; HOLMES, 1983; FRITTS; SWETNAM, 1989; HUGHES, 2002; BEEKMAN, 2016; BLACK *et al.*, 2016). A correlação entre diferentes árvores indica que há uma variação comum no crescimento, e provavelmente isso ocorre devido a influência do clima, uma vez que este é o fator de crescimento comum em uma mesma região para todas as árvores ao longo do tempo (FRITTS, 1971; BOWMAN *et al.*, 2013; BLACK *et al.*, 2016). Ainda, para confirmar a datação, pode-se usar análise do isótopo radioativo de carbono (^{14}C) nos anéis de crescimento (van der Sleen *et al.*, 2017).

O intervalo a ser adotado para verificar correlações depende das condições climáticas a serem estudadas em um sítio específico e/ou das taxas de crescimento das espécies (DESLAURIERS *et al.*, 2007). Análises com intervalos mais longos (de nove a 30 anos, por exemplo) são mais apropriados para estudos sobre efeitos de baixa frequência (longos períodos, tais como fenômenos multidecadais do clima), enquanto intervalos mais curtos (de dois a nove anos, por exemplo) permitem o estudo de efeitos de alta frequência (curtos períodos, tais como efeitos de extremos climáticos, endógenos, exógenos ou antrópicos) (MENDIVELSON *et al.*, 2014; BLACK *et al.*, 2016).

Previamente ao cálculo das correlações, deve-se remover as tendências de crescimento biológico de cada série temporal devido os efeitos da idade das árvores (*detrending*). Sabe-se que o crescimento dos seres vivos ao longo do tempo segue um padrão sigmoidal (curva em “S”), ou seja, organismos jovens apresentam taxas de crescimento mais elevadas, enquanto na maturidade essas taxas se estabilizam, até que reduzem na fase de senescência antes da mortalidade. A remoção, ou minimização dessas tendências, pode ser feita a partir da construção de índices adimensionais das larguras dos anéis de crescimento pelo cálculo da razão entre o valor observado e o valor ajustado por um modelo autorregressivo de cada série de dados dos anéis de crescimento, numa etapa conhecida como padronização ou standardização

(*standardization*). Com isso, haverá uma redução da variância dos dados e a minimização dos efeitos da idade sobre as medidas de crescimento (**Figura 1.9**) (FRITTS, 1971; COOK; PETERS, 1981; HOLMES, 1983).

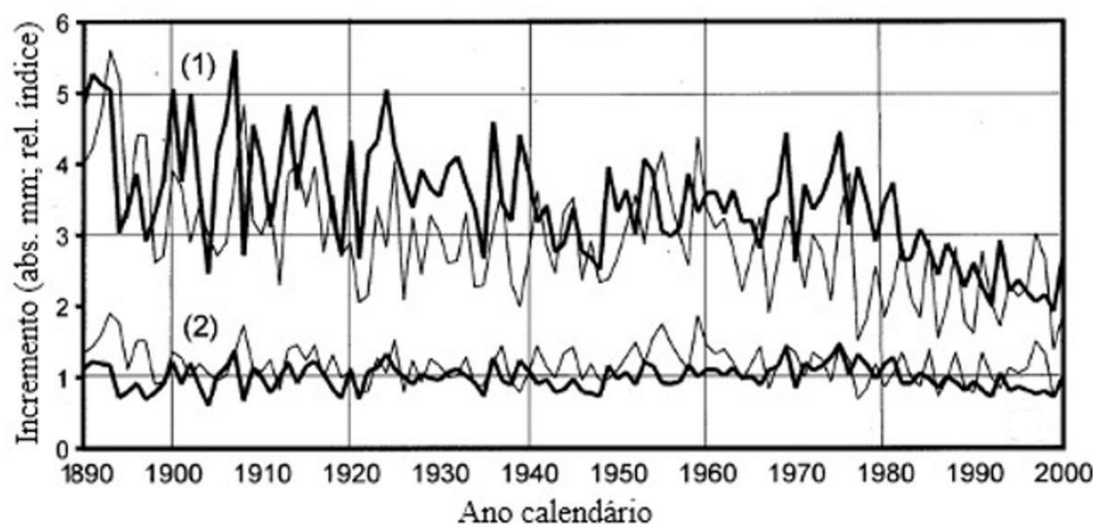


FIGURA 1.9 - Comparação entre séries cronológicas de medidas absolutas (1) e padronizadas (2) das variações nas larguras dos anéis de crescimento das espécies *Swietenia macrophylla* King (linha espessa) e *Cedrela odorata* L. (linha fina) em Floresta Amazônica primária em Aripuanã, Mato Grosso, Brasil.

FONTE: Dünisch *et al.* (2003).

O ajuste do modelo autorregressivo pode ser feito utilizando uma curva linear, exponencial negativa, não-linear, *spline* cúbica, entre outras, cuja escolha dependerá principalmente do conhecimento do histórico de fatores que influenciaram no crescimento empírico das árvores (FRITTS, 1971; DUNISCH *et al.*, 2003; BONINSEGNA *et al.*, 2009; NEUKOM; GERGIS, 2011; MENDIVELSO *et al.*, 2014; PAREDES-VILLANUEVA *et al.*, 2015). O ajuste de curvas cúbicas *spline* é uma técnica que permite um ajuste mais flexível aos dados, promovendo uma curva mais natural de acordo com as diferentes idades e taxas de crescimento (COOK; PETERS, 1981), o que é desejado sobretudo em ecossistemas tropicais com diferentes condições ambientais (**Figura 1.10**).

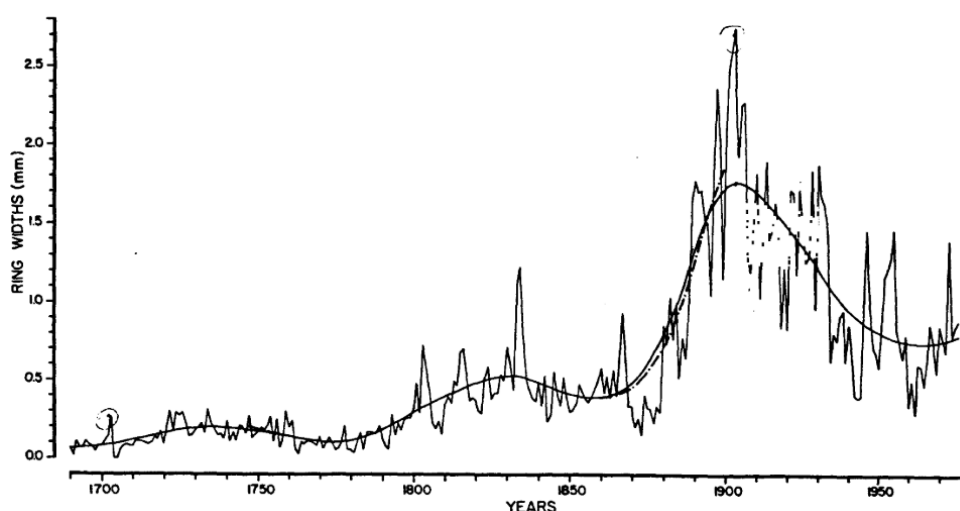


FIGURA 1.10 - Exemplo de ajuste de curva dendrocronológica utilizando modelo cúbico *spline* na etapa de padronização.

FONTE: Cook & Peters (1981).

Após a seleção das amostras com as melhores correlações da datação-cruzada, o conjunto de dados pode ser avaliado por diversos parâmetros estatísticos para testar a representatividade da população amostrada, que podem indicar a qualidade do sinal comum entre as árvores. Dentre os parâmetros tradicionais, é possível incluir a intercorrelação entre séries, a sensibilidade média, o RBAR (*mean correlation coefficient*), o EPS (sinal expresso da população) e o SSS (*subsample signal strenght*) (FRITTS, 1971; HOLMES, 1983; WIGLEY *et al.*, 1984; BRIFFA & JONES, 1990; BRIFFA, 1995; GRISSINO-MAYER, 2001; BURAS, 2017).

A intercorrelação entre séries verifica a correlação simples entre todas as séries e a cronologia final estabelecida, sendo que os maiores valores representam uma série bem datada. O cálculo é feito de forma segmentada e com sobreposição entre os segmentos, em intervalos previamente definidos, utilizando usualmente significância a 99% (HOLMES, 1983).

A sensibilidade média é um parâmetro estatístico para indicar se as séries temporais são úteis para datação-cruzada, e é calculada em função do desvio-padrão e autocorrelação das séries temporais, representando uma medida relativa das diferenças entre anéis adjacentes (FRITTS, 1971). Apesar de ser questionada na literatura para avaliar essas diferenças, ainda é bastante utilizada na dendrocronologia (BUNN *et al.*, 2013). Grissino-Mayer (2001) relata que valores altos de desvio-padrão e sensibilidade média são desejados para estudos sobre o clima, enquanto para autocorrelação são

desejados valores baixos. No caso da sensibilidade média, o autor indica que valores entre 0,10-0,19 são considerados baixos, entre 0,20-0,29 considerados intermediários e acima de 0,30 considerados altos.

$$S = \frac{1}{(n-1)} \sum_{i=1}^{n-1} \left| \frac{2(x_{i+1} - x_i)}{x_{i+1} + x_i} \right|$$

Onde,

S = Sensitividade média;

x = Largura ou índice do anel de crescimento;

i = Ano do anel de crescimento;

n = Número total dos anéis de crescimento.

O RBAR é outro parâmetro estatístico frequentemente utilizado em dendrocronologia para medir o crescimento comum entre árvores, e varia de -1 a 1. Para dados temporais de alta frequência, o RBAR é enviesado e provê uma medida acurada do sinal comum da cronologia, mas para dados de baixa frequência apresenta limites de confiança mais amplos, reduzindo a acurácia da medida. De maneira geral, valores mais altos de RBAR significam que poucas amostras são necessárias para manter a qualidade da cronologia para representar o sinal comum do clima (BRIFFA & JONES, 1990; BRIFFA, 1995).

$$RBAR = \frac{\sum_{i=1}^i (X_{ni} - \bar{x}_n)(\bar{x}_i - \bar{x})}{(i-1)s_i s}$$

Onde,

RBAR = *Mean correlation coefficient*;

x = Medida da largura ou índice do anel de crescimento;

n = Série de anéis de crescimento da árvore “n”;

i = Ano do anel de crescimento;

s = Desvio-padrão da cronologia final.

O EPS e o SSS são parâmetros estatísticos para estimar a incerteza do valor médio de um conjunto de séries temporais correlacionadas, e são calculados em função do RBAR e do número de séries temporais, variando de 0 a 1. O EPS é uma medida de quão bem uma amostra finita de séries temporais explica a variância das séries temporais de uma população infinitamente replicada, enquanto o SSS é calculado considerando uma população finita. Assim, por definição, o SSS estima a perda de conhecimento da variância explicada pelo conjunto de séries temporais com o decréscimo do número de amostras, e o EPS indica a força do sinal desconhecido da população que é comum para o conjunto de séries temporais (WIGLEY *et al.*, 1984; BRIFFA, 1995; BURAS, 2017). Wigley *et al.* (1984) indica o valor de 0,85 para SSS como um limite para definir o tamanho adequado do número de amostras para compor a cronologia, porém ressalta que o valor de SSS pode variar dependendo do caso em particular, após avaliação da acurácia necessária pelo pesquisador.

$$EPS = \frac{t \times RBAR}{t \times RBAR + (1 - RBAR)}$$

Onde,

EPS = *Expressed population signal*;

RBAR = *Mean correlation coefficient*;

t = Número de séries de árvores.

$$SSS = \frac{t' [1 + (t - 1) RBAR]}{t [1 + (t' - 1) RBAR]} = \frac{EPS(t')}{EPS(t)}$$

Onde,

SSS = *Subsample signal strenght*;

RBAR = *Mean correlation coefficient*;

t = Número ótimo de séries de árvores.

t' = Número amostrado de séries de árvores.

Avaliada a qualidade das correlações, uma série temporal de dados, a cronologia final, é construída com a média dos índices ou larguras de anéis de crescimento de cada árvore selecionada. Esses valores da cronologia final são então utilizados para verificar as associações com o clima por meio de métodos estatísticos

de análise de correlações de séries temporais (FRITTS, 1971). O mesmo procedimento pode ser aplicado para outras variáveis anatômicas do xilema, tais como vasos, parênquimas, fibras, densidades, isótopos estáveis etc., e verificar associações com variáveis climáticas (FONTI *et al.*, 2010; BEECKMAN, 2016).

Os vasos podem ocorrer em diferentes tamanhos, e maneiras de agrupamentos e arranjos, com obstruções ou sem. Devido a essas variações, diversos parâmetros podem ser obtidos a partir dos vasos, como frequência, diâmetro, área, densidade, entre outros (IAWA, 1989). As mensurações podem ser feitas manualmente em *softwares* de edições de imagens ou a partir de uma análise automática em *softwares* de processamento digital de imagens, ou de ambas as formas de modo complementar. Para isso, é essencial que as imagens das amostras tenham boa qualidade de resolução para visualização e mensuração dos vasos (OHASHI *et al.*, 2014), e estejam na orientação adequada para minimização dos erros de inclinação (von ARX *et al.*, 2016). Pode-se, ainda, utilizar métodos para remover tiloses e preencher os vasos com talco para melhorar o contraste de observação (GARCIA-GONZALEZ *et al.*, 2016).

O arranjo das células de parênquimas também pode ocorrer de diversas formas, tanto no sentido axial, como no radial, associados aos vasos, ou não (IAWA, 1989). A mensuração das células de parênquima, assim como de fibras, pode ser feita do mesmo modo que os vasos, utilizando-se de *softwares* de edição e processamento de imagens digitais. O estudo do clima a partir das células de parênquima tem mostrado ser promissor, principalmente para verificar relações com a temperatura (MORRIS *et al.*, 2016; MORRIS *et al.*, 2018).

Com o avanço da tecnologia, diversas ferramentas e análises têm surgido para auxiliar nos estudos dendroclimatológicos (DOWNES *et al.*, 2002). A densidade e a composição química do xilema (sobretudo de isótopos estáveis) ao longo do anel de crescimento também têm se mostrado como *proxies* promissores em estudos climatológicos, além de apresentarem importância para confirmar a datação feita a partir das larguras de anéis de crescimento, terem relações com o conjunto de elementos anatômicos e serem úteis para estudos fisiológicos (OHASHI *et al.*, 2014; JACQUIN *et al.*, 2017).

Jacquin *et al.* (2017) afirmam que métodos baseados em raios X para medições de perfis de densidade, ou obtenção de imagens para essa avaliação, têm sido

amplamente utilizados em pesquisas recentes. De acordo com os autores a densidade é relacionada com a qualidade da madeira, biomassa, conteúdo de carbono, crescimento da árvore e clima. Além disso, existe uma forte relação entre a densidade e a proporção de fibras/traqueídeos no xilema, enquanto vasos e parênquimas podem apresentar diferentes influências nessa propriedade, havendo variações de acordo com a idade e altura do xilema no tronco (BEECKMAN, 2016). Ainda, variações intra- anuais de densidade podem ajudar a identificar múltiplos anéis e flutuações ambientais que causam estresses fisiológicos, embora isso ainda seja um grande desafio principalmente em regiões de climas tropicais, onde a atividade cambial das espécies é bastante diversa (de MICCO *et al.*, 2016).

Para análises isotópicas pode ser necessário o uso de solventes em processos para obter uma amostra formada somente com celulose estrutural. Isso porque é necessária a certeza de que não haja interferência de moléculas não provenientes da estrutura do xilema no ano de formação de cada anel de crescimento, tais como aquelas que são transportadas radial e axialmente pelas células vivas de parênquima, ou devido a colagem, marcação das amostras com tinta e acúmulo de resíduos nos vasos durante o polimento com lixas (SCHOLLAEN *et al.*, 2017).

O clima pode ser estudado por meio das relações entre diferentes tipos de circulações atmosféricas de larga escala e das variáveis meteorológicas com as informações extraídas dos anéis de crescimento, a fim de estabelecer as relações fisiológicas e anatômicas, reconstruir o clima passado e fazer previsões de mudanças futuras, bem como para obter informações sobre a plasticidade da espécie e capacidade de sobrevivência em cenários de mudanças climáticas, entre outros (FRITTS, 1971; FONTI *et al.*, 2010; SHEPPARD, 2010; FICHTLER; WORBES, 2012; ZUIDEMA *et al.*, 2013; VLAM *et al.*, 2014; BLACK *et al.*, 2016). Os dados climatológicos podem ser obtidos em diversas fontes, sobretudo junto às agências governamentais de meteorologia e climatologia, em agências governamentais espaciais, em universidades e centros de pesquisa e em plataformas mantidas por instituições públicas e privadas de ciência e tecnologia sobre o clima e meio ambiente.

Em macro-escala, pode-se relacionar o crescimento do xilema com dados de oscilações da temperatura da superfície do mar, oscilações na atividade solar, entre outros fenômenos que modelam as circulações atmosféricas com períodos de retorno

em intervalos de anos mais ou menos regulares. Em micro-escala, pode-se obter dados de estações micrometeorológicas próximas da área de coleta, e assim relacionar o crescimento do xilema com a precipitação, temperatura do ar, umidade relativa, radiação solar, entre outros (FRITTS, 1971; ZHANG, 2015)

Com relação aos dados micrometeorológicos, em algumas regiões há limitações devido à baixa densidade de estações, ao curto período de dados nas estações existentes, ou ainda, devido a existência de falhas nos dados devido à falta de manutenção periódica das estações micrometeorológicas (BENISTON, 2002; HUGHES, 2002). Por estas razões, para utilização desses dados recomenda-se realizar o controle de qualidade, a fim de identificar e corrigir ou preencher eventuais falhas.

Além disso, é possível obter dados climatológicos por sensoriamento remoto a partir de satélites geoestacionários e estacionários. Esses dados normalmente apresentam resolução espacial menos detalhada que os dados de instrumentos micrometeorológicos, porém podem representar o clima em macro e meso-escala, constituindo uma alternativa quando da falta de dados mais precisos para determinada localidade. Além disso, as imagens de satélite permitem obter outras informações relacionadas indiretamente ao clima, tal como o uso de índices de vegetação, que indicam mudanças fenológicas na vegetação durante as estações, entre outras variáveis obtidas por sensoriamento remoto que afetam a atividade cambial e podem ser relacionadas com anéis de crescimento (BABST *et al.*, 2014; BREHAUT; DANBY, 2018).

1.6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

As mudanças climáticas são uma realidade e ocorrem provavelmente desde antes da existência do Homem na Terra. No entanto, nas últimas décadas, com o crescimento populacional e aumento das emissões de gases na atmosfera por atividades antrópicas, tem sido percebido um aumento na temperatura média global, devido ao chamado “efeito estufa”. Diversos fenômenos atmosféricos e mudanças climáticas em algumas regiões têm sido atribuídos ao aquecimento global recente,

cujas previsões são alarmantes quanto aos impactos nos ecossistemas e nos meios socioeconômicos, com efeitos na distribuição e existência de espécies, na agricultura, na produção florestal, na ocupação de zonas costeiras, na pobreza, no bem-estar social etc.

Nesse contexto, as árvores tropicais são particularmente importantes, pois além de constituírem uma das medidas de mitigação para remoção de gases do efeito estufa da atmosfera, notadamente o CO₂, também registram informações do clima ao longo de seu crescimento, que podem ser extraídas a partir da ciência conhecida como dendroclimatologia. A espécie é um aspecto importante a ser considerado nos estudos dendroclimatológicos, uma vez que existem espécies que não permitem uma clara distinção do fator climático, enquanto outras são bastante plásticas e respondem à pequenas variações nos fatores climáticos. No entanto, a partir do avanço no desenvolvimento de ferramentas e métodos científicos, diversas espécies têm sido incluídas na lista de potenciais arquivos naturais sobre o clima, sobretudo nas regiões tropicais, onde durante um longo período a comunidade científica acreditava não existir espécies aptas para estudos dendrocronológicos. Assim, essa ciência tem se expandido para diversas regiões do planeta, sobretudo as tropicais, permitindo uma análise sobre o clima de toda a superfície terrestre até milhares de anos atrás com resolução anual, fornecendo insumos importantes para as previsões de mudanças climáticas e seus efeitos sobre os ecossistemas e a vida na Terra.

Muitos desafios ainda devem ser enfrentados para o entendimento de como as árvores tropicais respondem às mudanças no clima, isso em razão da alta complexidade dos ecossistemas tropicais e das características intrínsecas de cada espécie, que ainda são pouco estudadas. Esforços têm sido realizados para ampliar os estudos dendroclimatológicos e ecofisiológicos para entendimento do comportamento das espécies neste cenário de aquecimento global, porém ainda há uma grande lacuna a ser preenchida. Assim, a colaboração e incentivos à pesquisa são cruciais para expansão do conhecimento na busca de estratégias para adaptação e mitigação aos impactos negativos das mudanças climáticas sobre a vida na Terra, sobretudo nos ecossistemas sensíveis das regiões tropicais.

1.7. REFERÊNCIAS

- ALMEIDA, C. T.; OLIVEIRA-JÚNIOR, J. F.; DELGADO, R. C.; CUBO, P.; RAMOS, M. C. Spatiotemporal rainfall and temperature trends throughout the Brazilian Legal Amazon, 1973–2013. **International Journal of Climatology**, v. 37, p. 2013–2026, 2017. DOI: 10.1002/joc.4831
- BABST, F.; ALEXANDER, M. R.; SZEJNER, P.; *et al.* A tree-ring perspective on the terrestrial carbon cycle. **Oecologia**, v. 176, p. 307–322, 2014. DOI: 10.1007/s00442-014-3031-6
- BEECKMAN, H. Wood anatomy and trait-based ecology. **IAWA Journal**, v. 37, n. 2, p. 127–151, 2016. DOI: 10.1163/22941932-20160127
- BENISTON, M. Climate modeling at various spatial and temporal scales: where can dendrochronology help? **Dendrochronologia**, Verona, v. 20, n. 1–2, p. 117–131, 2002. DOI: 10.1078/1125-7865-00012
- BLACK, B. A.; GRIFFIN, D.; VAN DER SLEEN, P.; *et al.* The value of crossdating to retain high-frequency variability, climate signals, and extreme events in environmental proxies. **Global change biology**, v. 22, n. 7, p. 2582–2595, 2016. DOI: 10.1111/gcb.13256
- BONINSEGNA, J. A.; ARGOLLO, J.; ARAVENA, J. C.; *et al.* Dendroclimatological reconstructions in South America: a review. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 281, p. 210–228, 2009. DOI: 10.1016/j.palaeo.2009.07.020
- BOWMAN, D. M. J. S.; BRIENEN, R. J. W.; GLOOR, E.; PHILLIPS, O. L.; PRIOR, L. D. Detecting trends in tree growth: not so simple. **Trends in Plant Science**, v. 18, n. 1, p. 11–17, 2013. DOI: 10.1016/j.tplants.2012.08.005.
- BRÄKER, O. U. Measuring and data processing in tree-ring research – a methodological introduction. **Dendrochronologia**, Verona, v. 20, n. 1–2, p. 203–216, 2002. DOI: 10.1078/1125-7865-00017
- BRÄUNING, A.; DE RIDDER, M.; ZAFIROV, N.; GARCÍA-GONZÁLEZ, I.; DIMITROV, D. P.; GÄRTNER, H. Tree-ring features: indicators of extreme event impacts. **IAWA Journal**, v. 37, n. 2, p. 206–231, 2016. DOI: 10.1163/22941932-20160131
- BREHAUT, L.; DANBY, R. K. Inconsistent relationships between annual tree ring-widths and satellite-measured NDVI in a mountainous subarctic environment. **Ecological Indicators**, v. 91, p. 698–711, 2018. DOI: 10.1016/j.ecolind.2018.04.052

BRIENEN, R. J. W.; GLOOR, E.; CLERICI, S.; *et al.* Tree height strongly affects estimates of water-use efficiency responses to climate and CO₂ using isotopes. **Nature Communications**, v. 8, n. 1, 2017. DOI: 10.1038/s41467-017-00225-z

BRIFFA, K. R. Interpreting high-resolution proxy climate data: the example of dendroclimatology. **In:** VON STORCH, H.; NAVARRA, A. (Eds.). **Analysis of climate variability, applications of statistical techniques**. Springer, Heidelberg, p. 77–94, 1995.

BRIFFA, K.R.; JONES, P.D. Basic chronology statistics and assessment. **In:** COOK E.R.; KAIRIUKSTIS, L.A. (Eds.) **Methods of Dendrochronology**. Applications in the Environmental Sciences. Kluwer / IIASA, Dordrecht, 137-152, 1990.

BUNN, A. G.; JANSMA, E.; KORPELA, M.; WESTFALL, R. D.; BALDWIN, J. Using simulations and data to evaluate mean sensitivity (ζ) as a useful statistic in dendrochronology. **Dendrochronologia**, v. 31, n. 3, p. 250–254, 2013. DOI: 10.1016/j.dendro.2013.01.004

BURAS, A. A comment on the expressed population signal. **Dendrochronologia**, v. 44, p. 130-132, jun. 2017. DOI: 10.1016/j.dendro.2017.03.005

CAILLERET, M.; JANSEN, S.; ROBERT, E. M. R.; *et al.* A synthesis of radial growth patterns preceding tree mortality. **Global Change Biology**, v. 23, n. 4, p. 1675–1690, 2017. DOI: 10.1111/gcb.13535

CALLADO, C. H.; BARROS, C. F.; COSTA, M. S.; DE VASCONCELLOS, T. J. Does growth rhythm of a widespread species change in distinct growth sites? **IAWA Journal**, v. 34, n. 4, p. 498–509, 2013. DOI: 10.1163/22941932-00000040

CLARK, D. A. Detecting tropical forests' responses to global climatic and atmospheric change: Current challenges and a way forward. **Biotropica**, v. 39, n. 1, p. 4–19, 2007. DOI: 10.1111/j.1744-7429.2006.00227.x

CONSTANTZ, B. M. **Tree ring analysis of *Santalum paniculatum* (Hawaiian Sandalwood) in terms of forest management and climate change, on the island of Hawaii, USA**. 2015. 111 p. Dissertation (Master in Environmental Science) - California State University, Chico, 2015. Disponível em: <<https://www.researchgate.net/publication/305300784>>. Acessado em: 01.12.2022.

COOK, E. R.; PETERS, K. The smoothing spline: a new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies. **Tree-ring Bulletin**, Tucson, v. 41, p. 45-53, 1981.

CORLETT, R. T. The Impacts of Droughts in Tropical Forests. **Trends in Plant Science**, v. 21, n. 7, p. 584-593, jul. 2016. DOI: 10.1016/j.tplants.2016.02.003

COSTA, M. S.; VASCONCELLOS, T. J.; BARROS, C. F. *et al.* Does growth rhythm of a widespread species change in distinct growth sites? **IAWA Journal**, v. 34, n. 4, p. 498–509, 2013. DOI: 10.1163/22941932-00000040

DE MICCO, V.; CAMPELO, F.; DE LUIS, M.; *et al.* Intra-annual density fluctuations in tree rings: How, when, where, and why? **IAWA Journal**, v. 37, n. 2, p. 232–259, 2016. DOI: DOI 10.1163/22941932-20160132

DE MICCO, V.; CARRER, M.; RATHGEBER, C. B. K.; *et al.* From xylogenesis to tree rings: Wood traits to investigate tree response to environmental changes. **IAWA Journal**, v. 40, n. 2, p. 155–182, 2019. DOI: DOI 10.1163/22941932-40190246

DESLAURIERS, A.; ROSSI, S.; ANFODILLO, T. Dendrometer and intra-annual tree growth: What kind of information can be inferred? **Dendrochronologia**, v. 25, p. 113–124, 2007. DOI: 10.1016/j.dendro.2007.05.003

DOWNES, G. M.; WIMMER, R.; EVANS, R. Understanding wood formation: gains to commercial forestry through tree-ring research. **Dendrochronologia**, Verona, v. 20, p. 37–51, 2002. DOI: 10.1078/1125-7865-00006

DÜNISCH, O.; MONTÓIA, V. R.; BAUCH, J. Dendroecological investigations on *Swietenia macrophylla* King and *Cedrela odorata* L. (Meliaceae) in the central Amazon. **Trees – Structure and Function**, Berlin, v. 17, p. 244–250, 2003. DOI: 10.1007/s00468-002-0230-2

ESQUIVEL-MUELBERT, A.; BAKER, T. R.; DEXTER, K. G.; *et al.* Seasonal drought limits tree species across the Neotropics. **Ecography**, v. 40, p. 618–629, 2017. DOI: 10.1111/ecog.01904

FAWZY, S.; OSMAN, A. I.; DORAN, J.; ROONEY, D. W. Strategies for mitigation of climate change: a review. **Environmental Chemistry Letters**, v. 18, p. 2069–2094, jul. 2020. DOI: 10.1007/s10311-020-01059-w

FERRERO, M. E.; VILLALBA, R.; RIVERA, S. M. An assessment of growth ring identification in subtropical forests from northwestern Argentina. **Dendrochronologia**, Verona, v. 32, p. 113–119, 2014. DOI: 10.1016/j.dendro.2014.01.003

FICHTLER, E.; WORBES, M. Wood anatomical variables in tropical trees and their relation to site conditions and individual tree morphology. **IAWA Journal**, Leiden, v. 33, n. 2, p. 119–140, 2012. DOI: 10.1163/22941932-90000084

FONTI, P.; VON ARX, G.; GARCÍA-GONZÁLEZ, I.; *et al.* Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings. **New Phytologist**, v. 185, p. 42–53, 2010. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2009.03030.x

FRITTS, H. C. Dendroclimatology and dendroecology. **Quaternary Research**, Cambridge, v. 1, n. 4, p. 419–449, 1971.

FRITTS, H. C.; SWETNAM, T. W. Dendroecology: a tool for evaluating variations in past and present forest environments. **Advances in Ecological Research**, Amsterdam, v. 19, p. 111–188, 1989.

GARCÍA-GONZÁLEZ, I.; SOUTO-HERRERO, M.; CAMPELO, F. Ring-porosity and earlywood vessels: a review on extracting environmental information through time. **IAWA Journal**, v. 37, n. 2, p. 295–314, 2016.

GARTNER, B. L. *et al.* Clues for dendrochronology from studies of wood structure and function. **Dendrochronologia**, Verona, v. 20, n. 1–2, p. 53–61, 2002.

GRISSINO-MAYER, H. Evaluating Crossdating Accuracy: A Manual and Tutorial for the Computer Program COFECHA. **Tree-ring research**, 2001.

GROENENDIJK, P.; VAN DER SLEEN, P.; VLAM, M.; *et al.* No evidence for consistent long-term growth stimulation of 13 tropical tree species: Results from tree-ring analysis. **Global Change Biology**, v. 21, n. 10, p. 3762–3776, 2015.

HACKE, U. G.; SPERRY, J. S. Functional and ecological xylem anatomy. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 4, n. 2, p. 97–115, 2001.

HACKE, U. G.; SPICER, R.; SCHREIBER, S. G.; PLAVCOVÁ, L. An ecophysiological and developmental perspective on variation in vessel diameter. **Plant Cell and Environment**, v. 40, p. 831–845, 2017. DOI: 10.1111/pce.12777.

HATFIELD, J. L.; PRUEGER, J. H. Temperature extremes: Effect on plant growth and development. **Weather and Climate Extremes**, v. 10, n. August, p. 4–10, 2015. Elsevier. DOI: 10.1016/j.wace.2015.08.001.

HOLMES, R. L. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. **Tree-Ring Bulletin**, v. 43, p. 51–67, 1983.

HUGHES, M. K. Dendrochronology in climatology – the state of the art. **Dendrochronologia**, Verona, v. 20, n. 1–2, p. 95–116, 2002.

IAWA – INTERNATIONAL ASSOCIATION OF WOOD ANATOMISTS. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. **IAWA Bulletin**, v. 10, n. 3, p. 219–332, 1989.

IPCC – INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE. **Climate change 2014**: synthesis report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 2014. 151 p.

IPCC, 2018: Summary for Policymakers. In: MASSON-DELMOTTE, V.; ZHAI, P.; PÖRTNER, H. O. *et al.* **Global Warming of 1.5°C**: an IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty. Waterfield, 2018. 24 p.

JACQUIN, P.; LONGUETAUD, F.; LEBAN, J. M.; MOTHE, F. X-ray microdensitometry of wood: A review of existing principles and devices. **Dendrochronologia**, v. 42, p. 42–50, 2017. Elsevier GmbH. DOI: 10.1016/j.dendro.2017.01.004.

LOPEZ, L.; VILLALBA, R.; BRAVO, F. Cumulative diameter growth and biological rotation age for seven tree species in the Cerrado biogeographical province of Bolivia. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 292, 2013.

LÜTTGE, U. **Physiological ecology of tropical plants**. 2^aed. Berlin: Springer, 2008. 465 p. DOI: 10.1007/6138588 Library.

MARCATI, C. R.; MACHADO, S. R.; PODADERA, D. S.; *et al.* Cambial activity in dry and rainy season on branches from woody species growing in Brazilian Cerrado. **Flora**, v. 223, p. 1–10, ago. 2016. DOI: 10.1016/j.flora.2016.04.008.

MENDIVELSO, H. A.; CAMARERO, J. J.; GUTIÉRREZ, E.; CASTAÑO-NARANJO, A. Climatic influences on leaf phenology, xylogenesis and radial stem changes at hourly to monthly scales in two tropical dry forests. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 216, p. 20–36, 2016.

MENDIVELSO, H. A. *et al.* Agricultural and Forest Meteorology Time-dependent effects of climate and drought on tree growth in a Neotropical dry forest: short-term tolerance vs long-term sensitivity. **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v. 188, p. 13–23, 2014.

MORRIS, H.; GILLINGHAM, M. A. F.; PLAVCOVÁ, L.; *et al.* Vessel diameter is related to amount and spatial arrangement of axial parenchyma in woody angiosperms. **Plant Cell and Environment**, v. 41, n. 1, p. 245–260, 2018.

MORRIS, H.; PLAVCOVÁ, L.; CVECKO, P.; *et al.* A global analysis of parenchyma tissue fractions in secondary xylem of seed plants. **New Phytologist**, v. 209, n. 4, p. 1553–1565, 2016.

NATH, C. D.; MUNOZ, F.; PÉLISSIER, R.; BURSLEM, D. F. R. P.; MUTHUSANKAR, G. Growth rings in tropical trees: role of functional traits, environment, and phylogeny. **Trees - Structure and Function**, v. 30, n. 6, p. 2153–2175, 2016.

NEUKOM, R.; GERGIS, J. Southern Hemisphere high-resolution palaeoclimate records of the last 2000 years. **The Holocene**, [s.l.], v. 22, n. 5, p. 501–524, 2011.

OHASHI, S.; OKADA, N.; ABDUL AZIM, A. A.; *et al.* Vessel feature changes as a tool for detecting annual rings in tropical trees. **Trees - Structure and Function**, v. 28, n. 1, p. 137–149, 2014.

PAREDES-VILLANUEVA, K. *et al.* Rainfall and temperature variability in Bolivia derived from the tree-ring width of *Amburana cearensis* (Fr. Allem.) A.C. Smith. **Dendrochronologia**, Verona, v. 35, 2015.

QUESADA-ROMÁN, A. **Deciphering natural hazard histories based on tree-ring analyses in contrasting tropical ecosystems of Costa Rica**. 2020. 167 p. Thesis (Doctor in Environmental Science) - Genève University, Genève, 2020.

RATHGEBER, C. B. K.; CUNY, H. E.; FONTI, P. Biological basis of tree-ring formation: A crash course. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, n. MAY2016, p. 1–7, 2016.

SCHOLLAEN, K.; BASCHEK, H.; HEINRICH, I.; *et al.* A guideline for sample preparation in modern tree-ring stable isotope research. **Dendrochronologia**, v. 44, n. May, p. 133–145, 2017. Elsevier. DOI: 10.1016/j.dendro.2017.05.002.

SCHÖNGART, J.; PIEDADE, M. T. F.; WITTMANN, F.; JUNK, W. J.; WORBES, M. Wood growth patterns of *Macaranga acaciifolia* (Benth.) Benth. (Fabaceae) in Amazonian black-water and white-water floodplain forests. **Oecologia**, New York, v. 145, p. 454–461, 2005.

SCHÖNGART, J.; JUNK, W. J. Forecasting the flood-pulse in Central Amazonia by ENSO-indices. **Journal of Hydrology**, v. 335, n. 1–2, p. 124–132, 2007.

SHEPPARD, P. R. Dendroclimatology: Extracting climate from trees. **Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change**, v. 1, n. 3, p. 343–352, 2010.

SHMULSKY, R.; JONES, P. D. **Forest products and wood science: an introduction** (6thed.). New Jersey: John Wiley & Sons, 2011. 496 p. DOI: 10.1002/9780470960035

SILVA, M. DOS S.; FUNCH, L. S.; DA SILVA, L. B. The growth ring concept: seeking a broader and unambiguous approach covering tropical species. **Biological Reviews**, v. 94, n. 3, p. 1161–1178, 2019.

TARELKIN, Y.; DELVAUX, C.; DE RIDDER, M.; *et al.* Growth-ring distinctness and boundary anatomy variability in tropical trees. **IAWA Journal**, Leiden, v. 37, n. 2, p. 275–294, 2016.

THIELEN, D.; SCHUCHMANN, K. L.; RAMONI-PERAZZI, P.; *et al.* Quo vadis Pantanal? Expected precipitation extremes and drought dynamics from changing sea surface temperature. **PLoS ONE**, v. 15, n. 1, p. 1–25, 2020. DOI: 10.1371/journal.pone.0227437.

UN – UNITED NATIONS. **Our common future**: report of the World Commission on Environment and Development. United Nations, 1987. 247 p.

VAN DER SLEEN, P.; ZUIDEMA, P. A.; PONS, T. L. Stable isotopes in tropical tree rings: theory, methods and applications. **Functional Ecology**, v. 31, p. 1674–1689, 2017. DOI: 10.1111/1365-2435.12889.

VANNOPPEN, A.; BOECKX, P.; DE MIL, T.; *et al.* Climate driven trends in tree biomass increment show asynchronous dependence on tree-ring width and wood density variation. **Dendrochronologia**, v. 48, n. January, p. 40–51, 2018. Elsevier. DOI: 10.1016/j.dendro.2018.02.001.

VENTURAS, M. D.; SPERRY, J. S.; HACKE, U. G. Plant xylem hydraulics: What we understand, current research, and future challenges. **Journal of Integrative Plant Biology**, v. 59, n. 1, p. 356–389, 2017.

VLAM, M.; BAKER, P. J.; BUNYAVEJCHEWIN, S.; MOHREN, G. M. J.; ZUIDEMA, P. A. Understanding recruitment failure in tropical tree species: Insights from a tree-ring study. **Forest Ecology and Management**, v. 312, p. 108–116, 2014. Elsevier B.V. DOI: 10.1016/j.foreco.2013.10.016.

VON ARX, G.; CRIVELLARO, A.; PRENDIN, A. L.; ČUFAR, K.; CARRER, M. Quantitative wood anatomy—practical guidelines. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, n. 3, p. 1–13, 2016.

VOURLITIS, G. L.; PINTO JUNIOR, O. B.; DALMAGRO, H. J.; *et al.* Tree growth responses to climate variation in upland and seasonally flooded forests and woodlands of the Cerrado-Pantanal transition of Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 505, p. 119917, 2022. DOI: 10.1016/j.foreco.2021.119917.

WAGNER, F.; HÉRAULT, B.; BONAL, D.; *et al.* Climate seasonality limits carbon assimilation and storage in tropical forests., v. 2016, n. January, p. 1–50, 2016.

WAGNER, F.; ROSSI, V.; AUBRY-KIENTZ, M.; *et al.* Pan-tropical analysis of climate effects on seasonal tree growth. **PLoS ONE**, v. 9, n. 3, p. 20–22, 2014.

WIGLEY, T. M. L.; BRIFFA, K. R.; JONES, P. D. On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology. **Journal of Climate and Applied Meteorology**, v. 23, p. 201–213, 1984.

WIMMER, R. Wood anatomical features in tree-rings as indicators of environmental change. **Dendrochronologia**, Verona, v. 20, n. 1, p. 21–36, 2002.

ZHANG, Z. Tree-rings, a key ecological indicator of environment and climate change Zhihua. **Ecological Indicators**, v. 51, p. 107–116, apr. 2015. DOI: 10.1016/j.ecolind.2014.07.042

ZUIDEMA, P. A.; BAKER, P. J.; GROENENDIJK, P.; *et al.* Tropical forests and global change: filling knowledge gaps. **Trends in Plant Science**, Amsterdam, v. 18, n. 8, 2013.

ZUIDEMA, P. A.; BABST, F.; GROENENDIJK, P. *et al.* Tropical tree growth driven by dry-season climate variability. **Nature Geoscience**, v. 15, p. 269-276, 2022. DOI: 10.1038/s41561-022-00911-8

CAPÍTULO 2 – TELECONEXÕES E RELAÇÕES CLIMÁTICAS COM O CRESCIMENTO DE *Hymenaea stigonocarpa* Mart. ex Hayne EM ECÓTONO CERRADO-PANTANAL

RESUMO

A intensificação do período de seca e maior concentração de chuvas no período úmido é esperada para a região de ecótono entre Cerrado e Pantanal nas próximas décadas, o que poderá causar severos impactos à rica biodiversidade regional e alteração nos ecossistemas existentes. O objetivo que se teve com esta pesquisa foi o de avaliar as relações climáticas com o crescimento de *Hymenaea stigonocarpa* Mart. ex Hayne, a fim de identificar seu potencial para estudos dendrocronológicos e melhor entender como o crescimento da espécie responde às variações climáticas. Foram coletadas amostras de xilema na altura do peito de 67 árvores para construção de uma série dendrocronológica a partir da datação-cruzada, e analisadas as correlações com índices de circulações atmosféricas de larga escala provenientes dos oceanos Pacífico e Atlântico, bem como com variáveis meteorológicas relacionadas à disponibilidade de água, temperatura do ar e radiação solar. Observou-se correlações positivas significativas somente com os índices do oceano Pacífico durante o crescimento. As temperaturas máxima e média do ar influenciaram negativamente o crescimento no seu início, durante e após a época seca, enquanto a precipitação influenciou positivamente o crescimento tanto no início como no final do período de crescimento. Durante o período de crescimento, essas variáveis não apresentaram correlações significativas. No final do período chuvoso as correlações entre crescimento com as temperaturas do ar e a precipitação pluvial inverteram, sugerindo que as condições do solo mal drenado afetam o crescimento quando há saturação hídrica, podendo esse efeito ser minimizado com o aumento da insolação e consequente evaporação da água.

Palavras-chave: Dendroclimatologia; anéis de crescimento; jatobá-do-cerrado; área úmida; mudanças climáticas.

ABSTRACT

In the coming decades is expected an intensification of the dry season and a rising concentration of rainfall in the wet season are expected for the ecotone region between Cerrado and Pantanal, which could cause severe impacts on the rich regional biodiversity and changes in its ecosystems. The objective of this research was to evaluate the climatic relationships with the growth of *Hymenaea stagnocarpa* Mart. ex Hayne to identify its potential for dendrochronological studies and better understand how this species's growth responds to climatic variations. Xylem samples were collected at breast height from 67 trees to construct a dendrochronological series from cross-dating and were analyzed the correlations with indices of large-scale atmospheric circulations from the Pacific and Atlantic oceans and meteorological variables. Positive and significant correlations were observed with the Pacific Ocean indices during the growth period. Maximum and average air temperatures of the previous dry season influenced growth negatively, while precipitation influenced growth positively at the beginning of the growth period. Furthermore, during the rainy season these variables did not show significant correlations, however, at the end of this period the correlations between growth with air temperatures and rainfall were significant and reversed from negative to positive and positive to negative, respectively, suggesting that poorly drained soil conditions affect growth when there is water saturation, and this effect can be minimized with water evaporation due increase of the insolation and air temperature.

Keywords: Dendrochronology, tree-rings, jatobá-do-cerrado, wetland, climate changes.

2.1. INTRODUÇÃO

O aumento da temperatura média global poderá impactar o regime hidrológico em diversos ecossistemas tropicais, sobretudo naqueles onde há sazonalidade marcada por períodos de seca e chuva (SCHÖNGART & JUNK, 2007). Os biomas Cerrado e Pantanal abrangem distintos ecossistemas tropicais adaptados às condições de escassez hídrica, cujas alterações das características climatológicas e hidrológicas podem afetar esses ambientes a nível de comunidades, podendo causar impactos severos à rica biodiversidade desses ecossistemas (HARRIS *et al.*, 2005; FANTIN-CRUZ *et al.*, 2011; ALHO & SILVA, 2012; JUNK *et al.*, 2014; MARENGO *et al.*, 2016; MARENGO *et al.*, 2021). Na região de transição entre esses biomas, pesquisadores já apontaram alterações no regime hidrológico nos últimos anos, com a previsão de secas mais severas e chuvas mais concentradas no período chuvoso para os próximos anos (ALMEIDA *et al.*, 2017; LÁZARO *et al.*, 2020; THIELEN *et al.*, 2020; MARENGO *et al.*, 2021).

A seca observada nos últimos anos no Pantanal já é apontada como condição que propiciará grandes incêndios na região, como aqueles que ocorreram no ano 2020, que tiveram repercussão internacional devido aos impactos negativos à biodiversidade (THIELEN *et al.*, 2020; LIBONATI *et al.*, 2020; MARENGO *et al.*, 2021). Ainda, este cenário é agravado pelas mudanças do uso do solo provocadas pelo Homem, como por exemplo os desmatamentos na Amazônia, que podem provocar alterações na precipitação no Pantanal (BERGIER *et al.*, 2018). Assim, previsões indicam o aumento da temperatura média anual na região de no mínimo 2,5°C até 2040, podendo chegar a 7°C até 2100 (MARENGO *et al.*, 2016).

Tanto o Cerrado como o Pantanal são formados por um mosaico de fitofisionomias que incluem formações florestais, savânicas e campestres, sendo a principal diferença a ocorrência de pulsos de inundações no Pantanal durante o ano hidrológico (HAMILTON, 2002; JUNK & NUNES-DA-CUNHA, 2018). As águas que inundam a maior planície alagável do mundo advêm da drenagem da rede hidrográfica do planalto adjacente, pertencente ao bioma Cerrado (HARRIS *et al.*, 2005; ALHO & SILVA, 2012; BERGIER, 2013). As mudanças ambientais, tanto

climáticas como de origens antrópicas, têm potencial para provocar distúrbios no regime hidrológico da região, e ameaçam a existência da biodiversidade regional como a conhecemos (SILVA & GIRARD, 2004; JUNK *et al.*, 2014; BERGIER *et al.*, 2018; MIRANDA *et al.*, 2018; LIBONATI *et al.*, 2020; THIELEN *et al.*, 2020; MARENGO *et al.*, 2021).

Algumas espécies são capazes de se adaptarem às condições extremas, sendo esperado que se distribuam amplamente ao longo do gradiente climático, enquanto espécies intolerantes terão mais dificuldades fisiológicas de se adaptarem e ficarão restritas em certas regiões geográficas. Nesse sentido, faz-se necessário melhor entendimento de como essas mudanças ocorrerão a nível de espécie conforme a dinâmica do clima (GROENENDIJK *et al.*, 2015; ESQUIVEL-MUELBERT *et al.*, 2017). Assim, estudos em diferentes zonas climáticas e biomas são essenciais para testar acuradamente os impactos do aumento da temperatura sobre a produtividade da vegetação e distribuição de espécies (BABST *et al.*, 2014; HATFIELD; PRUEGER, 2015).

A dendroclimatologia convencional investiga as relações do crescimento radial com o clima a partir das variações da largura dos anéis de crescimento das árvores (FRITTS, 1971). A característica de sazonalidade na disponibilidade de água faz da região de ecótono entre Cerrado e Pantanal uma área potencial para estudos dendroclimatológicos. A importância desses estudos na região aumenta a partir das previsões de secas extremas num futuro próximo, cujos impactos já estão sendo sentidos com o aumento da propagação de incêndios através da biomassa no período seco (MARENGO *et al.*, 2021).

Muitas espécies arbóreas que habitam o Cerrado e Pantanal apresentam potencial dendrocronológico (LÓPEZ & VILLALBA, 2016; ARRUDA *et al.*, 2017; FORTES *et al.*, 2018; GRIS *et al.*, 2020), porém ainda há uma lacuna de estudos em diferentes regiões desses biomas (FICHTLER, 2017).

As espécies do gênero *Hymenaea* se distribuem amplamente em regiões tropicais, e o conhecimento sobre os padrões de crescimento em diferentes condições pode indicar as estratégias ecológicas dessas espécies, cujas informações são fundamentais para o manejo e conservação (LOCOSSELLI *et al.*, 2017). Estudos com árvores de *Hymenaea* têm mostrado que o crescimento radial tem relação com fatores

climáticos e com circulações atmosféricas de larga-escala (LOCOSSELLI *et al.*, 2013; LOCOSSELLI *et al.*, 2016; GRANATO-SOUZA *et al.*, 2019; LOCOSSELLI *et al.*, 2019). Assim, essas espécies se mostram particularmente importantes no contexto de mudanças climáticas, pois podem auxiliar no entendimento sobre como as árvores poderão ser afetadas em um cenário de mudanças climáticas, bem como podem fornecer informações sobre o clima passado nas regiões em que se distribuem para se fazer previsões futuras.

Dentre as espécies potenciais, a *Hymenaea stigonocarpa* Mart. ex Hayne (jatobá-do-cerrado) foi estudada em diferentes regiões do Cerrado. A espécie tem ampla distribuição nos biomas Cerrado, Pantanal e Chaco na América do Sul, podendo ser encontrada em formações florestais e savânicas (LOCOSSELLI *et al.*, 2017; PINTO, 2020). Além de comprovadamente apresentarem formação anual de anéis de crescimento, delimitado por faixa de parênquima marginal, as informações obtidas a partir do crescimento radial também apresentam relações com a precipitação e temperatura do ar, bem como com índices de circulações atmosféricas de larga escala e com a temperatura da superfície do mar dos Oceanos Pacífico e Atlântico (LOCOSSELLI *et al.*, 2013; GRANATO-SOUZA *et al.*, 2019).

O objetivo que se teve com este estudo foi analisar a relação entre a largura dos anéis de crescimento do xilema de *H. stigonocarpa* com as circulações atmosféricas de larga escala dos Oceanos Pacífico e Atlântico, e com variáveis meteorológicas, na região de ecótono entre Cerrado e Pantanal, a fim de verificar o potencial da espécie para reconstrução e previsão climática, bem como entender como o crescimento da espécie responde às variações no clima. As hipóteses testadas foram de que (1) existem teleconexões entre o crescimento do xilema de *H. stigonocarpa* com as circulações atmosféricas de larga escala dos oceanos Pacífico e Atlântico; e (2) o crescimento do xilema de *H. stigonocarpa* responde positivamente à disponibilidade de água e radiação solar, e negativamente ao aumento da temperatura.

2.2. MATERIAL E MÉTODOS

2.2.1. ÁREA DO ESTUDO

O estudo foi realizado na Fazenda Miranda (15°43'S e 56°04'O - datum WGS84, 21S), em área localizada a cerca de 06 km da zona urbana do município de Cuiabá-MT (**Figura 2.1**). A região está situada a aproximadamente 180m acima do nível do mar, na bacia hidrográfica do rio Cuiabá, em região de transição entre os biomas Cerrado e Pantanal no Estado de Mato Grosso, Brasil. O solo da região é classificado como Plintossolo Pétrico Concrecionário, caracterizado por ser pouco espesso, mal drenado e com a presença de cascalho na superfície, em relevo suavemente ondulado (IBGE, 2021). O clima na região é do tipo Aw (classificação de Köppen), tendo como característica duas estações bem definidas, sendo uma úmida (chuvosa) em meados de outubro a abril, e outra seca em meados de maio a setembro. A vegetação nativa é caracterizada como um mosaico de formações de cerrado *lato sensu*, tais como savana arborizada, floresta de galeria e savana parque (BRASIL, 1982). No entanto, a vegetação atual é dominada por gramíneas nativas e não nativas, e espécies semidecíduas a decíduas como *Curatella americana* L., *Caryocar brasiliense* Cambess., *Terminalia argentea* Mart. & Zucc, *Diospyros hispida* A.D.C., entre outras (VOURLITIS et al., 2013).

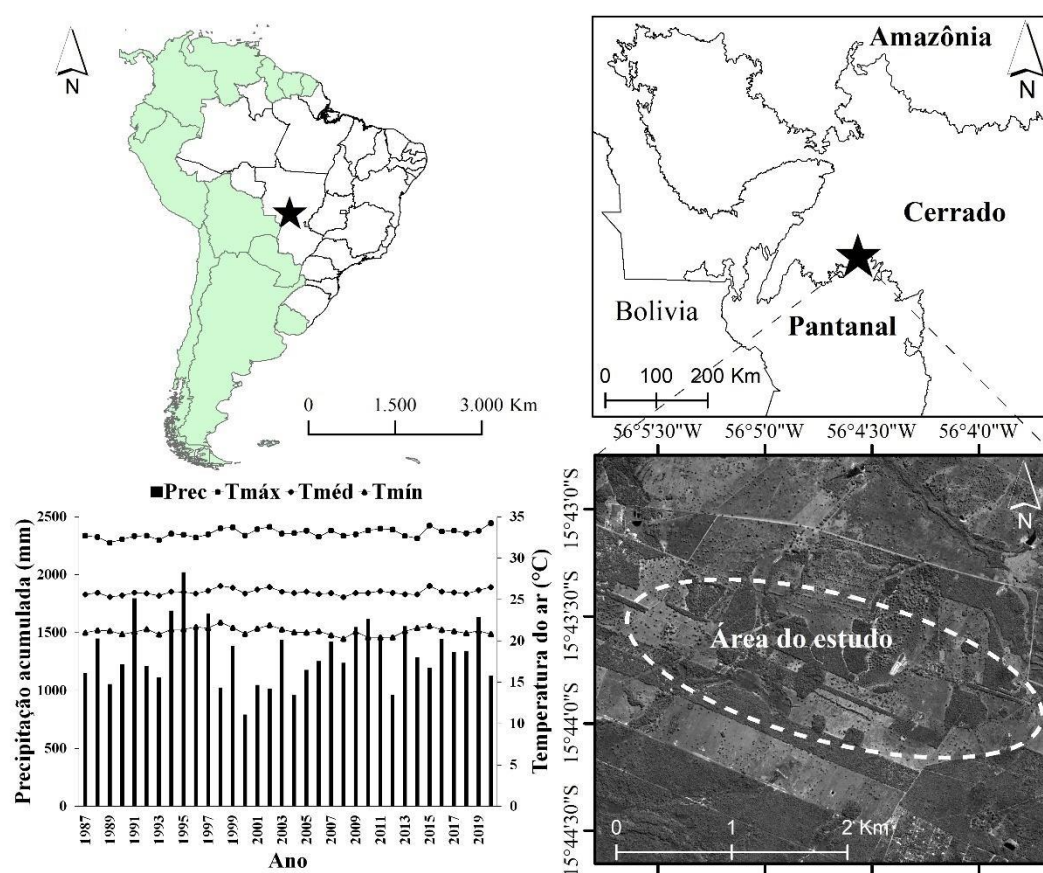


FIGURA 2.1 - Localização da área de coleta das amostras de *Hymenaea stigonocarpa* Mart. ex Hayne em ecótono Cerrado-Pantanal.

2.2.2. DADOS DE CIRCULAÇÕES ATMOSFÉRICAS DE LARGA ESCALA E METEOROLÓGICOS

Foram utilizados dados da temperatura da superfície do mar (*HadISST 1° reconstruction*), obtidos na plataforma *Climate Explorer*, do *Koninklijk Nederlands Meteorologisch Instituut* (KNMI) (<https://climexp.knmi.nl>), bem como dados dos índices mensais de circulações atmosféricas de larga escala dos oceanos Pacífico e Atlântico, comumente associados com as secas no Pantanal (MARENGO et al., 2021), a saber: índice de Oscilação Multidecadal do Atlântico (AMO); índice de Oscilação Decadal do Pacífico (PDO); índice do Atlântico Sul Tropical (TSA); e índice El Niño 3.4. Estes dados foram obtidos no sítio eletrônico da *National Oceanic and Atmospheric Administration* (NOAA) (<https://psl.noaa.gov/data/correlation>).

Os dados de precipitação acumulada, temperaturas máxima, média e mínima do ar, umidade relativa do ar e insolação total, foram obtidos da estação meteorológica

“Padre Ricardo Remetter” instalada na Fazenda Experimental da Universidade Federal de Mato Grosso (15°51’16”S e 56°04’14”O – datum WGS84, 21S), localizada a aproximadamente 14km da área do estudo, e a cerca de 140m acima do nível do mar, no município de Santo Antônio do Leverger-MT, e disponibilizados pelo Instituto Nacional de Meteorologia do Brasil (INMET) (<https://bdmep.inmet.gov.br/>). Para os dados de temperatura e umidade relativa do ar foram calculadas as médias anuais (dados do período chuvoso do início do crescimento e do período seco em que houve a formação do anel de crescimento); médias sazonais do período chuvoso e seco (a época seca foi considerada como o período constituído pelos meses com menos de 60 mm de precipitação total acumulada até a ocorrência de dois meses consecutivos com mais de 60 mm de precipitação); médias estacionais (verão, outono, inverno e primavera), e médias mensais. Também foram calculadas as somas totais de cada período para os dados de precipitação e insolação.

Foi realizado o controle de qualidade dos dados meteorológicos de modo a detectar e eliminar valores inconsistentes. Para precipitação pluvial foram checados e eliminados valores negativos ou eventos extremos não usuais, tais como: precipitação diária acima de 300mm, e valores de temperatura que se enquadrarem nos seguintes casos: 1) temperatura máxima menor ou igual a temperatura mínima, ou temperatura mínima maior ou igual a temperatura máxima; 2) temperatura média maior que a temperatura máxima ou menor que a temperatura mínima; e 3) temperatura diária (média, máxima ou mínima) fora do intervalo calculado pela média mais ou menos quatro vezes o desvio-padrão do valor da temperatura observada no dia. Não entanto, não foram observados valores inconsistentes para esses casos.

Para o preenchimento de eventuais falhas, as médias mensais foram calculadas quando os dados diários somavam no mínimo 15 dias. Para a precipitação pluvial e insolação total, foi calculada a média diária quando disponíveis no mínimo 15 dados no mês, e multiplicada pelo número de dias faltantes no mês para soma total mensal. Na existência de falhas superiores a 15 dados diários no mês, a média mensal do ano anterior e posterior foi adotada para o preenchimento da lacuna. O percentual de falhas mensais preenchidas foi de 3,87% para precipitação pluvial; 4,35% para umidade relativa do ar; 4,60% para temperatura média do ar; 2,66% para temperatura mínima do ar; 1,94% para temperatura máxima do ar; e 4,11% para insolação total.

Em média, a precipitação anual acumulada no período estudado (1989:2020) foi de 1.329 mm, variando de 794 mm no ano mais seco (ano 2000) até 2.023 mm no ano mais chuvoso (ano 1995), com temperatura média anual igual a 25,9°C, e médias máxima e mínima iguais a 33,0°C e 21,2°C, respectivamente (Figura 2). A precipitação anual acumulada no período de chuva variou de 720 mm (ano 2000) até 1.784 mm no ano em que mais choveu (ano 1995). No período de seca a precipitação anual acumulada, variou de 18 mm no ano mais seco (ano 2010) até 238 mm (ano 1995).

2.2.3. CONSTRUÇÃO DA SÉRIE DENDROCRONOLÓGICA

Nos meses de março a maio dos anos 2019, 2020 e 2021, foram coletadas amostras de dois a seis raios do xilema do tronco de 67 árvores de *H. stigonocarpa* na altura de 1,0m a 1,30m do solo. A seleção das árvores amostradas foi feita considerando a forma e qualidade do tronco das árvores, evitando aquelas bifurcadas, e mais tortuosas ou com injúrias aparentes na altura da coleta. Todas as árvores amostradas foram georreferenciadas com GPS de navegação com precisão de 3 a 5m (GPSMAP 76CS, *Garmin* Ltda., Lenexa, Kansas, EUA). A coleta das amostras foi feita utilizando sonda de *Pressler* com $\varnothing = 5,1\text{mm}$ (*Haglöfs*, Bromma, Suécia). Após a coleta, o orifício foi tratado com calda bordalesa (solução preparada com sulfato de cobre + cal virgem + água) e vedado com cavilha de madeira e cera de carnaúba para evitar a infestação por patógenos.

As amostras coletadas foram levadas para o laboratório e secas à sombra para evitar a degradação por fungos. Após, as amostras de dois raios de cada árvore foram coladas em suportes de madeira e polidas com lixas nas gramaturas de 100, 220, 330, 400 e 600 grãos cm^{-2} , e os demais raios foram cortados com micrótomo longo deslizante sem o uso de cola. Os anéis de crescimento das amostras foram visualizados e demarcados com o auxílio de microscópio estereoscópico ou em imagem digital para datação, sempre comparando as amostras dos raios da mesma árvore durante a análise para distinguir possíveis múltiplos anéis anuais. Em seguida, todas as amostras foram escaneadas com resolução de 1.200 dpi (*Expression* 11000XL, *Seiko Epson Corporation*, Suwa, Nagano, Japan). O ano de cada anel de

crescimento foi considerado como aquele da formação da faixa de parênquima devido à época seca.

A medição da largura dos anéis de crescimento e análises preliminares da correlação das amostras dentre e entre árvores foram feitas utilizando os *softwares* *CooRecorder* e *CDendro* (v. 7.8.1.; Cybis Elektronik & Data AB) para checar a datação. Em seguida, as melhores correlações foram verificadas utilizando a análise de componentes principais com o *software* *Past* v. 4.03 (HAMMER *et al.*, 2001), utilizando-se os raios individuais e as médias de dois ou mais raios de cada árvore. Quando mais de um raio de uma mesma árvore apresentou boa correlação com as demais séries, as médias por árvore foram utilizadas para construção da cronologia final, a fim de aumentar o sinal comum de crescimento da árvore possivelmente devido ao clima.

O *software* COFECHA (HOLMES, 1983) foi utilizado para verificar as séries temporais com melhor correlação e checar a datação das árvores por meio da correlação entre índices de anéis de crescimento, construídos a partir da razão entre dados reais e ajustados em uma curva cúbica *spline*, com janela de 32 anos, visando minimizar o efeito das tendências de crescimento (*detrending*), e assim examinar correlações de segmentos de 20 anos com sobreposição de 10 anos. Após, o *software* ARSTAN (COOK, 1985) foi utilizado para normalizar as séries temporais, fazer novamente o *detrending*, com uma janela 20 anos, e estabilizar a variância, a fim de construir a cronologia residual final dos índices de largura de anéis de crescimento. Para avaliação da qualidade da correlação e suficiência amostral da cronologia residual final foram utilizados como parâmetros os valores de intercorrelação entre séries, a sensibilidade média, o RBAR (intervalo de 8 anos com sobreposição de 4 anos) e o EPS.

2.2.4. ANÁLISE DAS RELAÇÕES CLIMÁTICAS COM O CRESCIMENTO DE *H. stagnocarpa*

Inicialmente foi feita uma análise exploratória a partir do mapa de correlações entre a cronologia residual final com as médias mensais da temperatura da superfície do mar, utilizando a plataforma *Climate Explorer* KNMI, a um nível de significância de 90%. Posteriormente, foram avaliadas individualmente as relações entre o

crescimento de *H. stagnocarpa* com os índices mensais de circulações atmosféricas de larga escala, e com as variáveis meteorológicas em diferentes períodos, por meio da análise de correlação de Pearson ($\alpha = 0,05$), utilizando-se o *software Excel* (pacote *Office 365, Microsoft Corporation, Washington, EUA*). Na região do estudo o crescimento radial da espécie inicia entre os meses de novembro e dezembro, e entra na fase de dormência em meados do mês de abril, podendo se estender até o mês de maio, o que coincide com o início e fim do período chuvoso, respectivamente (BANGA, 2020), assim, a análise dos resultados das correlações foram observadas principalmente sobre esse período.

2.3. RESULTADOS

A cronologia residual final foi construída a partir de 18 árvores, com 26 amostras de raios, composta por séries temporais de 10 até 35 anos, com média de 21,4 anos, compreendendo o período de 1985 até 2020 (**Figura 2.2**). Nas amostras utilizadas na cronologia final foram observados padrões diferentes de formação de anéis de crescimento nas amostras, mas que apresentaram clareza na indicação de provável anualidade quando comparados visual e estatisticamente entre si. Durante a análise dos anéis de crescimento foram observados múltiplos ou falsos anéis quando comparados os raios de uma mesma árvore. Essas amostras, juntamente com aquelas marcadas por injúrias mecânicas ou fogo (**Figura 2.3**), foram descartadas para construção da cronologia final.

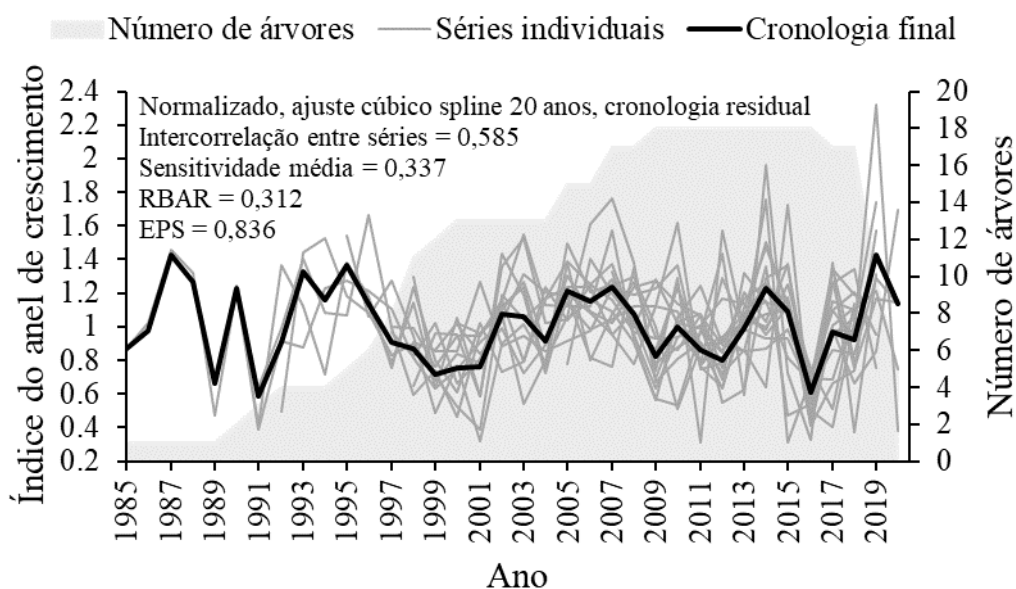


FIGURA 2.2 - Cronologia residual final de *Hymenanea stagnocarpa* Mart. ex Hayne em ecótono Cerrado-Pantanal. Intercorrelação entre séries e sensibilidade média calculadas com o COFECHA; RBAR e EPS calculados com o ARSTAN.

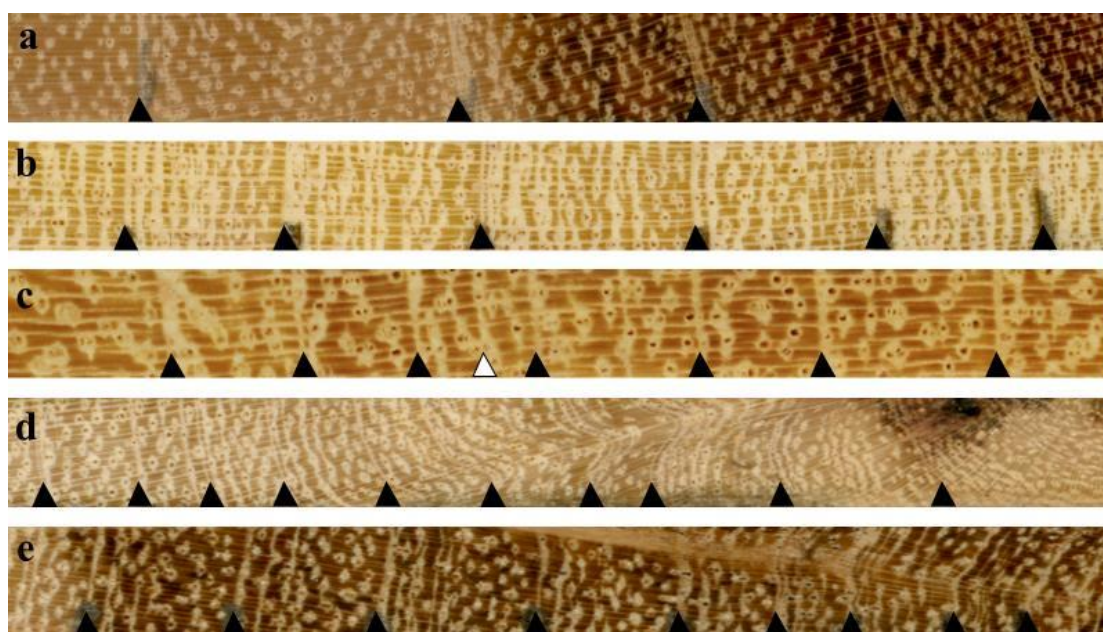


FIGURA 2.3 – Padrões de anéis de crescimento de *Hymenanea stagnocarpa* Mart. ex Hayne encontrados nas amostras coletadas em ecótono Cerrado-Pantanal. a) faixa de parênquima marginal anual bem delimitada; b) múltiplas faixas de parênquima até a formação de zona fibrosa indicando término do período de crescimento; c) exemplo de múltiplo anel de crescimento no período anual; d) deformação dos anéis de crescimento causada por incidência de fogo; e) deformação de anéis de crescimento causada por injúria mecânica. Setas pretas indicam anéis de crescimento anuais; e seta branca indica um exemplo de anel de crescimento não anual.

Observaram-se correlações positivas entre a cronologia residual final com a variação da temperatura da superfície do mar na região Centro-Sul se estendendo até a Zona Equatorial do Oceano Pacífico, bem como com a região Sudoeste do Oceano Atlântico no início do crescimento de *H. stagnocarpa* (**Figura 2.4a**), que coincide com o final da época seca que precede o crescimento. Além disso, observaram-se correlações positivas com a Zona Equatorial do Oceano Pacífico e região Centro-Sul do Oceano pacífico no final do período de crescimento de *H. stagnocarpa* (**Figura 2.4b**), no final do período chuvoso. Os índices de circulações atmosféricas de larga-escala também apresentaram relações semelhantes às observadas para temperatura da superfície do mar (**Figura 2.5**). Com relação ao oceano Atlântico, o índice AMO indicou relações negativas com o crescimento nos anos anteriores ao da formação do anel de crescimento, antes do início do período de crescimento, enquanto o índice TSA, embora nos anos anteriores tenha apresentado também relações negativas, e significativa, no final do período chuvoso do ano de formação do anel de crescimento foram observadas relações positivas. As maiores correlações positivas observadas durante crescimento foram com as circulações atmosféricas relacionadas ao oceano Pacífico. O índice El Niño 3.4 mostrou relações positivas desde o período seco que precedeu o início até o término do período de crescimento, tal como ocorreu para o índice PDO, porém este apresentou as correlações mais altas e significativas no final do período de crescimento.

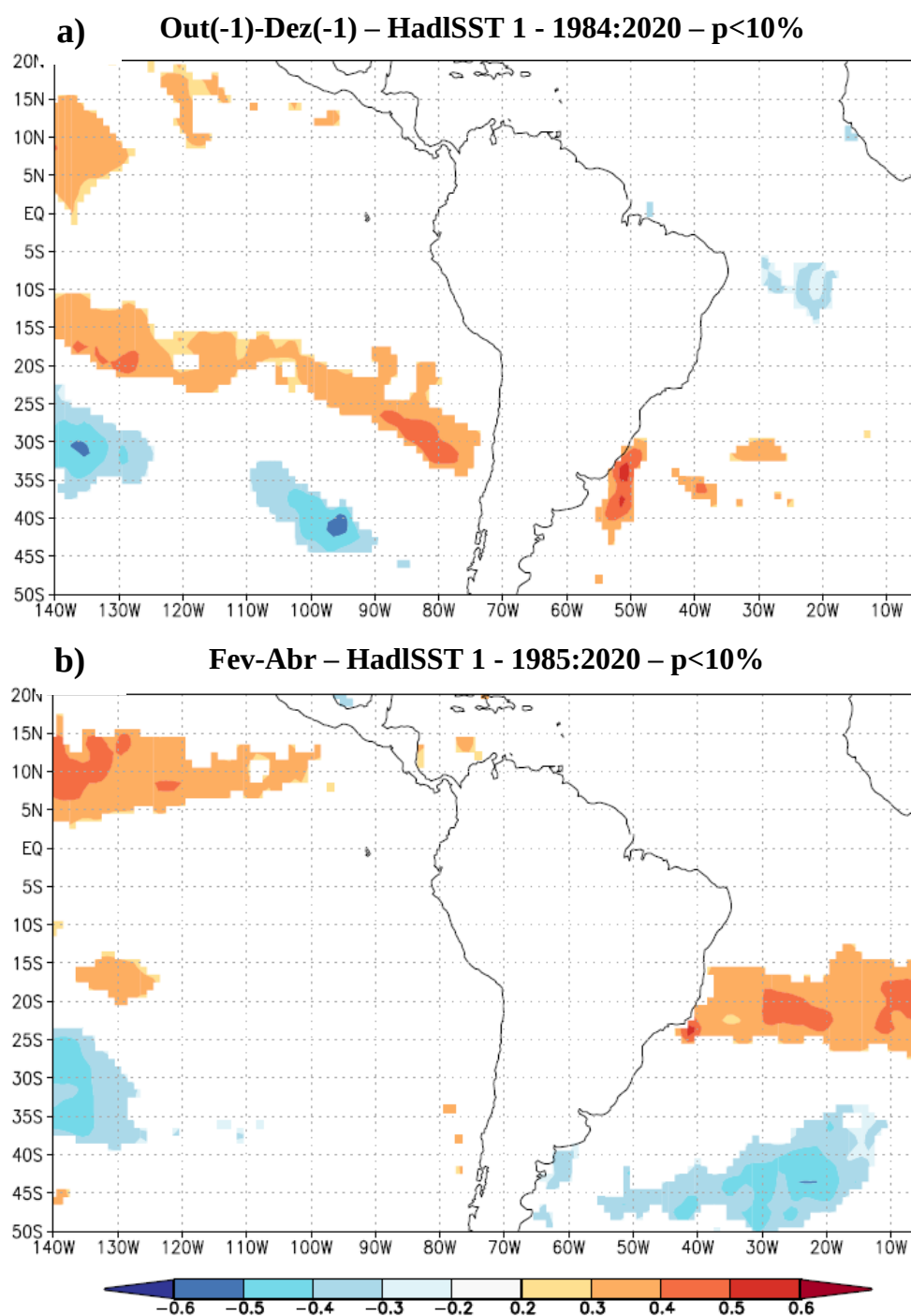


FIGURA 2.4 – Relações entre a temperatura da superfície do mar com a cronologia residual final (1985:2020) de *Hymenaea stagnocarpa* Mart. ex Hayne no período início (a) e no final (b) do período de crescimento em ecótono Cerrado-Pantanal.

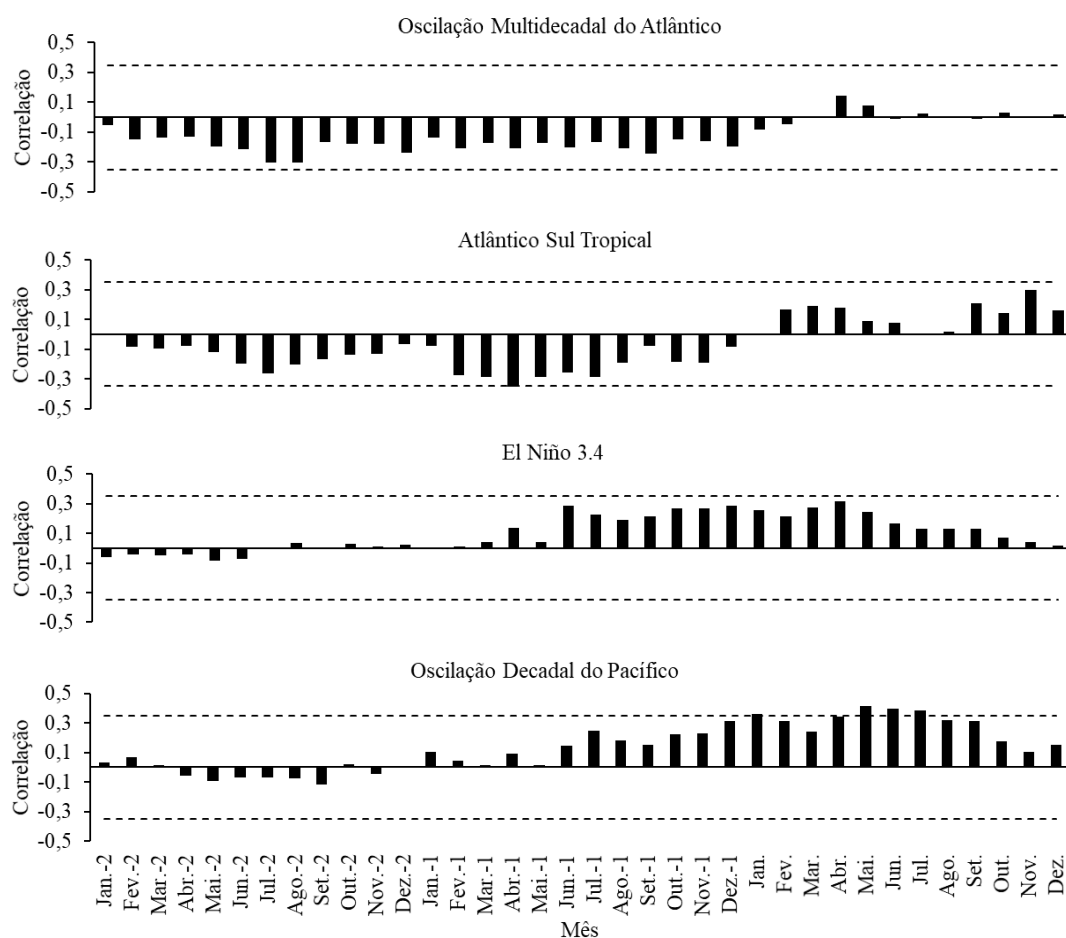


FIGURA 2.5 – Relações entre índices de circulação atmosférica com o crescimento de *Hymenaea stignocarpa* Mart. ex Hayne em ecótono Cerrado-Pantanal. -1 e -2 = anos anteriores ao da formação do anel de crescimento. Linhas pontilhadas: nível de probabilidade ($\alpha = 0,05$).

Não foram observadas correlações significativas entre crescimento e as variáveis meteorológicas durante o ano hidrológico e as épocas chuvosas e secas, com exceção da a temperatura média do ar, cuja correlação negativa durante a época seca que precedeu o crescimento foi a única significativa (**Figura 2.6**).

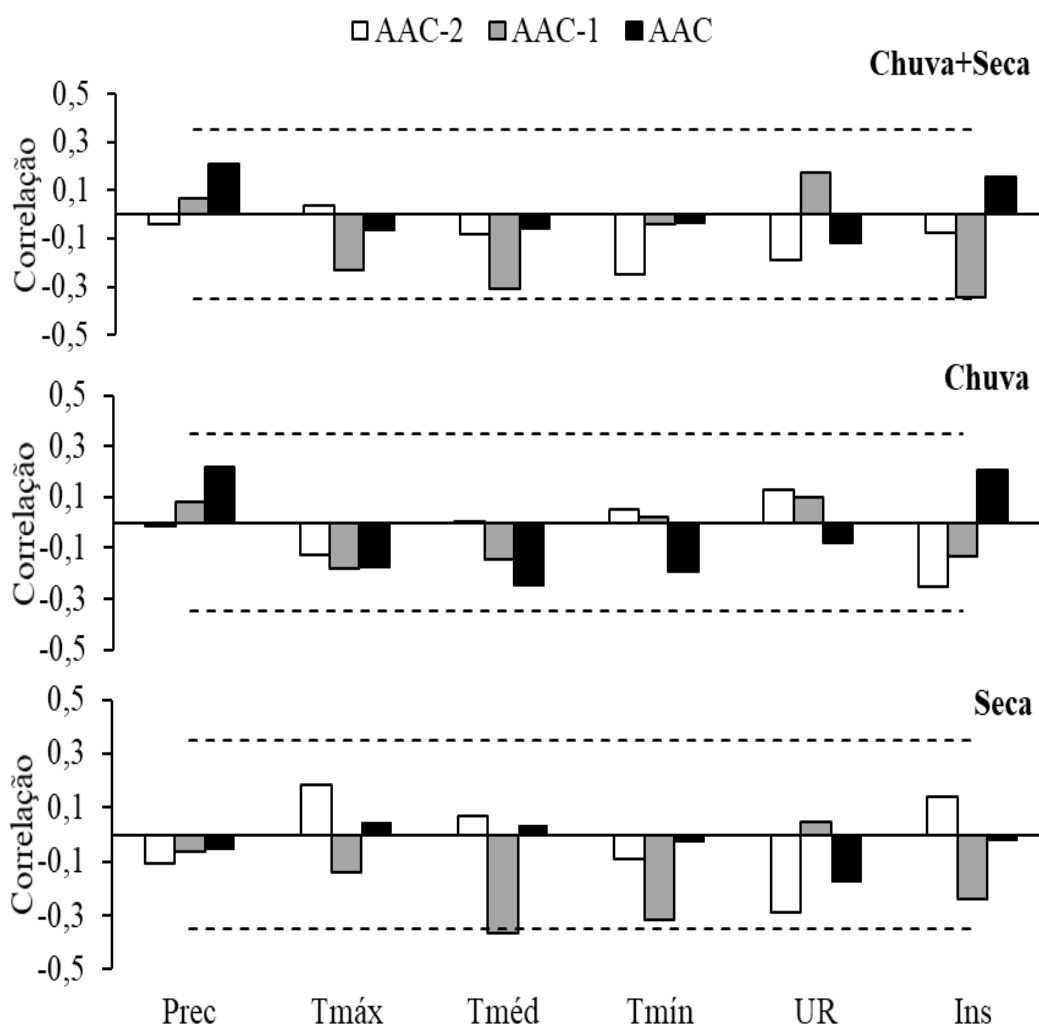


FIGURA 2.6 – Relações entre o crescimento de *Hymenaea stagnocarpa* Mart. ex Hayne com variáveis meteorológicas em períodos anual, chuvoso e seco, na região de ecótono Cerrado-Pantanal. AAC = Ano de formação do anel de crescimento; AAC-1 = Ano anterior à de formação do anel de crescimento; AAC-2 = Ano anterior ao AAC-1. Linhas pontilhadas: nível de probabilidade ($\alpha = 0,05$).

Durante as estações do ano, a precipitação acumulada, a umidade relativa do ar e a insolação total também não apresentaram correlações significativas com o crescimento de *H. stagnocarpa*. No entanto, correlações significativas e negativas foram observadas para as temperaturas média e máxima do ar no inverno e primavera, respectivamente, ou seja, em períodos que coincidem com a época seca que precedeu o crescimento e no início do crescimento. Ainda, a temperatura mínima apresentou correlação significativa e negativa no inverno do ano anterior àquele em que iniciou o crescimento (**Figura 2.7**).

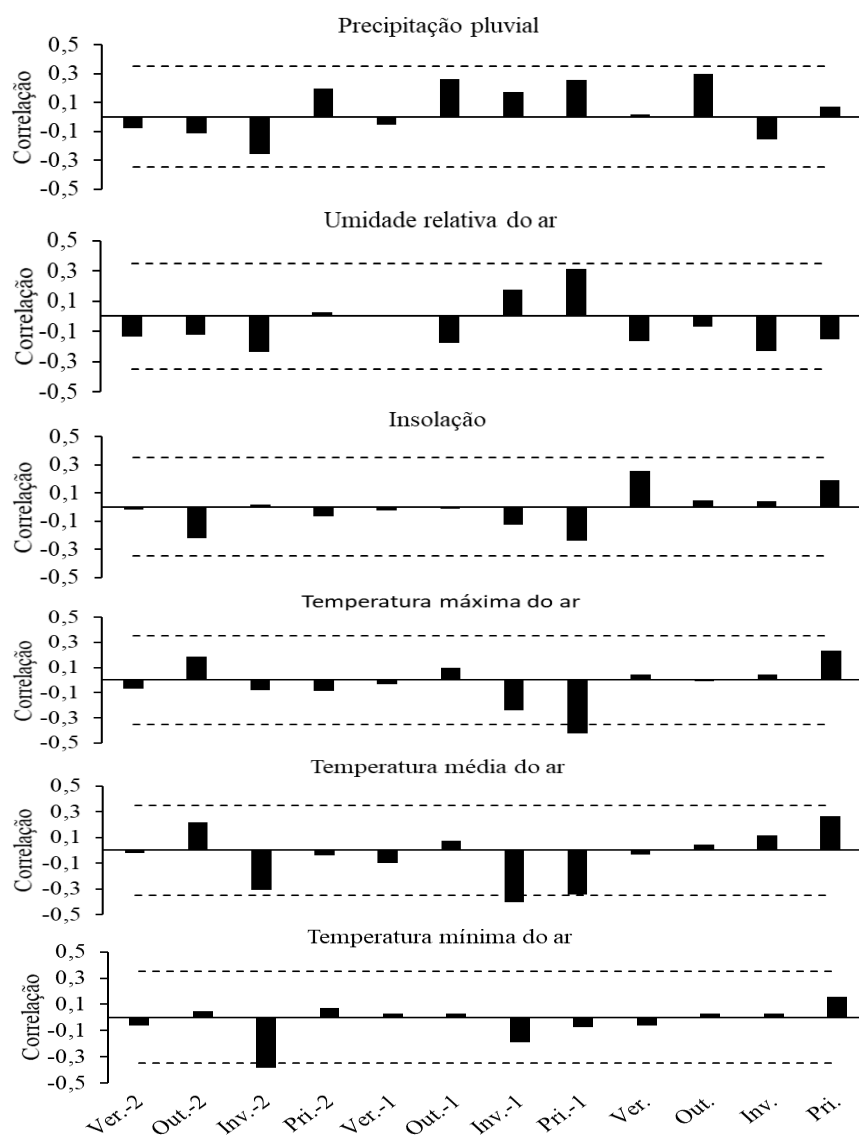


FIGURA 2.7 – Relações entre o crescimento de *Hymenaea stagnocarpa* Mart. ex Hayne com variáveis meteorológicas durante as quatro estações do ano na região de ecótono Cerrado-Pantanal. Ver = verão; Out = outono; Inv = inverno; Pri = primavera; -1 e -2 = anos anteriores ao da formação do anel de crescimento. Linhas pontilhadas: nível de probabilidade ($\alpha = 0,05$).

Em uma escala de análise mensal, a precipitação acumulada e umidade relativa do ar apresentaram correlações positivas com os meses do início do crescimento, bem como com o mês de fevereiro antes do término do crescimento. No entanto, ambas as variáveis apresentaram inversão da correlação positiva no mês de fevereiro para negativa no mês de março, ao final do período de crescimento, sendo estas significativas. De modo geral, as medidas de insolação total e de temperaturas do ar apresentaram correlações negativas antes e durante todo o período de crescimento, sobretudo para as temperaturas máxima e média, que foram significativas em alguns meses durante a seca que precedeu o crescimento. Do mesmo modo que as variáveis

hidrológicas, notou-se também a inversão das correlações significativas para insolação total, e temperaturas máxima e média, porém de negativas no mês de fevereiro para positivas no mês de março. A temperatura mínima do ar foi a única variável que apresentou correlação significativa no ano anterior àquele em que iniciou o crescimento, sendo negativa no mês de julho (**Figura 2.8**).

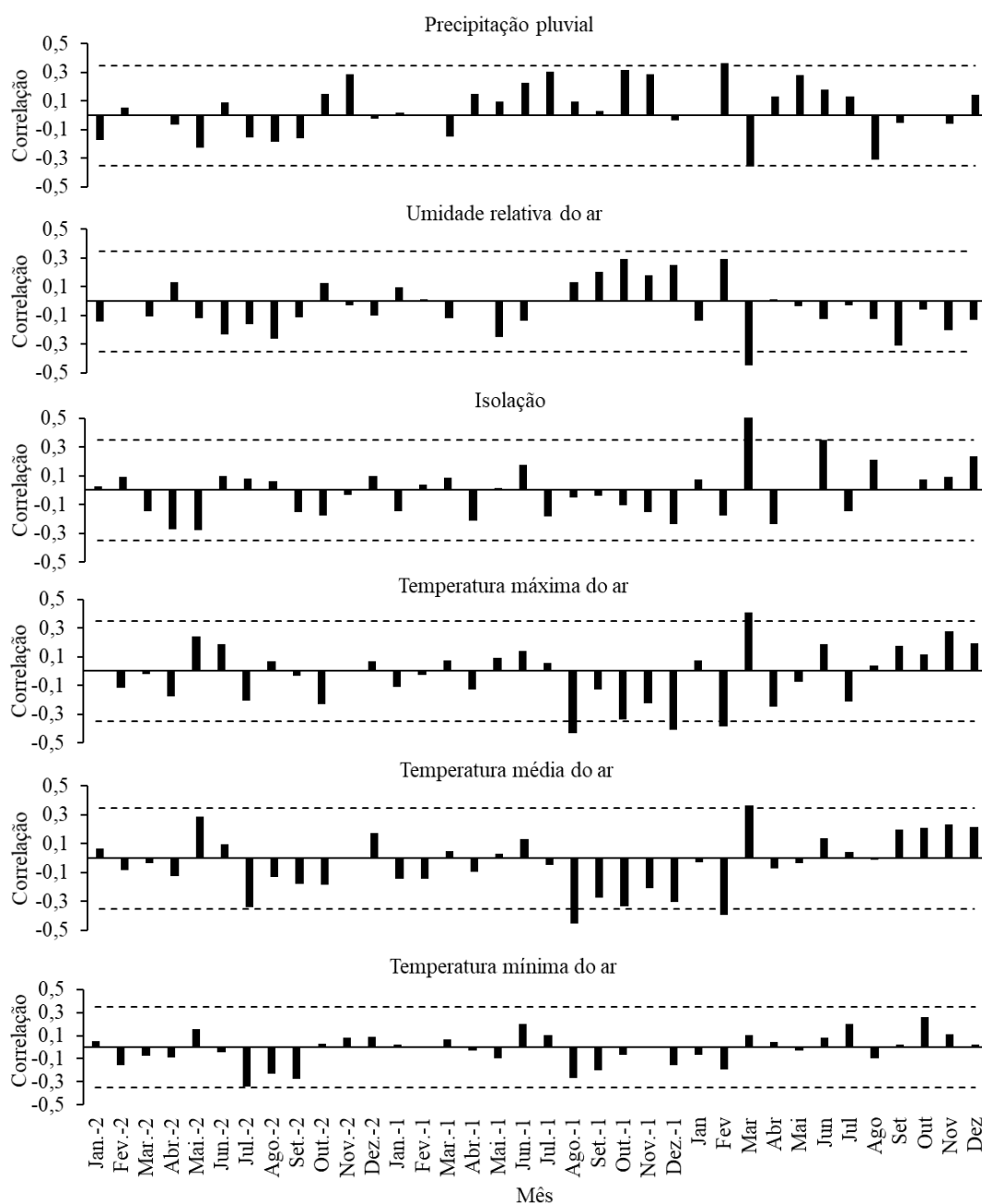


FIGURA 2.8 – Relações entre o crescimento de *Hymenaea stagnocarpa* Mart. ex Hayne com variáveis meteorológicas mensais na região de ecótono Cerrado-Pantanal. -1 e -2 = anos anteriores ao da formação do anel de crescimento. Linhas pontilhadas: nível de probabilidade ($\alpha = 0,05$).

2.4. DISCUSSÃO

Na região de ecótono Cerrado-Pantanal a espécie *H. stignocarpa* apresentou anéis de crescimento delimitados por faixas de parênquima marginal formados anualmente, tal como observado em outros estudos feitos com a espécie no bioma Cerrado (LOCOSSELLI *et al.*, 2013; LOCOSSELLI *et al.*, 2017; BARBOSA *et al.*, 2018; GRANATO-SOUZA *et al.*, 2019). Entretanto, também foram observados múltiplos anéis de crescimento em algumas amostras, confirmando a possibilidade de formação de mais de um anel de crescimento no período de um ano, o que também foi observado para espécie em outras regiões do Cerrado (GRANATO-SOUZA *et al.*, 2019; LOCOSSELLI *et al.*, 2017).

Para identificação de múltiplos anéis de crescimento, a análise comparativa de dois ou mais raios da mesma árvore, identificando visualmente os padrões anatômicos de crescimento sob lupa estereoscópica, foi bastante útil para minimizar a marcação de múltiplos anéis anuais. Além disso, o aumento da intensidade de amostragem também se mostrou necessária para melhorar o sinal climático da cronologia final. Isso porque as intervenções feitas no passado na vegetação natural podem ter afetado os padrões de crescimento das árvores em função do clima, o que foi corroborado pela observação de marcas de fogo e injúria mecânica em algumas amostras, que foram descartadas da análise. A possibilidade de sinais não climáticos no crescimento das árvores amostradas, bem como a existência de amostras com elevado número de anéis múltiplos, cuja localização dos limites dos anéis anuais foi prejudicada, podem explicar o ingresso relativamente baixo de amostras na cronologia final (do total de 234 amostras coletadas de 67 árvores, apenas 26 amostras de 18 árvores foram utilizadas).

A cronologia final totalizou 35 anos (1985:2020), não sendo suficiente para reconstrução do clima passado na região ou para avaliar eventuais mudanças climáticas. Granato-Souza *et al.* (2019) construíram uma cronologia para a mesma espécie na região oeste do bioma Cerrado, e obtiveram uma série temporal de idade semelhante, com 33 anos (1981:2013). Os autores relataram que as condições de seca climática e de solos com baixa fertilidade, associados com a pressão antropogênica,

podem explicar as idades jovens de populações de *H. stagnocarpa* na região. Locosselli *et al.* (2017) também relataram que a presença de árvores jovens de *H. stagnocarpa* no Cerrado pode estar relacionada com a incidência de fogo no bioma. Entretanto, estudos dendrocronológicos reportaram que árvores dessa espécie podem atingir idades de até 144 anos (LOCOSSELLI *et al.*, 2017). Assim, recomenda-se que seja continuada a coleta de árvores de *H. stagnocarpa* na região do ecótono Cerrado-Pantanal, a fim de incluir árvores mais longevas na cronologia final e assim obter respostas climatológicas sobre tempos mais pretéritos.

Os parâmetros estatísticos de sensibilidade média, intercorrelação entre séries, RBAR e EPS foram julgados satisfatórios para construção da série dendrocronológica, indicando a existência de um sinal comum na população que pode ser atribuído ao clima. A sensibilidade média acima de 0,30 é considerada alta, e mostra que as séries temporais foram úteis para datação-cruzada (GRISSINO-MAYER, 2001). Os valores de intercorrelação entre séries, RBAR e EPS foram semelhantes, ou até superiores, aos observados em outros estudos dendrocronológicos com espécies do gênero *Hymenaea* (LOCOSSELLI *et al.*, 2013; LOCOSSELLI *et al.*, 2016; BARBOSA *et al.*, 2018; GRANATO-SOUZA *et al.*, 2019; LOCOSSELLI *et al.*, 2019).

Este é o primeiro estudo dendrocronológico em que se mostrou relações significativas com o índice PDO na região do Pantanal. Este índice apresentou correlações positivas durante o período de crescimento de *H. stagnocarpa*, assim como o El Niño, embora os valores deste último não tenham apresentado significância. Índices PDO e El Niño podem refletir anomalias de temperatura no Oceano Pacífico tropical, que estão relacionadas com as secas no Pantanal (MARENGO *et al.*, 2021). No entanto, embora as correlações com os índices AMO e TSA não tenham sido significativas, de acordo com Marengo *et al.* (2021) o aumento da temperatura da superfície do Oceano Atlântico também pode refletir em redução da precipitação na região do Pantanal, sobretudo quando combinados com as variações do Oceano Pacífico.

É importante ressaltar que as circulações atmosféricas estudadas possuem escalas temporais diferentes, como por exemplo o índice AMO com ciclo de 50-80 anos, o PDO com ciclo de 15-30 anos e o El Niño com ciclo de 2-7 anos (MARENGO *et al.*, 2021). Assim, devido a idade de 35 anos da cronologia final, pode ser que a série

temporal não tenha sido longa o suficiente para detectar relações mais fortes, sobretudo com a temperatura da superfície do mar do Atlântico Norte, que também pode afetar o clima na região (BERGIER, 2010; MARENGO *et al.*, 2021). Bergier (2010) observou que os Índices de Oscilação Sul (SOI) e de Oscilação do Atlântico Norte (NAO), ambos relacionados aos oceanos Pacífico e Atlântico, respectivamente, estão mais ou menos relacionados com a precipitação no Pantanal a depender do período e da escala de tempo considerados, sendo que em larga escala o índice NAO se torna mais significativo, provavelmente devido ao efeito mais persistente ao longo do tempo.

Fortes *et al.* (2018) e Gris *et al.* (2020) desenvolveram cronologias com anéis de crescimento de espécies arbóreas monodominantes na planície alagável do Pantanal (*Volchysia divergens* Pohl e *Erythrina fusca*, respectivamente), e observaram que o crescimento de ambas é afetado negativamente pelo El Niño no ano de formação do anel de crescimento, de modo contrário ao observado neste estudo para *H. stagnocarpa*. Importante destacar que as espécies estudadas por Fortes *et al.* (2018) e Gris *et al.* (2020) são adaptadas às condições periódicas de inundação, porém em anos de seca causadas pelo El Niño o crescimento é maior, possivelmente devido ao menor período de saturação hídrica do solo. De outro modo, a partir dos resultados obtidos para árvores de *H. stagnocarpa*, que se distribuem em ambientes que não sofrem inundações periódicas, observou-se que o crescimento é menor nos anos de seca causada pelo El Niño. Relações inversas semelhantes também foram observadas em região ao norte do Pantanal, onde a espécie *Tabebuia aurea* (Manso) Benth. & Hook, de ocorrência em áreas não inundadas, e a espécie *Tabebuia heptaphylla* (Vell.) Toledo, de ocorrência em áreas periodicamente inundadas, apresentaram correlações positivas e negativas com o El Niño, respectivamente (LEITE, 2012).

Barbosa *et al.* (2018) investigaram as correlações entre crescimento de *H. stagnocarpa* no leste do Cerrado com as anomalias da temperatura do mar dos oceanos Pacífico e Atlântico, e encontraram relações positivas com regiões ao sul de ambos os oceanos durante o período de crescimento, tal como observado neste estudo. No entanto, Barbosa *et al.* (2018) verificaram correlações positivas com as anomalias ao norte do Oceano Atlântico também, e não observaram relações com as anomalias ao norte do Oceano Pacífico, tal como observado na região de transição entre Cerrado e Pantanal. Locosselli *et al.* (2016) também avaliaram as relações de *Hymenaea*

courbaril var. *stilbocarpa* (Hayne) Y.T. Lee & Lang. no Cerrado da região central do Brasil, e observaram correlações positivas entre o período de crescimento e as anomalias do El Niño, porém não significativas. Já as anomalias de temperatura do mar no Oceano Atlântico sul mostraram correlações significativas com o crescimento de *H. courbaril*. Esses resultados confirmam o potencial das espécies do gênero *Hymenaea* de capturar informações sobre o Sistema de Monções da América do Sul (SMAS), bem como a influência da temperatura do mar do oceano Pacífico sobre a Zona de Convergência Intertropical (ZCI) e a Zona de Convergência do Atlântico Sul (ZCAS), importantes sistemas convectivos sobre a região de ecótono Cerrado-Pantanal (BERGIER, 2010; MARENGO *et al.*, 2021).

Com relação aos fatores meteorológicos, as temperaturas máxima e média e insolação total foram as que mais influenciaram negativamente o crescimento de *H. stagnocarpa*, sendo fatores limitantes antes e no início dessa fase, enquanto a precipitação pluvial e umidade relativa do ar apresentaram influência positiva tanto no início como antes do final do período do crescimento. A inversão dessas correlações no final do período de crescimento, no mês de março, época que determina o final do período de inundação no norte do Pantanal (MARENGO *et al.*, 2021), sugerem que a saturação hídrica do solo pode prejudicar o crescimento, porém, com o aumento da insolação e da temperatura do ar, e consequentemente o aumento da evapotranspiração, o crescimento é favorecido. Isto mostra que embora a espécie estudada dependa da disponibilidade de água para o crescimento, o excesso de água pode ser um fator limitante para o crescimento da espécie em condições de solos mal drenados.

Estudos realizados por Locosselli *et al.* (2013) com *H. stagnocarpa* na região central do Cerrado, também indicaram a influência positiva da precipitação pluvial no início da fase crescimento, e influência negativa da temperatura máxima na época seca que precede o crescimento. De acordo com os autores, a demanda evaporativa do ar exacerbada devido à altas temperaturas na época seca pode resultar em baixas taxas de crescimento na espécie. De outro modo, em região leste do Cerrado, Granato-Souza *et al.* (2019), observaram que *H. stagnocarpa* apresenta correlações positivas significativas com a precipitação pluvial no final do período do crescimento. Ambos os resultados foram observados neste estudo realizado em ecótono Cerrado-Pantanal,

corroborando com hipótese de que o crescimento de *H. stagnocarpa* responde rapidamente quanto a disponibilidade de água durante o início e final do período de crescimento, bem como o aumento da temperatura pode ser um fator limitante principalmente no início do crescimento, embora aparentemente possa ser um fator também favorável dependendo das condições de saturação hídrica do solo.

Dentre os fatores climáticos, principalmente as variáveis relacionadas à disponibilidade de água e temperatura do ar têm se mostrado importantes para o crescimento e desenvolvimento da espécie *H. stagnocarpa*. Importante ressaltar, que a forma como as plantas são afetadas varia de acordo com as espécies, a idade, a posição do tecido na planta, e suas estratégias para lidar com as situações de estresses climáticos (LÜTTGE, 2008; FICHTLER; WORBES, 2012; CALLADO *et al.*, 2013; BEECKMAN, 2016; MARCATI *et al.*, 2016; RATHGEBER *et al.*, 2016; van der SLEEN *et al.*, 2017; MORRIS *et al.*, 2018; de MICCO *et al.*, 2019).

De modo geral, Hatfield & Prueger (2015) afirmam que a temperatura é o principal fator climático que afeta o desenvolvimento das plantas, e que num cenário de aumento da temperatura global, espera-se que ocorra uma redução da produtividade. Ainda, os efeitos da temperatura podem ser potencializados pelo déficit hídrico ou saturação de água no solo, demonstrando que o entendimento da interação entre temperatura e disponibilidade de água será necessário para o desenvolvimento de estratégias de adaptação efetivas para lidar com os impactos dos extremos de temperatura associados com as mudanças climáticas. Wagner *et al.* (2016) observaram que onde não há limitação hídrica o principal fator que limita o crescimento é a temperatura máxima, e em locais onde a precipitação anual acumulada é inferior a 2.000 mm, o principal fator que controla a capacidade fotossintética passa a ser a disponibilidade de água.

Em estudo recente conduzido por Zuidema *et al.* (2022), os autores observaram, a partir da compilação de séries dendrocronológicas construídas na região Pantropical, que o crescimento primariamente aumenta com a precipitação e diminui com a temperatura máxima na época seca, sobretudo nas regiões tropicais mais secas, quentes e com o clima mais variável. Além disso, verificaram que as espécies podem ser categorizadas em quatro grupos distintos: três cujo crescimento responde

positivamente à precipitação e negativamente à temperatura máxima, porém em magnitudes diferentes; e um cujo crescimento responde negativamente à precipitação.

A relação entre crescimento com a precipitação pluvial e temperatura máxima do ar também foi estudada por Vourlitis *et al.* (2022) para 27 espécies na mesma região deste estudo e no Norte do Pantanal. Os autores observaram que o crescimento das espécies, de modo geral, respondeu positivamente com o aumento da precipitação pluvial e negativamente com o aumento da temperatura máxima. No entanto, a precipitação pluvial teve maior influência sobre o crescimento das espécies em áreas não inundadas enquanto a temperatura máxima teve maior influência sobre o crescimento das espécies em áreas sazonalmente inundadas.

O crescimento da espécie *H. stagnocarpa* na região de ecótono entre Cerrado e Pantanal apresentou correlação positiva com a precipitação e negativa com a temperatura máxima no final da época seca, no início do crescimento e antes do final do período de crescimento, até ocorrer a inversão dessas correlações em época que coincide com a saturação hídrica do solo devido ao final do período chuvoso na região. Assim, a partir dos resultados deste estudo, verificou-se que as influências da precipitação e temperatura máxima sobre o crescimento também estão relacionadas com condições de drenagem do solo, que podem interferir na análise da resposta climática sobre o crescimento dessa espécie tropical.

2.5. CONCLUSÃO

As anomalias da temperatura da superfície do mar nos oceanos Pacífico e Atlântico influenciam o crescimento de *H. stagnocarpa* no ecótono Cerrado-Pantanal. Índices de circulações atmosféricas provenientes de ambos os oceanos apresentaram correlações com o crescimento em períodos distintos e com sinais inversos, sendo o índice PDO o que apresentou influência significativa sobre o crescimento de *H. stagnocarpa*.

De modo geral, a precipitação pluvial tem influência positiva durante o início e final do período de crescimento *H. stagnocarpa*, enquanto as temperaturas máxima e

média do ar correlações negativas significativas na época seca que antecede o início do crescimento. No final do período chuvoso, a relação positiva com a precipitação pluvial e negativa com a temperatura do ar se invertem, o que possivelmente ocorre devido à limitação do crescimento com a saturação de água no solo mal drenado da região.

A espécie *H. stignocarpa* se mostrou potencial para estudos dendroclimatológicos, uma vez que crescimento apresenta respostas rápidas frente às variações climáticas. Além disso, também se mostrou como *proxie* promissor para o estudo da dinâmica da Zona de Convergência Intertropical e da Zona de Convergência do Atlântico Sul, que influenciam o Sistema de Monções da América do Sul e impactam o clima na região do Pantanal e Cerrado. Para isso, recomenda-se que seja continuada a coleta de árvores de *H. stignocarpa* na região do estudo, de modo que a série temporal da cronologia final seja ampliada, e permita reconstruções climáticas em períodos mais extensos para a região. Ainda, a análise de outros *proxies* relacionados aos anéis de crescimento, tais como vasos, parênquimas, densidade, isótopos etc. são promissoras para fornecer informações complementares sobre o clima, considerando a variabilidade desses elementos nas amostras analisadas.

2.6. REFERÊNCIAS

ALHO, C. J. R.; SILVA, J. S. V. Effects of Severe Floods and Droughts on Wildlife of the Pantanal Wetland (Brazil)—A Review. **Animals**, v. 2, p. 591–610, 2012. DOI: 10.3390/ani2040591

ALMEIDA, C. T.; OLIVEIRA-JÚNIOR, J. F.; DELGADO, R. C.; *et al.* Spatiotemporal rainfall and temperature trends throughout the Brazilian Legal Amazon, 1973–2013. **International Journal of Climatology**, v. 37, p. 2013–2026, 2017. DOI: 10.1002/joc.4831

ARRUDA, E. C.; PAIXÃO, E.; CUNHA, C. N.; *et al.* Methodological baseline for dendrochronological studies in the Pantanal. **In:** SOARES, M. A.; JARDIM, M. A. G. (editors). **Natural resources in wetlands: from Pantanal to Amazonia**. Belém: MPEG, 2017. 288 p.

BABST, F.; ALEXANDER, M. R.; SZEJNER, P.; *et al.* A tree-ring perspective on the terrestrial carbon cycle. **Oecologia**, v. 176, p. 307-322, 2014. DOI: 10.1007/s00442-014-3031-6

BANGA, N. M. **Sensibilidade de *Hymenaea stagnocarpa* Mart. às condições ambientais do Cerrado**: análise da dinâmica de uso da água e do déficit hídrico do caule. 2020. 67 p. Thesis (Doctoral in Environmental Physics) - Universidade Federal de Mato Grosso, Cuiabá, 2020. Disponível em: <<https://pgfa.ufmt.br/index.php/en/utilities/files/banco-de-teses-do-programa/445-nelson-m%C3%A1rio-banga-tese/file>>. Acessado em: 01.12.2022.

BARBOSA, A. C. M. PEREIRA, G. A.; GRANATO-SOUZA, D.; *et al.* Tree rings and growth trajectories of tree species from seasonally dry tropical forest. **Australian Journal of Botany**, v. 66, n. 5, p. 414-427, 2018. DOI: 10.1071/BT17212

BEECKMAN, H. Wood anatomy and trait-based ecology. **IAWA Journal**, v. 37, n. 2, p. 127–151, 2016. DOI: 10.1163/22941932-20160127

BERGIER, I.; ASSINE, M. L.; MCGLUE, M. M. *et al.* Amazon rainforest modulation of water security in the Pantanal wetland. *Science of the Total Environment*, v. 619-620, p. 1116-1125, 2018. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2017.11.163

BERGIER, I. Effects of highland land-use over lowlands of the Brazilian Pantanal. **Science of the Total Environment**, v. 463–464, p. 1060–1066, 2013. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2013.06.036

BERGIER, I. River level sensitivity to SOI and NAO in Pantanal and Amazonia. In: **3º Simpósio de Geotecnologias do Pantanal**. Cáceres-MT. Anais do 3º Simpósio de Geotecnologias do Pantanal. Campinas: Embrapa, 2010.

BRASIL. MINISTÉRIO DAS MINAS E ENERGIA. **PROJETO RADAMBRASIL**: Folha SD 21-Cuiabá: geologia, geomorfologia, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro, 1982.

CALLADO, C. H.; BARROS, C. F.; COSTA, M. S.; DE VASCONCELLOS, T. J. Does growth rhythm of a widespread species change in distinct growth sites? **IAWA Journal**, v. 34, n. 4, p. 498–509, 2013. DOI: 10.1163/22941932-00000040

COOK, E. R. **A time series analysis approach to tree ring standardization**. 1985. 183 p. Thesis (Doctor of Philosophy with a major in watershed management) – School of Renewable Natural Sources, University of Arizona, 1985.

DE MICCO, V.; CARRER, M.; RATHGEBER, C. B. K.; *et al.* From xylogenesis to tree rings: Wood traits to investigate tree response to environmental changes. **IAWA Journal**, v. 40, n. 2, p. 155–182, 2019. DOI: DOI 10.1163/22941932-40190246

ESQUIVEL-MUELBERT, A.; BAKER, T. R.; DEXTER, K. G.; *et al.* Seasonal drought limits tree species across the Neotropics. **Ecography**, v. 40, p. 618–629, 2017. DOI: 10.1111/ecog.01904

FANTIN-CRUZ, I.; PEDROLLO, O.; CASTRO, N. M. R.; *et al.* Historical reconstruction of floodplain inundation in the Pantanal (Brazil) using neural networks. **Journal of Hydrology**, v. 399, p. 376–384, 2011. DOI: 10.1016/j.jhydrol.2011.01.014

FICHTLER, E. Dendroclimatology using tropical broad-leaved tree species – a review. **Erdkunde**, v. 71, n. 1, p. 5–22, 2017. DOI: 10.3112/erdkunde.2017.01.01

FICHTLER, E.; WORBES, M. Wood anatomical variables in tropical trees and their relation to site conditions and individual tree morphology. **IAWA Journal**, Leiden, v. 33, n. 2, p. 119–140, 2012. DOI: 10.1163/22941932-90000084

FORTES, C. F.; NUNES-DA-CUNHA, C.; ROSA, S. A.; *et al.* Dendrochronological records of a pioneer tree species containing ENSO signal in the Pantanal, Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 41, n. 1, 2018. DOI: 10.1007/s40415-017-0434-8

FRITTS, H. C. Dendroclimatology and dendroecology. **Quaternary Research**, v. 1, n. 4, p. 419–449, 1971.

GRANATO-SOUZA, D.; CAMPOS, A. C. M. C.; CHAVES, H. F. Dendrochronologia Drivers of growth variability of *Hymenaea stigonocarpa*, a widely distributed tree species in the Brazilian Cerrado. **Dendrochronologia**, v. 53, p. 73–81, 2019. DOI: 10.1016/j.dendro.2018.12.001>.

GRIS, D.; PAIXÃO, E.; ARRUDA, R. C. O.; *et al.* Growth and establishment of monodominant stands affected by ENSO and flooding in the Pantanal. **Nature: scientific reports**, v. 10, n. 3424, 2020. DOI: 10.1038/s41598-020-60402-x

GRISSINO-MAYER, H. Evaluating Crossdating Accuracy: A Manual and Tutorial for the Computer Program COFECHA. **Tree-ring research**, 2001.

GROENENDIJK, P.; VAN DER SLEEN, P.; VLAM, M.; *et al.* No evidence for consistent long-term growth stimulation of 13 tropical tree species: Results from tree-ring analysis. **Global Change Biology**, v. 21, n. 10, p. 3762–3776, 2015.

HAMILTON, S. K. Human impacts on hydrology in the Pantanal wetland of South America. **Water Science and Technology**, v. 45, n. 11, p. 35–44, 2000.

HAMMER, Ø. HARPER, D. A. T.; RYAN, P. D. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. **Palaeontologia Electronica**, v. 4, n. 1, 2001. 9 p.

HARRIS, M. B.; TOMAS, W.; MOURÃO, G.; *et al.* Safeguarding the Pantanal Wetlands: threats and conservation initiatives. **Conservation Biology**, v. 19, n. 3, p. 714–720, 2005.

HATFIELD, J. L.; PRUEGER, J. H. Temperature extremes: Effect on plant growth and development. **Weather and Climate Extremes**, v. 10, n., p. 4–10, 2015. DOI: 10.1016/j.wace.2015.08.001

HOLMES, R. L. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. **Tree-Ring Bulletin**, v. 43, p. 51-67, 1983.

IBGE – INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. **Mapa de pedologia do Estado de Mato Grosso**. 1:250.000. 2021.

JUNK, W. J.; NUNES-DA-CUNHA, C. The Pantanal: a brief review of its ecology, biodiversity, and protection status. **In:** FINLAYSON, C. M.; MILTON, G. R.; PRENTICE, R. C.; *et al.* (editors). **The wetland book II: distribution, description, and conservation**. Springer: Dordrecht, The Netherlands, 2018. 2093 p. DOI: 10.1007/978-94-007-4001-3.

JUNK, W. J.; PIEDADE, M. T. F.; LOURIVAL, R.; *et al.* Brazilian wetlands: their definition, delineation, and classification for research, sustainable management, and protection. **Aquatic Conservation: marine and freshwater ecosystems**, v. 24, p. 5-22, 2014. DOI: 10.1002/aqc.2386.

LÁZARO, W. L.; OLIVEIRA-JÚNIOR, E. S.; SILVA, C. J.; *et al.* Climate change reflected in one of the largest wetlands in the world: an overview of the Northern Pantanal water regime. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 32, e104, 2020. DOI: 10.1590/S2179-975X7619.

LEITE, P. T. P. **Dendroecologia de *Tabebuia aurea* (Manso) Benth. & Hook e *Tabebuia heptaphylla* (Vell.) Toledo (Bignoniaceae) no Pantanal de Mato Grosso, Brasil**. 2012. 58 p. Dissertation (Master in Ecology and Conservation of the Biodiversity) - Universidade Federal de Mato Grosso, Cuiabá, 2012. Disponível bem: <https://ri.ufmt.br/bitstream/1/1804/1/DISS_2012_Patricia%20Tiemi%20de%20Paula%20Leite.pdf>. Acessado em: 01.12.2022.

LIBONATI, R.; DACAMARA, C. C.; PERES, L. F.; *et al.* Rescue Brazil's burning Pantanal wetlands. **Nature: comment**, v. 588, p. 217-219, 2020.

LOCOSSELLI, G. M.; BUCKERIDGE, M. S.; MOREIRA, M. Z.; *et al.* A multi-proxy dendroecological analysis of two tropical species (*Hymenaea* spp., Leguminosae) growing in a vegetation mosaic. **Trees - Structure and Function**, v. 27, p. 25–36, 2013. DOI: 10.1007/s00468-012-0764-x.

LOCOSSELLI, G. M.; KROTTENTHALER, S.; PITSCH, P.; *et al.* Age and growth rate of congeneric tree species (*Hymenaea* spp. - Leguminosae) inhabiting different tropical biomes. **Erdkunde**, v. 71, n. 1, p. 45-57, 2017. DOI: 10.3112/erdkunde.2017.01.03.

LOCOSSELLI, G. M.; KROTTENTHALER, S.; PITSCH, P.; *et al.* Impact of temperature on the growth of a Neotropical tree species (*Hymenaea courbaril*, Fabaceae) at its southern distribution limit. **International Journal of Biometeorology**, v. 63, p. 1683–1692, 2019. DOI: 10.1007/s00484-019-01786-y.

LOCOSSELLI, G. M.; SCHÖNGART, J.; CECCANTINI, G. Climate/growth relations and teleconnections for a *Hymenaea courbaril* (Leguminosae) population inhabiting the dry forest on karst. **Trees - Structure and Function**, v. 30, p. 1127–1136, 2016. DOI: 10.1007/s00468-015-1351-8.

LOPEZ, L.; VILLALBA, R. An assessment of *Schinopsis brasiliensis* Engler (Anacardiaceae) for dendroclimatological applications in the tropical Cerrado and Chaco forests, Bolivia. **Dendrochronologia**, Verona, v. 40, p. 85–92, 2016.

LÜTTGE, U. **Physiological ecology of tropical plants**. 2^aed. Berlin: Springer, 2008. 465 p. DOI: 10.1007/6138588.

MARCATI, C. R.; MACHADO, S. R.; PODADERA, D. S.; *et al.* Cambial activity in dry and rainy season on branches from woody species growing in Brazilian Cerrado. **Flora**, v. 223, p. 1–10, ago. 2016. DOI: 10.1016/j.flora.2016.04.008.

MARENGO, J. A.; ALVES, L. M.; TORRES, R. R. Regional climate change scenarios in the Brazilian Pantanal watershed. **Climate Research**, v. 68, p. 201–2013, 2016. DOI: 10.3354/cr01324.

MARENGO, J. A.; CUNHA, A. P.; CUARTAS, L. A.; *et al.* Extreme drought in the Brazilian Pantanal in 2019–2020: characterization, causes, and impacts. **Frontiers in Water**, v. 3, p. 1–20, 2021. DOI: 10.3389/frwa.2021.639204.

MIRANDA, C. S.; PARANHO FILHO, A. C.; POTT, A. Changes in vegetation cover of the Pantanal wetland detected by vegetation index: a strategy for conservation. **Biota Neotropica**, v. 18, n. 1, p. 1–6, 2018. DOI: 10.1590/1676-0611-BN-2016-0297.

MORRIS, H.; GILLINGHAM, M. A. F.; PLAVCOVÁ, L.; *et al.* Vessel diameter is related to amount and spatial arrangement of axial parenchyma in woody angiosperms. **Plant Cell and Environment**, v. 41, n. 1, p. 245–260, 2018.

PINTO, R. B.; TOZZI, A. M. G. A.; MANSANO, V. F. *Hymenaea* in Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. 2020. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB83206>>. Access in: 06 jun. 2021. Acessado em: 01.12.2022.

RATHGEBER, C. B. K.; CUNY, H. E.; FONTI, P. Biological basis of tree-ring formation: A crash course. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, n. MAY2016, p. 1–7, 2016.

SCHÖNGART, J.; JUNK, W. J. Forecasting the flood-pulse in Central Amazonia by ENSO-indices. **Journal of Hydrology**, v. 335, p. 124–132, 2007. DOI: 10.1016/j.jhydrol.2006.11.005.

SILVA, C. J.; GIRARD, P. New challenges in the management of the Brazilian Pantanal and catchment area. **Wetlands Ecology and Management**, v. 12, p. 553–561, 2004.

THIELEN, D.; SCHUCHMANN, K. L.; RAMONI-PERAZZI, P.; *et al.* Quo vadis Pantanal? Expected precipitation extremes and drought dynamics from changing sea surface temperature. **PLoS ONE**, v. 15, n. 1, p. 1–25, 2020. DOI: 10.1371/journal.pone.0227437.

VAN DER SLEEN, P.; ZUIDEMA, P. A.; PONS, T. L. Stable isotopes in tropical tree rings: theory, methods and applications. **Functional Ecology**, v. 31, p. 1674–1689, 2017. DOI: 10.1111/1365-2435.12889.

VOURLITIS, G. L.; LOBO, F. A.; LAWRENCE, S.; *et al.* Variations in Stand Structure and Diversity along a Soil Fertility Gradient in a Brazilian Savanna (Cerrado) in Southern Mato Grosso. **Soil Science Society of America Journal**, v. 77, p. 1370–1379, 2013. DOI: 10.2136/sssaj2012.0336.

VOURLITIS, G. L.; PINTO JUNIOR, O. B.; DALMAGRO, H. J.; *et al.* Tree growth responses to climate variation in upland and seasonally flooded forests and woodlands of the Cerrado-Pantanal transition of Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 505, p. 119917, 2022. DOI: 10.1016/j.foreco.2021.119917.

WAGNER, F.; HÉRAULT, B.; BONAL, D.; *et al.* Climate seasonality limits carbon assimilation and storage in tropical forests., v. 2016, n. January, p. 1–50, 2016.

ZUIDEMA, P. A.; BABST, F.; GROENENDIJK, P. *et al.* Tropical tree growth driven by dry-season climate variability. **Nature Geoscience**, v. 15, p. 269–276, 2022. DOI: 10.1038/s41561-022-00911-8.

CAPÍTULO 3 – ABORDAGEM MULTI PROXIES DE ANÉIS DE CRESCIMENTO DE *Hymenaea stigonocarpa* Mart. ex Hayne PARA ESTUDOS DENDROCLIMATOLÓGICOS EM ECÓTONO CERRADO-PANTANAL

RESUMO

Mudanças no regime hidrológico na região de ecótono entre Cerrado e Pantanal têm sido observadas nos últimos anos, sendo previsto um aumento da temperatura média e ocorrência de secas severas para as próximas décadas. Essas alterações no clima poderão impactar os ecossistemas existentes e a rica biodiversidade regional. O registro do clima nas árvores contém informações importantes sobre o passado e podem ajudar a melhorar as previsões futuras, mas para isso é preciso selecionar as melhores variáveis para extração das informações climáticas. O objetivo que se teve com esse estudo foi avaliar o potencial de diferentes variáveis dos anéis de crescimento do xilema do tronco de *Hymenaea stigonocarpa* Mart. ex Hayne em ecótono Cerrado-Pantanal para fins de estudos dendroclimatológicos. Amostras de uma série cronológica datada a partir da largura dos anéis de crescimento foram utilizadas para mensurar variáveis relacionadas aos vasos, fibras e parênquimas, além da densidade e valores dos isótopos estáveis de ^{13}C e ^{18}O . Observou-se que outras variáveis dos anéis de crescimento, anatômicas e físico-químicas, possuem correlações mais fortes com variáveis meteorológicas, índices de circulação atmosféricas e de seca quando comparadas com a largura dos anéis de crescimento. As variáveis dos elementos anatômicos apresentaram correlações significativas com medidas de precipitação acumulada, insolação total, temperatura do ar, e índice de circulação atmosférica do Centro-Sul do Oceano Atlântico, antes e durante o crescimento a depender da variável climática. Os isótopos de ^{13}C apresentaram correlações positivas principalmente com a insolação total e precipitação pluvial durante o crescimento, e correlações negativas com o índice de circulação atmosférica no Norte do Oceano Atlântico antes do crescimento. Os isótopos de ^{18}O e densidade aparente do xilema apresentaram correlações significativas com as secas, além da precipitação pluvial e temperatura do ar, respectivamente, constituindo-se *proxies* promissores para estudos de eventos climáticos extremos na região.

Palavras-chave: Dendrocronologia, anatomia da madeira, xilema, anéis de crescimento, mudanças climáticas.

ABSTRACT

Changes in the hydrological regime in the ecotone region between Cerrado and Pantanal have been observed in recent years, with an increase in average temperature and the occurrence of severe droughts for the next decades. These climate changes could impact the ecosystems and the rich regional biodiversity. The climate record in trees contains important information about the past and can help us to improve future forecasts, but for this it is necessary to select the best variables for extracting climate information. The aim of this study was to evaluate the potential of different variables in the tree-rings of the trunk of *Hymenaea stgnocarpa* Mart. ex Hayne in the Cerrado-Pantanal ecotone. Samples from a time series dated from the tree-rings width were used to measure variables related to vessels, fibers and parenchyma, in addition to the density and values of stable isotopes of ^{13}C and ^{18}O . It was observed that anatomical and physicochemical variables of the tree-rings have stronger correlations with meteorological variables, atmospheric circulation and drought indexes when compared to the width of the tree-rings. The variables of the anatomical elements presented significant correlations with measures of accumulated precipitation, total insolation, air temperature, and atmospheric circulation index of the Central-South Atlantic Ocean, before and during the growth, depending on the climatic variable. The ^{13}C isotopes showed positive correlations mainly with total insolation and rainfall during growth, and negative correlations with the atmospheric circulation index from the North Atlantic Ocean before growth. The ^{18}O isotopes and density showed significant correlations with droughts, in addition to rainfall and air temperature, respectively, constituting promising proxies for studies of extreme climatic events in the region.

Keywords: Dendrochronology, wood anatomy, xylem, tree-rings, climate changes.

3.1. INTRODUÇÃO

A dendroclimatologia é a ciência que estuda o clima a partir das informações dos anéis de crescimento das árvores, sendo as medidas de largura do xilema inicial e tardio, ou de ambos, os *proxies* utilizados tradicionalmente para verificar as correlações com variáveis climáticas com resolução anual (FRITTS, 1971). No entanto, recentemente pesquisadores têm mostrado que as características de outros elementos anatômicos, bem como propriedades físico-químicas do xilema, se apresentam como *proxies* promissores para estudos climatológicos (FONTI *et al.*, 2010; OHASHI *et al.*, 2014; BEECKMAN, 2016; TARELKIN *et al.*, 2016; MORRIS *et al.*, 2018; de MICCO *et al.*, 2019). De acordo com Garcia-Gonzalez *et al.* (2016), caso sejam selecionadas as variáveis certas e/ou combinadas do xilema, pode-se otimizar os sinais climáticos registrados ao longo do crescimento das árvores.

O clima pode ser estudado por meio das relações entre diferentes tipos de circulações atmosféricas de larga escala e variáveis meteorológicas com as informações extraídas dos anéis de crescimento, a fim de estabelecer as relações fisiológicas e anatômicas, reconstruir o clima passado, fazer previsões de mudanças futuras, bem como para obter informações sobre a plasticidade da espécie e a capacidade de sobrevivência em cenários de mudanças climáticas, entre outros (FRITTS, 1971; FONTI *et al.*, 2010; SHEPPARD, 2010; FICHTLER; WORBES, 2012; ZUIDEMA *et al.*, 2013; VLAM *et al.*, 2014; BLACK *et al.*, 2016). Esses estudos são particularmente importantes para a região de ecótono entre Cerrado e Pantanal, onde está previsto o agravamento de eventos de seca para os próximos anos, o que poderá impactar o equilíbrio dos ecossistemas, sobretudo naqueles existentes no bioma Pantanal devido à fragilidade dada pelas características hidrológicas marcadas por pulsos de inundação monomodais na planície alagável (HARRIS *et al.*, 2005; THIELEN *et al.*, 2020; MARENGO *et al.*, 2021).

Dentre os fatores climáticos, principalmente a precipitação, a temperatura do ar e a radiação solar, já mostraram estar associadas com o crescimento e desenvolvimento das árvores, podendo-se extrair essas informações a partir dos anéis de crescimento (ZUIDEMA *et al.*, 2022). Entretanto, a forma como as plantas são

afetadas varia de acordo com a espécie, a idade, a posição do tecido, e suas estratégias para lidar com situações de estresses climáticos (LUTTGE, 2008; FICHTLER; WORBES, 2012; CALLADO *et al.*, 2013; BEEKMAN, 2016; MARCATI *et al.*, 2016; RATHGEBER *et al.*, 2016; van der SLEEN *et al.*, 2017; MORRIS *et al.*, 2018; de MICCO *et al.*, 2019; VOURLITIS *et al.*, 2022). A grande variação intra e interespecífica no arranjo espacial das células de xilema mostra como as árvores conseguem se adaptar ou se ajustar às mudanças ambientais, e podem prover diferentes informações sobre o clima devido essa plasticidade (FICHTLER; WORBES, 2012; MORRIS *et al.*, 2018).

O mesmo procedimento metodológico aplicado para a largura dos anéis de crescimento em estudos dendroclimatológicos pode ser utilizado para outras variáveis associadas ao xilema, tais como vasos, parênquimas, fibras, densidades, isótopos estáveis etc., e verificar suas relações com variáveis climáticas (FONTI *et al.*, 2010; BEECKMAN, 2016). Os vasos podem ocorrer em diferentes tamanhos, e maneiras de agrupamentos e arranjos, com obstruções ou sem, e devido a essas variações, diversos parâmetros podem ser obtidos a partir desses elementos, como frequência, diâmetro, área, densidade, entre outros. O arranjo das células de parênquimas também pode ocorrer de diversas formas, tanto no sentido axial, como no radial, associados aos vasos ou não (IAWA, 1989). A densidade e a composição química do xilema (incluindo isótopos) ao longo do anel de crescimento também são variáveis promissoras para estudos climatológicos, além de apresentarem importância para confirmar a datação feita a partir das larguras de anéis de crescimento, e terem relações com o conjunto de elementos anatômicos (OHASHI *et al.*, 2014; JACQUIN *et al.*, 2017). Com o avanço da tecnologia, diversas ferramentas e análises têm surgido para auxiliar na mensuração dessas variáveis (DOWNES *et al.*, 2002).

Fichtler & Worbes (2012) verificaram maior influência do porte da árvore e exposição da copa sobre o tamanho dos vasos e arquitetura hidráulica, enquanto maior correlação com o clima foi observada com as fibras e parênquimas. No entanto, estudos conduzidos por Morris *et al.* (2018) apontaram uma relação direta entre tamanho de vasos e células de parênquimas, assim, pode haver ao menos relações indiretas que podem agregar valor na análise do clima utilizando critérios relacionados à variação de vasos em conjunto com a quantidade de células de parênquima. Os

autores ainda verificaram uma maior correlação entre quantidade de parênquima e tamanho dos vasos com a temperatura do ar em relação às variações na precipitação para espécies tropicais, porém, isso não era evidente para todas as espécies estudadas.

A densidade é uma propriedade do xilema que também pode ser útil para análises do clima, uma vez que se relaciona com a proporção dos elementos anatômicos, cujas flutuações podem indicar a ocorrência de eventos extremos, tais como secas severas, vendavais, descargas elétricas, inundações, entre outros (BEECKMAN, 2016; BRAUNING *et al.*, 2016). Além disso, as variações na densidade podem auxiliar na identificação de múltiplos anéis durante o crescimento anual devido estresses fisiológicos, embora isso ainda seja um grande desafio principalmente em regiões tropicais, onde a atividade cambial pode variar bastante (de MICCO *et al.*, 2016).

A análise de isótopos estáveis, sobretudo de oxigênio (^{18}O) e carbono (^{13}C), tem sido amplamente utilizada em estudos climatológicos, principalmente devido à relação com a precipitação, podendo indicar a ocorrência de secas e flutuações fisiológicas que podem estar relacionadas ao clima, dadas às variações na disponibilidade de água e temperatura do ar (LOCOSSELLI *et al.*, 2013; SCHOLLAEN *et al.*, 2013; van der SLEEN *et al.*, 2017; CINTRA *et al.*, 2021; FARAHAT *et al.*, 2022). Isso porque a quantidade de carbono estável ^{13}C no xilema é atribuída principalmente à disponibilidade de água, luz e nutrientes, enquanto a quantidade de oxigênio estável ^{18}O é determinada pela água da chuva e também pela profundidade das raízes e fatores que determinam a transpiração pelas folhas (van der SLEEN *et al.*, 2017).

Pesquisas com espécies do gênero *Hymenaea* têm mostrado que o crescimento radial tem relação com fatores climáticos (LOCOSSELLI *et al.*, 2013; LOCOSSELLI *et al.*, 2016; GRANATO-SOUZA *et al.*, 2019; LOCOSSELLI *et al.*, 2019). As espécies do gênero se distribuem amplamente em regiões tropicais (LOCOSSELLI *et al.*, 2017), portanto, podem fornecer informações sobre o clima em um amplo espaço geográfico. A espécie *Hymenaea stigonocarpa* Mart. ex Hayne se destaca como potencial para estudos dendroclimatológicos *multiproxies*, pois no xilema ocorrem variações nas taxas de crescimento radial e na quantidade, tamanho e disposição dos elementos anatômicos (FARIA *et al.*, 2020), que podem, em tese, registrar

informações sobre as variações climáticas nas regiões de sua ocorrência. Locosselli *et al.* (2013), em estudo conduzido no bioma Cerrado, verificaram que a temperatura do ar está associada ao crescimento e área dos vasos de *H. stigonocarpa*. De acordo com os autores, a área de vasos de *H. stigonocarpa* é positivamente correlacionada com a eficiência no uso da água, o que sugere que a espécie é mais sensível à estação seca, na qual a demanda evaporativa do ar é maior devido às altas temperaturas.

O objetivo que se teve com essa pesquisa foi avaliar a relação do clima com diferentes variáveis do xilema de *H. stigonocarpa* para identificar relações mais consistentes entre circulações atmosféricas de larga escala, bem como variáveis meteorológicas, a fim de ampliar o potencial da espécie para estudos dendroclimatológicos na região de ecótono Cerrado-Pantanal a partir de uma abordagem *multiproxies*. Assim, em relação à largura dos anéis de crescimento, têm-se como hipóteses que correlações mais fortes e significativas com variáveis climáticas existem com outras variáveis anatômicas do xilema, sobretudo associadas com as variações de secas, precipitação e temperatura do ar, que poderão ser utilizadas para reconstrução do clima passado e previsões de mudanças ambientais futuras nos ecossistemas da região.

3.2. MATERIAL E MÉTODOS

As mesmas amostras utilizadas para construção da cronologia final de largura dos anéis de crescimento, extraídas na área de estudo descrita na seção Material e Métodos do Capítulo 2, foram utilizadas para obtenção das medidas anuais de densidade, biomassa, variação de vasos (densidade e área), área de parênquima e área de fibras. Para as análises isotópicas, devido a necessidade de não utilização de cola e marcadores nos anéis de crescimento para evitar eventual contaminação das amostras, foram coletadas amostras das mesmas árvores incluídas na cronologia final de largura dos anéis de crescimento no ano 2021, utilizando a sonda de *Pressler* ($\varnothing = 5,5\text{mm}$).

O mesmo procedimento para construção da cronologia final de largura dos anéis de crescimento foi adotado para as demais variáveis obtidas dos anéis de

crescimento anuais. Utilizando o *software* COFECHA foram avaliadas as intercorrelações (20 anos com sobreposição de 10 anos) e a sensibilidade média das séries temporais de cada *proxie*. Com o *software* ARSTAN foram construídas as cronologias finais de medidas absolutas das séries temporais, com e sem prévia normalização dos dados, bem como as cronologias finais de índices a partir de métodos de *detrending* com ajustes lineares, exponenciais negativos e cúbicos *spline* em período de 20 anos. As cronologias finais das séries temporais de cada *proxie* foram selecionadas considerando os melhores parâmetros estatísticos de RBAR e EPS a partir da média de intervalos de 8 anos com sobreposição de 4 anos. A padronização das séries cronológicas foi descartada para as variáveis cujo valor do RBAR foi negativo, sendo utilizadas as séries cronológicas de valores absolutos para verificar as relações entre as variáveis dos anéis de crescimento e clima. As relações entre as cronologias finais das variáveis dos anéis de crescimento de *H. stagnocarpa* foram verificadas por análise de componentes principais utilizando o *software* Past v. 4.03 (HAMMER *et al.*, 2001). As mensurações das demais variáveis dos anéis de crescimento do xilema foram feitas de acordo com os procedimentos descritos a seguir.

3.2.1. MENSURAÇÃO DA DENSIDADE E BIOMASSA DOS ANÉIS DE CRESCIMENTO

As amostras que constituíram a cronologia final de largura de anéis de crescimento foram cortadas com serra metalográfica de precisão linear (IsoMet 5000 Linear Precision Saw, Buehler, Illinois, USA) em espessuras de 0,4mm (**Figura 3.1a** e **3.1b**), e colocadas em climatizadora (HPP110, Memmert, Schwabach, Germany) à temperatura de 20°C e umidade relativa de 65% por 24 horas para atingirem 12% de umidade. Em seguida, as amostras foram radiografadas com equipamento de raios X em dosagem de 20kV por 10s (*Digital Faxitron LX 60*, 150VA, 50-160Hz, Lincolnshire, Illinois, USA) (**Figura 3.1c** e **3.1d**). As radiografias foram utilizadas para obtenção dos valores de densidade de cada anel de crescimento anual utilizando o *software* WinDENDRO (*Regent Instruments Canada Inc*). As amostras cujos limites dos anéis de crescimento não ficaram nítidos para demarcação devido ao efeito de espalhamento (*blurring effect*) foram descartadas da análise. A biomassa foi calculada considerando o valor da densidade média de cada anel multiplicada pelo volume

equivalente, calculado pela multiplicação entre a respectiva distância radial pelas mesmas medidas pré-estabelecidas de largura e altura.

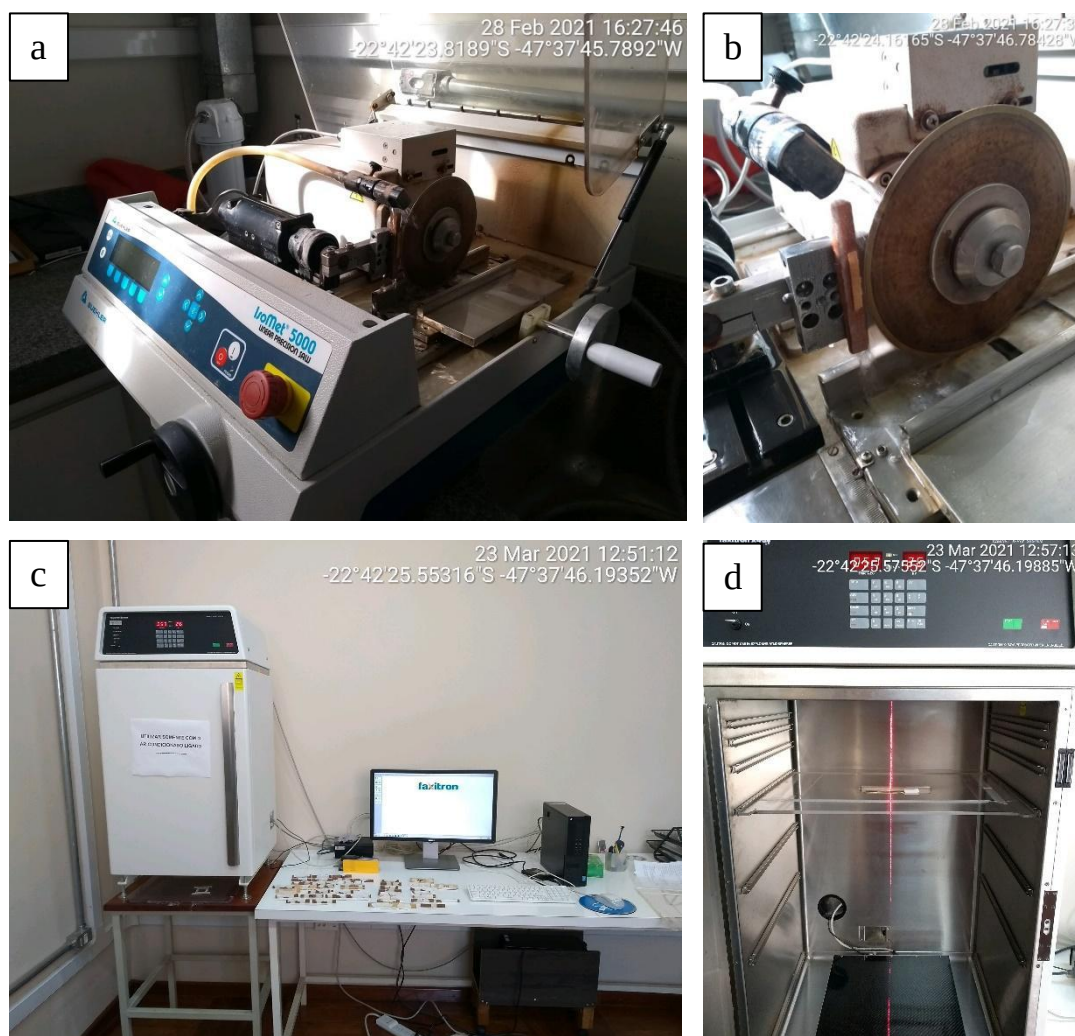


FIGURA 3.1 – Preparação e análise de amostras de xilema de *Hymenaea stagnocarpa* Mart. ex Hayne para obtenção de microdensitometria com raios X. a) corte de precisão de amostras com serra metalográfica; b) detalhe de amostra sendo cortada em serra metalográfica; c) sistema de mensuração de microdensitometria com raios X; d) detalhe de amostras em equipamento de raios X prontas para serem analisadas.

3.2.2. MENSURAÇÃO DOS VASOS, PARÊNQUIMAS E FIBRAS DOS ANÉIS DE CRESCIMENTO

As imagens geradas pela radiografia com raios X (**Figura 3.2a**) foram utilizadas para mensuração da densidade e área de vasos, da área de parênquimas e da área de fibras de cada anel de crescimento anual utilizando o *software* Fiji e o *plugin* WEKA (SCHINDELIN *et al.*, 2012). Inicialmente, utilizando o *plugin* WEKA, foi

feita a classificação supervisionada das imagens para separação dos vasos, parênquimas e fibras (**Figura 3.2b**). Para cada imagem foram selecionadas ao menos 30 amostras de cada elemento anatômico distribuídas aleatoriamente ao longo da imagem para classificação. Quando necessário, a edição das imagens foi feita para limpeza de vasos obstruídos e correção de eventuais distorções de vasos com *blurring effect*. Posteriormente, no *software* Fiji, foram segmentados os vasos dos demais elementos anatômicos para quantificação da densidade e área por anel de crescimento (**Figura 3.2c**). Em seguida, foram segmentadas as áreas de parênquimas para quantificação (**Figura 3.2d**). As áreas de fibras foram calculadas a partir da subtração das áreas de vasos e de parênquimas de cada anel de crescimento. Aquelas amostras, ou segmentos de amostras, cuja delimitação dos elementos anatômicos ficou prejudicada devido ao *blurring effect*, e impossibilitaram correções manuais, foram descartadas das análises.

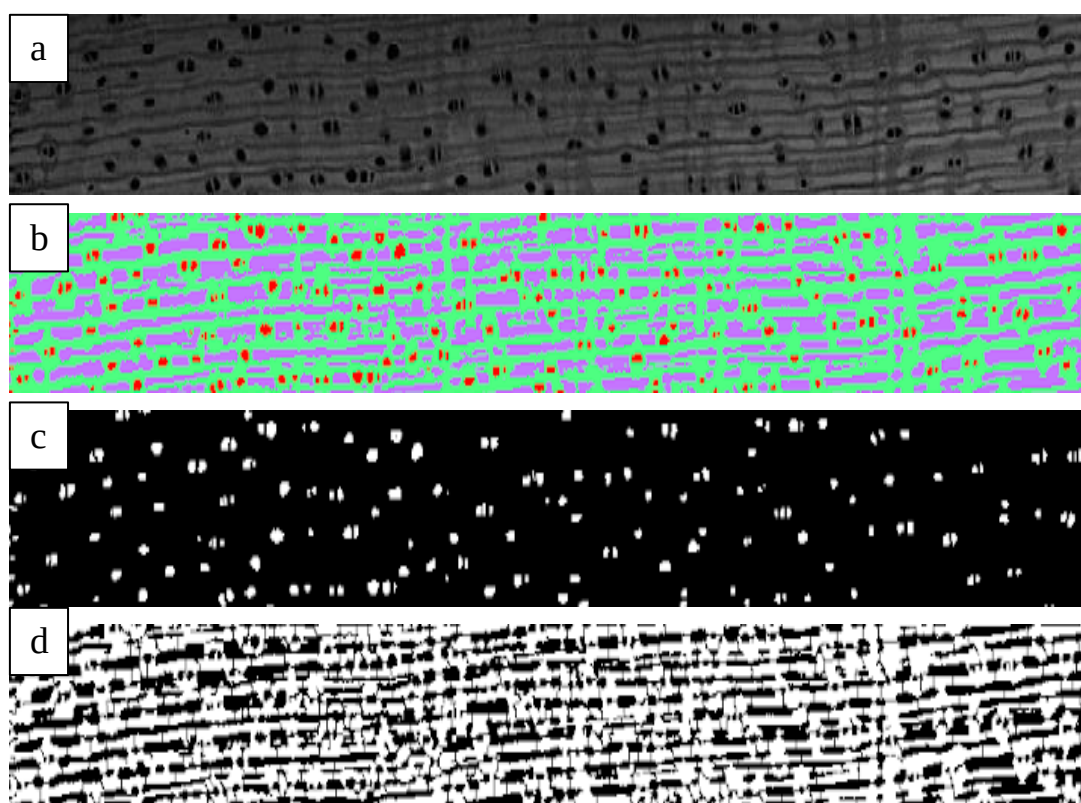


FIGURA 3.2 – Mensuração de elementos anatômicos de amostras de xilema de *Hymenaea stignocarpa* Mart. ex Hayne com *software* de processamento digital de imagem. a) radiografia de amostra de xilema com raios X; b) radiografia de amostra de xilema com classificação dos elementos anatômicos (vasos, parênquimas e fibras); c) segmentação dos vasos após classificação dos elementos anatômicos em radiografia; d) segmentação das células de parênquimas após classificação dos elementos anatômicos em radiografia.

3.2.3. MENSURAÇÃO DOS ISÓTOPOS ESTÁVEIS DE CARBONO E OXIGÊNIO DOS ANÉIS DE CRESCIMENTO

Para análise de isótopos estáveis de carbono (^{13}C) e oxigênio (^{18}O) foram selecionados raios de 05 árvores que constituíram a cronologia final, mas que não foram previamente colados ou marcados com tinta. A mensuração dos anéis de crescimento foi feita nas imagens escaneadas para possibilitar a checagem da datação das amostras de acordo com as amostras utilizadas para construção da série cronológica de largura dos anéis de crescimento, utilizando-se dos *softwares* Coorecorder e CDendro (v. 7.8.1.; Cybis Elektronik & Data AB). As razões isotópicas de oxigênio e carbono foram analisadas na holocelulose extraídas das amostras de xilema usando tratamento químico (**Figura 3.3a**). Inicialmente, as amostras foram tratadas com solução de hidróxido de sódio (5% NaOH) em banho térmico a 70°C por 2 horas. Este processo foi repetido duas vezes. Em seguida, as amostras foram lavadas com água destilada a 100°C. Após, as amostras foram tratadas com solução de clorito de sódio (7,5% NaClO₂) em banho térmico a 70°C por 10 horas. Este processo foi repetido cinco vezes. Novamente as amostras foram lavadas com água destilada a 100°C. Na sequência, com o apoio de microscópio, os anéis de crescimento foram separados usando lâmina cortante de metal (**Figura 3.3b**). Cada anel de crescimento foi colocado em microtubos de centrifugação do tipo *Eppendorf*, e adicionada água destilada para homogeneização por agitação, congelamento e liofilização. Para as análises de ^{13}C , amostras de 0,1mg de cada anel foram colocadas em cápsulas de estanho para carbonização, enquanto para as análises de ^{18}O , amostras de 0,1mg de cada anel foram colocadas em cápsulas de prata para pirólise (**Figura 3.3c**). As análises isotópicas foram realizadas em espectrômetro de massa de razão isotópica (**Figura 3.3d**).

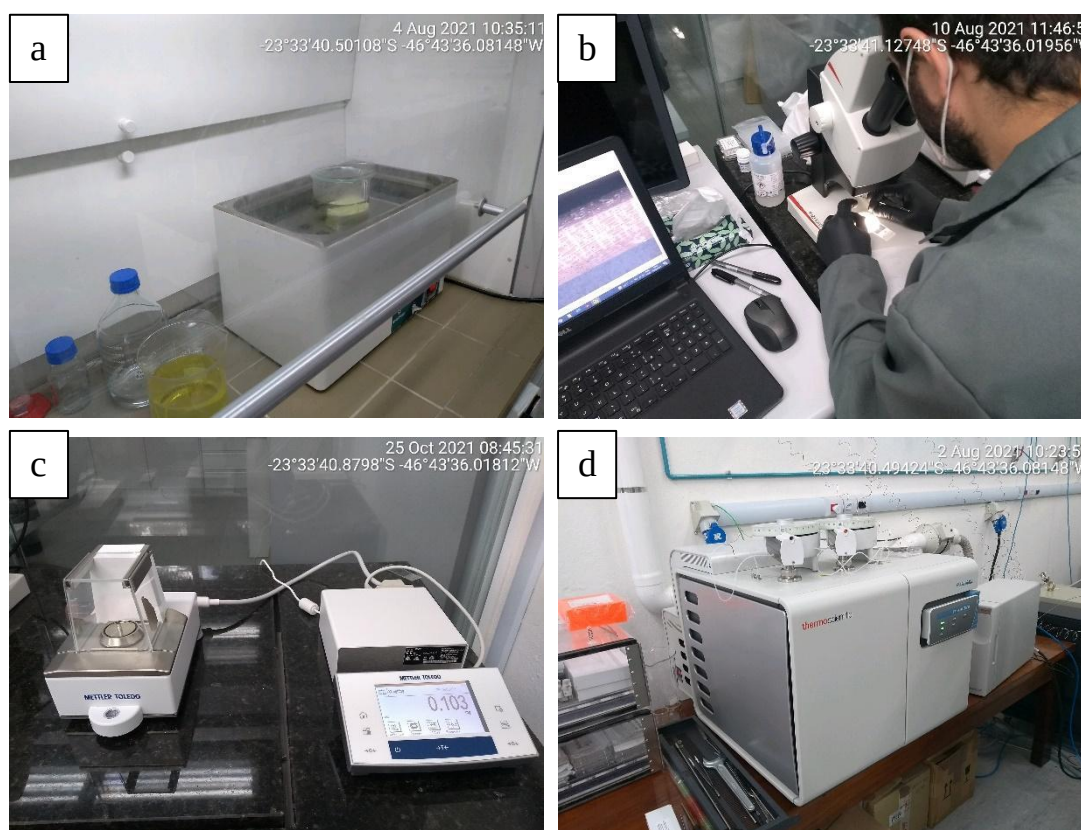


FIGURA 3.3 – Preparação e análise de isótopos estáveis em amostras de xilema de *Hymenaea stagnocarpa* Mart. ex Hayne. a) tratamento químico para extração da holocelulose das amostras de xilema; b) corte e separação dos anéis de crescimento das amostras de holocelulose; c) pesagem e encapsulação de amostras de holocelulose; d) análise de isótopos estáveis em espectrômetro de massa de razão isotópica.

3.2.4. ANÁLISE DAS RELAÇÕES ENTRE VARIÁVEIS CLIMÁTICAS E VARIÁVEIS DOS ANÉIS DE CRESCIMENTO

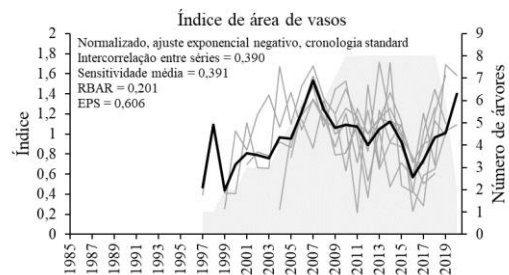
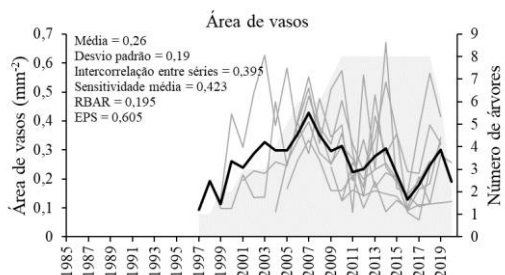
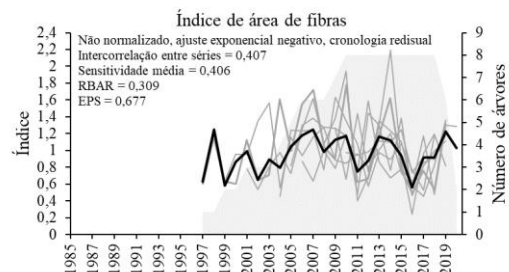
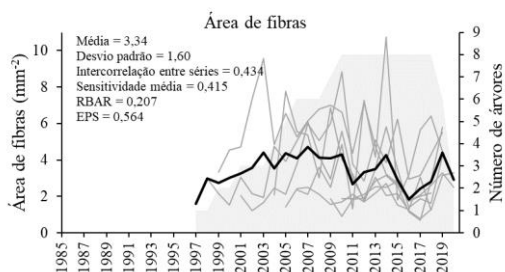
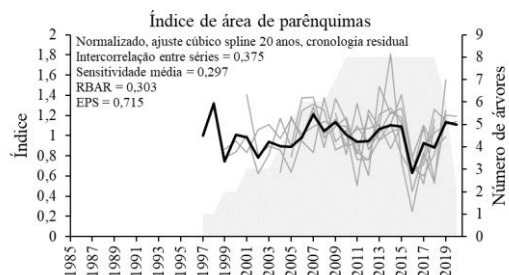
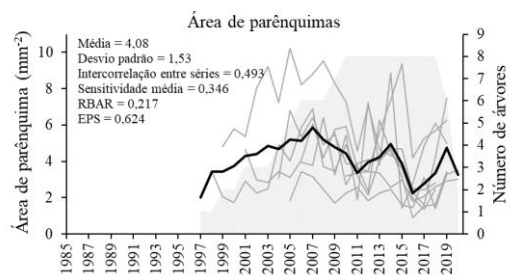
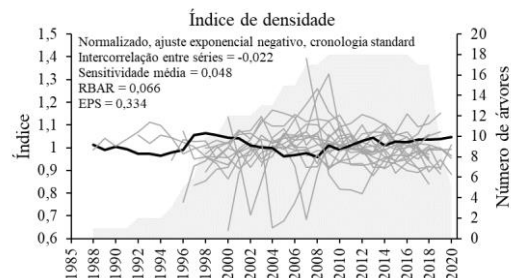
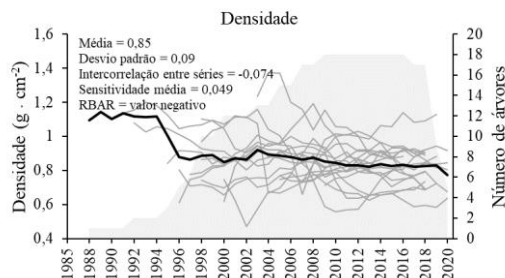
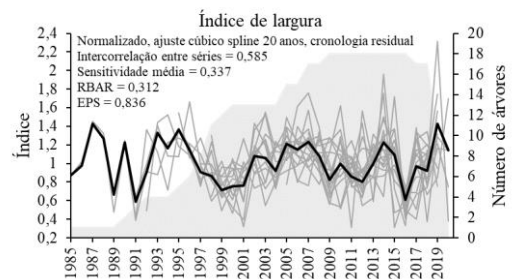
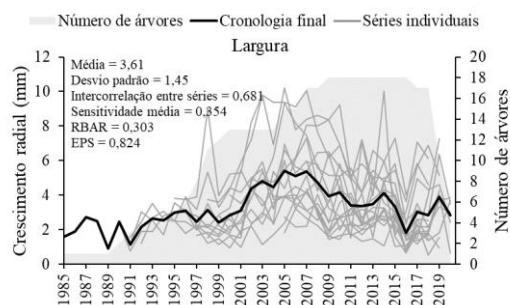
Os dados climatológicos utilizados foram os mesmos descritos na seção Material e Métodos do Capítulo 2 e foram verificadas as suas relações significativas com as séries temporais de cada *proxie* dos anéis de crescimento, a partir da análise de correlação de Pearson ($\alpha = 0,05$), utilizando o *software Microsoft Excel*. Além disso, também foram verificadas as correlações de Pearson ($\alpha = 0,10$) com o Índice de Severidade de Seca de Palmer (PDSI), calculado para um período de 5 meses (intervalo da época seca) com janela de atraso de até 12 meses, utilizando a plataforma *Climate Explorer KNMI*.

3.3. RESULTADOS

3.3.1 SÉRIES DENDROCONOLÓGICAS E RELAÇÕES ENTRE AS VARIÁVEIS DOS ANÉIS DE CRESCIMENTO

O processamento digital de imagens para quantificação das variáveis anatômicas da madeira se mostrou eficaz sobre imagens de altíssima resolução obtidas pelo escaneamento com raios X, possibilitando as medidas de séries temporais para outras variáveis dos anéis de crescimento além da largura sem a necessidade de cortes para análise microscópica. Apesar de não ser o objetivo deste estudo, observou-se que as amostras com espessuras médias de 0,4mm resultaram nas melhores imagens quando comparadas com as amostras com 1,5mm e 1,0mm. Além disso, a orientação dos elementos anatômicos causou o *blurring* em algumas amostras, e devido a isso, algumas amostras utilizadas para a construção da série cronológica de largura de anéis de crescimento não tiveram mensuradas as densidades, os vasos, os parênquimas e as fibras, reduzindo o intensidade de amostragem para essas variáveis.

De modo geral, os parâmetros estatísticos convencionais da dendrocronologia (intercorrelação de séries, sensibilidade média RBAR e EPS) apresentaram qualidades inferiores para outras variáveis quando comparados com aqueles gerados para a série de largura dos anéis de crescimento, no entanto, resultados satisfatórios foram obtidos para as cronologias finais de variáveis relacionadas à biomassa, parênquimas, fibras e vasos, quando associadas com a largura do anel de crescimento (**Figura 3.4**). Valores de intercorrelações entre séries e RBAR negativos, ou próximos de zero, foram observados para as medidas relativas de parênquimas, fibras e vasos, assim como para densidade aparente do xilema, e para as razões isotópicas de ^{13}C e ^{18}O .



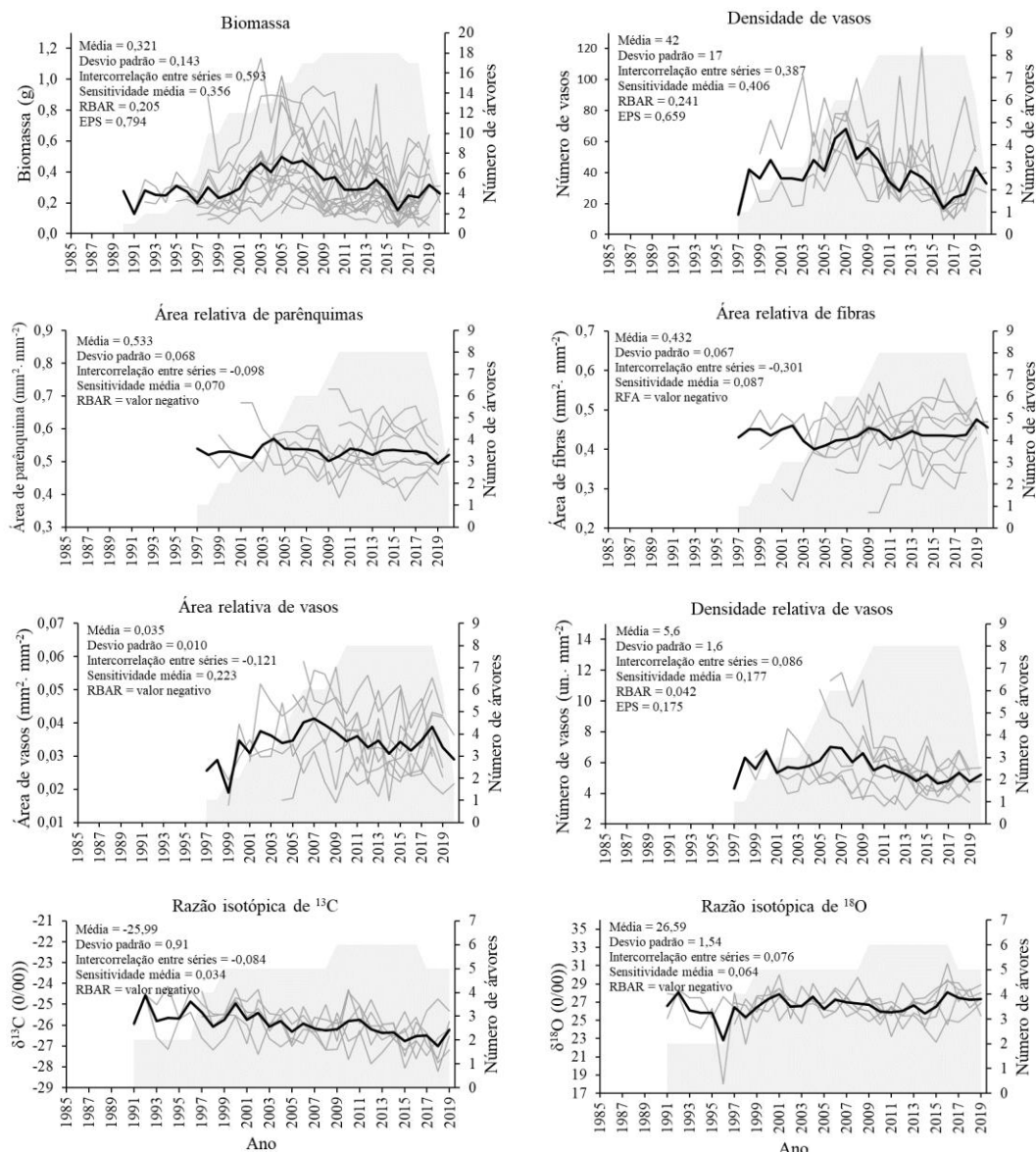


FIGURA 3.4 – Cronologias finais das variáveis dos anéis de crescimento de *Hymenaea stignocarpa* Mart. ex Hayne em região de ecótono Cerrado-Pantanal.

De acordo com a análise de componentes principais (**Figura 3.5**), o índice de largura dos anéis de crescimento se relacionou melhor e positivamente com as séries de densidade de vasos e índice de área de vasos. A série de biomassa dos anéis de crescimento se relacionou melhor e positivamente com as séries de densidade relativa de vasos e área relativa de vasos, enquanto o índice de densidade aparente dos anéis apresentou relação negativa com essas variáveis. Por sua vez, as medidas de índices de área de fibras e área de parênquimas resultaram em relações positivas, enquanto as medidas relativas entre essas mesmas variáveis resultaram em relações negativas. Com

relação as razões isotópicas de ^{13}C e ^{18}O , relações positivas foram observadas entre ambas, sugerindo que a composição isotópica desses elementos no xilema está associada.

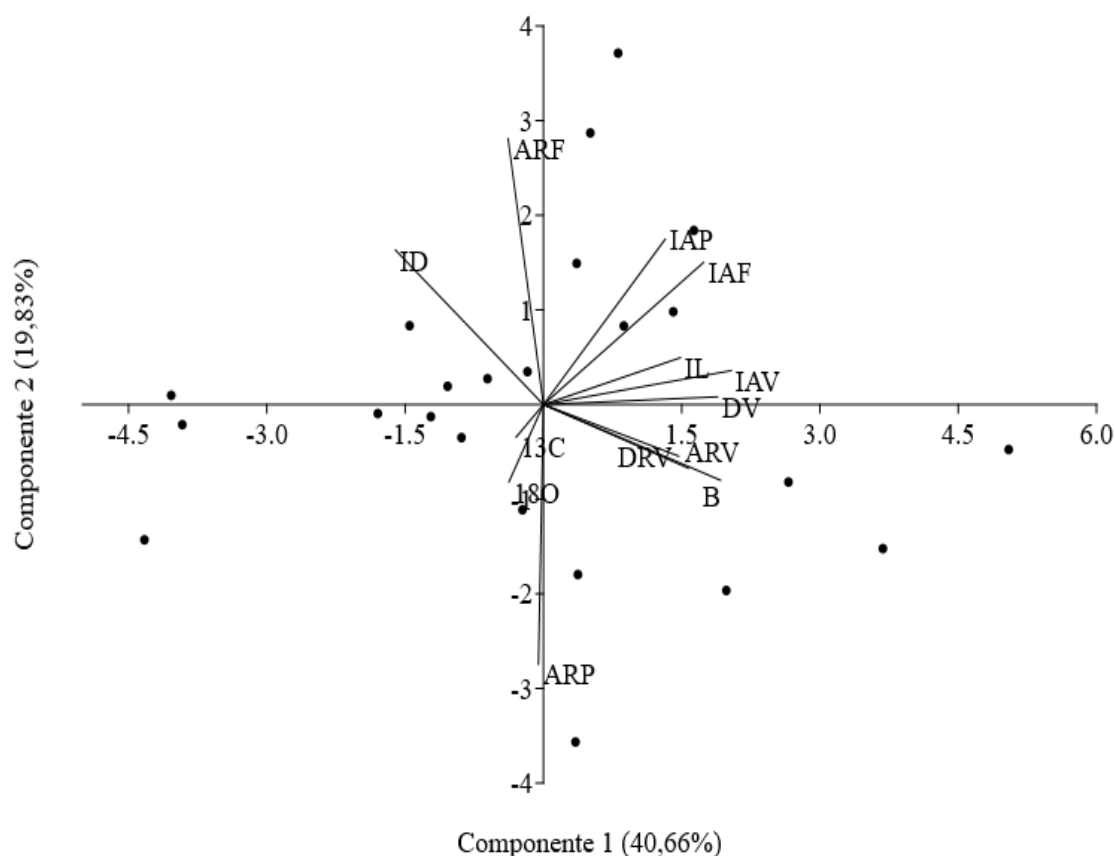


FIGURA 3.5 – Análise de componentes principais entre as cronologias finais das variáveis dos anéis de crescimento de *Hymenaea stagnocarpa* Mart. ex Hayne em região de ecótono Cerrado-Pantanal. IL = índice de largura; ID = índice de densidade; B = biomassa; IAF = índice de área de fibras; ARF = área relativa de fibras; IAP = índice de área de parênquimas; ARP = área relativa de parênquimas; IAV = índice de área de vasos; ARV = área relativa de vasos; DV = densidade de vasos; DRV = densidade relativa de vasos; ^{13}C = razão isotópica de ^{13}C ; e ^{18}O = razão isotópica de ^{18}O .

3.3.2 RELAÇÕES ENTRE AS VARIÁVEIS DOS ANÉIS DE CRESCIMENTO E VARIÁVEIS CLIMÁTICAS

Verificou-se que existem variáveis nos anéis de crescimento de *H. stagnocarpa* que possuem correlações mais fortes e com diferentes variáveis climáticas na região do estudo quando comparadas com a largura dos anéis de crescimento (**Figuras 3.6**). Além disso, observou-se que mesmo as variáveis dos anéis de crescimento que apresentaram correlações entre si possuem correlações com diferentes variáveis

climáticas. De modo geral, todas as variáveis dos anéis de crescimento foram influenciadas por fatores climáticos associados à disponibilidade de água e temperatura do ar, embora em períodos e intensidades diferentes.

A precipitação acumulada, umidade relativa do ar e insolação total, apresentaram relações em períodos mensais ou estacionais com as variáveis dos anéis de crescimento durante o crescimento, sugerindo que as árvores respondem rápido frente às condições ambientais dadas por estes fatores meteorológicos alterando as características do xilema. Exceção foi observada para as variáveis isotópicas e a densidade do xilema, cujas correlações significativas também ocorreram em períodos anuais e sazonais com a precipitação acumulada e umidade relativa do ar, sobretudo nos períodos chuvoso e seco prévios ao crescimento, sugerindo um efeito mais persistente da disponibilidade de água sob essas variáveis.

Embora correlações significativas entre as medidas de temperatura do ar e as variáveis do xilema também tenham sido observadas durante o período de crescimento, as fortes correlações negativas com as variáveis relacionadas aos vasos e os índices de área de fibras e parênquimas, nos períodos chuvoso e seco prévios ao crescimento, se destacaram. Além dos vasos, a densidade também apresentou correlação significativa, porém positiva, com as temperaturas máximas e média do ar durante o crescimento.

As variáveis dos elementos anatômicos (fibras, parênquimas e vasos), bem como a densidade do xilema, que é refletida pela quantidade e distribuição desses elementos, foram as que apresentaram as correlações mais significativas com as variáveis meteorológicas durante alguma fase do crescimento ou em períodos prévios, sugerindo que o desenvolvimento do xilema pelas árvores é influenciado pelas condições ambientais do ano anterior ao crescimento.

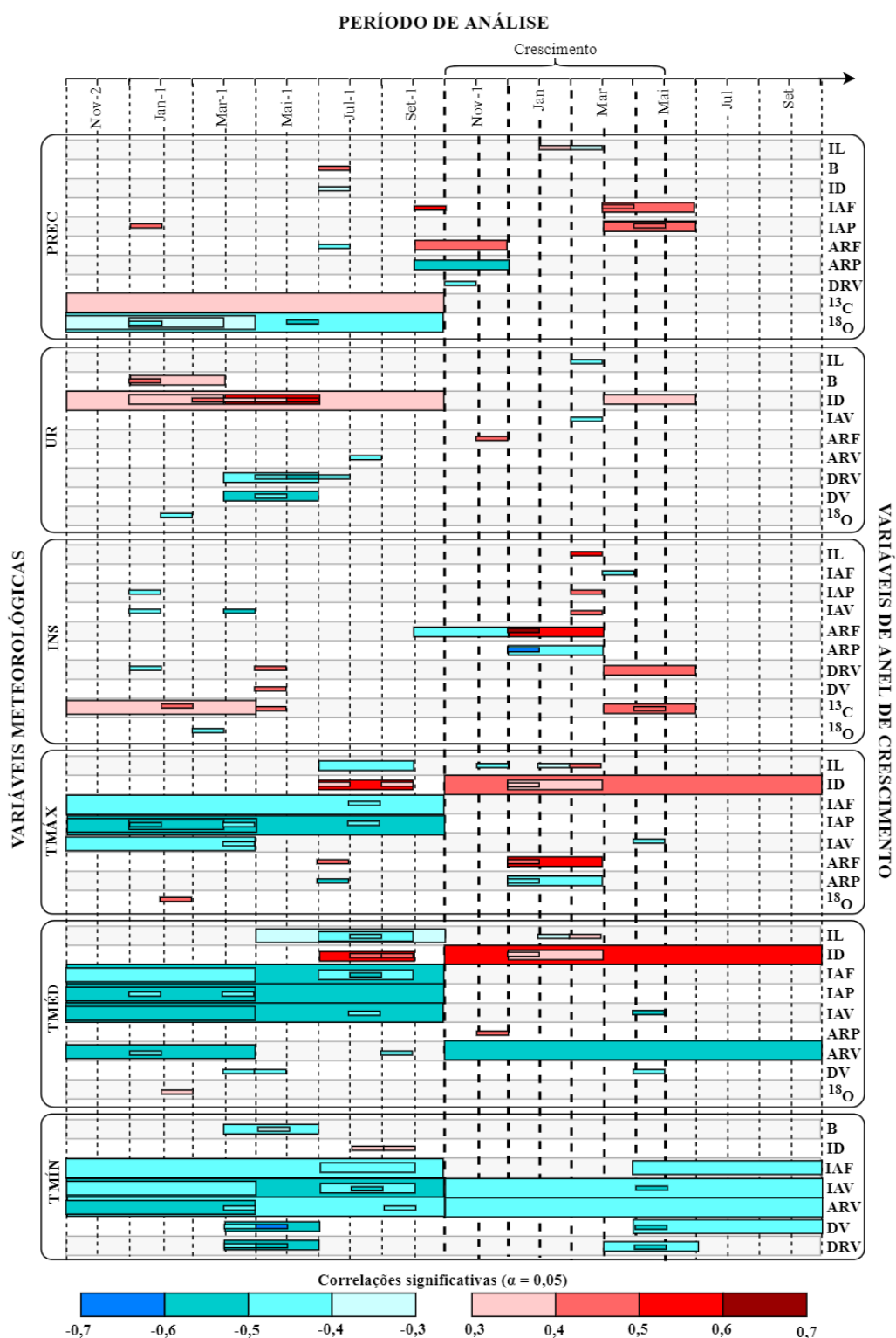


FIGURA 3.6 - Correlações temporais significativas entre variáveis dos anéis de crescimento de *Hymenaea stagnocarpa* Mart. ex Hayne e variáveis meteorológicas na região de ecótono Cerrado-Pantanal. PREC = precipitação acumulada; UR = umidade relativa do ar; INS = insolação total; TMÁX = temperatura máxima do ar; TMÉD = temperatura média do ar; TMÍN = temperatura mínima do ar; IL = índice de largura; ID = índice de densidade; B = biomassa; IAF = índice de área de fibras; ARF = área relativa de fibras; IAP = índice de área de parênquimas; ARP = área relativa de parênquimas; IAV = índice de área de vasos; ARV = área relativa de vasos; DV = densidade de vasos; DRV = densidade relativa de vasos; ^{13}C = razão isotópica de ^{13}C ; e ^{18}O = razão isotópica de ^{18}O .

Ainda se observou que as variáveis dos anéis de crescimento apresentaram correlações com os índices de circulações atmosféricas dos Oceanos Pacífico e Atlântico (**Figura 3.7**). As correlações mais significativas foram observadas para os índices do Oceano Atlântico antes e ao final do período de crescimento com os isótopos de ^{13}C , e com as áreas relativas de fibras e parênquimas, respectivamente. Quanto as influências do Oceano Pacífico, as correlações mais significativas ocorreram entre o índice PDO e índice de área de fibras no final do crescimento do ano anterior, e com a largura do anel e densidade relativa de vasos durante o crescimento corrente. O índice El Niño 3.4 apresentou pouca correlação com as variáveis dos anéis de crescimento, sobretudo durante o período chuvoso do ano anterior.

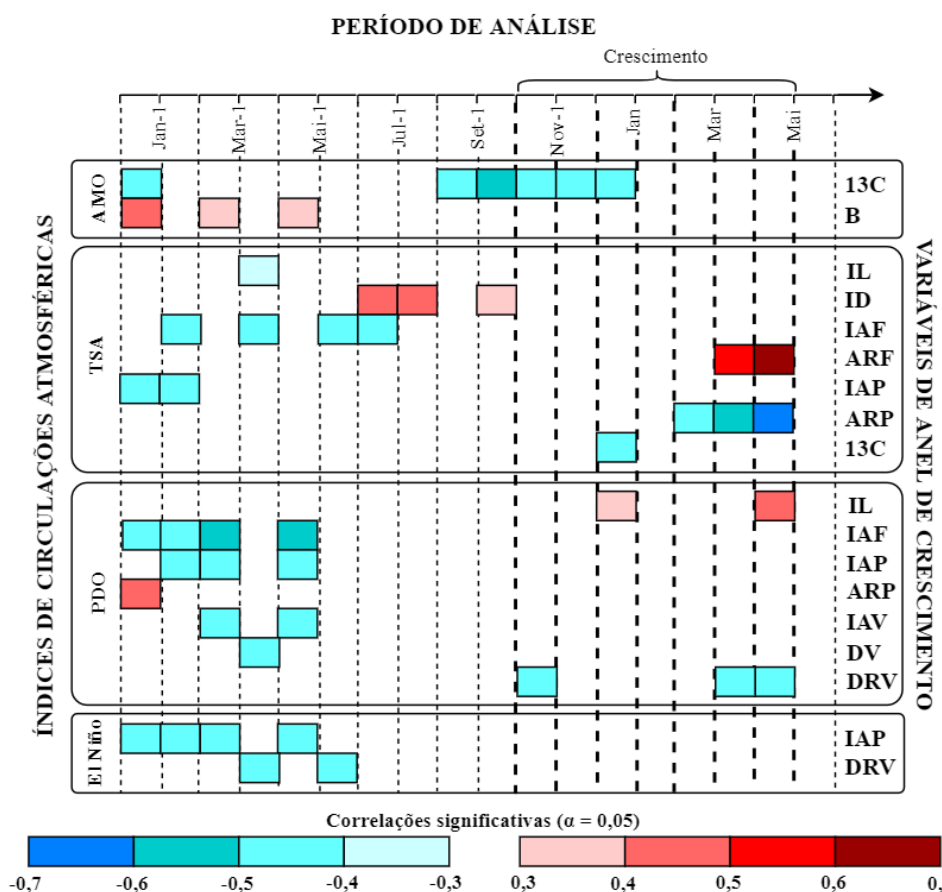


FIGURA 3.7 - Correlações temporais significativas entre variáveis dos anéis de crescimento de *Hymenaea stignocarpa* Mart. ex Hayne e variáveis meteorológicas na região de ecótono Cerrado-Pantanal. AMO = índice Oscilação Multidecadal do Atlântico; TSA = índice Tropical Atlântico Sul; PDO = índice Oscilação Decadal do Pacífico; El Niño = índice El Niño 3.4; ID = índice de densidade; B = biomassa; IAF = índice de área de fibras; ARF = área relativa de fibras; IAP = índice de área de parênquimas; ARP = área relativa de parênquimas; IAV = índice de área de vasos; ARV = área relativa de vasos; DV = densidade de vasos; DRV = densidade relativa de vasos; ^{13}C = razão isotópica de ^{13}C ; e ^{18}O = razão isotópica de ^{18}O .

O índice PDSI apresentou correlações significativas principalmente com as medidas de isótopos ^{18}O durante a estação seca que precedeu o crescimento, e com a densidade do xilema durante o crescimento (**Figura 3.8**). A correlação entre o índice de seca PDSI com a densidade se destaca por ter ocorrido durante o crescimento e com variável de relativamente mais fácil obtenção que os isótopos de ^{18}O , uma vez que não há necessidade de preparo químico do xilema para extração da (holo)celulose, e consequentemente maior consumo de tempo e insumos, consistindo em uma variável promissora para estudos sobre seca na região.

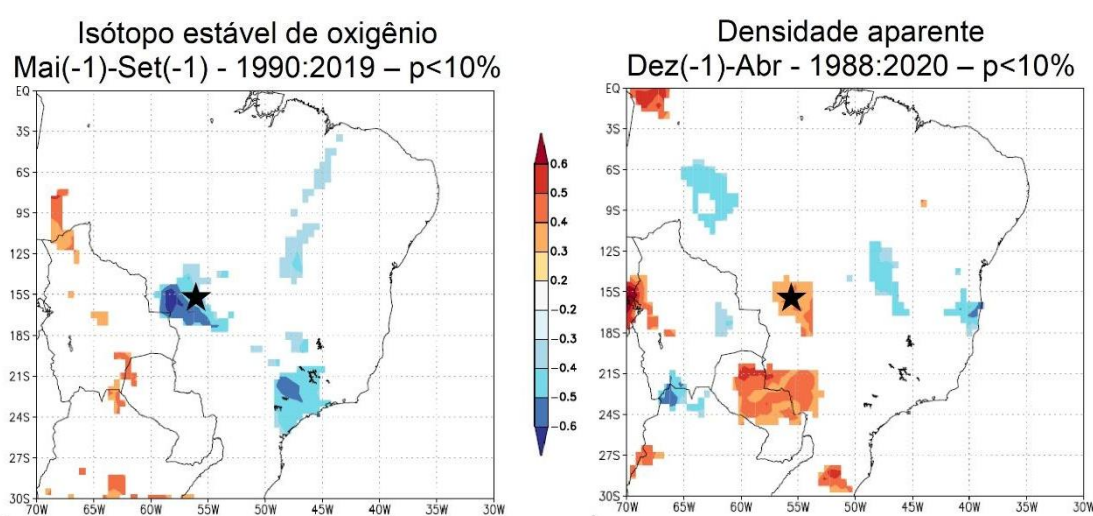


FIGURA 3.8 - Correlações entre as variáveis dos anéis de crescimento de *Hymenaea stagnocarpa* Mart. ex Hayne e o índice de seca PDSI na região de ecótono Cerrado-Pantanal.

4. DISCUSSÃO

Os resultados obtidos confirmam a hipótese de existência de outras variáveis nos anéis de crescimento que possuem correlações mais fortes com as variáveis climáticas do que a largura, que é tradicionalmente utilizada em estudos dendroclimatológicos. A espécie *H. stagnocarpa* apresentou grande potencial para estudos sobre o clima na região de ecótono Cerrado-Pantanal, cujas variáveis extraídas dos anéis de crescimento apresentaram correlações significativas sobretudo com dados de seca, precipitação pluvial e temperatura do ar.

A metodologia adotada para mensuração dos elementos anatômicos foi bastante útil por permitir a comparação de diferentes variáveis obtidas das mesmas amostras utilizadas para construção da série dendrocronológica, datada a partir da largura dos anéis de crescimento. Além disso, verificou-se a vantagem de não necessitar de cortes histológicos dada a qualidade da resolução das imagens feitas com raios X, reduzindo o consumo de tempo e insumos no preparo das amostras. No entanto, observou-se a necessidade de amostras com espessuras inferiores à 0,5mm para obtenção de imagens sem ou com efeitos mínimos de espalhamento (*blurring effect*) (que não impossibilitaram correções manuais). Ainda, a orientação dos elementos anatômicos causou o espalhamento em algumas amostras, o que prejudicou a quantidade de amostras a serem utilizadas para construção das séries cronológicas de vasos, parênquimas e fibras. Essas condições também foram reportadas por Jacquin *et al.* (2017) como problemas na qualidade das imagens de xilema com raio X, sendo recomendado pelos autores o corte das amostras em espessuras abaixo de 0,5mm e o controle na orientação das células do xilema para minimizar o problema de *blurring*. Nesse sentido, além do aumento da intensidade de amostragem devido a condição de antropização da área estudada e dos múltiplos anéis que as árvores de *H. stignocarpa* podem apresentar durante o crescimento, a coleta de mais amostras também é recomendada nos casos que se pretende avaliar as variações dos demais elementos anatômicos no xilema da espécie.

Os valores relativamente baixos dos parâmetros estatísticos calculados para as séries dendrocronológicas construídas a partir das medidas relativas de parênquimas, fibras e vasos, assim como a partir da densidade aparente do xilema e das razões isotópicas, podem ter ocorrido devido às condições de solo mais ou menos drenado onde as árvores amostradas estão localizadas. A saturação hídrica do solo aparentemente afeta os processos fisiológicos da planta, bem como pode alterar a razão isotópica da fonte de água ao misturar a composição da água do subsolo e da precipitação pluvial, modificando as características anatômicas e físico-químicas do xilema.

A partir das correlações entre as variáveis dos anéis de crescimento, notou-se que a quantidade de fibras e parênquimas está associada com o crescimento do xilema, porém a proporção desses elementos não, existindo outros fatores, tais como a

temperatura do ar, radiação solar e precipitação pluvial, que podem influenciar na diferenciação das células do xilema e na proporção que ocorrem ao longo do crescimento anual. Ainda, se consideradas as áreas relativas ocupadas por cada tipo de célula, pode-se notar que existe uma relação inversa entre a produção de fibras e parênquimas, ou seja, a produção de células de fibras implica a não produção de células parenquimáticas, e vice-versa. Fichtler & Worbes (2012) observaram que árvores menos estressadas conseguem investir mais carbono para construção de fibras, e assim aumentar a proteção contra agentes mecânicos e químicos, enquanto aquelas estressadas requerem maior investimento em células de parênquima para assegurar o crescimento, sendo o clima fortemente associado com essa variação. Nesse sentido, as correlações contrárias entre áreas relativas de fibras e parênquimas com variáveis como precipitação pluvial e insolação total durante o crescimento das árvores estudadas reforçam as funcionalidades dessas células no xilema, bem como as estratégias para lidar com o estresse climático.

Com relação aos vasos, a importância dessas células para a segurança hidráulica e funcionamento das plantas (FONTI *et al.* 2010; Hacke *et al.*, 2017) pode explicar as correlações significativas de suas variáveis com a temperatura do ar. Locosselli *et al.* (2013) também verificaram que a área de vasos de *H. stigonocarpa* é influenciada pela temperatura, sugerindo que o clima tem forte influência sobre o crescimento e área de vasos, corroborando com os resultados deste estudo. Eickstein (2013) relata que o diâmetro dos vasos pode ser influenciado tanto pela temperatura quanto pela precipitação pluvial de meses antes da formação do xilema, o que também corrobora com as correlações com fatores meteorológicos de anos anteriores ao crescimento do xilema de *H. stigonocarpa* observadas neste estudo.

A densidade e área de vasos das espécies também têm relação com a fenologia ou adaptação à seca (OHASHI *et al.*, 2014; NATH *et al.*, 2016). Assim, o entendimento das variações de vasos no xilema pode ajudar a compreender melhor as estratégias ecológicas de *H. stigonocarpa* para lidar com o estresse hídrico, o que é importante devido a maior incidência de secas extremas previstas para a região estudada (MARENGO *et al.*, 2021).

Os vasos também apresentaram correlações com o crescimento e densidade do xilema, o que reflete sua importância também para o crescimento e armazenamento de

biomassa A relação inversa entre a densidade do xilema e os vasos explicaria as correlações dessas variáveis principalmente com as medidas de temperatura do ar, que também são inversas entre as variáveis. Assim, observa-se que altas temperaturas e maiores secas resultam em menor área e densidade de vasos, e consequentemente maior densidade do xilema, porém com menor crescimento acumulado no ano. Acrescenta-se ainda, que a densidade do xilema apresentou correlação positiva com o índice de seca PDSI durante o crescimento, constituindo uma variável importante para estudar as secas na região.

Deve-se considerar que sinais endógenos podem resultar em variações no tamanho, densidade e arranjo de vasos dependendo da posição do xilema no tronco (tende a ser maior a variação no xilema dos galhos do que no fuste) e de acordo com o tamanho e exposição da copa, que irá resultar em demandas fisiológicas diferentes. Isso consequentemente irá alterar a proporção de outros elementos anatômicos para auxiliarem os vasos a suportarem a pressão exercida pela água (no caso de fibras) ou adotarem estratégias para maior segurança em locais secos (no caso de parênquimas), observando-se uma correlação entre os elementos anatômicos em função das condições ambientais (HACKE; SPERRY, 2001; FICHTLER; WORBES, 2012; TARELKIN *et al.*, 2016; HACKE *et al.*, 2017; MORRIS *et al.*, 2018; de MICCO *et al.*, 2019). Assim, dada essa complexidade de variações anatômicas no xilema relacionadas à morfologia da árvore, sítio e espécie, torna-se mais complexo isolar a influência de cada fator para se fazer previsões, sobretudo em áreas naturais (FICHTLER; WORBES, 2012; OHASHI *et al.*, 2014; GARCIA-GONZALEZ *et al.*, 2016; HACKE *et al.*, 2017). Apesar disso, as variáveis anatômicas do xilema apresentaram correlações mais fortes com as variáveis climáticas quando comparadas com a largura do anel de crescimento de *H. stignocarpa* na região estudada.

As variações dos isótopos ^{18}O e ^{13}C apresentaram correlações principalmente com a precipitação pluvial, insolação total e seca na região, tal como observado em outros estudos que relatam as relações desses isótopos com água da precipitação pluvial, a luminosidade, e as condições de estresses fisiológicos sobre as árvores causados pela seca (LOCOSSELLI *et al.*, 2013; SCHOLLAEN *et al.*, 2013; van der SLEEN *et al.*, 2017; CINTRA *et al.*, 2021; FARAHAT *et al.*, 2022). Apesar dos efeitos ontogenéticos que podem ocorrer sobre as variações de isótopos (BRIENEN *et al.*,

2017; van der SLEEN *et al.*, 2017), foram observadas correlações significativas com o clima sem a necessidade de *detrending* das séries temporais de isótopos ^{18}O e ^{13}C , sendo que os valores negativos de intercorrelação entre séries podem estar relacionados às condições de crescimento em solo mal drenado da região, cujas variações no nível do lençol freático podem acarretar alterações fisiológicas e na água absorvida pelas plantas devido aos eventos de inundação mais ou menos pronunciada ao longo dos anos.

Brienen *et al.* (2017) relataram que algumas espécies apresentam mudanças na discriminação isotópica de ^{13}C sem a alteração da concentração de CO_2 na atmosfera, sendo esse efeito predominantemente associado ao aumento de altura da árvore acompanhado da maior disponibilidade de luz. Além disso, van der Sleen *et al.*, 2017 relatam que abundância de ^{13}C ocorre principalmente devido a água, luz e nutrientes. As correlações dos isótopos de ^{13}C em *H. stagnocarpa* com a insolação total e precipitação pluvial durante o crescimento reforçam a relação dessa variável com as condições fisiológicas de crescimento, e se mostra como promissora para o estudo sobre o comportamento no uso da água pela espécie na região do estudo.

Os isótopos de ^{18}O no xilema apresentaram as correlações mais fortes com o índice de seca PDSI em relação às outras variáveis, apresentando grande importância para o estudo das secas na região em conjunto com a densidade do xilema. As relações dos isótopos de ^{18}O com o regime hidrológico já foram relatadas em outros estudos conduzidos com anéis de crescimento em regiões tropicais (BRIENEN *et al.*, 2012; van der SLEEN *et al.*, 2017; CINTRA *et al.* 2021; FARAHAT *et al.* 2022; BAKER *et al.*, 2022). Dessa forma, a espécie *H. stagnocarpa* se mostra como potencial para estudos das secas no Cerrado e Pantanal, podendo prover informações sobre eventos extremos passados caso sejam estudadas árvores mais longevas na região.

No início da época seca, as circulações advindas do Sul do Oceano Atlântico exercem maior influência na região (BERGIER, 2010; MARENGO *et al.*, 2021), o que sugere que as árvores também são suscetíveis às variações nessa estação, considerando as correlações do índice TSA com as áreas de fibras e parênquimas no início desse período, que coincide com o final do crescimento. De outro modo, no início da época chuvosa e do crescimento, a precipitação advém principalmente da Amazônia, sob influência da Zona de Convergência Intertropical (BERGIER, 2010;

MARENGO *et al.*, 2021), o que reflete as correlações com o índice AMO com os isótopos de ^{13}C nesse período.

De modo geral, as variáveis dos anéis de crescimento se correlacionaram com os índices de circulações atmosféricas dos Oceanos Pacífico e Atlântico, porém com intensidades e em períodos diferentes. As relações de anéis de crescimento de espécies distribuídas no Pantanal com os índices do Oceano Pacífico, sobretudo com o El Niño já haviam sido relatadas nos estudos de Fortes *et al.* (2018) e Gris *et al.* (2020). No entanto, as correlações com os índices do Oceano Atlântico ainda não haviam sido observadas nos anéis de crescimento de árvores na região, embora já tenham sido observados em *H. stagnocarpa* em regiões mais a oeste do Cerrado (LOCOSSELLI *et al.*, 2016; BARBOSA *et al.*, 2018), e neste estudo apresentaram correlações mais fortes que os índices do Oceano Pacífico antes e no final do crescimento com os isótopos ^{13}C , e áreas relativas de vasos e parênquimas. Estes resultados corroboram com estudo recente conduzido por Marengo *et al.* (2021) sobre as secas no Pantanal, que mostrou como as variações na temperatura da superfície de ambos os Oceanos podem afetar o regime hidrológico na região do estudo, sobretudo quando combinadas, reforçando o potencial da espécie *H. stagnocarpa* para estudos climatológicos na região.

3.5. CONCLUSÃO

O crescimento e desenvolvimento do xilema de *H. stagnocarpa* em região de ecótono entre Cerrado e Pantanal apresentaram forte relação com o clima. A variáveis anatômicas dos vasos, fibras e parênquimas apresentaram relações mais fortes com as medidas precipitação acumulada, insolação total e de temperaturas do ar, quando comparadas com a largura do anel de crescimento, antes e durante o crescimento, o que sugere a capacidade de respostas anatômicas das árvores sob estresse climático. As relações entre isótopos de ^{13}C e precipitação acumulada e insolação total antes e durante o crescimento, respectivamente, também reforçam as adaptações fisiológicas das árvores a depender das condições ambientais.

As variáveis dos anéis de crescimento também apresentaram correlações significativas com os índices de circulações atmosféricas dos Oceanos Pacífico e Atlântico, sendo mais significativas as correlações com isótopos de ^{13}C e áreas relativas de fibras e parênquimas. Este é o primeiro estudo dendroclimatológico na região em que foram observadas correlações significativas entre variáveis dos anéis de crescimento e índices do Oceano Atlântico, o que confirma a influência do sistema de convecções formado pela Zona de Convergência Intertropical (ZCI) e a Zona de Convergência do Atlântico Sul (ZCAS) sobre a região.

Os isótopos de ^{18}O e a densidade do xilema se mostraram como variáveis promissoras para estudos das secas na região, cuja atenção tem aumentado em razão das previsões de extremos para os próximos anos. A densidade dos anéis de crescimento também apresentou correlações significativas com a temperatura ar, possivelmente devido a associação com os vasos, se revelando uma variável de grande importância para estudos climatológicos.

3.6. REFERÊNCIAS

BAKER, J. C. A.; CINTRA, B. B. L.; GLOOR, M.; *et al.* The changing Amazon hydrological cycle – inferences from over 200 years of tree-ring oxygen isotope data. **Journal of Geophysical Research: Biogeosciences**, v. 127, e2022JG006955, 2022. DOI: 10.1029/2022JG006955.

BARBOSA, A. C. M. PEREIRA, G. A.; GRANATO-SOUZA, D.; *et al.* Tree rings and growth trajectories of tree species from seasonally dry tropical forest. **Australian Journal of Botany**, v. 66, n. 5, p. 414-427, 2018. DOI: 10.1071/BT17212.

BEECKMAN, H. Wood anatomy and trait-based ecology. **IAWA Journal**, v. 37, n. 2, p. 127–151, 2016. DOI: 10.1163/22941932-20160127.

BERGIER, I. River level sensitivity to SOI and NAO in Pantanal and Amazonia. **In: 3º Simpósio de Geotecnologias do Pantanal**. Cáceres-MT. Anais do 3º Simpósio de Geotecnologias do Pantanal. Campinas: Embrapa, 2010.

BLACK, B. A.; GRIFFIN, D.; VAN DER SLEEN, P.; *et al.* The value of crossdating to retain high-frequency variability, climate signals, and extreme events in

environmental proxies. **Global change biology**, v. 22, n. 7, p. 2582–2595, 2016. DOI: 10.1111/gcb.13256.

BRÄUNING, A.; DE RIDDER, M.; ZAFIROV, N.; GARCÍA-GONZÁLEZ, I.; DIMITROV, D. P.; GÄRTNER, H. Tree-ring features: indicators of extreme event impacts. **IAWA Journal**, v. 37, n. 2, p. 206–231, 2016. DOI: 10.1163/22941932-20160131.

BRIENEN, R. J. W.; GLOOR, E.; CLERICI, S.; *et al.* Tree height strongly affects estimates of water-use efficiency responses to climate and CO₂ using isotopes. **Nature Communications**, v. 8, n. 1, 2017. DOI: 10.1038/s41467-017-00225-z.

BRIENEN, R. J. W.; HELLE, G.; PONS, T. L.; *et al.* Oxygen isotopes in tree rings are a good proxy for Amazon precipitation and El Niño-Southern Oscillation variability. **Earth, Atmospheric, and Planetary Science**, v. 109, n. 42, p. 16957-16962, 2012. DOI: 10.1073/pnas.1205977109.

CALLADO, C. H.; BARROS, C. F.; COSTA, M. S.; DE VASCONCELLOS, T. J. Does growth rhythm of a widespread species change in distinct growth sites? **IAWA Journal**, v. 34, n. 4, p. 498–509, 2013. DOI: 10.1163/22941932-00000040.

CINTRA, B. B. L.; GLOOR, M.; BOOM, A.; *et al.* Tree-ring oxygen isotopes records a decrease in Amazon dry season rainfall over the past 40 years. **Climate Dynamics**, v. 59, p. 1401-1414, 2021. DOI: 10.1007/s00382-021-06046-7.

DE MICCO, V.; CAMPELO, F.; DE LUIS, M.; *et al.* Intra-annual density fluctuations in tree rings: How, when, where, and why? **IAWA Journal**, v. 37, n. 2, p. 232–259, 2016. DOI: DOI 10.1163/22941932-20160132.

DE MICCO, V.; CARRER, M.; RATHGEBER, C. B. K.; *et al.* From xylogenesis to tree rings: Wood traits to investigate tree response to environmental changes. **IAWA Journal**, v. 40, n. 2, p. 155–182, 2019. DOI: DOI 10.1163/22941932-40190246.

DOWNES, G. M.; WIMMER, R.; EVANS, R. Understanding wood formation: gains to commercial forestry through tree-ring research. **Dendrochronologia**, Verona, v. 20, p. 37–51, 2002. DOI: 10.1078/1125-7865-00006.

EICKSTEIN, D. “A new star” – but why just parenchyma for dendroclimatology? **New Phytologist**, v. 198, p. 328-330, 2013.

FARAHAT, E.; CHERUBINI, P.; SAURER, M.; *et al.* Wood anatomy and tree-ring stable isotopes indicate a recent decline in water-use efficiency in the desert tree *Moringa peregrina*. **International Journal of Biometeorology**, v. 66, p. 127-137, 2022. DOI: 10.1007/s00484-021-02198-7.

FARIA, M. C. G.; SILVA NETO, C. M.; LIMA, P. A. F.; *et al.* Brazilian cerrado species: wood characteristics. **Bioscience Journal**, v. 36, n. 4, p. 1335–1352, 2020. DOI: 10.14393/BJ-v36n4a2020-48044.

FICHTLER, E.; WORBES, M. Wood anatomical variables in tropical trees and their relation to site conditions and individual tree morphology. **IAWA Journal**, Leiden, v. 33, n. 2, p. 119–140, 2012. DOI: 10.1163/22941932-90000084.

FONTI, P.; VON ARX, G.; GARCÍA-GONZÁLEZ, I.; *et al.* Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings. **New Phytologist**, v. 185, p. 42–53, 2010. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2009.03030.x.

FORTES, C. F.; NUNES-DA-CUNHA, C.; ROSA, S. A.; *et al.* Dendrochronological records of a pioneer tree species containing ENSO signal in the Pantanal, Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 41, n. 1, 2018. DOI: 10.1007/s40415-017-0434-8.

FRITTS, H. C. Dendroclimatology and dendroecology. **Quaternary Research**, v. 1, n. 4, p. 419–449, 1971.

GARCÍA-GONZÁLEZ, I.; SOUTO-HERRERO, M.; CAMPELO, F. Ring-porosity and earlywood vessels: a review on extracting environmental information through time. **IAWA Journal**, v. 37, n. 2, p. 295–314, 2016.

GRANATO-SOUZA, D.; CAMPOS, A. C. M. C.; CHAVES, H. F. Dendrochronologia Drivers of growth variability of *Hymenaea stigonocarpa*, a widely distributed tree species in the Brazilian Cerrado. **Dendrochronologia**, v. 53, p. 73–81, 2019. DOI: 10.1016/j.dendro.2018.12.001.

GRIS, D.; PAIXÃO, E.; ARRUDA, R. C. O.; *et al.* Growth and establishment of monodominant stands affected by ENSO and flooding in the Pantanal. **Nature: scientific reports**, v. 10, n. 3424, 2020. DOI: 10.1038/s41598-020-60402-x.

HACKE, U. G.; SPICER, R.; SCHREIBER, S. G.; PLAVCOVÁ, L. An ecophysiological and developmental perspective on variation in vessel diameter. **Plant Cell and Environment**, v. 40, p. 831–845, 2017. DOI: 10.1111/pce.12777.

HACKE, U. G.; SPERRY, J. S. Functional and ecological xylem anatomy. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 4, n. 2, p. 97–115, 2001.

HARRIS, M. B.; TOMAS, W.; MOURÃO, G.; *et al.* Safeguarding the Pantanal Wetlands: threats and conservation initiatives. **Conservation Biology**, v. 19, n. 3, p. 714–720, 2005.

IAWA – INTERNATIONAL ASSOCIATION OF WOOD ANATOMISTS. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. **IAWA Bulletin**, v. 10, n. 3, p. 219–332, 1989.

JACQUIN, P.; LONGUETAUD, F.; LEBAN, J. M.; MOTHE, F. X-ray microdensitometry of wood: A review of existing principles and devices.

Dendrochronologia, v. 42, p. 42–50, 2017. Elsevier GmbH. DOI: 10.1016/j.dendro.2017.01.004.

LOCOSSELLI, G. M.; BUCKERIDGE, M. S.; MOREIRA, M. Z.; *et al.* A multi-proxy dendroecological analysis of two tropical species (*Hymenaea* spp., Leguminosae) growing in a vegetation mosaic. **Trees - Structure and Function**, v. 27, p. 25–36, 2013. DOI: 10.1007/s00468-012-0764-x.

LOCOSSELLI, G. M.; KROTTENTHALER, S.; PITSCH, P.; *et al.* Age and growth rate of congeneric tree species (*Hymenaea* spp. - Leguminosae) inhabiting different tropical biomes. **Erdkunde**, v. 71, n. 1, p. 45–57, 2017. DOI: 10.3112/erdkunde.2017.01.03.

LOCOSSELLI, G. M.; KROTTENTHALER, S.; PITSCH, P.; *et al.* Impact of temperature on the growth of a Neotropical tree species (*Hymenaea courbaril*, Fabaceae) at its southern distribution limit. **International Journal of Biometeorology**, v. 63, p. 1683–1692, 2019. DOI: 10.1007/s00484-019-01786-y.

LOCOSSELLI, G. M.; SCHÖNGART, J.; CECCANTINI, G. Climate/growth relations and teleconnections for a *Hymenaea courbaril* (Leguminosae) population inhabiting the dry forest on karst. **Trees - Structure and Function**, v. 30, p. 1127–1136, 2016. DOI: 10.1007/s00468-015-1351-8.

LÜTTGE, U. **Physiological ecology of tropical plants**. 2^aed. Berlin: Springer, 2008. 465 p. DOI: 10.1007/6138588 Library

MARCATI, C. R.; MACHADO, S. R.; PODADERA, D. S.; *et al.* Cambial activity in dry and rainy season on branches from woody species growing in Brazilian Cerrado. **Flora**, v. 223, p. 1–10, ago. 2016. DOI: 10.1016/j.flora.2016.04.008.

MARENGO, J. A.; CUNHA, A. P.; CUARTAS, L. A.; *et al.* Extreme drought in the Brazilian Pantanal in 2019–2020: characterization, causes, and impacts. **Frontiers in Water**, v. 3, p. 1–20, 2021. DOI: 10.3389/frwa.2021.639204.

MORRIS, H.; GILLINGHAM, M. A. F.; PLAVCOVÁ, L.; *et al.* Vessel diameter is related to amount and spatial arrangement of axial parenchyma in woody angiosperms. **Plant Cell and Environment**, v. 41, n. 1, p. 245–260, 2018.

NATH, C. D.; MUNOZ, F.; PÉLISSIER, R.; BURSLEM, D. F. R. P.; MUTHUSANKAR, G. Growth rings in tropical trees: role of functional traits, environment, and phylogeny. **Trees - Structure and Function**, v. 30, n. 6, p. 2153–2175, 2016.

OHASHI, S.; OKADA, N.; ABDUL AZIM, A. A.; *et al.* Vessel feature changes as a tool for detecting annual rings in tropical trees. **Trees - Structure and Function**, v. 28, n. 1, p. 137–149, 2014.

RATHGEBER, C. B. K.; CUNY, H. E.; FONTI, P. Biological basis of tree-ring formation: A crash course. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, n. MAY2016, p. 1–7, 2016.

SCHINDELIN, J., ARGANDA-CARRERAS, I., FRISE, E. *et al.* Fiji: an open-source platform for biological-image analysis. **Nature Methods**, v. 9, n. 7, p. 676–682, 2012. DOI:10.1038/nmeth.2019.

SCHOLLAEN, K.; BASCHEK, H.; HEINRICH, I.; *et al.* A guideline for sample preparation in modern tree-ring stable isotope research. **Dendrochronologia**, v. 44, n. May, p. 133–145, 2017. Elsevier. DOI: 10.1016/j.dendro.2017.05.002.

SHEPPARD, P. R. Dendroclimatology: Extracting climate from trees. **Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change**, v. 1, n. 3, p. 343–352, 2010.

TARELKIN, Y.; DELVAUX, C.; DE RIDDER, M.; *et al.* Growth-ring distinctness and boundary anatomy variability in tropical trees. **IAWA Journal**, Leiden, v. 37, n. 2, p. 275–294, 2016.

THIELEN, D.; SCHUCHMANN, K. L.; RAMONI-PERAZZI, P.; *et al.* Quo vadis Pantanal? Expected precipitation extremes and drought dynamics from changing sea surface temperature. **PLoS ONE**, v. 15, n. 1, p. 1–25, 2020. DOI: 10.1371/journal.pone.0227437

VAN DER SLEEN, P.; ZUIDEMA, P. A.; PONS, T. L. Stable isotopes in tropical tree rings: theory, methods and applications. **Functional Ecology**, v. 31, p. 1674–1689, 2017. DOI: 10.1111/1365-2435.12889.

VLAM, M.; BAKER, P. J.; BUNYAVEJCHEWIN, S.; *et al.* Understanding recruitment failure in tropical tree species: Insights from a tree-ring study. **Forest Ecology and Management**, v. 312, p. 108–116, 2014. DOI: 10.1016/j.foreco.2013.10.016.

VOURLITIS, G. L.; PINTO JUNIOR, O. B.; DALMAGRO, H. J.; *et al.* Tree growth responses to climate variation in upland and seasonally flooded forests and woodlands of the Cerrado-Pantanal transition of Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 505, p. 119917, 2022. DOI: 10.1016/j.foreco.2021.119917.

ZUIDEMA, P. A.; BAKER, P. J.; GROENENDIJK, P.; *et al.* Tropical forests and global change: filling knowledge gaps. **Trends in Plant Science**, Amsterdam, v. 18, n. 8, 2013.

ZUIDEMA, P. A.; BABST, F.; GROENENDIJK, P. *et al.* Tropical tree growth driven by dry-season climate variability. **Nature Geoscience**, v. 15, p. 269–276, 2022. DOI: 10.1038/s41561-022-00911-8.