

UNIVERSIDADE DO VALE DO RIO DOS SINOS
UNIDADE ACADÊMICA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA:
NÍVEL MESTRADO

JONAS CAVALLI

DENDROECOLOGIA DE *Nectandra Megapotamica* (SPRENG.) MEZ. (LAURACEAE)
EM FLORESTAS SUBTROPICAIS DE ALTITUDE: EFEITOS CLIMÁTICOS E DE
DISTÚRBIOS NO CRESCIMENTO

São Leopoldo

2014

Jonas Cavalli

DENDROECOLOGIA DE *Nectandra Megapotamica* (SPRENG.) MEZ. (LAURACEAE)
EM FLORESTAS SUBTROPICAIS DE ALTITUDE: EFEITOS CLIMÁTICOS E DE
DISTÚRBIOS NO CRESCIMENTO

Dissertação apresentada como requisito parcial
para obtenção do título de Mestre, pelo
Programa de Pós-Graduação em Biologia da
Universidade do Vale do Rio dos Sinos –
UNISINOS

Área de concentração: Diversidade e Manejo da
Vida Silvestre

Orientador: Prof. Dr. Juliano Morales de Oliveira

São Leopoldo

2014

C377d

Cavalli, Jonas.

Dendroecologia de nectandramegapotamica (Spreng.) Mez. (Lauraceae) em florestas subtropicais de altitude : efeitos climáticos e de distúrbios no crescimento / Jonas Cavalli. – 2014. 69f. : il. ; 30 cm.

Dissertação (mestrado) – Universidade do Vale do Rio dos Sinos, Programa de Pós-Graduação em Biologia, 2014.

"Orientador: Prof. Dr. Juliano Morales de Oliveira."

1. Dendrocronologia. 2. Distúrbios ambientais. 3. Florestas subtropicais. 4. Nectandra megapotamica. I. Título.

CDU 57

Jonas Cavalli

DENDROECOLOGIA DE *Nectandra Megapotamica* (SPRENG.) MEZ. (LAURACEAE)
EM FLORESTAS SUBTROPICAIS DE ALTITUDE: EFEITOS CLIMÁTICOS E DE
DISTÚRBIOS NO CRESCIMENTO

Dissertação apresentada como requisito parcial
para obtenção do título de Mestre, pelo
Programa de Pós-Graduação em Biologia da
Universidade do Vale do Rio dos Sinos –
UNISINOS

Aprovado em 24 de junho de 2014

BANCA EXAMINADORA

Dra. Sandra Müller– Universidade Federal do Rio Grande do Sul - UFRGS

Dr. Tiago Closs De Marchi– Universidade do Vale do Rio dos Sinos - UNISINOS

AGRADECIMENTOS

Trabalho dedicado ao meu orientador Juliano Morales de Oliveira, ecólogo entusiasta de anéis de crescimento, que soube me convencer a escolher este ramo da ecologia vegetal, interessante, válido, e árduo. Agradeço por todos os ensinamentos ao longo do percurso, e principalmente pela parceria, apoio e compreensão das limitações deste aprendiz.

Meus pais, grande incentivo e maiores incentivadores.

Meus colegas de laboratório, Gabriela Ávila, dendroecóloga de mão cheia; a futura doutoranda do INPE Bruna Chites, a excitação jovial personificada; Leo Urruth, pela atenção, material e dados disponibilizados; Flávinho pela parceria em campo; Gustavo Simon pelo profissionalismo, Marina Fagundes pelo início, Lucélia, Giane, Matheus Ongaratto, Elton, Marcus, Danusa e Jamilly, todos responsáveis pelo meu crescimento pessoal ao longo destes meses.

Companheiros de curso pelas vivências, ensinamentos e bons momentos, Mateus Oliveira, Taís Garcia, Gustavo Aver, Elenita Cavallet, Paula Soares, Christian Sperb e Stella Teles.

O pessoal da Ecologia Quantitativa da UFRGS, vivenciar Maquiné foi especial.

A Capes, pela bolsa.

RESUMO GERAL

Dendroecologia é o ramo da ciência que estuda anéis de crescimento. Estes representam o incremento anual diamétrico de plantas e provem informações valiosas sobre a dinâmica do desenvolvimento de populações e da relação e resposta do crescimento destas com fatores ambientais circundantes, como o clima e distúrbios ambientais. Ciência criada e bem estabelecida em regiões temperadas, ainda carece identificar espécies potenciais para estudos desta natureza em zonas tropicais e subtropicais. Nestas regiões, a família Lauraceae apresenta-se como uma das de maior riqueza específica, de extrema importância na formação das comunidades florestais, com muitas espécies boas formadoras de anéis de crescimento. É o caso de *Nectandra megapotamica*, uma espécie arbórea geralmente perenifólia, de ampla e plástica distribuição nas zonas subtropicais da América do Sul, dos Andes ao litoral Atlântico, de áreas secas a encharcadas, e que não possui estudos dendrocronológicos criteriosos. A fim de ampliar este conhecimento, esta dissertação investigou em uma floresta atlântica de altitude, se as camadas de crescimento tão bem demarcadas dessa espécie, são de fato anuais, se apresentam correlações com o clima ao longo do tempo, e se uma súbita liberação da competição por recursos, devido ao corte seletivo de araucárias do estrato superior da floresta, tem influencia no crescimento secundário da planta. *N. megapotamica* é abundante em formações florestais subtropicais, e pode ser promissora para estudos dendroecológicos.

Palavras chave: Dendrocronologia, distúrbios ambientais, florestas subtropicais, *Nectandra megapotamica*.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 - Perfil esquemático do corte transversal do tronco de uma árvore.....	16
Figura 2 - <i>Nectandra megapotamica</i> . Ramo florido; flor; flor em botão; ramo frutificado; corte do fruto mostrando o receptáculo e as sementes..	27
Figura 3 - Médias mensais de longo prazo da região estudada de temperatura média e precipitação.....	36
Figura 4 - Área de distribuição de <i>Nectandra megapotamica</i> . Região do estudo, na borda da Serra Geral. Estações meteorológicas e local de estudo; Mapa altimétrico do RS da mesma região..	39
Figura 5 - Características anatômicas dos anéis de crescimento em <i>N. megapotamica</i> . Sequencia típica de anéis, e clara distinção entre cerne e alborno; limite típico do anel de crescimento, com lenhos inicial e tardio bem distintos; transição entre lenho inicial e tardio difusa; sequencia de anéis recentes inconspícuos; falsos anéis; flutuações de densidade comuns nos anéis iniciais..	45
Figura 6 - Gráficos dos padrões de crescimento bruto dos 16 espécimes estudados, cada cor representando uma amostra da árvore. Valor (r) da correlação intraindivíduo, no canto superior direito de cada gráfico..	46
Figura 7 - Cronologia de crescimento de <i>Nectandra megapotamica</i> ; correlações da cronologia em janelas temporais de 30 anos, andando segmentos de 15 anos; ano inicial de liberações de crescimento; quantidade de amostras e respectiva abrangência temporal.....	47
Figura 8 - Análises de ordenação dos anos descritos pelos índices de crescimento das 14 árvores estudadas.....	47
Figura 9 - Distribuição espacial das árvores e eventos de liberação de crescimento em quatro períodos distintos.....	48
Figura 10 - Gráficos dos perfis de correlação entre variáveis climáticas precipitação e temperatura média e cronologia de índices de crescimento (PC1).....	49

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Localização e intervalo de registro dos dados climáticos nas estações meteorológicas	41
Tabela 2 - Dados dos espécimes amostrados: diâmetro na altura do peito; data estimada da formação do 1º anel da árvore, conseguinte a medula; correlação média das amostras do mesmo indivíduo; correlação entre a série média do indivíduo com o restante.	43
Tabela 3 - Estatísticas da cronologia de crescimento de <i>Nectandra megapotamica</i>	43

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1 - Unidades de Vegetação do Nordeste do Rio Grande do Sul (SSA/IBGE, 2003)....	66
Anexo 2 - Imagens de satélite da Floresta Nacional de São Francisco de Paula, RS, e do sítio da amostragem das árvores do estudo, com a localização das árvores amostradas.....	67
Anexo 3 - Materiais de trabalho. Gráfico dos índices de crescimento; trado de incremento e canudos onde se guardam as amostras em campo; mesa de medição Velmex®	68
Anexo 4 - Séries brutas médias de crescimento dos 14 indivíduos de <i>Nectandra megapotamica</i> utilizados na cronologia de crescimento	69

SUMÁRIO

1. Introdução geral.....	10
1.1 Objetivos.....	14
2. Marco teórico.....	15
2.1 Anatomia e fisiologia dos anéis de crescimento.....	15
2.1.1 Cerne e Alborno	15
2.2 Dendroecologia.....	17
2.3 Clima e vegetação.....	18
2.4 Distúrbios ambientais	19
2.5 Florestas tropicais e subtropicais da América do Sul.....	20
2.6 Floresta Ombrófila Mista	21
2.7 Geologia da Serra Geral	22
2.8 Floresta Nacional São Francisco de Paula.....	22
2.9 A família Lauraceae.....	23
2.10 O gênero <i>Nectandra</i>	25
2.11 <i>Nectandra megapotamica</i>	25
2.11.1 Aspectos morfológicos	26
2.11.2 Aspectos ecológicos	26
2.11.3 Dendrocronologia de <i>N. megapotamica</i>	28
3. ARTIGO - Dendroecologia de <i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez. (Lauraceae) em florestas subtropicais de altitude – efeitos climáticos e de distúrbios no crescimento.....	29
3.1 Introdução	31
3.2 Materiais e Métodos	35
3.2.1 Área de estudo	35
3.2.2 Coleta e preparação de amostras de madeira.....	37
3.2.3 Descrição macroscópica e datação das camadas de crescimento.....	37
3.2.4 Padrões temporais de crescimento.....	38
3.2.5 Sinais climáticos nas séries de crescimento	40
3.3 Resultados.....	41
3.3.1 Características macroscópicas dos anéis de crescimento	41
3.3.2 Idade e sua influência no tamanho das árvores	42
3.3.3 Detecção de eventos de distúrbio nos padrões de crescimento das árvores	42
3.3.4 Padrões de crescimento e sua relação com o clima em diferentes períodos.....	43

3.4 Discussão	44
3.4.1 Anatomia dos anéis de crescimento	44
3.4.2 Anéis anuais e sincronia de crescimento entre as amostras.....	50
3.4.3 Detecção dos distúrbios nas séries de crescimento	51
3.4.4 Relação do clima com o crescimento	52
REFERÊNCIAS	55
ANEXOS	66

1. INTRODUÇÃO GERAL

Frederic E. Clements, um dos pioneiros em estudos com sucessão vegetal e de trabalhos detalhados sobre as plantas como indicadores de uma série de variáveis ambientais, infere que “toda a planta é uma medida das condições em que ela cresce. Neste âmbito, é uma medida de solo e clima, e conseqüentemente um indicador do comportamento de outras plantas e animais no mesmo lugar” (Clements, 1920, p.3). Em plantas, a madeira, ou xilema secundário, pode ser uma vasta fonte de registros sobre a ecologia das espécies, passível de interpretação, principalmente por métodos dendrocronológicos, que estuda, através da análise de anéis de crescimento, as influências ambientais no desenvolvimento principalmente de árvores (Etherington 1976, Fritts 1976; Wimmer 2002; Schweingruber 2006).

A floresta atlântica brasileira, por onde *Nectandra megapotamica* tem ampla dispersão, é berço exclusivo de quase 3% de todas as espécies vegetais vasculares terrestres do planeta (Myers *et al.* 2000). Sua situação é delicada em consequência da histórica ocupação de seus planaltos e vales para o uso das terras pela agropecuária e extração de suas madeiras nobres, que reduzem a maioria de suas formações florestais a pequenos fragmentos, diminuindo sua biodiversidade e colocando em risco de extinção inúmeros organismos tipicamente florestais (Fonseca 1985; Saunders *et al.* 1991; Ribeiro *et al.* 2009). Aliado à fragmentação, evidencia-se alterações no clima que tem efeito direto sobre a distribuição, crescimento e desenvolvimento de árvores e florestas (Behling 1998, Worbes 1999, Honnay *et al.* 2002; Lewis 2006; Lenoir 2008, Zimmer e Baker 2009, Rozendaal e Zuidema 2011). Possíveis alterações na dinâmica dos ecossistemas revelam a importância do entendimento da relação do clima com o crescimento de árvores, e os padrões em longo prazo deste crescimento (Fritts 1976, Worbes 1999).

Tanto para a preservação, como para recuperação de áreas degradadas, ou planejamento de exploração sustentável da madeira de árvores, é condição indispensável o conhecimento da sua ecologia. São valiosas informações como a idade dos indivíduos, quantos anos vivem, a estrutura etária de comunidades, o ritmo de crescimento de suas populações, quais fatores ambientais circundantes podem influenciar a produção de sua biomassa (*e.g.* temperatura, precipitação, solo, competição com vizinhos), o tempo necessário para atingir determinados diâmetros, entre outras. Observa-se na literatura vigente a escassez deste conhecimento a cerca de muitas espécies. De maneira prática e barata, estudos

dendrocronológicos podem prover estas informações (Fritts 1976; Schweingruber 1996; Botosso & Mattos 2002; Worbes *et al.* 2003; Oliveira 2007).

Dendrocronologia é o método científico que verifica a idade cronológica de plantas através do incremento anual diamétrico de vegetais, os anéis de crescimento, ou anéis anuais. Este incremento provém do câmbio vascular, meristema que funciona de maneira intermitente: ativo, durante condições favoráveis; e quiescente, quando desfavoráveis (Mauseth, 1988). O que o ativa? O que o quiesce? Este é o escopo da dendroecologia. O entendimento de o porquê as variações anuais do incremento em espessura de uma população de árvores ocorrem da forma que ocorrem. Estudos dendroecológicos mostram que as variáveis climáticas temperatura e precipitação, em regra, tem significativa influência no crescimento destes vegetais. Identificada a correlação do clima com o crescimento, anéis anuais possibilitam a análise das oscilações naturais climáticas do passado, e assim tentar seu entendimento e previsão de cenários futuros para o clima e vegetação (Fritts 1976, Schweingruber 1996, Villalba *et al.* 1998, Esper *et al.* 2002).

Nas regiões de clima temperado a sazonalidade de temperaturas bem definida, verões quentes e invernos muito rigorosos, demarca com resolução calendária anual precisa o crescimento das árvores (Fritts, 1976; Roig 2000). No cinturão tropical a ótica dendrocronológica é outra. A maioria das espécies tropicais não apresenta anéis de crescimento distintos, provavelmente em resposta a variações climáticas sazonais menos abruptas, insuficientes para interromper a atividade metabólica da planta, sendo rara a formação anual de anéis em áreas com umidade e temperaturas constantes (Worbes 1999, Alves e Angyalossy-Alfonso, 2000). Entretanto, a maioria das regiões tropicais do planeta apresenta sazonalidade climática de caráter anual, determinada pela disponibilidade hídrica (Worbes 1995). Padrões sazonais de incremento radial e índices de precipitação estão diretamente relacionados em muitas espécies tropicais (Schöngart *et al.* 2006), sendo a dendrocronologia difundida na porção tropical do planeta há mais de um século (Jacoby 1989; Worbes 2002). Grande parte destes estudos se preocupou em identificar espécies sensíveis a formação de anéis de crescimento e sua anatomia, ou sem análises dendroecológicas mais aprofundadas. Entretanto, nas últimas décadas aumenta exponencialmente o número de pesquisas dendroecológicas em regiões tropicais (Jacoby 1989, Stahle 1999, Tomazello Filho *et al.* 2000, Oliveira 2007, Schöngart *et al.* 2004, 2006).

A região amazônica concentra a maioria dos estudos dendroecológicos no Brasil (Oliveira, 2007). Em florestas sujeitas a pulsos de inundações, como várzeas e igapós, espécies decíduas e semi-decíduas, em situações anaeróbicas de alagamento, reduzem a atividade de

suas raízes, o que leva a diminuição hídrica nas folhas e sua conseqüente queda, culminando na dormência cambial e formação dos anéis (Worbes 1995; Schöngart *et al.* 2002, 2004). Em florestas de terra firme, é a escassez de água, e não o excesso dela, que induz a dormência cambial (Vetter e Botosso 1989). Florestas tropicais paludosas da Mata Atlântica mostram padrões semelhantes aos amazônicos, com taxas de crescimento de espécies relacionadas com os regimes de inundação, e outras variáveis como fotoperíodo e ritmos endógenos da espécie (Callado 2001; Callado *et al.* 2004). Os processos fenológicos da planta, em geral, são também controlados pela sazonalidade. Eventos como a maturação de brotos, florescência e frutificação, frequentemente estão associados a estágios específicos da atividade cambial, sendo possível obter informações úteis do momento e comportamento do crescimento xilemático apenas através de observações do desenvolvimento fenológico (Fritts 1976).

Nas regiões subtropicais a disponibilidade hídrica, não tão abundante quanto nos trópicos, ainda influencia o crescimento de algumas espécies; porém, nestas latitudes, a variação das temperaturas já não é tão pouca como nos trópicos, e pode exercer efeito regulador no incremento radial de árvores (Roig 2000; Oliveira *et al.* 2009). Um amplo estudo anatômico de espécies lenhosas no Brasil indica que a formação de anéis de crescimento se associa positivamente às condições climáticas subtropicais (Alves e Angyalossy-Alfonso 2000, Jacoby 1989, Oliveira *et al.* 2010). Os poucos estudos dendroecológicos nesta região concentram-se em áreas de altitude, onde a maior amplitude térmica e menor valor absoluto das temperaturas comparado com áreas planas, melhor demarcaria a sazonalidade do crescimento das árvores. Em matas subtropicais de altitude nos Andes argentinos o crescimento radial de quatro espécies de angiospermas relaciona-se positivamente com a precipitação, e negativamente com a temperatura. Nestas áreas, verões quentes são geralmente secos, o que aumenta a evapotranspiração, reduzindo a disponibilidade hídrica da planta, aumentando a relação inversa entre as temperaturas do verão e o incremento anual (Morales *et al.* 2004). Na Nova Zelândia subtropical, padrões semelhantes de incremento radial foram encontrados em para a conífera *Agathis australis* (Buckley *et al.* 2000). No planalto costeiro subtropical da América do Sul, onde os índices pluviométricos são maiores que os encontrados na encosta dos Andes, só duas publicações científicas trazem registros de longo-prazo de incremento anual. Oliveira *et al.* (2009) verificou, na mesma área do presente estudo, correlação positiva do crescimento da conífera *Araucaria angustifolia* com as variações de temperatura e fotoperíodo, resultado esperado visto que as coníferas tem seu desenvolvimento como espécie em regiões temperadas de forte sazonalidade desta variáveis.

No Rio Grande Sul em baixa altitude, Spathelfetal. (2010) realizaram estudos com as angiospermas *Ocotea pulchella* (cinco espécimes) e *Nectandra megapotamica* (dois espécimes), e verificaram a presença de anéis bem demarcados em ambas espécies, sendo significativa a sincronia de crescimento de quatro espécimes da *Ocotea pulchella*, indicativo da regulação macroclimática anual. Em florestas de altitude próximas a área de estudo, Ávila e Oliveira (dados não publicados) verificaram que o crescimento da Laurácea *Ocotea pulchella*, espécie filogeneticamente muito assemelhada à *Nectandra megapotamica*, é positivamente influenciado pela disponibilidade hídrica durante o período vegetativo e por temperaturas mais elevadas no fim da estação de crescimento. Bem como, na mesma região, Rauber *et al.* (dados não publicados) verificaram padrões semelhantes no crescimento de *Cedrela fissilis*, com a espécie mostrando uma maior correlação entre o crescimento com a precipitação do período de dezembro a abril do ano anterior, e com a temperatura mínima do período de dezembro a março do ano anterior.

Nectandra megapotamica está distribuída ao longo da porção central do continente sul-americano, estabelecendo-se desde a margem do oceano Atlântico até altitudes de dois mil metros na costa leste andina (Fig. 4). Encontra-se em todas as formações florestais do Rio Grande do Sul, sendo espécie representativa dos bosques e sub-bosques da floresta atlântica de araucárias no sul do Brasil (Klein 1974; Longhi 2005; Zanon *et al.* 2009). Típica de matas secundárias, de estágios iniciais a tardios, é considerada importante espécie para reflorestamentos devido a este caráter pioneiro em capões de mata, além de atrativa de avifauna, meio dispersor de suas sementes (Francisco & Galetti 2002; Longhi 2005; Machado *et al.* 2006). A análise anatômica das amostras de lenho de *N. megapotamica* coletadas para este estudo mostra camadas de crescimento bem demarcadas, característico de muitas lauráceas em florestas de altitude no planalto do Rio Grande do Sul (observação pessoal), e que esperamos, em vista dos três trabalhos anteriormente citados, sejam anéis anuais de crescimento. Caso *N. megapotamica* se mostre apta para estudos dendroecológicos, sua ampla distribuição geográfica talvez permita análises dendrocronológicas em regiões e latitudes diferentes. Visando ampliar um pouco o conhecimento da ecologia de espécies arbóreas nestes ambientes, e se possível ajudar a consolidar o ramo da dendrocronologia (sub)tropical, concentramos nossas análises nas relações do crescimento vegetal arbóreo com variáveis climáticas e ambientais, como eventos de distúrbio, neste caso a abertura de clareiras na mata, em vista do corte seletivo de árvores dominantes como as araucárias.

1.1 Objetivos

- 1) avaliar o sincronismo de crescimento dentre indivíduos de *Nectandra megapotamica* em uma floresta subtropical úmida de altitude;
- 2) analisar se existe alguma influência do clima regional na taxa de crescimento das árvores desta espécie;
- 3) avaliar a existência de indícios de distúrbios nos padrões de crescimento dos indivíduos amostrados;
- 4) avaliar a resposta de crescimento dos indivíduos ao sinal climático, antes e após distúrbios.

2. MARCO TEÓRICO

2.1 Anatomia e Fisiologia do Anel de Crescimento

Gimnospermas e angiospermas eudicotiledôneas são grupos taxonômicos geralmente bons formadores de anéis de crescimento (Oliveira, 2007). Na maioria das espécies que possuem crescimento secundário, as células do lenho ou xilema secundário são adicionadas pelo câmbio meristemático para o interior do tronco e, ao se expandirem durante a maturação, empurram este câmbio radialmente para fora. Em um anel de crescimento típico normalmente distinguem-se duas partes: lenho inicial e lenho tardio, geralmente distintos à vista desarmada. O primeiro corresponde ao crescimento da árvore no início do período vegetativo, normalmente após despertarem do período de dormência em que se encontravam. As células da madeira nesta etapa caracterizam-se por suas paredes celulares finas e lumes grandes, conferindo uma coloração clara ao conjunto. Já o lenho tardio apresenta paredes mais espessas e lumes menores, distinguindo-se do lenho anterior por apresentarem tonalidade mais escura. Essas diferenças ocorrem devido à intensidade da atividade fisiológica, que paulatinamente decresce com a aproximação do fim do período vegetativo (Burger & Richter, 1991).

A constituição anatômica da madeira das gimnospermas é mais “simples”, ou menos especializada do que a das angiospermas, que apresentam um número maior de caracteres para a identificação. Os componentes estruturais comuns do lenho de angiospermas dicotiledôneas são compostos por vasos, com diferentes placas de perfuração, pontoações e poros; parênquimas axiais, paratraqueais ou apotraqueais; fibras; parênquimas radiais, homogêneos ou heterogêneos; traqueoides vasculares e traqueoides vasicêntricos (Burger & Richter, 1991). A análise da presença, e disposição destes elementos constitui importante artifício para a identificação de madeiras (Botosso 2011; Zenid e Ceccantini 2007). As características anatômicas e conspicuidade dos anéis dentre indivíduos de uma espécie podem sofrer variações em decorrência de diferentes variáveis ambientais, que sempre mudam de um local para outro, dificultando o trabalho de identificação pelos taxonomistas (Schweingruber, 1996).

2.1.1 Cerne e Alburno

Schweingruber e colaboradores (2006), explicam que uma planta adulta contém muito

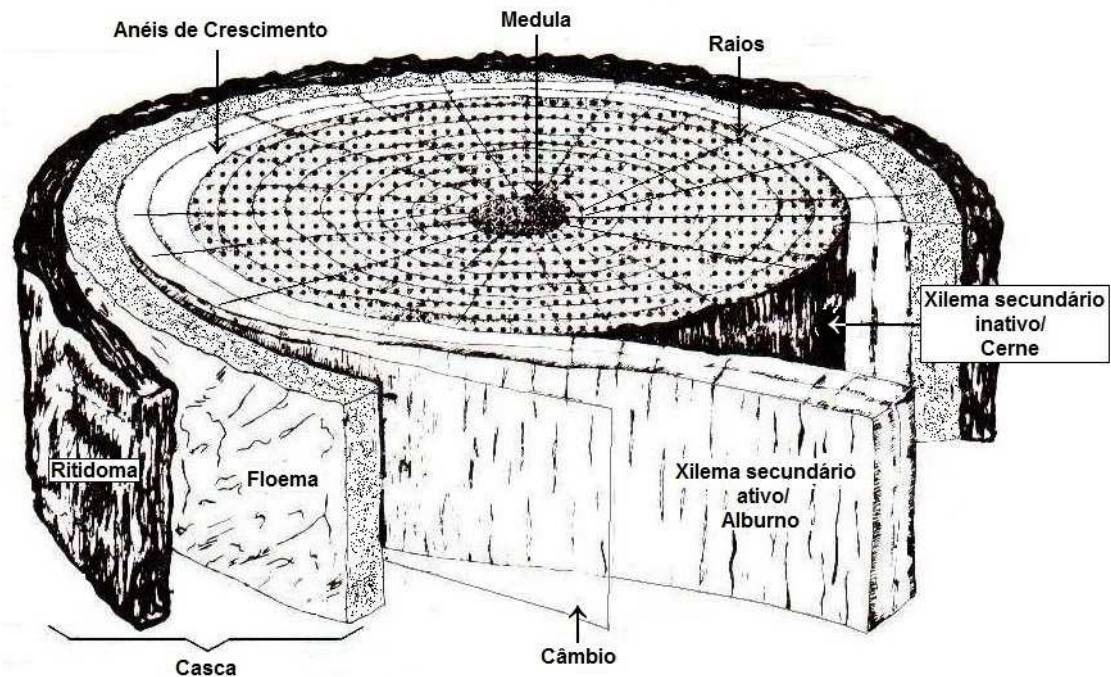


Figura 1- Perfil esquemático do corte transversal do tronco de uma árvore. Fonte: adaptado de Burger e Richter 1991.

mais células que uma planta jovem, e deveria compensar esse crescimento com um metabolismo mais eficiente. Uma maneira possível de aumentar a oferta de carboidratos é a produção de mais células fotossinteticamente ativas. Entretanto, o crescimento ainda mais rápido de células não-fotossintetizantes, derivadas para outras funções em raízes, caule e folhas, fez com que muitas espécies, para manter o balanço de carbono positivo, programassem a morte de células. Deste modo, apenas a camada mais externa de células do xilema secundário, mais jovem, mantém as funções fisiológicas de crescimento e assimilação. Já a parte interna do xilema, vítima da apoptose, apesar de metabolicamente morta, tem a função física de manter a estrutura da árvore. Visto que a longevidade do indivíduo aumenta o risco de danos na sua estrutura e ataques por decompositores, principalmente fungos, observa-se, antes da morte programada, em muitas árvores, a liberação de uma resina composta por substâncias fenólicas que protegem a planta deste ataque, tornando a madeira mais resistente, e o que também confere maior valor econômico para a porção. Em grupos de gimnospermas, existem estruturas exclusivas para a liberação desta resina, os tubos resiníferos. A zona quimicamente protegida com resina é o cerne, ou xilema secundário inativo, enquanto a parte ainda viva é o alburno, ou xilema secundário ativo, geralmente de coloração mais clara. Em muitas espécies a coloração e limites destas partes são muito contrastantes (Schweingruber *et*

al. 2006). Em que momento o cerne começa a ser formado, quais as proporções de xilema secundário ativo e inativo, eventuais relações destas proporções com fatores externos, são informações praticamente inexistentes.

2.2 Dendroecologia

Tentar entender como uma porção de fatores influencia o crescimento das árvores, é o grande desafio da dendroecologia. O crescimento de cada indivíduo é resultado da interação complexa de fatores externos (*e.g.* luz, água, temperatura, dióxido de carbono, oxigênio, minerais do solo, vento, poluição, avarias à copa, caule ou raiz), condições internas (*e.g.* reserva energética disponível, minerais, hormônios, enzimas, água) e processos fisiológicos, sendo praticamente impossível quantificar cada fator isoladamente. Contudo, a partir de registros ambientais, registros das condições internas e estrutural de plantas, muitas inferências válidas podem ser feitas. Explorando essas variáveis, a dendroecologia ramifica-se em diversos subcampos, analisando a influência no crescimento secundário em árvores de fatores como a água, a neve, o vento, o fogo, movimentos glaciais, vulcanismo, influência de animais, de parasitas, de espécimes vizinhos, a influência do homem, entre outras. No ramo da arqueologia, anéis de crescimento são capazes de datar eventos pré-históricos, ao correlacionar padrões de anéis largos e estreitos registrados, por exemplo, em vigas de madeiras utilizadas em ruínas astecas, com cronologias de crescimento da região, que se estendam até o momento em que ambas correlacionem os padrões de largura dos anéis, determinando deste modo, a época do achado. A dendrohidrologia pode revelar, através de análises de árvores ribeirinhas, informações como a duração, magnitude e frequência de eventos hidrológicos (ver Schweingruber 1996). Seu maior e mais pesquisado ramo é a dendroclimatologia, sendo variáveis climáticas, aparentemente, as grandes reguladoras do desenvolvimento vegetal. A existência de espécies seculares e até milenares que registram anualmente as variações do clima no seu xilema, estendem e melhoram as estatísticas existentes da variabilidade climática, cujos registros feitos pelo homem raramente antecedem um século. Analisar as oscilações naturais do clima no passado nos dá subsídios para tentar entender e prever cenários climáticos e vegetacionais futuros (Fritts 1976, Schweingruber 1996, Esper *et al.* 2002, Villalba *et al.* 1998).

Apesar da existência de registros dendroclimáticos milenares, estas informações são apenas de locais específicos do globo, massivamente do hemisfério norte. Registros das variações do clima na América do Sul tropical propiciados pela dendrocronologia parecem

ultrapassar a incipiência (Jacoby 1989; Roig 2000; Callado *et al.* 2001; Worbes 2002), com grupos de estudo em diferentes regiões do continente, porém ainda em vias de concretizar um levantamento denso e amplo destas variações nas diversas regiões continentais.

2.3 Clima e Vegetação

O clima é o principal regulador do crescimento e desenvolvimento dos vegetais, moldando o arranjo dos biomas assim como a distribuição das espécies ao longo do globo (Walter 1972 *apud* Brack 2002). Grande parte do que se observa na distribuição atual das espécies representa as etapas de recuperação frente a ciclos de aquecimento e resfriamento bem pronunciados ocorridos no passado (Begon *et al.* 2008). Apenas no pleistoceno, estima-se, com base em testemunhos de gelo de milhares de anos, que podem ter ocorrido 16 ciclos glaciais, cada um com duração em torno de 125 mil anos – períodos de resfriamento de 50 a 100 mil anos, intercalado com períodos de aquecimento de 10 a 20 mil anos, quando as temperaturas aumentavam até valores próximos aos atuais (Woodward *et al.* 2004; Begon *et al.* 2008). Desde o último máximo glacial passaram 18 mil anos e o que acontecerá com o clima no decorrer das próximas décadas é tema de grande discussão.

Estudos fitogeográficos, paleopolínicos e de microfósseis mostram que comunidades florestais acompanharam as variações do clima ao longo do Quaternário, retraindo-se para as regiões mais favoráveis nas eras glaciais, e se expandindo nos períodos interglaciais (Rambo 1953, 1956; Burnham e Graham 1999). No sul do Brasil, entre 14 e 10 mil anos atrás, no fim do último período glacial, os campos dominavam as áreas do planalto, acredita-se, devido a climas mais secos, estando as árvores refugiadas no fundo de vales onde a oferta de água era maior. Há três mil anos, os registros mostram o avanço destas florestas de galeria sobre as áreas de campo, o que indica uma possível mudança para um clima mais úmido, e que confere a paisagem a fisionomia de mosaico hoje observada (Behling 1997, 1998, 2001 *et al.*; Ledru *et al.* 1998; 2009). No planalto sul-brasileiro, nos últimos mil anos o avanço das florestas sobre o campo se intensificou (Oliveira & Pillar 2004), entretanto, surgiu o fator antrópico, contrapondo-se a este processo.

Nos últimos 250 anos aproximadamente, mudanças bruscas das condições climáticas acarretaram em significativas mudanças nos ecossistemas (Bazzaz 1996; Lenoir 2008; Zimmer e Baker 2009). No ano de 2013 as emissões globais de dióxido carbono chegaram ao volume recorde de 36 bilhões de toneladas, um aumento de 2,1% em relação a 2012, e de 61% em relação a 1990 (Le Quéré *et al.* 2013). É muito provável que este dióxido de carbono,

mais o metano e óxido nitroso, proveniente das atividades antrópicas como o uso de combustíveis fósseis e mudanças no uso da terra, sejam os causadores de diversas anomalias climáticas registradas. Dentre estas, destacam-se o aumento das temperaturas globais médias – sem precedentes nos últimos 800 mil anos; o derretimento de geleiras e glaciais, principalmente no Ártico; mudanças generalizadas na quantidade de precipitação e salinidade do oceano; mudanças nos padrões do vento, que alteram as trajetórias das tempestades extratropicais e os padrões de temperatura em ambos os hemisférios; e a maior incidência de eventos climáticos extremos, como secas, precipitação extrema, ondas de calor, e intensidade de ciclones tropicais (IPCC 2007, Marengo *et al.*, 2009). Estas mudanças na atmosfera e biosfera atingiram um ponto no qual cientistas agora se referem a uma nova época geológica – o *Antropoceno* (Crutzen 2002 *apud* Lewis 2006).

Modelagens climáticas sugerem um aumento das temperaturas médias e da precipitação para o sul do Brasil ao longo das próximas décadas, e, neste panorama, o desenvolvimento florestal é beneficiado na região, mantendo a expansão das florestas subtropicais sobre os campos em direção as maiores latitudes (Dias *et al.* 2007; IPCC 2007; Labraga 1997; Oliveira *et al.* 2009; Torres e Marengo 2012). O grande desafio dos ecólogos é tentar prever os efeitos do aquecimento global sobre as espécies e comunidades, sendo esperado aumentos nas taxas de extinção e colonização nos limites norte e sul de distribuição dessas (Honnay *et al.* 2002; Saetersdal 1998). Evidências sugerem que nas últimas décadas a influência do aquecimento nos trópicos tem se amplificado com a altura, podendo assim o impacto de futuras alterações climáticas ser proporcionalmente mais perceptível nestas regiões (Beniston 1997).

2.4 Distúrbios Ambientais

Comunidades de plantas são estruturalmente dinâmicas, e este dinamismo é controlado, em quase todos os ecossistemas, por distúrbios naturais – eventos que causam uma mudança estrutural abrupta em comunidades. Fogo, vento, tempestades, raios, nevascas, deslizamentos de terra, inundações, movimento de dunas, processos aluviais, flutuações da temperatura e da precipitação, além das perturbações bióticas, acentuadamente as humanas, são alguns dos agentes causadores de distúrbios (White 1979; Bergeron 2002). Em florestas temperadas da América do Norte, o fogo e a desfoliação pelo ataque de insetos são considerados os maiores responsáveis por estas perturbações (Bergeron 2002). As taxas de mudança, entretanto, variam consideravelmente, dependendo da intensidade, duração e

frequência do distúrbio, e dos atributos que estão sendo avaliados. Geralmente as mudanças que seguem grandes distúrbios são determinadas por um complexo conjunto de interações sítio-específicas como histórico da paisagem, estrutura da área, composição das espécies regionais incluindo invasoras, e história de vida das espécies (White 1979; Pickett *et al.* 1987 in Chazdon *et al.* 2007). Estes distúrbios afetam a planta de diversas maneiras, sendo, em plantas lenhosas, o crescimento diamétrico um dos caracteres mais suscetíveis de serem afetados por distúrbios locais (Nath *et al.* 2006; Dobbertin 2005).

Nos trópicos, a dendroecologia vem sendo aplicada para avaliar a influência de distúrbios na dinâmica de crescimento florestal (Worbes *et al.* 1992; Van Goenendael *et al.* 1996; Worbes 2002). Variações históricas de liberação ou supressão do crescimento nas cronologias de anéis são utilizadas para identificar a ocorrência de distúrbios no ambiente, naturais ou causados pelo homem, e o seu impacto no crescimento de indivíduos e na estrutura de comunidades (Rubino e McCarty 2004). Distúrbios ambientais, principalmente antrópicos, são culturais e constantes em todas as formações florestais brasileiras. A fragmentação de habitats e o corte seletivo de espécies economicamente visadas modificam a situação ecológica de muitos indivíduos. Alterações no microclima interior das matas, e a remoção de árvores emergentes e/ou dominantes talvez possam alterar a maneira como a planta responde a nova situação ecológica.

2.5 Florestas Tropicais e Subtropicais da América do Sul

Das cerca de 250 mil espécies vasculares conhecidas no planeta, 170 mil ocorrem nos trópicos e subtropicais. Muitas destas ocorrem nas florestas úmidas da América do Sul, a maioria na Amazônia. Apenas na Colômbia, Equador e Peru são registradas em torno de 40 mil espécies (Gottlieb *et al.* 1996 in: Brack 2006). As três famílias com maior riqueza específica são Fabaceae, Myrtaceae e Lauraceae, e destacam-se famílias essencialmente tropicais como Arecaceae, Annonaceae, Moraceae, Meliaceae, Melostomataceae, entre outras, sendo também representativas da composição arbórea da região subtropical (Rambo 1950). Em direção as latitudes subtropicais, as baixas temperaturas impediram o avanço de muitas espécies tropicais, reduzindo a riqueza para o sul de forma gradativa (Gentry 1988). Além de adaptações morfológicas que espécies desenvolveram rumo ao sul, muitas, neste processo evolutivo, incorporaram uma fase de dormência vegetativa vinculada à estação fria (Walter 1972 *apud* Brack 2002). Na zona neotropical, fora do território amazônico, regiões de clima

tropical ou subtropical apresentam maior ou menor estacionalidade, caracterizadas pelo déficit hídrico ou as baixas temperaturas invernais, caso da Floresta Atlântica brasileira.

A Mata Atlântica é a segunda maior área de floresta tropical das Américas, e considerada um dos biomas mais ricos em biodiversidade do planeta, com alto nível de endemismos – das cerca de 20 mil espécies vasculares de plantas existentes no bioma, 8 mil são endêmicas. Considerado *hot spot* mundial de biodiversidade, abrange regiões tropicais e subtropicais entre as latitudes 3° e 31° sul, desde o Rio Grande Norte até o norte do Rio Grande do Sul. Apesar de apresentar fitofisionomias distintas e constituição muito heterogênea em suas diversas sinúrias, a influência direta da umidade trazida pelos oceanos permite a sua classificação em um só bioma (Myers 2000; IBGE 1992). Cerca de 70% da população brasileira reside em municípios existentes sobre o domínio desse bioma, restando em torno de 7% da sua cobertura original (Myers, 2000).

2.6 Floresta Ombrófila Mista

Floresta Ombrófila Mista é uma das formações vegetais do bioma Mata Atlântica, distribuída predominantemente em ambientes montanos do sul do Brasil, cujo elemento principal é a conífera *Araucaria angustifolia*. Esta, junto com a outra conífera *Podocarpus lambertii*, é considerada espécie relictual dentro do *craton* geológico do Rio Grande do Sul, pois refletiam uma flutuação climática bem diferente da atual. Possivelmente estavam ligadas a “plataforma paleozóica” da África-Antártica, e com a deriva continental, essas espécies se refugiaram em ambientes propícios misturando-se com as angiospermas migrantes das áreas tropicais, fator responsável pela denominação de floresta “mista” (Veloso e Góes-Filho 1982).

As condições térmicas são fator determinante da sua área de abrangência: verões amenos, invernos frios, e precipitação abundante e bem distribuída ao longo do ano, com exceções na região setentrional da sua distribuição (Nimer 1989). Cerca de 40% das árvores destas florestas são compostas pela conífera *Araucaria angustifolia*, espécie dominante e tipicamente emergente, e que está associada a uma variedade de espécies arbóreas latifoliadas e a outras duas coníferas, *Podocarpus lambertii* e, ao norte da região de distribuição destas florestas, em menor número, *Podocarpus sellowii* (Bittencourt, 2007). A Floresta Ombrófila Mista mantém relações dinâmicas com as formações vegetais adjacentes, como Florestas de encosta como a Ombrófila Densa (Floresta Atlântica *stricto sensu*) e Estacional Semidecidual, assim como os Campos Sulinos dos planaltos do sul do Brasil, que ocorrem como manchas expressivas dentro do seu domínio. Os principais grupos formadores da Floresta Ombrófila

Mista são de origem temperada (*e.g.* Winteraceae, Cunoniaceae, Berberidaceae, além das próprias coníferas); e elementos de origem tropical, tolerantes ao frio (*e.g.* Lauraceae, Myrtaceae, Meliaceae, Elaeocarpaceae e Dicksoniaceae) (Rambo 1956ab; Waechter 2002; Oliveira-Filho *et al.* 2013). A floresta das araucárias é formada geralmente por um conjunto vegetacional bastante heterogêneo. De acordo com Klein (1974), a floresta pode ser dividida em quatro estratos bem definidos: o estrato das megafanerófitas, formado exclusivamente pelas araucárias com 30 a 45 metros de altura; o estrato das Macrofanerófitas, com árvores de 15 a 30 metros, onde se inclui *Nectandra megapotamica*; o estrato das Mesofanerófitas, com árvores de 5 a 12 metros; e o estrato das Manofanerófitas, abrangendo arbustos e ervas até 3 metros de altura. Estas formações foram praticamente dizimadas nos últimos 100 anos devido à exploração madeireira e agricultura, estando reclusas atualmente a pequenos fragmentos, e restando apenas 6% da superfície original, sendo raras as manchas com mata virgem (Koch 2002).

2.7 Geologia da Serra Geral

Há aproximadamente 450 milhões de anos, quando a vida vegetal iniciava seu estabelecimento fora dos oceanos, o continente Gondwana, porção sul daquilo que um dia foi o supercontinente Pangea, começa a fragmentar-se formando os continentes que hoje compõem o hemisfério sul do planeta. Nesse período turbulento aconteceram os principais fenômenos formadores da Serra Geral na porção sul brasileira. Durante 300 milhões de anos, sucessivas efusões de rocha vulcânica separaram o continente africano do continente sul-americano, resultando na formação do Oceano Atlântico. Na porção de terra neotropical, as sobreposições dos derramamentos originaram uma grande formação basáltica, exposta nos últimos 145 milhões anos a ação destruidora de agentes erosivos como a temperatura, vento, e água, que lapidam o que conhecemos hoje como a Formação Serra Geral. Sua geomorfologia assim como seus ambientes encontram-se em permanente transformação (Rambo 1956b; Verdum *et al.* 2004; Teixeira *et al.* 2009).

2.8 Floresta Nacional de São Francisco de Paula

Área núcleo da Reserva da Biosfera da Mata Atlântica, a Floresta Nacional de São Francisco de Paula está estrategicamente inserida no Corredor Ecológico do Rio dos Sinos, entre os Corredores Ecológicos dos Rios Caí e Tainhas sendo considerada uma região de alta

prioridade para a conservação (Myers 2000; Brasil-MMA 2000). Reduto representativo de mosaicos ambientais, a área fica próxima ao paralelo 30° sul, limite austral de abrangência de espécies tipicamente tropicais no continente (Rambo 1950; Waechter, 1985). O relevo é ondulado na parte norte, onde atinge 930 m de altitude. Na parte sul ele é acidentado, formando cânions com mais de 100 m de profundidade, como nas calhas do Arroio Lajeado e nos perais do Macaco Branco (Rosario 2001)(Anexo 2).

Floresta Nacional é uma categoria das Unidades de Conservação de Uso Sustentável, que permite o uso múltiplo sustentável dos recursos florestais (Brasil 2000). A Flona-SFP destina grande parte de sua área ao cultivo de *Pinus* spp., *Eucaliptus* spp., e *Araucaria angustifolia* para exploração da madeira. A mata nativa nesta Unidade representa 56% da área, entretanto, de forma descontínua, entremeada pelos reflorestamentos, inclusive em áreas que originalmente eram campos, apresentando estrutura de mosaico. A floresta nativa é composta por manchas bem preservadas e manchas que sofreram corte seletivo entre 1945 e 1987 (Souza *et al* 2008). A composição destas matas muda marcadamente com a sua fase de desenvolvimento ou estágio de sucessão. Longhi *et al.* (2006) indicaram as matas secundárias tendo como espécies indicadoras *Nectandra megapotamica*, *Cryptocarya aschersoniana*, *Sebastiania commersoniana* e *Ocotea pulchella*.

2.9 A Família Lauraceae

Lauraceae é uma família majoritariamente pantropical, com poucos membros de distribuição em regiões temperadas, pertencente à divisão Magnoliophyta (Angiospermae), ordem Laurales. Atualmente estima-se a existência de 2500 a 3000 mil espécies, subordinadas a 55 gêneros aproximadamente, visto que o número exato depende do conceito genérico adotado (Rohwer 1993; Chanderbali *et al.* 2001; APGIII 2009). Suas espécies são arbóreas e arbustivas, com exceção do gênero *Cassytha*, uma erva parasita (Werff & Richter 1996). Considerada uma família basal (APG III 2009), foi taxonomicamente dividida por Werff e Richter (1996) em três tribos: Laureae, Cryptocaryeae e Perseeae. A diversidade taxonômica da família é mais bem representada nos trópicos e subtropicais da América e Ásia, na ilha de Madagascar e na Austrália, formando importante grupo na constituição de ecossistemas nestas regiões (Richter 1981). É uma família economicamente importante, visto que muitas espécies apresentam madeira de alta qualidade, sendo muitas espécies passíveis de extração de óleos aromáticos para fins medicinais e na indústria (Werff & Richter 1996; Marques 2008). Lauraceae é considerada uma família de difícil identificação, onde a maioria das espécies,

assim como a maioria dos gêneros, não pode ser precisamente distinta apenas através de estruturas vegetativas, e suas características florais podem ser bem indistintas (Werff 1991; Rohwer 1993). Geneticamente, com exceção dos gêneros *Hypodaphnis* e *Cassytha*, é baixa a divergência dentre as espécies da família (Rohwer 2000).

No continente americano a família está representada por cerca de 30 gêneros, e apresenta grande amplitude ecológica, distribuindo-se por florestas encharcadas ou secas, desde o nível do mar, onde são observadas como relevantes componentes das florestas de terras baixas, até grandes altitudes, onde podem ser elemento dominante em floras montanas (Gentry 1988; Chanderbali *et al.* 2001). A tribo Perseeae engloba a maioria dos gêneros neotropicais (*e.g.* *Ocotea*, *Nectandra*, *Aniba*, *Licaria*, *Pleurothyrium*) e é retratada, entre outras características, pela ausência de parênquima marginal e a onipresença de fibras septadas. Na Mata Atlântica, em muitas ocasiões é a família mais representada, tanto em número de espécies quanto de indivíduos (Souza e Lorenzi 2005). Em Floresta Ombrófila Mista, muitas espécies de Lauraceae estão entre as mais comuns na estrutura da floresta, compondo o dossel e subdossel desta, sendo predominantes no estrato das macrofanerófitas (Klein 1974; Canalez 2006; Longhi *et al.* 2006; Gomes *et al.* 2008).

A estrutura da madeira das lauráceas é considerada notavelmente uniforme, com uma combinação de caracteres anatômicos que permitem facilmente sua distinção em relação a outras famílias. Dentre os mais significativos destacam-se a porosidade difusa, raios estreitos, e parênquima paratraqueal (Stern 1954; Richter 1985). Análises anatômicas do xilema secundário de uma grande variedade de lauráceas no Neotrópico mostram que a família forma camadas de incremento distintas, geralmente caracterizadas pelo achatamento radial das fibras e maior espessamento das paredes celulares (Oliveira *et al.* 2001; Tomazello Filho *et al.* 2004, Alves e Angyalossy 2000; León 2001; León e Pernia 2000, 2001). Estudos dendrocronológicos mais aprofundados com espécies de Lauráceas praticamente inexitem na literatura científica (Spathelf *et al.* 2000, 2010), apesar de publicações mostram camadas de crescimento anuais em algumas espécies de Lauráceas (Schöngart *et al.* 2002; Lisi *et al.* 2007; Mattos *et al.* 1999, 2007). Em vista do grande número de espécies de Lauraceae, em regiões da América do Sul que possuem sazonalidade climática bem definida, é possível cogitar a hipótese das camadas de incremento de espécies da família nestas regiões serem anéis anuais de crescimento.

2.10 O Gênero *Nectandra*

Nectandra é um gênero exclusivo da América tropical e subtropical, pertencente a tribo Perseeae, constituído atualmente por cerca de 120 espécies, segundo maior gênero no Neotrópico, atrás de *Ocotea*, que possui no mínimo 300 espécies (Rohwer 2000; Werff 1991). O termo *Nectandra* vem do grego *néctar* (néctar) e *anér* (homem). Descrito por Rottboell em 1778, suas espécies se distribuem ao longo da América tropical e subtropical, desde o México e Flórida nos EUA até o Uruguai e Norte da Argentina. Seu centro de diversidade se encontra nas falhas orientais dos Andes e da região da Amazônia Peruana. Encontradas numa grande variedade de habitats, a maioria de suas espécies são árvores de bosques úmidos a muito úmidos, tanto em terrenos de baixa altitude quanto em ambientes montanos até 3000 m (Rohwer 1993).

O gênero tem como as principais características florísticas e vegetativas identificadoras o arranjo dos seus sacos polínicos, e a estrutura do indumento, respectivamente. Esta é invariavelmente unicelular e não apresenta ramificações, porém, dentre as espécies do grupo existe uma grande variedade no tamanho, estrutura, orientação e densidade dos pelos. Com os anos, geralmente o indumento se perde, entretanto, raramente a planta toda. Muitas espécies têm pelos visíveis apenas com microscópio estereoscópico, sendo aparentemente glabras e descritas como glabras em chaves de identificação (Rohwer 1993). Outra característica diagnóstica é a disposição dos locelos em arco. Filogeneticamente, o gênero provavelmente seja parafilético, mais proximamente relacionado com *Pleurothyrium* com as espécies neotropicais de *Ocotea* (Rohwer 2000; Chanderbali *et al.* 2001). Assim como a família, o gênero é distinto formador de camadas de incremento no xilema secundário, definidos pelo engrossamento da parede das fibras no lenho tardio (León e Pernia 2001; Oliveira *et al.* 2001)

2.11 *Nectandra megapotamica* (Spreng.) Mez.

O epíteto *megapotamica* vem do grego *mega* (grande) e *potamós* (rio), homenagem ao estado do Rio Grande do Sul, onde se encontra distribuída por todas as formações florestais. Em tupi-guarani é conhecida como *caá-ema* – árvore de cheiro (Carvalho 2006). *Nectandra megapotamica* é referenciada como agressiva na recolonização de áreas abandonadas pela atividade agrícola e pela importância na composição florística de diversas formações florestais, principalmente do sul e sudeste brasileiro (Della-Flora *et al.* 2004; Longhi *et al.*

2006). De acordo com as referências consultadas, a espécie distribuí-se em regiões extra-amazônicas, entre as latitudes 14 e 35° S no continente sul-americano (Fig.4A).

2.11.1 Aspectos Morfológicos

Árvore de até 30 m de altura e 40 a 80 cm de diâmetro, com nítida diferença entre alburno, amarelo-ócreo, e o cerne, castanho, mais claro quando recém cortado, tornando-se depois castanho-escuro. Seu tronco geralmente é um pouco tortuoso, levemente acanalado, de fuste curto de 6 a 8 metros, e casca escura com escamas descamantes, que deixam cicatrizes ao se desprenderem, importante característica diferencial de outras lauráceas. Tem ramificação racemoso-dicotômica irregular e copa arredondada ou alongada com folhagem densa. A casca possui espessura de até 10 mm. As folhas são aromáticas, alternadas simples, de bordos inteiros, pecíolo de 0,5-1,5 cm de comprimento, subcoriáceas, pinatinervadas, lanceoladas e elípticas ou oblongo-lanceoladas, medindo de 7 a 16 cm de comprimento por 2 a 4 cm de largura, com base aguda e ápice acuminado. Na face superior são verde-escuro brilhantes e de um verde mais pálido na superfície abaxial. Suas inflorescências são axilares paniculares, muito ramificadas, agrupadas para o ápice dos ramos e flores hermafroditas branco-amareladas de 5 a 7 mm de largura. O fruto é uma baga elipsoide, castanho escura ou violácea, raramente cinzenta, ovalada e glabra. Suas sementes são elipsoides, negras e lustrosas, com aproximadamente 1 cm de comprimento, com cotilédones carnosos (Rizzini 1971; Reitz 1983; Carvalho 2006).

2.11.2 Aspectos Ecológicos

Geralmente referenciada como árvore perenifólia, por vezes semidecídua, a espécie é indiferente quanto às condições físicas do solo, desenvolvendo-se em solos muito úmidos até os de drenagem rápida. Apesar de se tratar de uma espécie esciófita, onde se regenera abundantemente a sombra, sua instalação na vegetação secundária se inicia nos capoeirões, sendo caracterizada como uma espécie secundária inicial a tardia, ocupando geralmente os estratos inferiores da floresta, onde apresenta larga e expressiva dispersão, por vezes de forma irregular. A espécie é encontrada também em florestas clímax. Possui um odor muito desagradável quando recém-cortada, que logo desaparece, mas retorna quando molhada ou umedecida. Sua madeira é resistente e não muito pesada, apta para várias aplicações, porém não muito utilizada comercialmente em vista do seu cheiro desagradável. Reitz (1983) ressalta



Figura 2 - *Nectandra megapotamica*. (A) Ramo florido; (B) flor; (C) flor em botão; (D) ramo frutificado; (E) corte do fruto mostrando o receptáculo e as sementes. Fonte: Reitz 1983.

a existência de processos que neutralizam o mau cheiro da madeira. A espécie é monoica, e no Rio Grande do Sul floresce principalmente de agosto a outubro, com frutos maduros de dezembro e janeiro a abril. A dispersão de suas sementes é essencialmente ornitocórica (Reitz *et al.* 1983; Backes e Nardino 1998; Backes e Irgang 2002; Carvalho 2006).

2.11.3 Dendrocronologia de *Nectandra megapotamica*

Estudos apenas da anatomia de *N. megapotamica* do Rio Grande do Sul mostraram espécimes com anéis de crescimento anuais distintos, com transição abrupta entre lenho tardio e inicial, por vezes com flutuações de densidade semelhantes a anéis (Tonini 2003; Spathelf *et al.* 2010). Estudos de incremento volumétrico do tronco mostram que a espécie em Floresta Ombrófila Mista apresenta tendência a diminuição progressiva do tamanho das camadas de crescimento com o aumento do DAP (Souza *et al.* 2009). Já estudos dendrocronológicos, Spathelf *et al.* (2010) correlacionaram dois indivíduos de *N. megapotamica* de um capão de floresta de galeria estacional decídua sob influência antrópica, altitude máxima de 125 m, não encontrando correlação significativa entre ambos.

3. ARTIGO - Dendroecologia de *Nectandra megapotamica* (Spreng.) Mez. (Lauraceae) em florestas subtropicais de altitude: efeitos climáticos e de distúrbios no crescimento.

Jonas Cavalli

Juliano Morales de Oliveira

jonascavalli@hotmail.com

Nectandra megapotamica é uma espécie arbórea da América do Sul, de ampla distribuição subtropical. Assim como uma variedade de lauráceas no Neotrópico, *N. megapotamica* apresenta anéis distintos, entretanto, estudos dendrocronológicos criteriosos não foram realizados com a espécie. Investigamos se os anéis de 16 indivíduos dessa espécie são anuais, se apresentam correlações com o clima ao longo do último século, e se o crescimento radial foi afetado por histórico de distúrbios na área, como o corte seletivo do estrato superior de araucárias. Para testar a anualidade dos anéis, através de correlações entre as séries filtradas, avaliou-se a sincronia de crescimento dos espécimes. Para avaliação de distúrbios, as séries de largura foram submetidas à análise de pulsos de crescimento prolongados através do método de mudança percentual de crescimento radial. Com análises de correlação e regressão, verificou-se a influência no crescimento das variáveis climáticas temperatura média e precipitação. Analisaram-se as correlações das cronologias com toda série climática, de 1913 a 2012, e em intervalos temporais sucessivos. 14 dos 16 espécimes correlacionaram o seu crescimento ($r=0.43$), corroborando a anualidade dos anéis, compondo uma cronologia de crescimento de 120 anos, de 1893 a 2012. Detectou-se em 11 indivíduos um total de 16 eventos de liberações de crescimento, alguns em períodos próximos e entre árvores distintas, indicativo do corte seletivo das araucárias. A precipitação mostrou influencia positiva significativa sobre o crescimento nos primeiro intervalo analisado (1913 a 1947), alterando-se no próximo (1948 a 1975), e muito pouco significativa no intervalo recente (1976 a 2012), talvez influenciado pelo envelhecimento e pelos distúrbios registrados. Em suma, em vista de a espécie ter se mostrado boa marcadora de eventos de liberação de crescimento, ela se torna potencial para estudos de eventos de distúrbio como o corte seletivo, além de se mostrar propícia para análises climáticas, excetuando-se espécimes mais velhos, próximas de cem anos de idade, que parecem perder o sinal climático com o passar dos anos.

Palavras-chave: dendrocronologia, Lauraceae, subtrópicos.

Dendroecology of *Nectandramegapotamica* (Spreng.)Mez. (Lauraceae) in subtropical highland rain forest – climate and disturbance effects over tree growth

ABSTRACT

Nectandra megapotamica is a Neotropical tree with large subtropical distribution. As well as a variety of Lauraceae species in the Neotropics, *N. megapotamica* shows distinct growth rings, however, relevant dendrochronological analyses were not performed with the species. We investigated whether the growth rings of 16 individuals of *N. megapotamica* are annual, if they correlate with climate over the last century, and if the radial growth was affected by historical disturbances in the study area, such as selective logging of Araucaria pines. To ascertain the annuality, or not, of the rings, the cores were cross-dated and submitted to correlations between the standardized series. To identify disturbance occurrences, the entire series were submitted to the extended growth pulses analyses with the percentage change in radial growth method. Growth-climate relationships were investigated using correlation. We analysed the influence over the entire climate series, from 1913 to 2012, and successive time intervals. 14 of the 16 specimens were synchronous in growth ($r = 0,43$), corroborating the annual nature of the rings, developing a growth chronology of 120 years, from 1893 to 2012. It was detected in 11 individuals a total of 16 events of growth releases. Some of that in approximated years and distant trees in the stand, indicative of selective logging of pines. The precipitation showed a significant positive influence on growth in the first analyzed time interval (1913 to 1947), negative in the next (1948-1975), and scarce significance in the recent interval (1976-2012), perhaps influenced by aging and by disturbances. Finally, whereas the species proved to be a good marker of growth release events, it becomes a potential species to study disturbance events like selective logging, and also good for climate analyzes, with the exception of older specimens in this last case, according to the results here obtained.

Key-words: dendrochronology, Lauraceae, subtropics.

3.1 Introdução

A madeira, ou xilema secundário de plantas, pode ser uma vasta fonte de registros históricos sobre a ecologia das espécies e de mudanças no ambiente, passível de interpretações através de anéis de crescimento, objeto de estudo da dendroecologia. Através da datação e análise dos padrões de largura dos anéis, este ramo da ciência vem sendo utilizado como eficaz ferramenta para estudar a idade e a influência de variáveis climáticas no crescimento de árvores, bem como para a datação de distúrbios e a resposta das plantas a estas mudanças (Fritts 1976; Lorimer 1985; Fritts e Swetnam 1989).

Estudos evidenciam a relevância das variáveis climáticas temperatura e precipitação como reguladoras do incremento radial das árvores (Fritts 1976, Schweingruber 1996, Roig 2000). Em áreas de clima temperado, a sazonalidade térmica bem definida (verões quentes e invernos muito rigorosos) demarca anéis de crescimento em plantas lenhosas com resolução calendária anual precisa (Fritts 1976). Já nos trópicos, a ótica dendrocronológica é outra. Nestas regiões, a disponibilidade hídrica é geralmente o fator limitante anual que leva a formação de anéis de crescimento em determinadas espécies (Worbes 2002, 1995; Schöngart *et al.* 2006; Rozendal e Zuidema 2011). Além das relações com o clima, a dendroecologia vem sendo aplicada nos trópicos em outros campos, como a avaliação da dinâmica de crescimento e distúrbios florestais (Worbes *et al.* 1992; Worbes 2002). Variações históricas de liberação ou supressão do crescimento nas cronologias de anéis podem ser utilizadas para inferir sobre o histórico do ambiente, e o seu o impacto no crescimento de indivíduos e na estrutura de comunidades (Rubino e McCarty 2004).

Distúrbios ambientais antrópicos são constantes em todas as formações florestais brasileiras (Myers 2000). Estas perturbações afetam as plantas de diversas maneiras, sendo o crescimento diamétrico geralmente um dos caracteres mais suscetíveis de serem afetados por distúrbios locais (Nath *et al.* 2006; Dobbertin 2005). No sul da Floresta Atlântica brasileira, por onde *N. megapotamica* se distribui também, a histórica ocupação dos planaltos, vales e planícies para o uso das terras pela monocultura (celulose e banana principalmente), criação de gado bovino e extração de suas madeiras nobres, reduziu a maioria de suas formações florestais a pequenos fragmentos, o que reduz a biodiversidade e coloca em risco de extinção inúmeros organismos tipicamente florestais (Fonseca 1985; Murcia 1995; Ribeiro *et al.* 2009). Aliado a isto, o corte seletivo de espécies economicamente visadas também tem efeito na situação ecológica de muitos indivíduos dentro da floresta, principalmente para espécimes logo abaixo de indivíduos cortados, liberados da competição pela energia luminosa, o que

pode desencadear pulsos de crescimento prolongado observáveis nestes indivíduos (Lohrimer 1999; Rubino e McCarty 2004).

É comumente verificada em espécies tropicais a ausência de anéis de crescimento, circunstância atribuída às variações climáticas menos abruptas entre estações, insuficientes para interromper a atividade metabólica de espécies (Worbes 1999, Alves e Angyalossy-Alfonso, 2000). Ainda, em muitas espécies formadoras de anéis, a incidência de estresses climáticos dentro das estações leva à formação de mais de um anel por ano, os falsos anéis, o que dificulta a correta datação das séries de crescimento (Fritts 1976). Outros empecilhos são registrados, como a não formação de anéis em alguns anos, geralmente sob condições de estresse climático (Lorimer *et al.* 1999), ou ainda a formação de anéis parciais, cujo crescimento ocorre apenas em partes da circunferência do tronco (Stahle 1999; Détienne 1989).

A dendrocronologia nos trópicos é desenvolvida há mais de um século, porém, comparado à riqueza arbórea destas regiões, ainda há muito a ser avaliado acerca do potencial dendrocronológico de suas espécies (Jacoby 1989; Worbes 2002). O maior número dos trabalhos produzidos nestas regiões visa à descoberta de espécies formadoras de camadas anuais de incremento, e a descrição de sua anatomia. Análises dendroclimáticas aprofundadas ocorrem em muito menor número e, apesar de aumentar exponencialmente nas últimas décadas, mais pesquisas precisam ser feitas para estabelecer um corpo teórico denso que cubra as diferentes regiões climáticas das regiões tropicais (Jacoby 1989, Stahle 1999, Tomazello-Filho *et al.* 2000, Schöngart *et al.* 2004, 2006).

Nas regiões subtropicais a maior amplitude das temperaturas já pode exercer efeito regulador no incremento radial anual de árvores (Ash 1983; Villalba *et al.* 1985, 1998; Roig 2000; Oliveira *et al.* 2009). Os poucos estudos dendroecológicos nestas zonas climáticas concentram-se em áreas de altitude, onde a maior amplitude térmica e menores valores absolutos, comparados com terras mais baixas, melhor demarcaria a sazonalidade do crescimento das árvores (Villalba *et al.* 1998). Na Mata das araucárias do sul do Brasil, Oliveira *et al.* (2009) verificaram correlação positiva do crescimento da conífera *Araucaria angustifolia* com as variações de temperatura e fotoperíodo, assim como coníferas de ambientes temperados, de forte sazonalidade destas variáveis. Com angiospermas, Dunisch (2005) verificou em matas subtropicais do Paraná forte correlação da precipitação anômala de eventos El Niño, com as taxas de incremento da Meliaceae *Cedrela fissilis*. Em Floresta Estacional subtropical de baixa altitude, com sazonalidade observada de eventos fenológicos e climáticos, Spathelf *et al.* (2010) realizaram estudos com as Lauráceas *Ocotea pulchella*,

cinco espécimes, e *Nectandra megapotamica*, dois espécimes. Ambas espécies possuíam anéis distintos, e quatro indivíduos de *O. pulchella* apresentaram sincronia de crescimento significativa, requisito para anualidade dos anéis. Foram correlacionados o crescimento médio destas espécies com variáveis climáticas, porém esta relação clima-crescimento não apresentou correlações significativas, sendo necessárias mais evidências para poder se inferir esta relação na região.

Estudos dendrocronológicos mais aprofundados com espécies de Lauráceas praticamente inexistem no Neotrópico (Spathelf *et al.* 2000, 2010), apesar de publicações que mostram camadas de crescimento anuais em algumas espécies (Schöngart *et al.* 2002; Lisi *et al.* 2007; Mattos *et al.* 1999, 2007). Em vista do grande número de espécies da família em regiões da América do Sul que possuem sazonalidade climática bem definida (Oliveira *et al.* 2001; Tomazello Filho *et al.* 2004, Alves e Angyalossy 2000; Léon 2001; Léon e Pernia 2000, 2001), é possível cogitar a hipótese das camadas de incremento de espécies da família nestas regiões serem anéis anuais de incremento.

Nectandra megapotamica (Spreng.) Mez. é uma árvore de até 30 m de altura e 40 a 80 cm de diâmetro, e de acordo com as referências consultadas (Rohwer 1983; Carvalho 2006; Botanical Information System) distribuí-se no continente sul-americano majoritariamente em regiões extra-amazônicas, entre as latitudes 14° e 35° S (Fig.1A). É comumente encontrada em diversas formações florestais do sul e sudeste brasileiro, e abundante na recolonização de áreas abandonadas pela atividade agrícola (Della-Flora *et al.* 2004; Longhi *et al.* 2006). Geralmente referenciada como árvore perenifólia, por vezes semidecídua, a espécie desenvolve-se desde sobre solos muito úmidos até os de drenagem rápida. A espécie é monoica, e no Rio Grande do Sul floresce principalmente de agosto a outubro, com frutos maduros de dezembro a abril. Apesar de se tratar de uma espécie esciófita, que se regenera abundantemente à sombra, sua instalação na vegetação secundária se inicia nos capoeirões, sendo caracterizada como uma espécie secundária inicial a tardia, ocupando geralmente os estratos inferiores da floresta, onde apresenta larga e expressiva dispersão, por vezes de forma irregular (Reitz *et al.* 1983; Backes e Nardino 1998; Backes e Irgang 2002; Carvalho 2006).

Estudos anatômicos de *N. megapotamica* em região subtropical mostraram espécimes com anéis de crescimento anuais distintos (Spathelf *et al.* 2010; Tonini 2003). Já a tentativa de correlacionar variáveis climáticas com uma cronologia de crescimento composta por dois indivíduos de terras baixas, não foi significativa (Spathelf *et al.* 2010). Espécie representativa dos sub-bosques e dossel da floresta atlântica de araucárias no sul do Brasil (Klein 1974; Zanon *et al.* 2009), *N. megapotamica* tem como singularidade ecológica o fato de possuir um

odor desagradável fétido quando recém-cortada, sendo conhecida popularmente como canela-merda, canela-bosta ou canela-fedorenta, dentre várias outras denominações regionais. Em vista do odor, a espécie foi relegada para o uso comercial (Marchiori, 1997).

A posição ecológica de *N. megapotamica* em Florestas Ombrófilas Mistas é no estrato logo abaixo ao das araucárias. A remoção do estrato superior dos pinheiros liberaria da competição por luz os indivíduos do estrato logo abaixo, onde destaca-se *Nectandra megapotamica* (Klein 1974). Souza (2008) aponta a existência de corte seletivo intenso de Araucária na parcela estudada. Acreditamos que indivíduos que tenham se desenvolvido sob a influência de pinheiros removidos talvez possam apresentar liberações de crescimento em sua cronologia de crescimento, permitindo também datar a ocorrência destes eventos. Neste estudo trabalhamos com árvores centenárias, e examinamos através de anéis de crescimento as taxas das variações no incremento de *N. megapotamica*, e a sua relação com fatores externos como o clima e distúrbios ambientais, objetivando elucidar as seguintes questões.

Nectandra megapotamica forma anéis de crescimento anuais? Este crescimento seria influenciado pelo clima? Trabalhos científicos atestam camadas de crescimento distintas de espécimes em matas subtropicais montanas e submontanas no Rio Grande do Sul, o que sugere a existência de ciclos regulares de atividade e dormência cambial, condição para formação de anéis anuais. Ainda, na região o clima é estacional e determinante de anéis anuais em outras espécies arbóreas como *Araucaria angustifolia* e *Cedrela fissilis*, além de ritmos fenológicos sazonais em diferentes formas de vida vegetal (Oliveira *et al.* 2009; Dünisch 2005; Marques *et al.* 2004). Por esses motivos, acreditamos que o clima tenha influência observável no crescimento de *N. megapotamica*. Análises da anatomia dos espécimes mostram camadas de crescimento distintas, e espera-se que as séries de crescimento sejam sincrônicas entre árvores, preditivo da influência de um fator externo macroclimático no crescimento dos indivíduos, a serem analisadas gerando-se a matriz de correlação entre as séries filtradas das árvores, feitos com teste de aleatoriedade. Para as relações com o clima, através de perfis de correlação, utilizando o incremento anual médio da população como variável dependente e as variáveis climáticas mensais como variáveis independentes, esperamos encontrar a existência de sinais climáticos nas séries de crescimento.

Distúrbios como o corte seletivo provocam uma resposta de crescimento identificável no padrão de largura dos anéis de crescimento de N. megapotamica? É provável que os indivíduos registrem em suas séries de largura de anéis anomalias como a liberação ou supressão de crescimento, evento morfofisiológico comum nestas ocasiões (White 1979;

Cook 1987; Bergeron 2002). Em decorrência da liberação repentina da competição com espécimes removidos do estrato superior da floresta, os indivíduos de *N. megapotamica*, espécie característica do estrato arbóreo logo abaixo dos pinheiros, recebem mais energia luminosa, o que poderia favorecer o crescimento da planta. Através de análises de pulsos de crescimento prolongados, espera-se encontrar períodos de liberação de crescimento na cronologia, causadas pela liberação da competição vizinha, fato atribuído tanto ao corte seletivo como à dinâmica de clareiras.

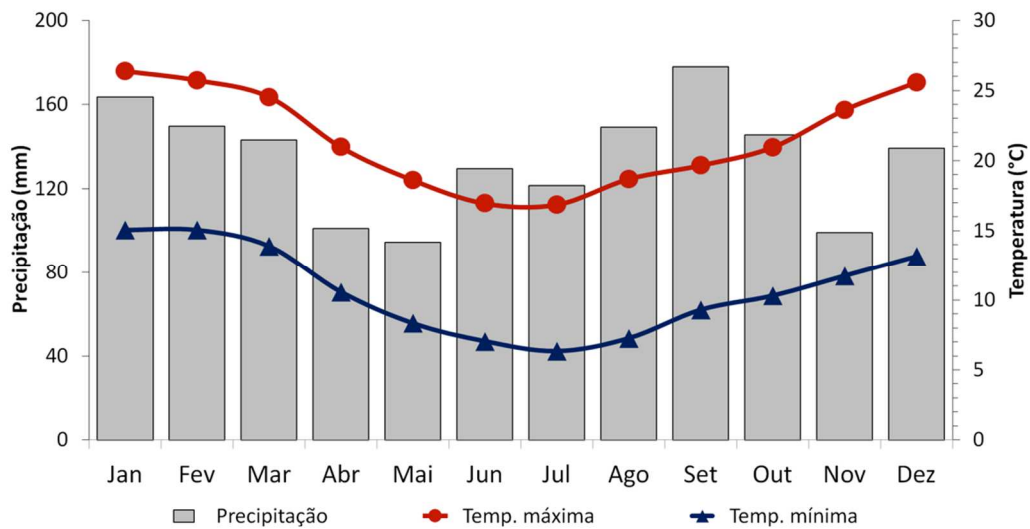
O distúrbio pode provocar mudanças na maneira como os indivíduos vinculam seu crescimento em resposta às variáveis climáticas? Talvez sim. O microclima interior das matas sofre alterações com a supressão de espécies que compõem o dossel da floresta, podendo alterar a forma como indivíduos responderiam ao sinal climático, talvez alterado após o distúrbio. Além das alterações no microclima, a espécie pode estar liberada da competição com vizinhos, fator influente no crescimento vegetal, existindo após o distúrbio outro fator persistente, comum às árvores, que é a reposta do crescimento a regeneração da floresta. Através de análises de correlação e regressão do crescimento com as variáveis climáticas em intervalos de tempo sucessivos, esperamos encontrar alterações em como as plantas respondem ao sinal climático após os distúrbios.

3.2 Materiais e Métodos

3.2.1 Área de estudo

O estudo foi realizado na Floresta Nacional de São Francisco de Paula (FNSFP), uma área natural protegida criada pelo governo federal em 1945, no Município de São Francisco de Paula, nordeste do Estado do Rio Grande do Sul (Fig.4). A FNSFP abrange 1606 ha, em altitudes de 600 a 900 m a.n.m., na borda sul do planalto basáltico da formação Serra Geral (Anexo 2). O sítio específico estudado tem relevo pouco ondulado, com declividade aproximada de 4,7° (Souza, *et al.* 2008). Os solos são de textura argilosa-siltosa, fortemente ácidos, com elevados teores de alumínio trocável e matéria orgânica, e baixa saturação e soma de bases (Lamberts 2003).

A região possui temperatura anual média de 14,5 °C, com média das temperaturas máximas e mínimas de aproximadamente 21°C e 10°C (Fig. 3). A proximidade do oceano faz com que o clima classifique-se como superúmido a úmido (IBGE, 1986), classificação Köppen Cfb (mesotérmico), com chuvas bem distribuídas durante o ano e precipitação anual média



Fonte: elaborada pelo autor.

Figura 3 – Médias mensais de longo prazo da precipitação, temperatura máxima, e temperatura mínima da região de estudo, de acordo com estações meteorológicas de São Francisco de Paula e municípios próximos.

em torno de 2000 mm (Nimer 1989). Os verões caracterizam-se como amenos, e os invernos rigorosos, com geadas não raras e esporadicamente neve.

A vegetação na região é classificada como Floresta Ombrófila Mista, em transição com a Floresta Estacional Semidecídua e Floresta Ombrófila Densa das encostas, a sul e leste, respectivamente, e em contato com os Campos de Cima da Serra (Anexo1)(IBGE, 1986). A FNSFP é caracterizada como um mosaico florestal, com talhões de silvicultura de coníferas nativas (*Araucaria angustifolia*, ca. 24%) e exóticas (*Pinus* spp., ca. 14%) e manchas de Floresta Ombrófila Mista (ca. 56%) em diferentes estágios sucessão. Áreas conservadas de floresta nativa apresentam dominância e indivíduos de grande porte de *A. angustifolia*, enquanto em florestas onde houve corte seletivo desta, outras espécies podem predominar como *Nectandra megapotamica*, *Cryptocarya aschersoniana*, *Sebastiania commersoniana* e *Ocotea pulchella* (Souza *et al.* 2008; Longhi *et al.* 2006). O sítio de estudo foi uma área de floresta secundária de aproximadamente 1 ha, correspondente a uma das parcelas amostrais do Programa de Pesquisa Ecológica de Longa Duração, do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, tendo sido inventariada e monitorada quanto a flora arbórea de 2000 à 2009 no âmbito do projeto “Conservação e Manejo Sustentável de Ecossistemas Florestais” (Tabarelli *et al.* 2013). Segundo Souza e colaboradores (2008), a parcela “viveiro” está numa área que foi explorada com corte seletivo até meados da década de 1940, possuindo 693 espécimes arbóreos, com área basal total de 47,6 m² por hectare, da qual apenas 2,16 % são Araucárias, número bem reduzido, comparado com áreas dentro da

FNSFP onde não houve corte seletivo, cuja dominância basal das Araucárias é em média 61%.

3.2.2 Coleta e preparação das amostras de madeira

Na parcela e adjacências foram amostrados segmentos radiais do tronco de 16 árvores de *Nectandra megapotamica* para análise dendrocronológica. Priorizou-se a amostragem de espécimes de maior estatura, supostamente mais longevos, a fim de prolongar a janela temporal do estudo. O diâmetro médio do tronco das árvores na altura de 1,30 m foi de 43 cm ($dp=\pm 17$), e a altura média 18 m ($dp=\pm 2,1$). Os 16 espécimes amostrados encontram-se num raio máximo de 73 metros do ponto sob as coordenadas 29°25'22,85"S; 50°23'22,54"O (SAD 69) (Fig.2). As coletas foram realizadas em duas saídas a campo, sendo seis árvores amostradas em outubro de 2012 e dez em outubro de 2013.

Como o crescimento diamétrico da árvore não é homogêneo ao longo de toda sua circunferência, se extraiu de cada indivíduo de 2 a 4 segmentos de madeira perpendiculares à medula com a finalidade de estabelecer um índice de crescimento médio para cada anel da árvore, somando para as análises o total de 41 segmentos. As amostras foram coletadas com trados de incremento com 5,1 ou 4,1 mm de calibre. Cada amostra foi colada em suporte de madeira e, após secas em temperatura ambiente, polida com uma série de lixas de granulação crescente (de 80 a 600 grãos x cm^2) para melhor evidenciar a estrutura anatômica das camadas de crescimento (Anexo 3).

3.2.3 Descrição macroscópica e datação das camadas de crescimento

Com auxílio de estereomicroscópio foram descritas as características anatômicas macroscópicas das camadas de crescimento. Imagens do lenho foram capturadas em diferentes aumentos com auxílio de câmera fotográfica (Canon®40D) acoplada a estereomicroscópio.

Identificados e marcados os limites das camadas, estas foram datadas ao ano calendário a partir da camada mais externa, seguindo o critério de Schulman (1956), e de acordo com os procedimentos descritos por Stokes e Smiley (1968). Baseado nessa datação prévia, a largura das camadas de crescimento foram medidas em mesa de medição Velmex® com precisão de 0,01 mm, gerando uma série temporal para cada amostra.

Para identificar e corrigir possíveis erros na datação prévia avaliou-se visual e numericamente o sincronismo dos padrões de largura das camadas de crescimento entre

amostras. Segundo o princípio da datação-cruzada, árvores condicionadas a um fator limitante comum variando temporalmente, em regra climático, apresentam um padrão sincrônico de crescimento. Assim, assincronismos entre amostras podem indicar possíveis erros na delimitação ou mensuração das camadas de crescimento, que se confirmados na revisão das amostras podem ser corrigidos (Fritts 1976). A avaliação de sincronismo foi realizada através da comparação visual entre amostras de lenho e de suas respectivas séries de crescimento (previamente filtradas, conforme descrito abaixo), qualitativamente através da visualização de gráficos impressos (Anexo 3B) e numericamente com o software COFECHA (Holmes 1983).

A idade das árvores foi estimada pela data do seu anel mais antigo visualizado, menos o número de anéis que faltaram para atingir a medula. O número de anéis não amostrados, próximos à medula e não alcançados pelo trado de incremento, foi estimado visualmente a partir da largura dos anéis amostrados mais internos, medidos até o centro geométrico da amostra, deduzido pela curvatura dos anéis mais internos.

3.2.4 Padrões temporais de crescimento

Para descrever a concentricidade das camadas de crescimento avaliou-se o valor médio das correlações de Pearson entre séries de largura dentro de árvores (\bar{r}_d) (Cook & Kairiukstis 1990). Para maximizar um sinal comum de alta frequência, normalmente determinado por limitantes climáticos, variações mais graduais atribuídas à ontogenia e distúrbios foram filtradas das séries de crescimento. Primeiro, as séries de largura foram combinadas por árvore em séries médias robustas bi-ponderadas. Em seguida, foram computadas séries de índices de crescimento, dividindo-se os valores de largura observados pelos valores preditos por *Spline* Cúbicos ajustados a cada série, mantendo 50% da variação para segmentos de 32 anos. Por fim, para filtrar a persistência temporal das séries de índices foram obtidas séries residuais, a partir de modelos autorregressivos ajustados às séries de índice (Cook 1985).

O sinal comum entre árvores foi avaliado pelo valor médio de correlação entre séries residuais (\bar{r}_e), calculadas para os períodos comuns dos pares de árvores para representar de modo geral o período de estudo, e em janelas móveis de 30 anos com passos de 15 anos para descrever sua variação ao longo do tempo (Cook & Kairiukstis 1990). Uma Análise de Componentes Principais (Legendre e Legendre 1998) foi realizada para explorar padrões de

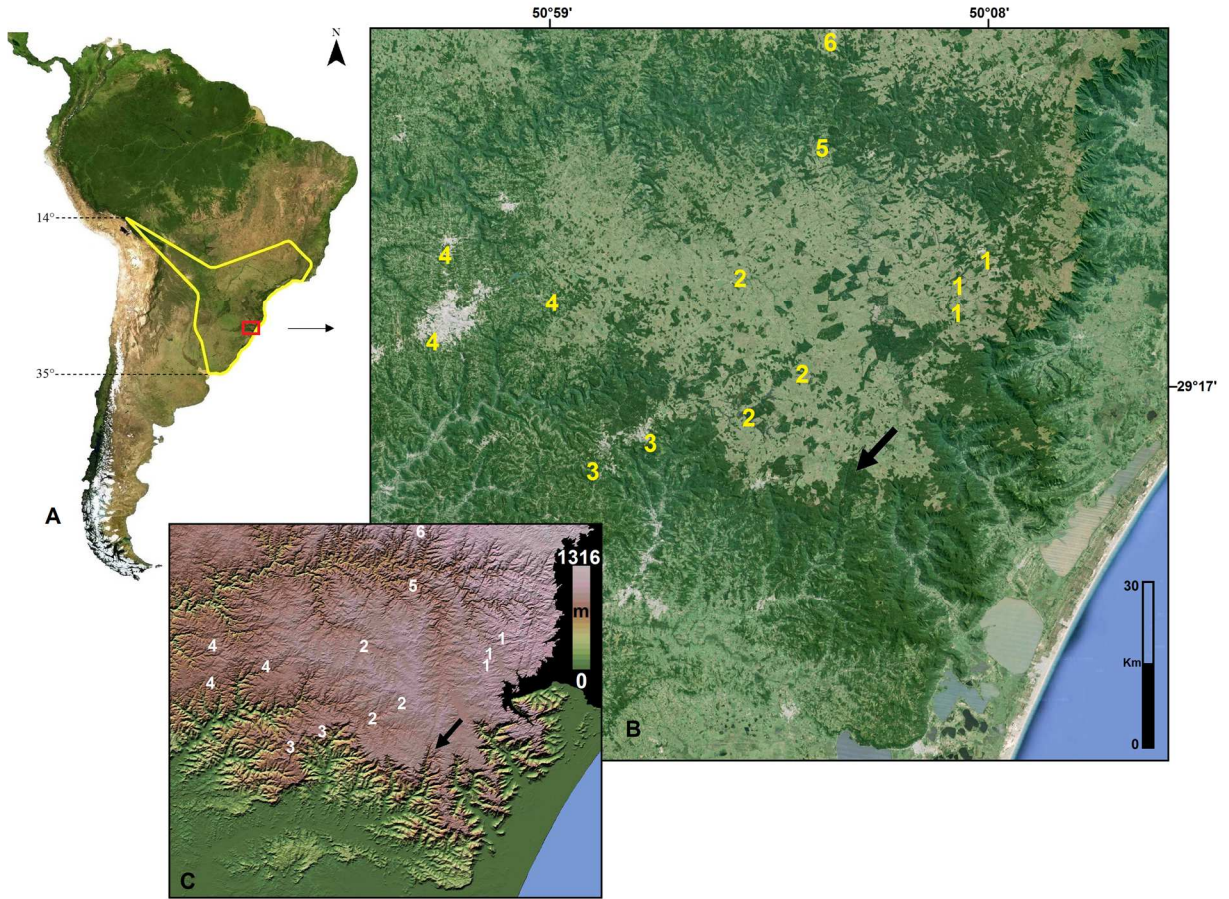


Figura 4 – (A) Área de distribuição de *Nectandra megapotamica*. (B) Imagem de satélite Quickbird (GoogleEarth) da região do estudo, na borda da Serra Geral, limite sul da distribuição de espécies tipicamente tropicais no continente sul-americano (Waechter 1985, Rambo 1956). Números indicam as estações meteorológicas; a seta aponta o local de estudo; (C) Mapa altimétrico do RS da mesma região (Embrapa).

crescimento entre árvores, baseada na correlação entre séries residuais para um período de tempo definido *a posteriori*, buscando maximizar o número de árvores e a extensão temporal. A janela escolhida foi de 1913 a 2012, quando todas as séries datadas representavam ao menos 70% do período (*ie.* 70 anos). A significância dos eixos da ordenação foi avaliada por testes de aleatorização, sob a hipótese nula de que a representatividade dos autovetores não era maior do que o esperado ao acaso (Pillar & Orlócci 1996).

Para detectar eventos de distúrbio, as séries de largura foram submetidas à análise de pulsos de crescimento prolongados através do método de mudança percentual de crescimento radial, considerando aumentos de 50% para janelas móveis de 10 anos como indicativos de distúrbios de dossel na vizinhança da árvore analisada (Nowacki e Abrams 1997). Baseado na distribuição temporal e espacial desses eventos na população de árvores inferimos sobre a magnitude do distúrbio na área de estudo. Eventos sincrônicos entre várias árvores distantes

indicariam corte seletivo, enquanto eventos esporádicos ou afetando árvores próximas seriam provavelmente decorrentes de dinâmica de clareiras.

O software ARSTAN (versão 44h2) foi empregado para gerar médias robustas, filtrar séries de largura e de índices, e na análise de distúrbios de dossel (Cook 1985). O software MULTIV (versão 3.09b) foi empregado nas análises de correlação, ordenação e teste de aleatorização (Pillar 2006).

3.2.5 Sinais climáticos nas séries de crescimento

Séries anuais de anomalias climáticas mensais para a região de estudo foram desenvolvidas para analisar como variações climáticas influenciam o crescimento de *N. megapotamica*. Essas séries de climáticas foram baseadas em dados instrumentais mensais de precipitação e temperatura registrados em estações meteorológicas na região de estudo, disponíveis nas bases de dados Agritempo e Hidroweb, registradas pelo Instituto Nacional de Meteorologia. Inicialmente, dados de precipitação total de 11 estações meteorológicas foram combinados entre locais próximos, resultando em séries médias por mês para cinco localidades, com um período comum de 33 anos (1946-1978); séries anuais por mês de temperaturas médias foram obtidas de quatro estações meteorológicas de distintas localidades, tendo 20 anos de período comum (1944-1963) (Tabela 1, Figura 4). As séries foram centralizadas em relação ao respectivo valor médio no período comum e combinadas através da função média aritmética. Finalmente, essas séries médias foram centralizadas em relação ao período total (de 1913 a 2012), resultando em séries anuais de anomalias mensais de precipitação total, e temperatura média, representando a variação climática da região de estudo nos últimos cem anos.

Perfis de correlação entre a cronologia residual de *N. megapotamica* e as séries de anomalias climáticas mensais foram utilizados para avaliação exploratória de sinais dendroclimáticos, para o ano climático corrente e anterior (Blasing *et al.* 1984). Inicialmente, para uma avaliação geral foram realizadas análises considerando todo o período comum entre as séries de anéis e clima (1913 – 2012). Em seguida, para avaliar a estabilidade dos sinais dendroclimáticos ao longo do tempo, foram realizadas análises para janelas temporais, onde dividimos a série completa em três intervalos: um antigo – 1913 a 1947 (35 anos), um intermediário – 1948 a 1975 (28), e um recente – 1976 a 2012 (37). Os intervalos foram determinados procurando coincidir o término de uma janela e início da outra com eventos

Tabela 1 – Localização e período de registro dos dados climáticos nas estações meteorológicas (Figura 4B e 4C).

Grupo	Município	Lat.	Lon.	Altitude (m)	Período de registros	
					Precipitação	Temperatura
1	Cambará do Sul 1	-29°03'	-50°07'	905	1964-1978	1982-2012
1	Cambará do Sul 2	-29°09'	-50°10'	1000	1947-1978	–
1	Cambará do Sul 3	-29°06'	-50°11'	970	1946-1980	–
2	São Francisco de Paula 1	-29°20'	-50°35'	912	1913-1961	1913-1961
2	São Francisco de Paula 2	-29°05'	-50°37'	900	1941-1978	–
2	São Francisco de Paula 3	-29°16'	-50°29'	910	1942-1978	–
3	Gramado	-29°24'	-50°51'	660	1945-1978	–
3	Canela	-29°22'	-50°48'	830	1941-1978	–
4	Caxias do Sul 1	-29°11'	-51°11'	751	1931-2012	1931-2012
4	Caxias do Sul 2	-29°08'	-50°59'	810	1980-2011	–
4	Caxias do Sul 3	-29°03'	-51°11'	880	1913-1970	–
5	Jaquirana	-28°52'	-50°27'	640	1945-2012	–
6	Vacaria	-28°40'	-50°25'	961	–	1931-1997
7	Bom Jesus	-28°30'	-50°52'	1048	–	1949-2012

Fonte: InMet, Agritempo, Hidroweb.

coletivos de liberação de crescimento, para averiguar se existem alterações em como a planta responde ao sinal climático antes e após estes eventos (Biondi 1997).

3.3 Resultados

3.3.1 Características macroscópicas dos anéis de crescimento

Conforme apontam as evidências anatômicas e dendrocronológicas descritas a seguir, as camadas de crescimento das árvores de *Nectandra megapotamica* estudadas são formadas por ciclos anuais, tratando-se, portanto, de verdadeiros anéis de crescimento, termo adotado em diante. Dentre os 16 indivíduos analisados, todos apresentaram anéis de crescimento nítidos, definidos pela diferença de espessura e diâmetro das fibras, com uma porção inicial de fibras de maior diâmetro e paredes finas (lenho inicial), mudando gradualmente para fibras com paredes grossas e achatadas radialmente (lenho tardio). Os vasos eram difusos, solitários ou múltiplos com dois a três elementos em arranjo axial. A transição entre anéis era abrupta, de fibras típicas de lenho tardio para fibras de lenho inicial. Falsos anéis foram também observados, aparecendo no lenho inicial como uma zona de fibras pouco alongadas radialmente, mas com características de anéis verdadeiros, com presença de lenho inicial e

tardio (Fig. 5E). Por fim, as amostras apresentam clara distinção entre cerne e alburno, o primeiro castanho escuro, o alburno amarelo-ócreo.

3.3.2 Idade e sua influência no tamanho das árvores

De modo geral, anéis muito estreitos ocorreram nas primeiras décadas de vida das árvores, limitando a correta identificação dos limites dos anéis, tendo sido, portanto, desconsiderados das análises dendrocronológicas. Fato similar foi observado também em algumas poucas amostras a partir da década de 1990. A idade estimada das árvores variou entre 85 e 179 anos. Das 16 árvores amostradas e analisadas, 14 apresentaram sincronia nos padrões de largura das camadas de incremento, compondo a cronologia de crescimento do sítio (Tabela 2 e Fig. 7A). Os padrões de crescimento interno dos espécimes apresentaram altos valores de correlação, o que evidencia o crescimento radial consideravelmente homogêneo da espécie no sítio estudado (Fig. 6). O intervalo da cronologia média apresentada tem início em 1893, ano em que pelo menos cinco árvores compõem a cronologia, o que faz com que a série principal se estenda por 120 anos, de 1893 a 2012, com correlação igual a $r = 0.43$. O período comum as 14 amostras se estendeu por 76 anos, entre 2009 e 1934. Constatou-se, através de análises por janelas temporais móveis do passado para o presente a diminuição das correlações entre os indivíduos com o passar do tempo, com uma ligeira alta em meados dos anos de 1980 (Fig. 7B). A Tabela 3 e a Figura 7 mostram estatísticas descritivas e a representação gráfica da cronologia.

3.3.3 Detecção de eventos de distúrbio nos padrões de crescimento das árvores

Quanto maior o número de árvores apresentando liberações de crescimento no mesmo ano, ou em anos próximos, com maior grau de certeza podemos inferir que estas liberações ocorreram em resposta ao corte seletivo. Ainda, se estas plantas estiverem distantes na mata, aumentaria o grau de certeza, pois impossibilitaria que apenas um distúrbio local específico, como a queda de uma árvore, influencie mais de um indivíduo do seu entorno.

Foram identificadas 20 liberações de crescimento entre os anos de 1901 e 1998 (Fig. 7C). Das 16 árvores analisadas, em cinco não se registrou qualquer liberação ao longo das cronologias. Identificamos quatro períodos em que houveram liberações temporalmente próximas em pelo menos duas árvores (Fig.7): entre 1928 e 1930, registraram-se liberações de crescimento em três árvores; entre 1947 e 1953, seis árvores em posições distintas na mata

Tabela 2 - Dados dos espécimes amostrados: (dap) diâmetro na altura do peito (Ano 1); data estimada da formação do 1º anel da árvore, conseguinte a medula; (*r* intra) correlação média das amostras do mesmo indivíduo; (*r* entre) correlação entre a série média do indivíduo com o restante.

Árvore	altura(m)	dap(cm)	Ano1	Intervalo cronologia	<i>r</i> intra	<i>r</i> entre
2	19	54	1833	1893-2011	0.50	0.58
3	19	44	1885	1893-2011	0.80	0.46
4	20	27	1855	1916-2011	0.88	0.42
5	17	44	1873	1893-2012	0.77	0.58
6	17	39	1888	1893-2011	0.46	0.50
7	19	48	1873	1907-2011	0.61	0.49
8	20	53	1887	1902-2012	0.64	0.36
9	18	86	1850	1893-2012	0.73	0.55
10	20	44	1874	1916-2011	0.57	0.46
11	13	35	1872	1911-2011	0.69	0.26
12	19	41	1887	1912-2012	0.59	0.33
13	15	20	1927	1934-2009	0.72	0.42
14	15	54	1883	1898-2012	0.54	0.29
16	17	13	1920	1932-2011	0.43	0.30
19	18	57	1893	1907-2012	0.47	-
20	15	46	1860	1913-2012	0.51	-

Fonte: elaborada pelo autor.

Tabela 3 - Estatísticas da cronologia de crescimento de *Nectandra megapotamica*.

Número de árvores	14
Número de amostras	41
Número de anéis analisados	1478
Intervalo da cronologia	1893 a 2012
Comprimento médio das séries	106 anos
Intercorrelação das séries	0.43

Fonte: elaborada pelo autor.

3.3.4 Padrões de crescimento e sua relação com o clima em diferentes períodos

apresentaram liberação, creditada neste caso ao corte seletivo. E entre 1973 e 1976, três árvores espacialmente próximas apresentaram liberação de crescimento, talvez em vista da abertura de clareiras ocasionada pelo corte seletivo (Fig. 4).

Os perfis que descrevem a correlação entre as unidades amostrais (cronologia) e as variáveis climáticas mostram variações significativas de um período para outro, parecendo diminuir a influência do sinal climático no crescimento arbóreo com o decorrer do tempo

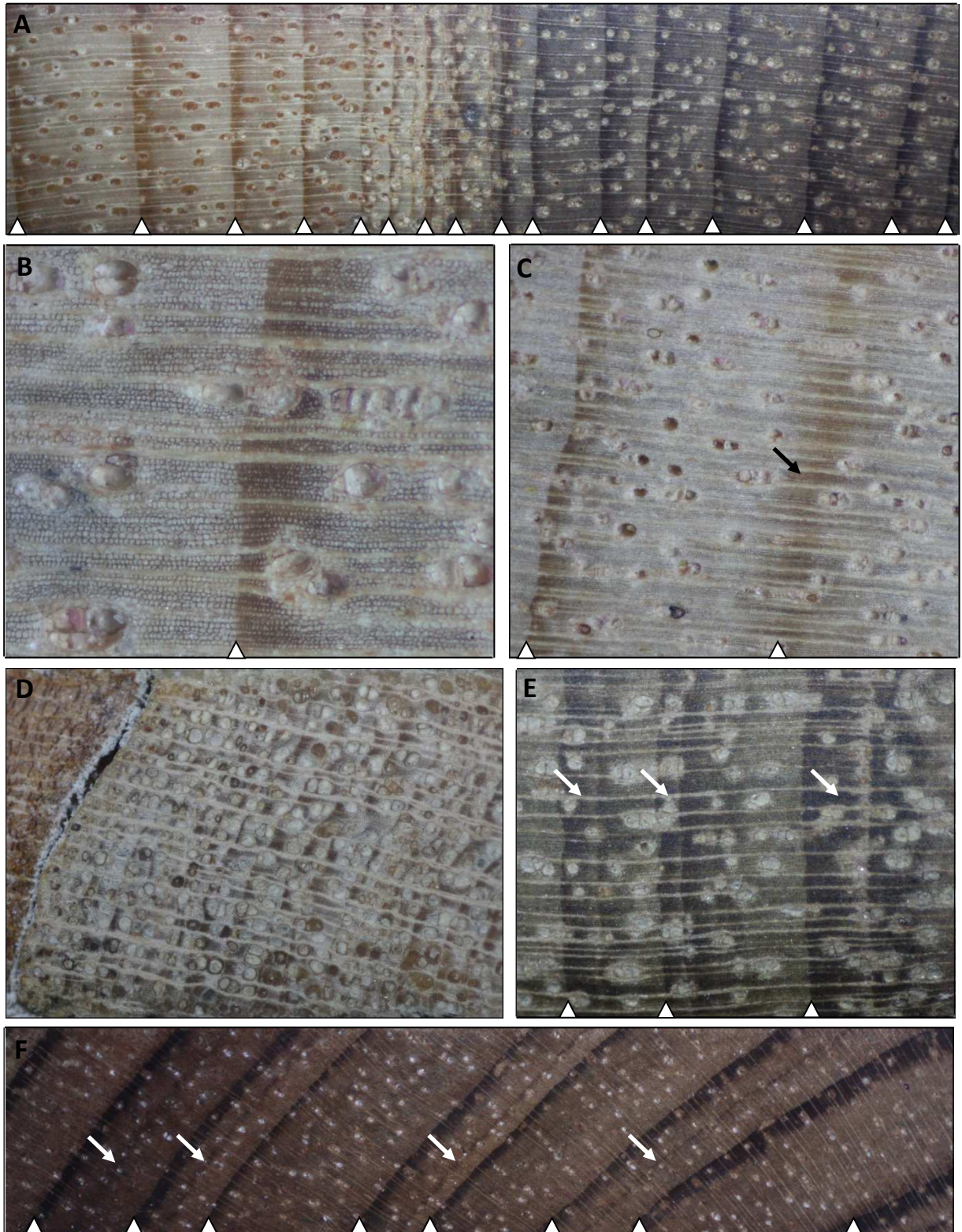
(Fig.10). Ao analisarmos as correlações para todo o intervalo registrado, de 1913 a 1912, não verificamos associações significativas do crescimento arbóreo com as variáveis climáticas.

Já a análise das correlações entre o crescimento e o clima em três intervalos temporais distintos – 1913 a 1947, 1948 a 1975 e 1976 a 2012, mostram correlações significativas, principalmente nos dois períodos mais antigos (Fig.10). No primeiro período analisado, de 1913 a 1947, registra-se uma correlação positiva do crescimento arbóreo com a precipitação ao longo de quase todos os meses da estação de crescimento anterior, menos janeiro, e no mês de agosto. Na mesma estação e período, as temperaturas apresentam certa correlação de forma inversa com o crescimento, entretanto não significativa, destacando-se os meses de novembro e dezembro. Entre 1948 e 1975, teoricamente após um evento de distúrbio, destaca-se as correlações da precipitação com o crescimento arbóreo nos meses de janeiro a abril da estação de crescimento anterior, marcadamente positivas entre 1913 e 1947, agora marcadamente negativas com o crescimento. Neste mesmo período e estação as correlações do crescimento, antes inversas com a temperatura, tornam-se positivas e um pouco significativas principalmente com as temperaturas máximas. No período final, mais recente, posterior a outro provável evento de distúrbio, desta vez afetando menos árvores (três) que no evento anterior (seis), verifica-se quase que a perda completa do sinal climático por parte das plantas, não havendo períodos pronunciados de correlação com o crescimento, excetuando talvez correlações com a temperatura na estação de crescimento anterior.

3.4 Discussão

3.4.1 Anatomia dos anéis de crescimento

Diferente dos padrões tropicais, onde a formação de anéis pouco distintos é normal (Worbes 2002, Brienen e Zuidema 2005), o lenho secundário de *N. megapotamica* apresentou limites bem definidos, com baixa frequência de irregularidades anatômicas que limitariam a devida distinção dos anéis. Falsos anéis, quando ocorriam, raramente tinham características de anéis verdadeiros (lenhos inicial e tardio bem demarcados e largura não tão assimétrica aos anéis laterais). A maioria dos falsos anéis eram formados por flutuações de lenho tardio logo no começo da formação do lenho inicial, ou por flutuações de lenho inicial no lenho tardio. É bastante reportado para espécies de Araucariaceae a formação de anéis parciais, e, por vezes a não formação de anéis durante uma sequência de anos (Norton e Ogden 2006). A ocorrência destas anomalias pode ocorrer devido à posição que a árvore ocupa na mata – dossel ou



Fonte: elaborada pelo autor.

Figura 5 - Características anatômicas dos anéis de crescimento de *N. megapotamica*. (Δ) limite entre anéis. (A) Sequência típica de anéis; clara distinção entre cerne e alborno; (B) limite típico do anel com lenhos inicial e tardio bem distintos; (C) transição entre lenho inicial e tardio difusa, apontada pela seta; (D) sequencia de anéis recentes inconspícuos; (E) falsos anéis apontados pelas setas brancas; (F) flutuações de densidade (faixas de lenho tardio em meio ao lenho inicial) comuns em anéis iniciais, apontadas pelas setas brancas.

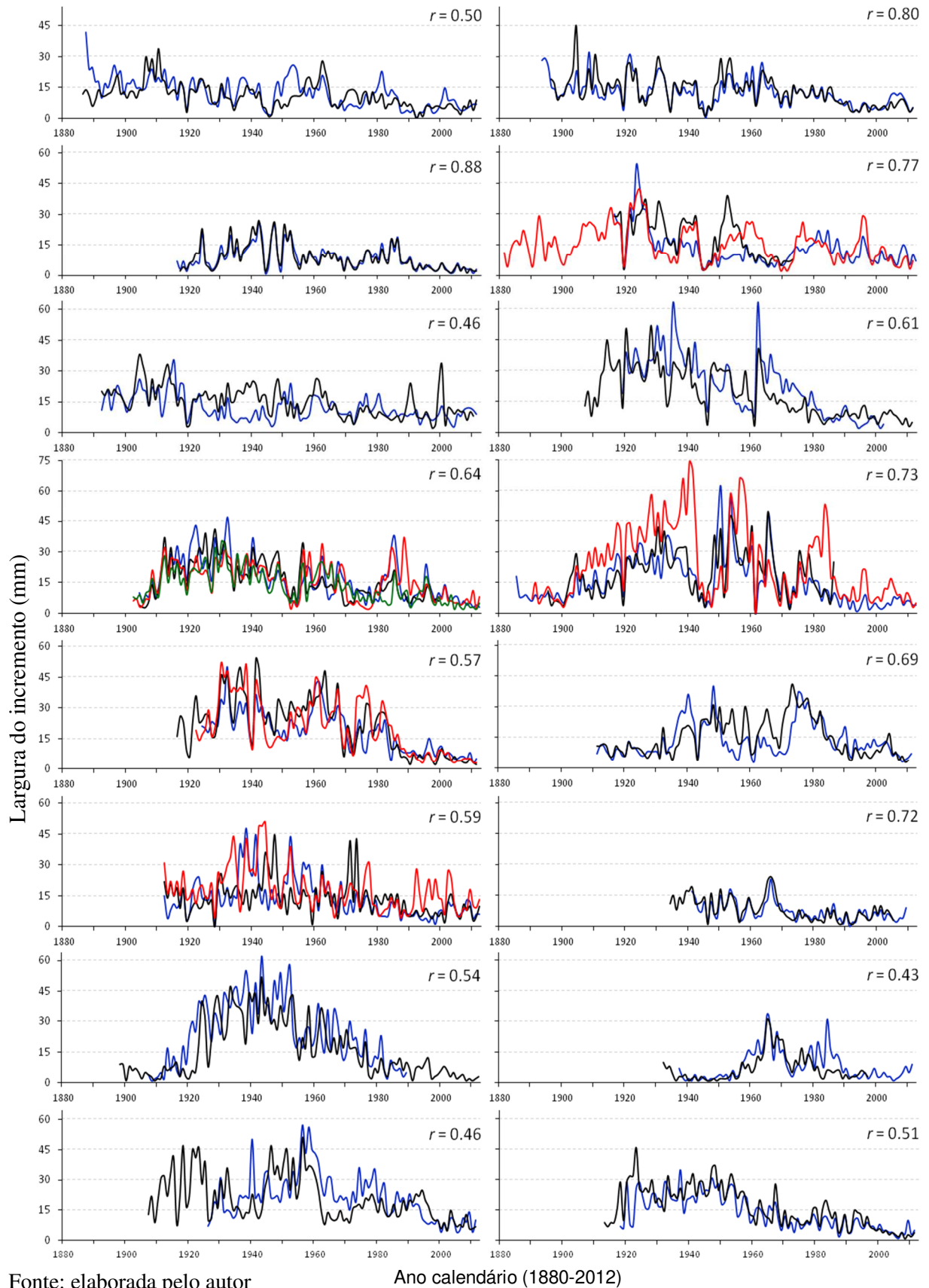


Figura 6 - Gráficos dos padrões de crescimento bruto dos 16 espécimes estudados, cada cor representando uma amostra da árvore. Valor (r) da correlação intraindivíduo nos anos de sobreposição, no canto superior direito de cada gráfico.

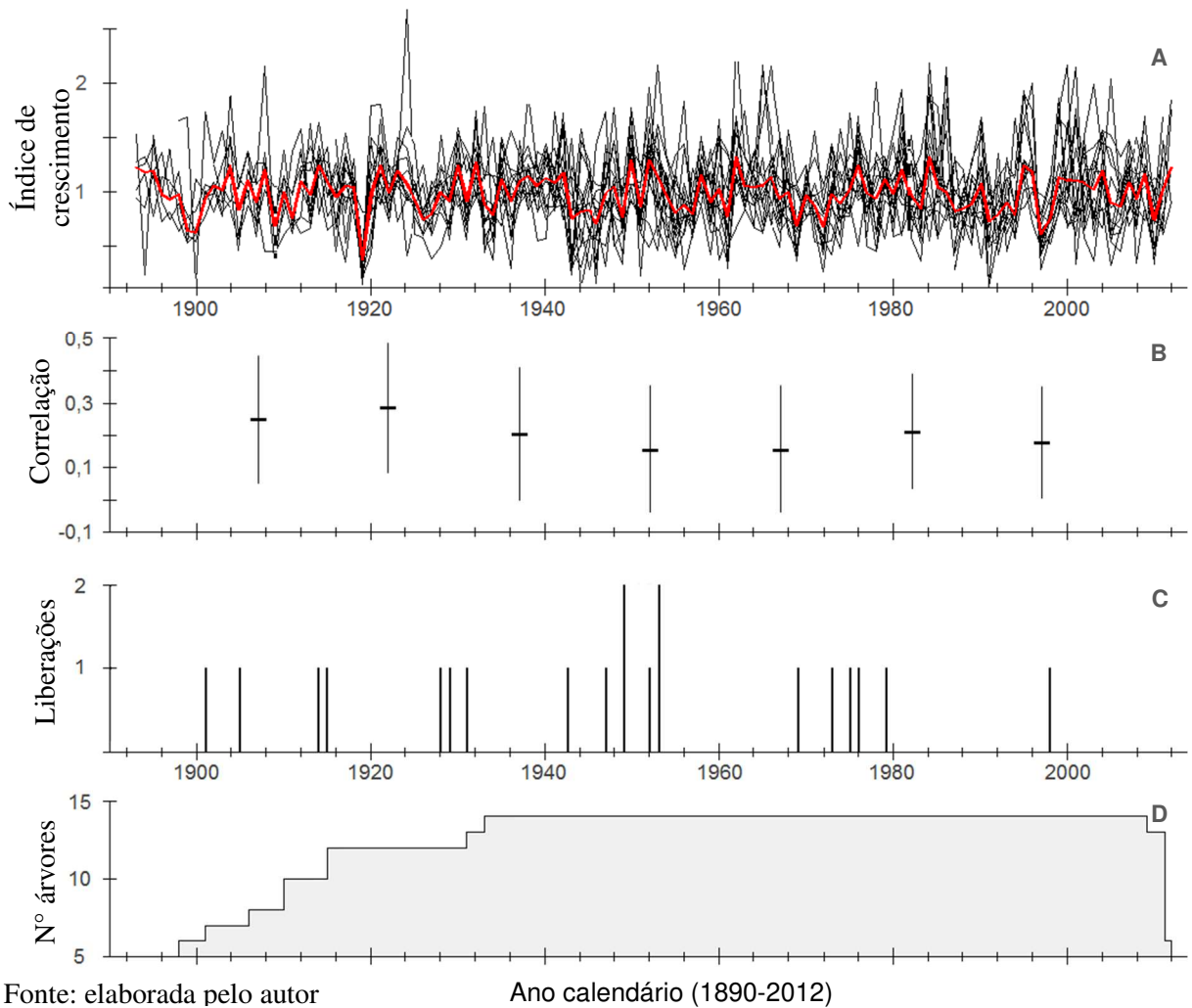


Figura 7- (A) Cronologia média de crescimento de *Nectandra megapotamica* (linha vermelha), linhas pretas representam os índices de crescimento de cada árvore; (B) correlações da cronologia em janelas temporais de 30 anos, andando segmentos de 15 anos; (C) n° de indivíduos que apresentaram liberações de crescimento e ano inicial destas; (D) quantidade de amostras e sua abrangência temporal.

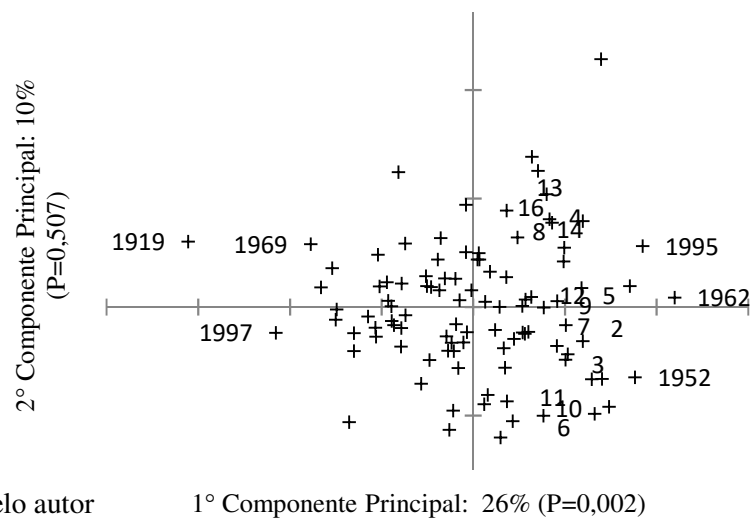
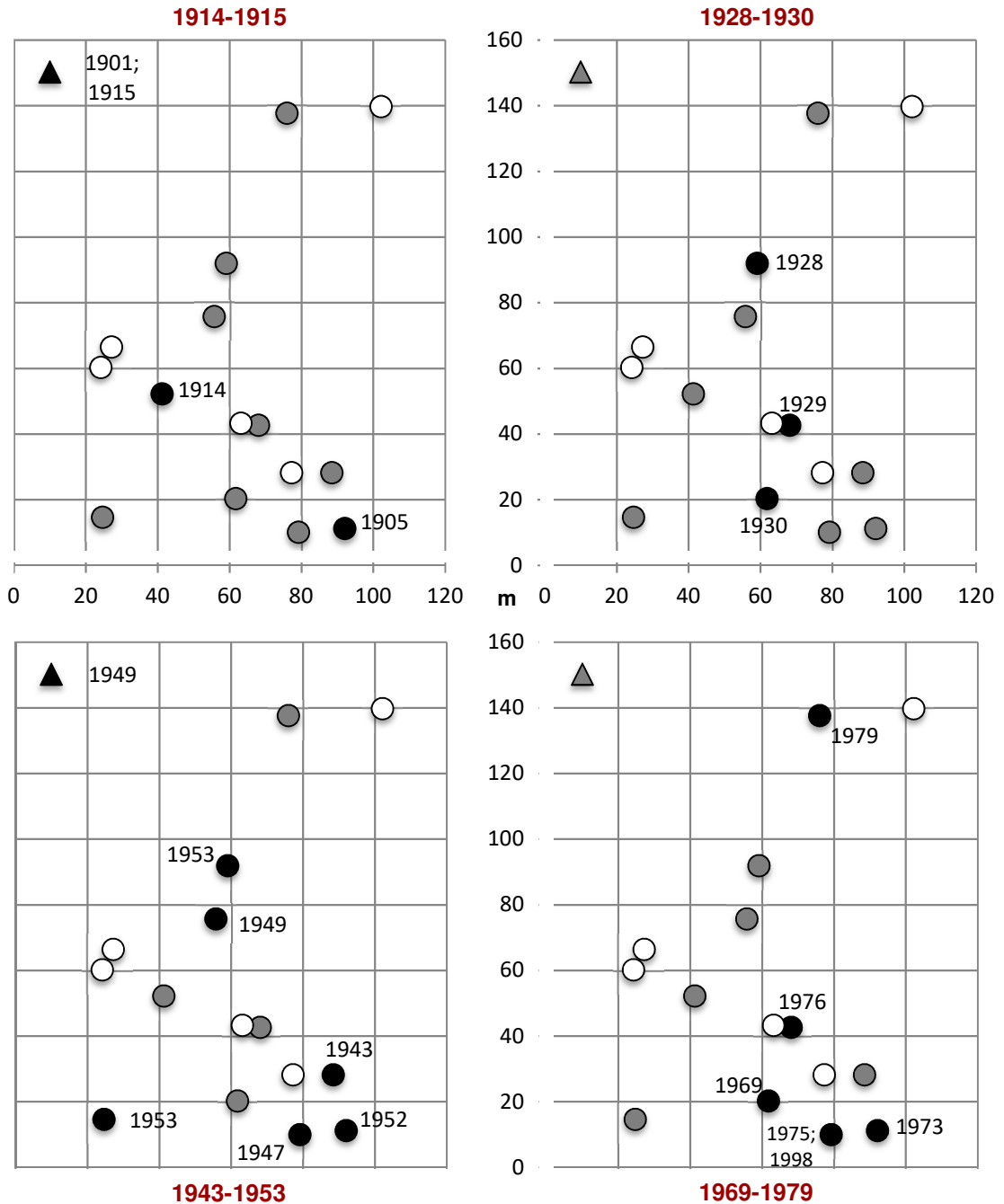
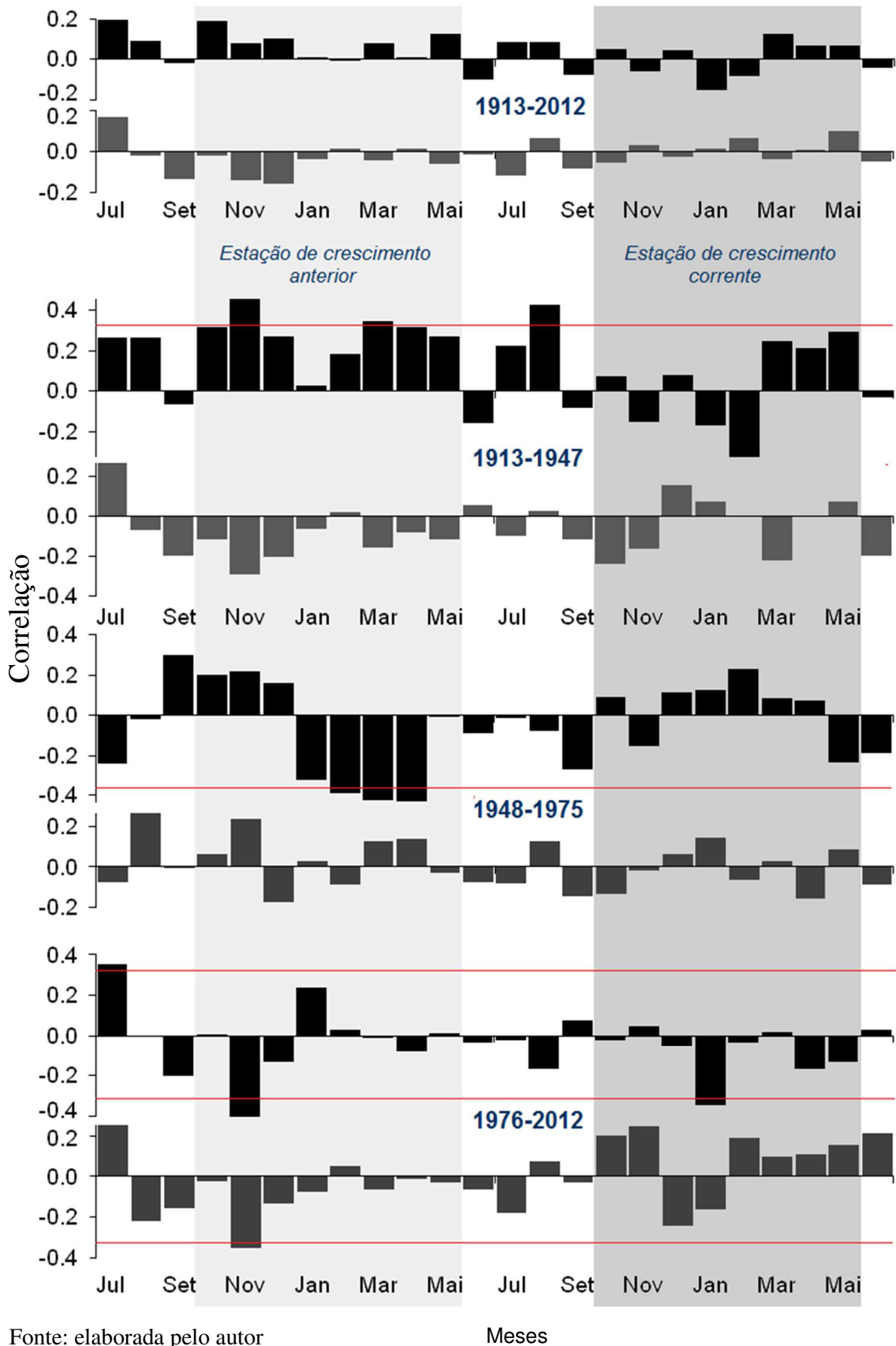


Figura 8 – Análises de ordenação dos anos descritos pelos índices de crescimento das 14 árvores estudadas.



Fonte: elaborada pelo autor.

Figura 9 - As grades representam a distribuição espacial das árvores (círculos) na parcela estudada (Anexo 2), em quatro intervalos temporais próximos, indicados em vermelho, durante os quais houveram liberações de crescimento em pelo menos 3 árvores, possível indicativo de corte seletivo. (●) Árvores em que houve liberação de crescimento no período, acompanhado do ano inicial da liberação; (◐) árvores que apresentaram liberação em outros períodos além do analisado; (○) árvores que não apresentaram liberação de crescimento ao longo da vida. (▲) espécime sem dados georreferenciais, porém localizado na mesma parcela.



Fonte: elaborada pelo autor

Meses

Figura 10 - Gráficos dos perfis de correlação entre variáveis climáticas precipitação (barras pretas) e temperatura média (barras cinza) e cronologia de índices de crescimento, em diferentes períodos (azul). Linha vermelha identifica limites de confiança de 95%.

estratos inferiores, quando a competição com árvores vizinhas muda a direção de crescimento da árvore (Lorimer et al. 1999). Em *Nectandra megapotamica*, foi raro tanto a não formação de anéis, como a formação de anéis parciais, atestando o potencial da espécie para estudos dendrocronológicos sem a necessidade de corte das árvores, utilizando apenas trado de incremento. Os últimos anéis, mais recentes, assim como verificado por Souza *et al.* (2009), apresentaram clara tendência de redução radial, o que por poucas vezes dificultou a sua distinção.

3.4.2 Anéis anuais e sincronia de crescimento entre as amostras

Para certificar a anualidade de anéis de incremento de uma espécie, uma boa maneira é analisar sua fenologia, anatomia, sincronia de crescimento entre indivíduos, e a relação desse crescimento com o clima (Stahle 1999). Deste modo, os resultados mostram que as camadas de incremento de *Nectandra megapotamica* são de fato anéis anuais de crescimento, condição essencial para estudos dendrocronológicos (Fritts 1976), resultados também encontrados por Spathelf *et al.* (2010) e Tonini (2003), que verificaram espécimes de *N. megapotamica* também no Rio grande do Sul, porém em menor altitude, com anéis de crescimento anuais distintos, com transição abrupta entre lenho tardio e inicial, por vezes com flutuações de densidade semelhantes a anéis. Oliveira *et al.* (2010) já havia encontrado anéis anuais para a conífera *Araucaria angustifolia* na mesma região, assim como Dunisch (2005) para *Cedrela fissilis*, em matas subtropicais do Paraná.

As amostras internas dos indivíduos de *N. megapotamica* apresentaram visível sincronia nos padrões de anéis largos e finos, o que facilitou a datação conjunta das amostras sob a lupa, diminuindo os erros de datação, posteriormente apontados por métodos estatísticos. A datação-cruzada dentre indivíduos foi bem sucedida, onde 14 dos 16 espécimes analisados apresentaram correlação significativa, sugerindo a existência de um fator ambiental local que regule o crescimento da população, comumente o clima. Próximo à região de estudo, em menor altitude, indivíduos de *Ocotea pulchella*, espécie filogeneticamente muito próxima de *N. megapotamica*, apresentaram sincronia no seu crescimento (Spathelf *et al.* 2010). Foi verificada também através de análises por janelas temporais móveis, a diminuição das correlações entre os indivíduos com o passar do tempo, o que talvez possa ser atribuído à idade ou tamanho das árvores (Fritts 1976; D'Arrigo *et al.* 1992; Szeicz *et al.* 1994). Entretanto, não tivemos como avaliar isto neste estudo, visto que a idade das plantas em geral é semelhante, o que impede verificar se a diminuição da sincronia deve-se ao aumento de

tamanho e idade ou alguma influência externa. Oliveira *et al.* (2010) observou padrões contrários com espécimes de *Araucaria angustifolia* na mesma região, que aumentaram sua sincronia de crescimento com o passar dos anos.

Análises anatômicas do xilema secundário de uma grande variedade de Lauráceas no Neotrópico mostram que a família forma camadas de incremento distintas, geralmente caracterizadas pelo achatamento radial das fibras e maior espessamento das paredes celulares (Oliveira *et al.* 2001; Tomazello Filho *et al.* 2004, Alves e Angyalossy 2000; Léon 2001; Léon e Pernia 2000, 2001). Aliado a isso, um amplo estudo anatômico de espécies lenhosas no Brasil indicou que anéis de crescimento estão associados positivamente às condições climáticas subtropicais (Alves e Angyalossy-Alfonso 2000). Em vista disso, acreditamos que, assim como *Nectandra megapotamica*, outras espécies de Lauráceas de florestas subtropicais mistas apresentem potencial para pesquisas dendrocronológicas, principalmente do gênero *Ocotea* e *Nectandra*, anatômica e filogeneticamente muito similares (Rohwer 2000; Richter 1987).

3.4.3 Detecção dos distúrbios nas séries de crescimento

Na área de estudo até o ano de 1945 houve extração de árvores de interesse comercial, especialmente a araucária. Convém crer, que a partir, ou próximo deste ano, existisse algum traço de liberação de crescimento nas árvores, o que aconteceu. Sete árvores iniciaram liberações de crescimento próximas a esse ano, em 1943, 1947, 1949 (2x), 1952, 1953 (2x). Neste intervalo de tempo, observa-se que um grupo de três árvores apresentou liberação de crescimento no intervalo de dois anos (1947-1949) e, quatro anos mais tarde, outro grupo de três árvores, no intervalo de apenas um ano (1952-1953), apresentou liberações. Não sabemos se estas liberações foram todas ocasionadas por apenas um evento específico de distúrbio, onde haveria, portanto, uma resposta atrasada de plantas ao evento; ou, se o distúrbio tenha ocorrido mais de uma vez em momentos distintos, porém próximos, fato plausível. Quanto ao tipo de distúrbio, acreditamos que o corte seletivo da araucária possa ter sido o causador das liberações de crescimento. Isto por que os indivíduos que apresentaram liberações quase sincrônicas estavam distantes na mata, o que diminui as chances das liberações serem causadas por eventos fortuitos de dinâmica de clareiras. Do mesmo modo, entre os anos de 1928 e 1930, três árvores distantes na mata iniciaram suas liberações de crescimento, o que creditamos também ao corte seletivo. Neste período verifica-se que uma das árvores que libera seu crescimento é praticamente contígua a outro indivíduo de *N. megapotamica*. Por

isso, devido à proximidade, poderia se cogitar que ambas tivessem liberação de crescimento em uma eventual remoção de um vizinho emergente. Entretanto, verificamos que um dos espécimes não apresentou liberação em nenhum momento ao longo da série de crescimento. Talvez isto possa ser explicado pelo fato de que este espécime é em torno de meio século mais jovem que o vizinho, talvez até fruto do recrutamento deste e, portanto, pode ter se desenvolvido sempre sob sua influência no estrato superior, não havendo oportunidades para uma liberação de crescimento observável.

3.4.4 Relação do clima com o crescimento

A sincronia de crescimento da população é forte preditiva da influência de um fator externo comum regulador, em regra o clima. Verificada a significativa correlação de crescimento dos espécimes analisados, os resultados mostram que o clima, principalmente a precipitação, exerce influência sobre o crescimento da espécie em determinados períodos. Esta influência mostrou-se mais pronunciada sempre na estação anterior de crescimento, indicando que a espécie mobilizaria o suprimento de água disponibilizado no ano anterior para o crescimento na próxima estação. Entretanto, a influência do clima muda marcadamente ao longo do tempo, sendo mais forte nos primeiros anos, e bem reduzida nos anos mais recentes (Fig. 10).

Entre 1913 e 1945 registra-se uma correlação positiva do crescimento arbóreo com a precipitação ao longo de quase todos os meses da estação de crescimento anterior (menos janeiro) e no mês de agosto. Resultados semelhantes, onde a precipitação exerce o efeito regulador principal, são encontradas em outras espécies em ambiente subtropical. Análises dendroclimáticas em regiões subtropicais na Nova Zelândia verificaram que a *Araucariaceae Agathis australis*, tem o seu incremento diamétrico regulado principalmente pela precipitação da estação de crescimento anterior (Buckley *et al.* 2000). Já a *Araucariaceae* brasileira, *Araucaria angustifolia*, típica de ambientes úmidos, e frios no inverno, tem seu incremento controlado pela temperatura e fotoperíodo (Oliveira *et al.* 2009). No Neotrópico, em florestas subtropicais de altitude andinas, sob um regime sazonal de precipitação, Morales e colaboradores (2004) encontraram crescimento amplamente controlado por índices de precipitação em *Juglans australis*, *Alnus cuminata*, *Prosopis ferox* e *Polylepis tarapacana*. Estas também apresentaram correlações negativas com as temperaturas, sendo nestas áreas, os verões quentes geralmente secos, o que aumenta a evapotranspiração, reduzindo a disponibilidade hídrica da planta, aumentando a relação inversa entre as temperaturas do

verão e o incremento anual, padrão semelhante ao encontrado em *N. megapotamica* nesse intervalo de 1913 a 1947. Apesar dos verões na área de estudo não serem secos, ao se analisar a relação das temperaturas altas e ausência de crescimento de *N. megapotamica*, verifica-se essa tendência, principalmente de novembro e dezembro, apesar de não serem significativas dentro do intervalo de confiança. No planalto costeiro subtropical, onde os índices pluviométricos são maiores que os encontrados na encosta dos Andes, só duas publicações científicas trazem registros dendroclimáticos: Oliveira *et al.* (2009) observou, na mesma região deste estudo, correlação positiva do crescimento da conífera *Araucaria angustifolia* com as variações de temperatura e fotoperíodo. Padrões semelhantes aos encontrados por Dunisch (2005), que verificou em matas subtropicais no Paraná significativa correlação em longo prazo do crescimento da Meliaceae *Cedrela fissilis* com a temperatura.

Ao correlacionarmos o crescimento com o clima no intervalo de 1948 a 1975, teoricamente iniciado após eventos de distúrbio registrado em seis árvores, mudanças significativas são observadas na influência da precipitação nos meses de fevereiro a abril da estação de crescimento anterior. Nestes meses, as correlações, positivas no período de 1913 a 1947, agora se invertem para correlações negativas. Percebe-se que nos meses anteriores a estes, do início da estação de crescimento anterior, a correlação é positiva. Por estas razões é crível pensar que houve remoção de araucárias no sítio de estudo, em vista dos registros de liberação de crescimento apresentados, o que talvez possa ter resultado no aumento da disponibilidade hídrica para indivíduos de *N. megapotamica*, ao ponto deste aumento se tornar excessivo e inibir o crescimento.

No período final, mais recente, de 1976 a 2012, posterior a outro provável evento de distúrbio, desta vez afetando três árvores, três a menos que no evento anterior, verifica-se quase que a perda completa do sinal climático por parte das plantas, não havendo períodos pronunciados de correlação com o crescimento. Não podemos quantificar o quanto da perda dessa resposta climática de fato ocorre em função dos distúrbios, pois, além destes, existem outros fatores sítio-específicos que podem alterar a forma como as plantas respondem ao clima, como tamanho, dinâmica da população, e principalmente, a idade da planta (Szeicz *et al.* 1994; Carrer e Urbinati 2004; Rozaz e Olano 2013; Yu *et al.* 2008; Hunt *et al.* 1999). Verifica-se que com a idade aumenta o tamanho e complexidade estrutural da árvore, o que aumenta os custos de manutenção da respiração e diminui a eficiência do transporte de água, principalmente de árvores altas, tendendo a reduzir o crescimento das plantas (Hunt *et al.* 1999). A frequência da divisão celular e do crescimento da parede celular são dependentes da idade, assim como os processos de diferenciação e a habilidade de reagir a fatores ambientais

como o clima (Schweingruber 1996). De acordo com Lassig (1991), o potencial de resposta de espécies normalmente decresce do topo até a raiz, com o crescimento acontecendo na parte alta das árvores antes do que na altura do peito (Schweingruber 1996), de onde foram retiradas as amostras aqui estudadas.

Assim, de acordo com os resultados encontrados, podemos inferir que os anéis anuais de crescimento da população respondem de forma mais ao sinal climático, porém de forma mais suscetível em plantas jovens, havendo a perda desta resposta ao clima com o envelhecimento da planta, pelo menos neste sítio de estudo e com este histórico de vida. A espécie demonstrou ser boa marcadora de eventos de liberação de crescimento, potencial para estudos de eventos de distúrbio como o corte seletivo. A perda de sensibilidade ao clima pela espécie pode ter sido intensificada pela alteração das condições naturais de desenvolvimento da espécie, subitamente livres da competição com o estrato emergente das araucárias, removidas pelo corte seletivo. É comum espécies no Neotrópico apresentarem plasticidade fenotípica, acredita-se em vista das diferentes situações ecológicas ao longo de suas distribuições; se esta plasticidade se estende para a maneira como as espécies respondem ao clima, futuras pesquisas dendroecológicas poderão dizer.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALVES, E. S.; ANGYALOSSY-ALFONSO, V. Ecological trends in the wood anatomy of some Brazilian species. 1. growth rings and vessels. **IAWA Journal**, v. 21, n. 1, p. 3-30, 2000.

Angiosperm Phylogeny Group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. **Botanical Journal of the Linnean Society**. v. 161, p. 105-121, 2009.

ASH, J. Growth rings in *Agathis robusta* and *Araucaria cunninghamii* from tropical Australia. **Australian Journal of Botany**. v. 31, p. 269-275, 1983.

BACKES, P.; IRGANG, B. **Árvores do Sul. Guia de identificação & interesse Ecológico**. As principais espécies nativas Sul-Brasileiras. Instituto Souza Cruz. 326p. 2002.

BACKES, A.; NARDINO, M. **Árvores, arbustos e algumas lianas nativas do Rio Grande do Sul**. São Leopoldo, UNISINOS. 213p. 1998.

BAZZAZ, F.A. **Plants in a changing environment: linking physiological, population and community ecology**. Cambridge, UK, Cambridge University Press. 320 p. 1996.

BEGON, M.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. L. **Ecologia: de indivíduos a ecossistemas**. Porto Alegre, Artmed. 4^a ed., 2008.

BEHLING, H. Late Quaternary vegetational and climatic changes in Brazil. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 99, p. 143-156, 1998.

BEHLING, H. Late Quaternary vegetation, climate and fire history in the Araucaria forest and Campos region from Serra Campos Gerais, (Paraná), S. Brazil. **Rev. Palaeobot. Palynol.**, v. 97, p. 109-121, 1997.

BEHLING, H., BAUERMAN, S.G., NEVES, P.C. Holocene environmental changes from the São Francisco de Paula region, southern Brazil. **J. South Am. Earth Sci.**, 14, 631-639, 2001.

BENISTON, M., DIAZ, H. F., BRADLEY, R. S. Climatic Change at High Elevation Sites: An Overview, **Clim. Change**, v. 36, p. 233-251, 1997.

BERGERON, Y.; DENNELER, B.; CHARRON, D.; GIRARDIN, M. P. Using dendrochronology to reconstruct disturbance and forest dynamics around Lake Duparquet, northwestern Quebec. **Dendrochronologia**, v. 20(1/2), p. 175-189, 2002.

BIONDI, F. Evolutionary and moving response functions in dendroclimatology. **Dendrochronologia** v. 15, p. 139-150, 1997.

BITTENCOURT, J.V.M. **Araucaria angustifolia - its geography and ecology**. Geographical Paper 180. Department of Geography, University of Reading. 2007.

BLASING, T.J.; SOLOMON A.M.; DUVICK D.N. Response functions revisited. **Tree-Ring Bulletin** v.44, p.1-15, 1984.

Botanical information system at the missouri botanical garden. Disponível em: <www.tropicos.org>. Acesso em: 06 mai. 2014.

BOTOSSO, P.C.; Mattos, P.P. **Conhecer a Idade das Árvores: Importância e Aplicação**. Documentos 75. Colombo: Ed. Embrapa, p.11-19. 2002.

BOTOSSO, P.C. **Identificação macroscópica de madeiras: guia prático e noções básicas para o seu reconhecimento**. Colombo: Embrapa Florestas, 2011.

BRACK, P. **Estudo fitossociológico e aspectos fitogeográficos em duas áreas de floresta atlântica de encosta no Rio Grande do Sul**. 134 p. Tese (Doutorado em Ciências) – Programa de Pos-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, UFSCar, Sao Carlos, 2002.

BRASIL. Lei Federal nº 9.985, de 18 de julho de 2000. Dispõe sobre o SNUC – Sistema Nacional de Unidades de Conservação. Brasília, 2000.

BRIENEN, R. J. W.; ZUIDEMA, P. A. Relating tree growth to rainfall in Bolivian rain forests: a test for six species using tree ring analysis. **Oecologia**, v. 146, n. 1, p. 1-12, 2005.

BUCKLEY, B.; OGDEN, J.; PALMER, J.; FOWLER, A.; SALINGER, J. Dendroclimatic interpretation of tree-rings in *Agathisaustralis* (kauri). 1. Climate correlation functions and master chronology. **J. R. Soc. N. Z.** v.30, n.3, p. 283-275. 2000.

BURNHAM, R.J. & GRAHAM, A. The history of Neotropical vegetation: new developments and status. **Annals of Missouri Botanical Garden**. v.86, n.2, p. 546-589, 1999.

CALLADO, C. H. Periodicity of growth rings in some flood-prone trees of the Atlantic Rain Forest in Rio de Janeiro, Brazil. **Trees**, v. 15, p. 492-497, 2001.

CALLADO, C. H., NETO S. J. S., SCARANO F. R., & COSTA C. G. Radial growth dynamics of *Tabebuiaumbellata* (Bignoniaceae), a flood-tolerant tree from the Atlantic forest swamps in Brazil. **IAWA Journal**. v. 25(2), p. 175–183, 2004.

CANALEZ, G. DE G.; CORTE, A. P. D.; SANQUETTA, C. R. Dinâmica da estrutura da comunidade de Lauráceas no período 1995-2004 em uma Floresta de Araucária no sul do estado do Paraná, Brasil. **Ciência Florestal**, v. 16, n. 4, p. 357-367, 2006.

BURGER, M. L.; RICHTER, H. G. **Anatomia da madeira**. São Paulo: Nobel. 154 p., 1991.

CARRER M., URBINATI C. Age-dependent tree ring growth responses to climate of *Larix decidua* and *Pinus cembra* in the Italian Alps. **Ecology**. v.85, p. 730-740, 2004.

CARVALHO, P. E. R. **Espécies Arbóreas Brasileiras**. v. 2. 1. Ed. Brasília e Colombo: 24 Embrapa Informação Tecnológica e Embrapa Florestas, 627p., 2006.

CHANDERBALI, A.S., WERFF, H. VAN DER, RENNER, S.S. Phylogeny and historical biogeography of Lauraceae: evidence from the chloroplast and nuclear genomes. **Annals of the Missouri Botanical Garden**.v. 88, p. 104–134, 2001.

CHAZDON, R. L.; LETCHER, S. G.; BREUGEL, M. V.; MARTÍNEZ-RAMOS, M.; BONGERS, F. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**. v.362, p. 273–289, 2007.

CLEMENTS, F. **Plant Indicators. The Relation of Plant Communities to process and practice**. Carnegie Institution of Washington, DC. 1920.

COOK, E. R.; Kairukstis, L. A. **Methods of Dendrochronology**. Amsterdam: Kluwer, 1990.

COOK, E. R. **A time series analysis approach to tree-ring standardization**. [S.l.]University of Arizona, 1985.

COOK, E. R. The decomposition of tree ring series for environmental studies. **Tree-ring Bulletin**, v. 47, p. 37-59, 1987.

CRUTZEN, P.J. Geology of mankind. **Nature**. v. 415, n. 23, 2002.

DELLA-FLORA, J. B.; DURLO, M. A.; SPATHELF, P. Modelo de incremento para árvores singulares – *Nectandramegapotamica* (Spreng.) Mez. **Ciência Florestal**, v. 14, n. 1, p. 165-177, 2004.

D'ARRIGO, R.D., JACOBY G.C., FREE R.M. Tree-ring width and maximum latewood density at the Northern American tree line: parameters of climatic change. **Can J Forest Res**.v. 22, p. 1290–1296, 1992.

DÉTIENNE, P. Appearance and periodicity of growth rings in some tropical woods. **IAWA Bulletin n.s.**, v. 10, n. 2, p. 123-132, 1989.

DIAS, P. L. DA S.; RIBEIRO, W. C.; NUNES, L. H. **A contribution to understanding the regional impacts of global change in South America**. São Paulo: Instituto de Estudos Avançados da Universidade de São Paulo. 412p. 2007.

DOBBERTIN, M. Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: a review; **Eur. J. For. Res**. v. 124, p. 319–333, 2005.

DÜNISCH, O. Influence of the El-niño southern oscillation on cambial growth of *Cedrelafissilis* Vell. in tropical and subtropical Brazil. **Journal of Applied Botany and Food Quality**, v. 79. p. 5-11, 2005.

ESPER, J.; COOK, E. R.; Schweingruber, F. H. Low-frequency signals in long tree-ring chronologies for reconstructing past temperature variability. **Science**, v. 295, p. 2250- 2553, 22 mar. 2002.

ETHERINGTON, J.R. **Environment and Plant Ecology**. Wiley eastern Ltd., New Delhi. 1976.

FRANCISCO, M. R.; GALETTI, M. Aves como potenciais dispersoras de sementes de *Ocotea pulchella* Mart. (Lauraceae) numa área de vegetação de cerrado do sudeste brasileiro. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 25, n. 1, p. 11-17, mar. 2002.

FRITTS, H.C.; SWETNAM, T.W. A tool for evaluating variations in past and present forest environments. **Advances in ecological research**. 19:111-118. 1989.

FRITTS, H. C. **Tree Rings and Climate**. London: Academic Press, 1976.

GENTRY, A.H. Changes in Plant Community Diversity and Floristic Composition on Environmental and Geographic Gradients. **Annals of the Missouri Botanical Garden** 75, 1-34. 1988.

GOMES, J. F.; LONGHI, S. J.; ARAÚJO, M. M.; BRENA, D. A. Classificação e crescimento de unidades de vegetação em Floresta Ombrófila Mista, São Francisco de Paula, RS. **Ciência Florestal**, v. 18, n. 1, p. 93-107, 2008.

GOTTLIEB, O.R.; BORIN, M.R. Morphological and Metabolic Differentiation of Rubiaceae by Eco-geographical Transitions in South America. **Opera Bot. Belg.** v.7.p.213-230. 1996.

HONNAY, O.; VERHEYEN, K.; JACQUEMYN, J.B.H.; BOSSUYT, B.; HERMY, M. Possible effects of habitat fragmentation and climate change on the range of forest plant species. **Ecology Letters**, v. 5, p. 525-530. 2002.

HOLMES, L. R. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. **Tree Ring Bulletin**, v. 43, p. 69-78, 1983.

HUNT, E.R.; LAVIGNE, M.B.; FRANKLIN, S.E. Factors controlling the decline of net primary production with stand age for balsam fir in Newfoundland assessed using an ecosystem simulation model. **Ecol. Modell.** v.122. p.151-164. 1999.

IBGE. **Manual técnico da vegetação brasileira**. Série Manuais Técnicos em Geociências. Rio de Janeiro, 92 p., 1992.

IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Folha SH.22 Porto Alegre e parte das folhas SH.21 Uruguaiana e SI.22 Lagoa Mirim: Geologia, Geomorfologia, Pedologia, Vegetação, Uso Potencial da Terra in: Levantamento de Recursos Naturais. Rio de Janeiro, v. 33, 796 p., 1986.

IPCC. **Climate Change 2007: Synthesis Report. An Assessment of the Intergovernmental Panel on Climate Change**. 2007.

JACOBY, G. C. Overview of Tree-Ring Analysis in Tropical Regions. **IAWA Bulletin**, v. 10, n. 2, p. 99-108, 1989.

KLEIN, R.M. Importância e fidelidade das Lauráceas na "Formação Araucária" do Estado de Santa Catarina. **Insula**, v.7, p. 1-19, 1974.

KOCH, Z. **Araucária: a Floresta do Brasil Meridional**. Olhar Brasileiro, Curitiba. 2002.

LABRAGA, J. C. The climate change in south america due to a doubling in the CO₂ concentration: intercomparison of general circulation model equilibrium experiments. **International Journal of Climatology**.v. 17, p. 377-398, 1997.

LAMBERTS, A.V.H. **Predação e sobrevivência de sementes de *Araucaria angustifolia* (Bert.) Kuntze em matas nativas e plantação de *Pinus eliotti* na Floresta Nacional de São Francisco de Paula, RS.** Dissertação de Mestrado, UNICAMP, Campinas, 76p. 2003.

LASSIG, R. **Zumwachstum von Fichtensolitären [*Piceaabies*(L.)Karst.] in: Südwestdeutschland** Dissertation, Univ. Freiburg. 1991

LE QUÉRÉ; PETERS, G.P.; ANDRES, R.J. Global carbon budget 2013.**Earth Syst. Sci. Data Discuss**, v.6, p. 689–760, 2013.

LEDRU, M. P.; MOURGUIART, P.; RICCOMINI, C. Related changes in biodiversity, insolation and climate in the Atlantic rainforest since the last interglacial.**Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 271, p.140–152, 2009.

LEDRU, M. P.; SALGADO-LABOURIAU, M. L.; LORSCHREITER, M. L. Vegetation dynamics in southern and central Brazil during the last 10,000 yr B.P. **Review of Palaeobotany and Palynology**, Amsterdam, v. 99, p. 131-142, 1998.

LEGENDRE, P.& L. LEGENDRE. **Numerical ecology**.2nd English edition. Elsevier Science BV, Amsterdam. 853p, 1998.

LENOIR, J.; GÉGOUT, J. C.; MARQUET, P. A.; DE RUFFRAY, P.; BRISSE,H. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. **Science**. v. 27; 320 (5884), p. 1768-71, 2008.

LEÓN, W. J. Anatomía del leño de 17 especies del género *Ocotea* Aublet. **Pittieria**.v.1, n. 29-30, p. 53-65, 2001.

LEÓN, W. J.; PERNÍA, E. N. Estudio anatómico del leño de ocho especies del género *Aniba* Aublet (Lauraceae). **Revista Forestal Venezolana**. v. 44, n.1, p. 37-46, 2000.

LEÓN, W. J. & PERNÍA, E. N. Estudio anatómico del leño de 18 especies del género *Nectandra* Rol. ex Rottb. Lauraceae).**Revista Forestal Venezolana**.v.45, n.1, p. 33-44, 2001.

LEWIS, S. L. Tropical forests and the changing earth system.**Phil. Trans. R. Soc. B**. v. 361, p. 195–210, 2006.

LISI C. S., TOMAZELLO-FILHO M., BOTOSSO P. C., ROIG F. A., MARIA V. R. B., Ferreira-Fedele L.; Voigt A. R. A. Tree-ring formation, radial increment periodicity, and phenology of tree species from a seasonal semi-deciduous forest in southeast Brazil. **IAWA Journal**, v. 29, n. 22 2, p. 189-207, 2008.

LONGHI, S. J.; BRENA, D.A.; GOMES, J.F.; NARVAES, I.S.; BERGER, G.; SOLIGO, A.J. Classificação e caracterização de estágios sucessionais em remanescentes de Floresta

- Ombrófila Mista na FLONA de São Francisco de Paula, RS, Brasil. **Ciência Florestal**, v. 16, n. 2, p. 113-125, 2006.
- LORIMER, C. G. Methodological considerations in the analysis of forest disturbance history. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 15, no. 1, 1985.
- LORIMER, C. G.; DAHIR, S. E.; SINGER, M. T. Frequency of partial and missing rings in 29 *Acer saccharum* in relation to canopy position and growth rate. **Plant Ecology**, v. 143, p. 189-202, 1999.
- MARCHIORI, J. N. C. **Dendrologia das Angiospermas: das Magnoliáceas às Flacourtiáceas**. Editora da Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria. 272 pp. 1997.
- MACHADO, E. L. M.; GONZAGA, A. P. D.; MACEDO, R. L. G.; VENTURIN, N.; GOMES, J. E. Importância da avifauna em programas de recuperação de áreas degradadas. **Revista Científica Eletrônica de Engenharia Florestal**. v. 4, n. 7, 2006.
- MARENGO J.A.; JONES, R., ALVES L. M.; VALVERDE, M. C. Future change of temperature and precipitation extremes in South America as derived from the PRECIS regional climat modeling system. **Int. J. Climatol**. v.29, p. 2241–2255, 2009.
- MARQUES, C.A. Importância econômica da família Lauraceae Lindl. **Floresta e Ambiente**. v. 8, n.1, p.195 – 206. 2001.
- MARQUES M.C.N., ROPER J.J. SALVALAGGIO A.P.B. Phenological patterns among plant life-forms in a subtropical forest in southern Brazil. **Plant.Ecol.**v. 173, n. 2, p. 203–213, 2004.
- MATTOS P. P., SEITZ R. A. & MUNIZ G. I. B Identification of annual growth rings based on periodical shoot growth. In: **Tree-ring Analysis. Biological, Methodological and Environmental Aspects**. Eds. R. Wimmer & R. E. Vetter, p.139–145, 1999.
- MATTOS, P.P.; SANTOS, A.T.; OLIVEIRA, Y.M.M.; ROSOT, M.A.D. Dendrocronologia de espécies da Floresta Ombrófila Mista do Município de Candói, PR. **Pesq. Flor. bras.**, Colombo, n.54, p. 153-156, 2007.
- MAUSETH, J.D. **Plant anatomy**. Benjamin/Cummings Publ. Co.: Menlo Park, Calif. 560 p., 1988.
- MMA (Ministério do Meio Ambiente). **Avaliação e ações prioritárias para a conservação da biodiversidade da Mata Atlântica e Campos Sulinos**. 40p., 2000.
- MORALES M.S., VILLALBA R., GRAU H.R., PAOLINI L. Rainfall controlled tree growth in high-elevation subtropical treelines. **Ecology**. v. 85, n. 11, p. 3080–3089, 2004.
- MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; FONSECA, G. A. B. & KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**. v. 403, p. 853-858, 2000.

NATH C.D., DATTARAJA H.S., SURESH H.S. Patterns of tree growth in relation to environmental variability in the tropical dry deciduous forest at Mudumalai, southern India. **Journal of Biosciences**. v.31, p. 651–669, 2006.

NIMER, E. **Climatologia do Brasil**, 2ª ed. IBGE, Rio de Janeiro, 1989.

NORTON, D.A.; OGDEN J. Dendrochronology: a review with emphasis on New Zealand applications. **New Zealand Journal of Ecology**.v. 10, p. 77-95, 1987.

NOWACKI, G.J.; ABRAMS, M.D. Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories from presettlement-origin oaks **Ecological Monographs**.v. 67, n.2, p. 225–249, 1997.

OLIVEIRA, J. M.; PILLAR, V. D. Vegetation dynamics on mosaics of Campos and Araucaria Forest between 1974 and 1999 in Southern Brazil. **Community Ecology**. v. 5, n.2, p. 197–202. 2004.

OLIVEIRA, J. M. **Anéis de Crescimento de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) O. Kuntze: Bases de Dendroecologia em Ecossistemas Subtropicais Montanos no Brasil**. 139 p. Tese (Doutorado em Ecologia) - UFRGS, Porto Alegre, 2007.

OLIVEIRA, J. M.; SANTAROSA, E.; PILLAR, V. D.; ROIG, F. A. Seasonal cambium activity in the subtropical rain forest tree *Araucaria angustifolia*. **Trees**, v. 23, p. 107-115, 2009.

OLIVEIRA, J. M.; ROIG, F. A.; PILLAR, V. D. Climatic signals in tree-rings of *Araucaria angustifolia* in the southern Brazilian highlands. **Austral Ecology**, v. 35, n. 2, p. 134-147. 2010.

OLIVEIRA, C. W., CALLADO, C. H. & MARQUETE, O. Anatomia do lenho de espécies do gênero *Nectandra* Rol. ex Rottb. (Lauraceae). **Rodriguésia**.v. 52, n.81, p. 125-134, 2001.

OLIVEIRA-FILHO A.T.; BUDKE, J.C.; JARENKOW, J.A.; EISENLOHR, P.V.; NEVES, D.R.M. Delving into the variations in tree species composition and richness across South American subtropical Atlantic and Pampean forests. **Journal of Plant Ecology** (on-line) 1-23, 2013.

PILLAR, V.D.; ORLÓCCI, L. On randomization testing in vegetation science: multifactor comparison of relevé groups. **J. Veg. Sci.** v. 7, p. 585-592, 1996.

PILLAR V.D. **MULTIV**. Multivariate Exploratory Analysis, Randomization Testing and Bootstrap Resampling. User's Guide v. 2.4. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. 2006.

RAMBO B. História da flora do planalto riograndense. **Anais Botânicos do Herbário Barbosa Rodrigues**. v. 5, p. 185–232, 1953.

RAMBO B. A flora fanerogâmica dos aparados riograndenses. **Sellowia** v. 7, p. 235–298, 1956a.

- RAMBO B. **A Fisonomia do Rio Grande do Sul – Ensaio de Monografia Natural**. Livraria Selbach, Porto Alegre. 1956b.
- RAMBO B. A porta de Torres. In: **Anais botânicos do Herbário Barbosa Rodrigues**, 1950, Itajaí. Anais, n. 2, p. 125-136, 1950.
- REITZ, R. Projeto madeira do Rio Grande do Sul. **Sellowia**.v.34/35, p.70, 1983.
- RICHTER, H. G. Wood and bark anatomy of Lauraceae I. *Aniba* Aublet. **IAWA Bull.** v.2, p. 79 – 87, 1981.
- RICHTER, H. G. Wood and bark anatomy of Lauraceae.Ii. *Licaria* Aublet. **IAWA Bull.** v.6, n.3, p. 187-198, 1985.
- RIZZINI, C. T. **Árvorese madeiras úteis do Brasil: manual de dendrologia brasileira**. Ed. Edgard Blücher. São Paulo, Brasil. 312p. 1971.
- ROHWER, J.G. **Nectandra**. Flora Neotropica, Monograph 60, 1993.
- ROHWER, J.G. Toward a Phylogenetic Classification of the Lauraceae: Evidence from *matK* Sequences. **Systematic Botany**. v.25, n. 1, p. 60–71, 2000.
- ROIG F. A. Dendrocronología en los bosques del Neotrópico: revisión y prospección futura. In: **Dendrocronología em América Latina** (ed. F. A. Roig) p. 307–355. EDIUNC, Mendoza, 2000.
- ROSÁRIO, D.A.P. **Padrões florísticos e tipos funcionais em floresta com araucária e suas relações com o solo**. 139 p. Dissertação (Mestrado em Ecologia) - UFRGS, Porto Alegre. 2001.
- ROZAS, V.; OLANO, J.M. Environmental heterogeneity and neighbourhood interference modulate the individual response of *Juniperus thurifera* tree-ring growth to climate. **Dendrochronologia**, v. 31.p.105–113, 2013.
- ROZENDAAL, D. M. A.; ZUIDEMA, P. A. Dendroecology in the tropics: a review. **Trees**, v. 25, n. 1, p. 3-16, 2011.
- RUBINO, D.L., MCCARTHY, B.C. Comparative analysis of dendroecological methods used to assess disturbance events. **Dendrochronologia**.v. 21, p. 97-115, 2004.
- SAETERSDAL, M., BIRKS, H.J.B., PEGLAR, S.M. Predicting changes in Fennoscandian vascular-plant species richness as a result of future climatic change. **Journal of Biogeography**.v. 25, p. 111-122, 1998.
- SAUNDERS, D.A., HOBBS, R.J. AND MARGULES, C.R. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. **Conservation Biology**.v. 5, p.18-32, 1991.
- SCHÖNGART, J.; PIEDADE, M.T.F; LUDWIGSHAUSEN, S.; HORNAS, V.; WORBES, M. Phenology and stem-growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forests. **J. Trop. Ecol.**v. 18, p. 581–597, 2002.

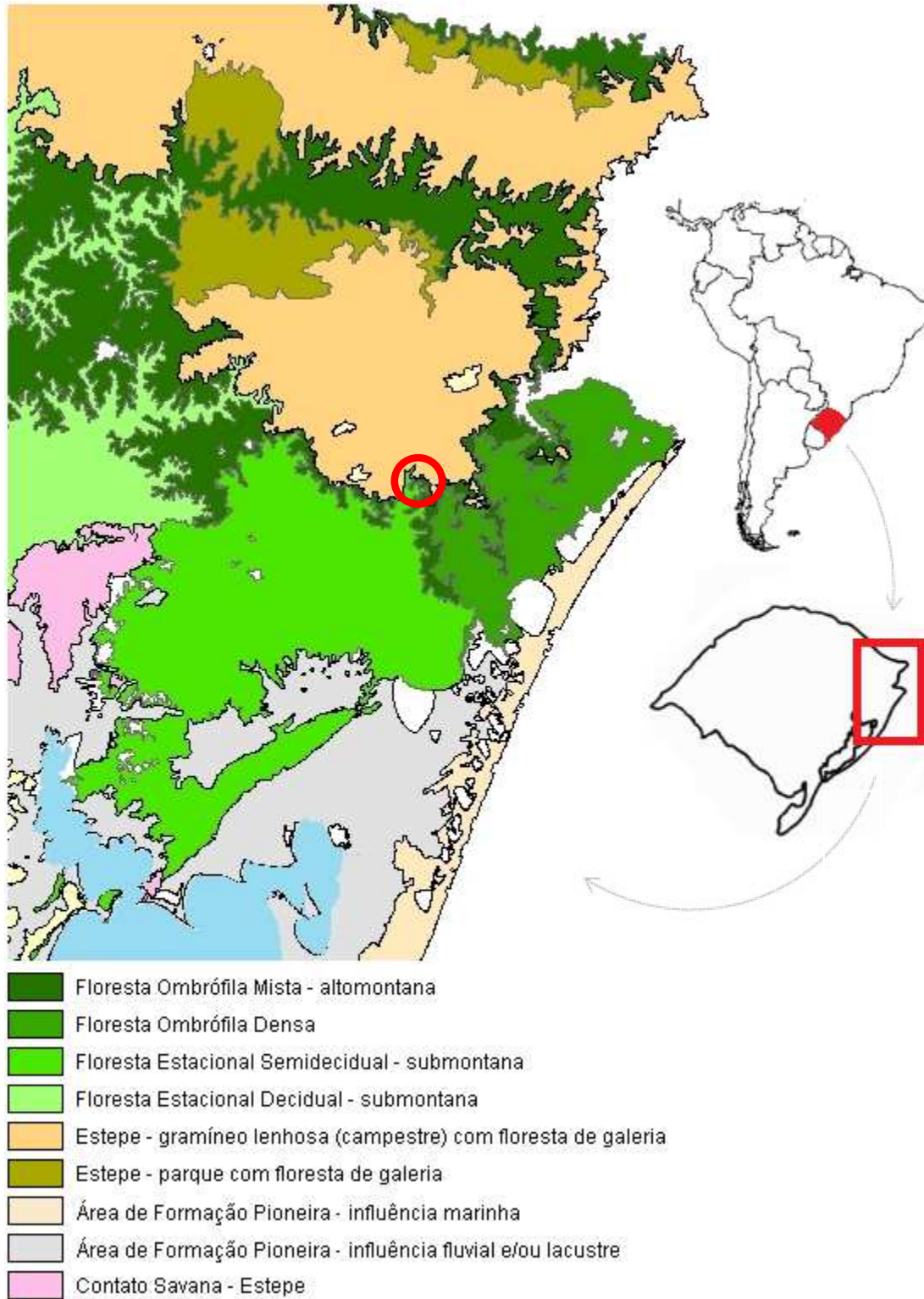
- SCHÖNGART, J.; JUNK, W.; PIEDADE, M.T.F.; AYRES, J.M.; HÜTTERMANN, A.; WORBES, M. Teleconnection between tree growth in the Amazonian floodplains and the El Niño-Southern Oscillation effect. **Global Change Biology**, v. 10, p. 683-692, 2004.
- SCHÖNGART, J.; ORTHMANN, B.; HENNENBERG, K.J.; WORBES, M. Climate-growth relationships of tropical tree species in West Africa and their potential for climate reconstruction. **Global Change Biology**, v. 12, p. 1139-1150, 2006.
- SCHULMAN, E. **Dendroclimatic Change in Semiarid America**. University of Arizona Press, Tucson, 1954.
- SCHWEINGRUBER F. H. **Tree Rings and Environment: Dendroecology**. Hall Haupt Publishers, Berne and Stuttgart. 609 p. 1996.
- SCHWEINGRUBER, F.H., BÖRNER, A., SCHULZE, E.-D. **Atlas of woody plant stems. Evolution, structure, and environmental modifications**. Springer-Verlag, Berlin, 229 p., 2006.
- SOUZA, L.H.S.; FINGER, C.A.G.; SCHNEIDER, P.R. Incremento volumétrico de *Nectandramegapotamica* (spreng.) mez em floresta ombrófila mista. **Ciência Florestal**. v. 19, n. 3, p. 305-314, 2009.
- SOUZA V. C.; LORENZI H. **Botânica Sistemática: guia ilustrado para a identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APG/II**. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 2005.
- SOUZA, A. F.; FORGIARINI, C.; LONGHI, S.J.; BRENA, D.A. Regeneration patterns of a long-lived dominant conifer and the effects of logging in southern South America. **Acta Oecologica**. v. 34, p. 221-32, 2008.
- SPATHELF, P.; FLEIG, F.D.; VACCARO, S.; ESBER, L.M. Análise dendroecológica de *Ocotea pulchella* Nees et Mart. ex Nees (canela lageana) na Serra Geral de Santa Maria, RS, Brasil. **Ciência Florestal**, v. 10, n. 1, p. 95-108, 2000.
- SPATHELF, P.; TOMAZELLO-FILHO, M.; TONINI, H. Dendroecological analysis of *Ocotea pulchella* and *Nectandra megapotamica* on two sites near Santa Maria, Rio Grande do Sul (Brazil). **Floresta**, v. 40, n. 4, p. 777-788, 2010.
- STAHL, D. W. Useful strategies for development of tropical tree-ring chronologies. **IAWA Journal**, v. 20, n. 3, p. 249-253, 1999.
- STERN, W. Comparative anatomy of xylem and phylogeny of Lauraceae. **Tropical Woods**, v. 100, p. 1-75, 1954.
- STOKES, M. A.; SMILEY, T. L. **An Introduction to Tree-ring Dating**. Chicago and London: The University of Chicago Press, 1968.
- SZEICZ, J.M.; MACDONALD, G.M. Age-dependent tree-ring growth responses of subarctic white spruce to climate. **Can. J Forest Res.** v. 23, p. 120-132, 1994.

- TABARELLI, M.; ROCHA, C.F.D.; ROMANOWSKI, H.P.; ROCHA, O.; LACERDA, L.D. **PELD–CNPq Dez anos do Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração no Brasil: Achados, Lições e Perspectivas**. Recife, Editora Universitária da UFPE, 446p., 2013.
- TEIXEIRA, W.; TOLEDO, M. C. M.; FAIRCHILD, T. R.; TAIOLI, F. **Decifrando a Terra**. São Paulo: Nacional, 2ª ed., 629p., 2009.
- TOMAZELLO-FILHO, M.; BOTOSSO, P. C.; LISI, C. S. Potencialidade da família Meliaceae para dendrocronologia em regiões tropicais e subtropicais. In: Roig, F. A. **Dendrocronología em America Latina**. Mendoza, Argentina: Edunc. 51p., 2000.
- TOMAZELLO-FILHO, M.; LISI, C. S.; HANSEN, N.; CURY, G. Anatomical features of increment zones in different tree species in the State of São Paulo, Brazil. **Scientia Forestalis**, v. 66, p. 46-55, 2004.
- TONINI, H.; FINGER, C.A.G.; SCHNEIDER, P.R. O crescimento da *Nectandra megapotamica* Mez., em floresta nativa na depressão central do Estado do Rio Grande do Sul. **Ciência Rural**, Santa Maria, v.33, n.1, jan-fev, p.85-90, 2003.
- TORRES, R. R.; MARENGO, J. A. Uncertainty assessments of climate change projections over South America. **Theoretical and Applied Climatology**. v.1, ago. 2012.
- VELOSO, H. P.; GÓES-FILHO, L. Fitogeografia brasileira: classificação fisionômico-ecológica da vegetação neotropical. Salvador: **Projeto Radam Brasil**. 86 p. (Boletim técnico. Vegetação, n. 1. 1982.
- VERDUM, R.; BASSO, L. A.; SUERTEGARAY, D. M. A. **Rio Grande do Sul: Paisagens e territórios em transformação**. Porto Alegre: UFRGS, 319p., 2004.
- VETTER, R.E.; BOTOSSO, P.C. Remarks on age and growth rate determination of Amazonian trees. **IAWA Journal**. v. 10, n. 2, p. 133-145, 1989.
- VILLALBA, R.; GRAU H. R.; BONINSEGNA J. A.; JACOBY G. C.; RIPALTA, A. Tree-ring evidence for long-term precipitation changes in subtropical South America. **International Journal of Climatology**. v.18, p. 1463–1478, 1998.
- VILLALBA, R.; BONINSEGNA, J.A.; HOLMES, R.L. *Cedrela angustifolia* and *Juglans australis*: two new tropical species useful in dendrochronology. **Tree-ring Bull.** v.45, p. 25-35, 1985.
- WAECHTER, J. L. Aspectos ecológicos da vegetação de restinga no Rio Grande do Sul, Brasil. **Comunicação do Museu de Ciências da PUCRS**, Sér. Bot., v. 33, p. 49-68, 1985.
- WAECHTER, J. L. Padrões geográficos na flora atual do Rio Grande do Sul. **Ciência & Ambiente**. v. 24, p. 93-108, 2002.
- WALTER, H. **Ecology of tropical and subtropical vegetation**. Oliver & Boyd, London. 539 p., 1972.

- WERFF, H.; RICHTER, H.G. Toward an Improved Classification of Lauraceae. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 83, n. 3, p. 409-418, 1996.
- WERFF, H. A key to the genera of Lauraceae in the New World. **Ann. Missouri Bot. Gard.** v. 78, p. 377-387, 1991.
- WHITE, P.S. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. **Bot. Rev.** v. 45, p. 229-299, 1979.
- WIMMER, R. Wood anatomical features in tree-rings as indicators of environmental change. **Dendrochronologia** v. 20, n. 1-2., p. 21-36, 2002.
- WOODWARD, F.I.; LOMAS, M.R.; KELLY, C.K. Global climate and the distribution of plant biomes. **Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.** v. 359, p. 1465–1476, 2004.
- WORBES M., STASCHEL R., ROLOFF A. & JUNK W. J. Tree ring analysis reveals age structure, dynamics and wood production of a natural forest stand in Cameroon. **Forest Ecology and Management**. v.173, p. 105–123, 2003.
- WORBES, M. One hundred years of tree-ring research in the tropics - a brief history and an outlook to future challenges. **Dendrochronologia**, v. 20, n. 1-2, p. 217-231, 2002.
- WORBES, M. Annual growth rings, rainfall-dependent growth and long-term growth patterns 25 of tropical trees from the Caparo Forest Reserve in Venezuela. **Journal of Ecology**, v. 87, n. 26 3, p. 391-403, 1999.
- WORBES, M. How to measure growth dynamics in tropical trees – a review. **IAWA Journal**. v. 16, p. 337-351, 1995.
- WORBES, M. Occurrence of seasonal climate and tree-ring research in the tropics. **Lundqua Report**, v.34, p.338-342, 1992.
- YU, G., LIU, Y., WANG, X., MA, K. Age-dependent tree-ring growth responses to climate in *Qilian juniper*. **Trees**. v.22, p. 197–204, 2008.
- ZANON, M. M. F.; GOLDENBERG, R.; MORAES, P. L. R. O gênero *Nectandra* Rol. exRottb. (LAURACEAE) no Estado do Paraná, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 23, n. 1, p. 22–35, 2009.
- ZENID, G.J.; CECCANTINI, G.C.T. **Identificação macroscópica de madeiras**. Laboratório de Madeira e Produtos Derivados; Centro de Tecnologia de Recursos Florestais; Instituto de Pesquisas Tecnológicas. São Paulo, SP, 2007.
- ZIMMER, H.; BAKER, P. Climate and historical stand dynamics in the tropical pine forests of northern Thailand. **Forest ecology and Management**. v.257, n.1, p.190-198, 2009.

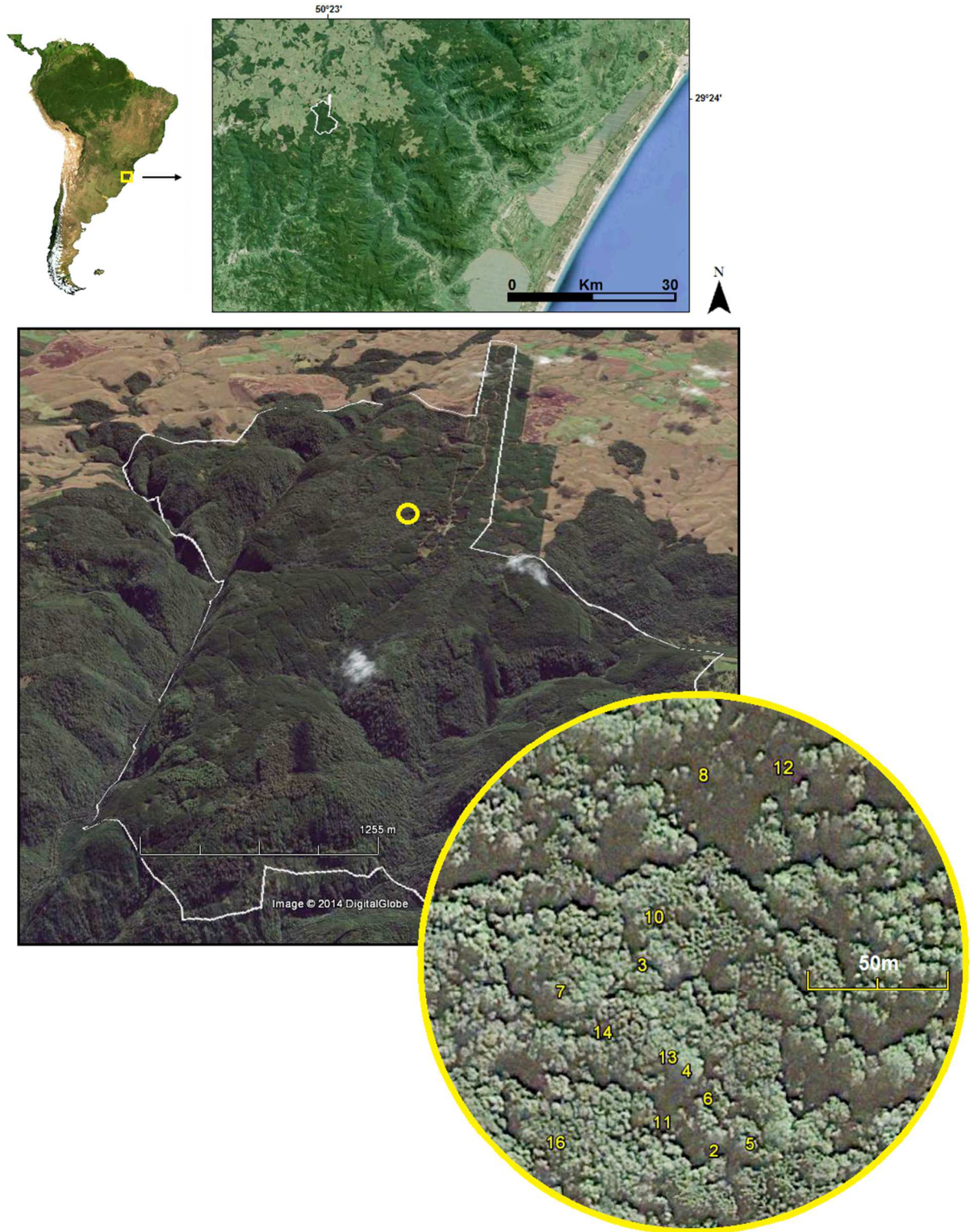
5. ANEXOS

Anexo1 – Unidades de Vegetação do Nordeste do Rio Grande do Sul segundo RADAM Brasil (1986). Área de estudo no círculo vermelho.



Fonte: Elaborada pelo autor.

Anexo 2—Imagens de satélite QuickBird (Google Earth) com os limites da Floresta Nacional de São Francisco de Paula, RS, e do sítio específico do estudo no círculo amarelo, com a localização exata das árvores amostradas representadas pelos números amarelos.



Fonte: elaborada pelo autor.

Anexo 3 – Materiais de trabalho. (A) Incremento colado em porta-amostra e lixado; (B) gráfico dos índices de crescimento; (C) trado de incremento e canudos onde se guardam as amostras em campo; (D) mesa de medição Velmex[®]. Fonte: elaborada pelo autor.



Anexo 4 – Séries brutas médias de crescimento dos 14 indivíduos de *Nectandra megapotamica* utilizados na cronologia de crescimento.

21893 17 15 20 26 21 23 12
 2 1900 17 17 19 15 15 14 15 21 24 18
 2 1910 20 18 24 15 18 20 9 17 15 4
 2 1920 16 20 13 17 19 14 8 7 8 6
 2 1930 15 10 20 10 6 12 19 20 18 13
 2 1940 12 13 17 6 3 2 2 13 18 11
 2 1950 19 21 25 26 23 13 15 11 15 10
 2 1960 15 14 21 17 10 6 7 5 9 4
 2 1970 6 7 6 6 5 7 12 7 12 13
 2 1980 17 23 14 11 14 12 10 3 3 4
 2 1990 3 4-9 3 3 6 7 3 3 5
 2 2000 9 15 9 9 9 6 4 4 5 6
 2 2010 7 7 999
 3 1893 28 29 25 15 14 10 11
 3 1900 12 16 16 12 23 11 15 16 32 12
 3 1910 16 10 10 9 17 12 13 16 12 4
 3 1920 25 31 23 22 8 10 8 15 14 19
 3 1930 24 23 19 10 4 17 13 11 15 12
 3 1940 13 11 18 6 8-9 5 4 9 8
 3 1950 18 12 21 21 14 17 12 11 22 13
 3 1960 25 7 18 27 17 14 16 10 12 5
 3 1970 10 10 5 15 12 14 13 10 11 14
 3 1980 10 10 15 8 12 11 9 8 9 6
 3 1990 7 8 3 4 3 7 7 5 4 5
 3 2000 4 4 5 7 11 12 11 12 10 7
 3 2010 3 5 999
 4 1916 7 3 6 3
 4 1920 6 6 9 9 22 7 5 3 4 7
 4 1930 13 9 11 22 10 16 8 12 14 16
 4 1940 21 19 26 18 2 6 20 26 9 4
 4 1950 23 17 22 12 8 4 10 6 12 9
 4 1960 8 6 12 10 12 10 11 8 9 3
 4 1970 9 6 4 4 7 7 12 12 8 10
 4 1980 7 15 8 7 18 13 19 7 6 7
 4 1990 9 4 3 6 3 5 5 3 2 3
 4 2000 6 4 2 1 3 6 3 4 2 3
 4 2010 2 3 999
 5 1893 20 7 16 14 19 13 7
 5 1900 5 10 10 14 14 17 25 24 26 25
 5 1910 23 17 21 18 28 33 29 26 24 3
 5 1920 18 33 27 39 42 33 34 23 18 12
 5 1930 17 11 18 17 15 17 10 18 24 21
 5 1940 24 22 26 12 3 3 6 6 11 7
 5 1950 15 13 17 20 17 19 21 14 15 10
 5 1960 11 7 10 9 8 5 8 7 7 5
 5 1970 5 7 7 8 17 16 20 14 16 17
 5 1980 17 20 16 16 18 10 9 15 10 7
 5 1990 12 8 9 12 14 24 21 10 6 8
 5 2000 8 13 11 8 10 6 5 8 12 11
 5 2010 4 9 7 999
 6 1893 18 21 15 20 21 19 15
 6 1900 11 13 18 25 32 27 23 13 24 18
 6 1910 23 15 22 29 26 29 15 21 19 4
 6 1920 7 16 16 19 15 15 12 13 15 8
 6 1930 16 10 21 12 11 13 14 13 16 14
 6 1940 17 17 11 16 13 8 6 13 20 15
 6 1950 19 11 20 10 14 8 9 11 14 18
 6 1960 22 21 15 15 12 13 14 10 8 7
 6 1970 9 9 4 9 14 12 16 11 10 11
 6 1980 15 11 9 8 8 9 8 7 9 12
 6 1990 17 12 10 6 7 10 7 4 6 16
 6 2000 23 7 10 8 6 10 9 11 9 11
 6 2010 10 9 999
 7 1907 13 20 8
 7 1910 17 13 27 31 45 34 30 32 35 16
 7 1920 45 32 30 37 35 29 26 34 44 36
 7 1930 46 34 40 21 23 49 41 36 32 31
 7 1940 40 26 34 22 22 23 7 29 29 26
 7 1950 26 26 32 31 19 16 16 15 22 14
 7 1960 13 6 52 35 28 21 27 25 22 22
 7 1970 17 20 15 18 16 16 15 17 9 16
 7 1980 13 10 9 5 7 7 6 8 7 10
 7 1990 12 8 8 7 5 8 9 6 8 8
 7 2000 5 5 7 9 11 9 8 6 4 7
 7 2010 3 5 999
 8 1902 7 7 7 5 8 8 17 9
 8 1910 11 22 30 18 28 22 26 21 23 12
 8 1920 23 24 26 26 23 26 20 14 35 25
 8 1930 28 34 26 25 13 28 19 19 27 19
 81940 29 21 22 23 20 14 17 18 25 16
 81950 17 10 6 8 5 15 28 14 19 14
 81960 13 17 26 19 15 19 11 19 16 14
 81970 10 9 6 11 8 9 5 10 5 11
 8 1980 10 13 14 17 24 25 13 9 10 10
 8 1990 4 8 8 11 9 16 14 7 6 8
 8 2000 7 13 6 6 5 5 4 5 5 5
 8 2010 3 2 5 999
 9 1893 8 9 11 8 6 7 5
 9 1900 4 8 10 10 23 16 19 11 14 12
 9 1910 21 14 10 10 21 22 21 29 26 8
 9 1920 27 28 22 29 34 33 24 25 31 28
 9 1930 42 29 40 38 35 26 31 32 32 32
 9 1940 22 19 18 7 10 3 11 4 18 22
 9 1950 41 10 26 57 44 34 27 24 32 25
 9 1960 39-9 25 21 15 48 35 22 14 6
 9 1970 19 12 3 11 8 25 17 15 29 18
 9 1980 16 15 8 12 11 6 18 9 5 9
 9 1990 8 4 10 4 5 14 15 5 4 6
 9 2000 6 4 8 9 11 11 8 9 5 8
 9 2010 7 4 5 999
 10 1916 16 26 23 9
 10 1920 6 24 28 19 21 20 26 16 20 26
 10 1930 46 42 48 29 23 38 40 39 35 18
 10 1940 12 43 36 29 22 27 20 17 19 15
 10 1950 19 16 28 22 27 26 24 18 33 31
 10 1960 41 42 37 29 24 25 29 39 20 10
 10 1970 20 11 7 18 24 18 32 31 16 19
 10 1980 22 28 27 21 10 14 12 9 8 7
 10 1990 6 8 5 6 5 7 8 4 4 9
 10 2000 10 6 8 4 5 4 4 5 5 5
 10 2010 3 3 999
 11 1911 9 11 12 10 6 5 10 9 7
 11 1920 6 13 10 10 9 8 7 7 8 9
 11 1930 10 6 18 8 9 8 14 19 24 24
 11 1940 29 23 18 4 21 24 23 22 36 22
 11 1950 26 14 18 15 19 12 8 13 22 19
 11 1960 7 6 16 15 19 20 17 11 11 9
 11 1970 15 18 21 32 29 34 34 31 33 26
 11 1980 22 23 27 21 15 15 13 10 12 12
 11 1990 16 7 5 12 9 8 9 9 8 11
 11 2000 10 10 12 13 14 7 8 5 5 4
 11 2010 5 7 999
 12 1912 22 14 21 15 19 12 19 3
 12 1920 6 18 12 18 14 14 13 17-9 20
 12 1930 21 16 19 14 18 20 16 22 43 27
 12 1940 25 25 21 18 36 25 18 20 16 9
 12 1950 22 21 39 20 11 12 25 18 15 7
 12 1960 18 10 27 16 21 13 11 7 20 10
 12 1970 14 21 12 17 9 13 18 13 7 13
 12 1980 6 6 8 9 14 10 13 4 8 6
 12 1990 6 6 8 5 6 9 6 5 7 7
 12 2000 8 6 12 16 11 5 5 9 8 12
 12 2010 4 6 10 999
 13 1934 11 15 8 14 11 17
 13 1940 17 18 13 10 10 13 2 14 6 6
 13 1950 17 9 11 17 15 11 3 5 8 14
 13 1960 9 5 6 8 13 18 24 18 12 10
 13 1970 7 7 6 5 3 7 6 6 5 3
 13 1980 5 3 6 3 9 5 10 3 3 2
 13 1990 7 1 2 3 8 6 7 3 4 9
 13 2000 6 9 5 7 6 3 2 4 4 9
 13 2010 999
 14 18989 9
 14 1900 1 8 6 7 5 2 5 4 2 2
 14 1910 3 4 5 12 7 11 8 4 13 6
 14 1920 13 18 15 29 39 38 21 20 36 37
 14 1930 29 33 34 42 43 43 38 39 37 44
 14 1940 32 47 32 57 20 38 34 31 38 40
 14 1950 42 32 45 50 24 14 22 17 32 20
 14 1960 16 24 38 33 27 16 29 23 21 14
 14 1970 21 24 19 20 12 11 23 7 5 10
 14 1980 9 18 6 3 10 9 8 10 5 8
 14 1990 7 1 7 8 7 10 12 2 3 4
 14 2000 6 8 6 3 5 2 3 4 1 2
 14 2010 1 2 3 999
 16 1932 10 7 8 4 1 5 3 3
 16 1940 2 2 4 1 3 3 1 2 2 2
 16 1950 3 3 3 2 6 3 4 10 10 13
 16 1960 10 11 17 13 18 33 28 14 24 18
 16 1970 19 11 7 4 9 9 12 9 14 15
 16 1980 7 14 8 5 19 12 9 10 9 4
 16 1990 6 3 3 4 3 5 5 3 4 7
 16 2000 3 5 3 3 1 2 3 5 8