



CAPÍTULO 09

Sazonalidade de crescimento e aspectos fenológicos de espécies arbóreas tropicais e seu potencial dendrocronológico

Patrícia Póvoa de Mattos

Suzana Maria de Salis

1. Introdução

A dendrocronologia é definida de forma mais ampla como o estudo dos anéis de crescimento, onde os anéis anuais podem ser datados ou associados a determinado ano. Essa disciplina pode ser subdividida em dendroclimatologia, dendroecologia, dendroarqueologia, dendroherbologia, entre outras, dependendo da aplicação que está sendo dada ao estudo dos anéis de crescimento.

O crescimento das árvores é normalmente afetado por variações climáticas e a seqüência anual de condições favoráveis e desfavoráveis. Como por exemplo, anos mais chuvosos ou mais secos, geralmente ficam registrados como anéis de crescimento mais largos ou mais estreitos em um grande número de árvores. No entanto, nem todas as camadas de crescimento são anéis anuais. Algumas vezes, quando existe um fator muito limitante, o crescimento pode nem acontecer, e o anel não é formado. Em outras ocasiões, pode ocorrer um período de estresse no meio de uma estação de crescimento, causando a formação de duas ou mais camadas de crescimento em um determinado ano, sendo denominados de falsos anéis (FRITTS, 1976), como o exemplo clássico descrito para *Hevea brasiliensis* por Hallé e Martin (1968).

Em geral, as informações provenientes dos anéis de crescimento das árvores são oriundas das larguras dos anéis de crescimento, mas informações climáticas também podem ser encontradas em variações de densidade da madeira, parâmetro esse que varia em função do tamanho e espessura das paredes das células, como relatado para diferentes espécies por Jayawickrama et al. (1997). Essas taxas de crescimento também são influenciadas por outros fatores, tais como as condições de crescimento em anos anteriores, idade e estrutura da árvore, limitações do local de crescimento e potencial hereditário específico da árvore (FRITTS, 1976).

Os elementos do micro-clima que influenciam o crescimento das plantas são apenas aqueles que limitam algum processo fisiológico. O fator limitante pode ser definido como um processo biológico em que o crescimento não pode ir além do que é permitido pelo fator mais limitante. Os mesmos fatores podem limitar de alguma forma todos os anos, mas o grau e duração de seus efeitos limitantes variam de um ano para o outro. Se um fator muda, de tal forma que não é mais limitante, a taxa de crescimento da planta irá aumentar até que outro fator se torne limitante. O princípio do fator limitante é importante para dendrocronologia, porque a largura dos anéis pode ser datada por datação cruzada (FRITTS, 1976).

Em muitos casos, fatores como comprimento do dia, sombra e baixa fertilidade, que não variam significativamente de um ano para o outro e não envolvem variações climáticas, podem limitar a distribuição das plantas, mas influenciam pouco a variabilidade da largura dos anéis de crescimento. Outros fatores não climáticos, como fogo, ataque de pragas ou doenças podem afetar tanto a distribuição das plantas quanto a largura dos anéis, sendo difícil utilizar as informações obtidas pela largura dos mesmos para inferir variação climática, exceto em casos onde esses fatores também são afetados por variações climáticas (FRITTS, 1976).

2. Verificação da formação dos anéis de crescimento anuais

A construção de modelos que relacionam fatores ambientais e largura de anéis de crescimento ou outras características

anatômicas do anel dependem do conhecimento de como cresce a árvore e da sua estrutura. Também é importante saber como ocorre o início e o final do crescimento na estação de crescimento, para poder explicar como dois anéis podem se formar em apenas uma estação de crescimento ou como podem ocorrer anéis ausentes em algumas partes do caule (FRITTS, 1976).

As taxas de crescimento podem variar ao longo do dia, da estação de crescimento e ao longo da vida da árvore. Geralmente, o crescimento é mais vigoroso e a estação de crescimento é mais longa em plantas jovens, sendo mais curtas e menos vigorosas em plantas mais velhas. O período de crescimento durante a estação de crescimento também pode variar entre os diferentes órgãos e tecidos da planta. O crescimento do câmbio ocorre inicialmente no ápice dos ramos e depois ao longo do caule. Entretanto, em árvores suprimidas ou velhas, especialmente durante os anos com condições de crescimento mais limitantes, a iniciação cambial pode não ocorrer até a base do caule (FRITTS, 1976).

Brienen e Zuidema (2003) apresentam alguns métodos simples que podem ser usados para determinar se os anéis de crescimento são anuais: 1. contar os anéis de árvores com idade conhecida, como por exemplo árvores de plantios comerciais; 2. usar marcações anuais no câmbio, por um período de três a cinco anos, de preferência no início da estação seca, verificando-se posteriormente a distribuição das cicatrizes no lenho formado no período em estudo; 3. observação de cicatrizes ocasionadas por fogo que ocorreu em data conhecida; 4. uso de faixas dendrométricas, instaladas em árvores por período longo, por vários anos, que apesar de não permitir uma verificação precisa, possibilita a indicação da formação anual do anel; ou ainda, métodos mais caros como o uso de isótopos de carbono, densitômetros, ou correlação com dados climáticos. Além desses métodos, podemos também incluir a verificação dos anéis formados na extensão do ramo referente ao crescimento do ano, em regiões onde só exista uma estação de crescimento anual (MATTOS et al., 1999), ou, pela análise da relação dos isótopos de oxigênio, registrada em espécies que crescem em locais com

períodos de déficit hídrico ao longo do ano (EVANS; SCHRAG, 2004; MACCAROLL; LOADER, 2004; POUSSART et al., 2004).

2.1 Observações pelas características anatômicas

O conhecimento da sazonalidade apresentada nas estruturas anatômicas nas camadas de crescimento do lenho é básico para a compreensão da dinâmica e manejo de diferentes populações. Como exemplo, podemos citar o estudo de uma doença de *Ulmus*, realizado por Solla et al. (2005), onde uma espécie de *Ulmus* se apresentava mais resistente que a outra em relação ao ataque de *Ophiostoma novo-ulmi*. Os autores observaram que o tamanho dos vasos, refletindo os parâmetros hidráulicos da planta, em combinação com a abundância da espécie de praga em estudo, foram os fatores mais importantes para explicar as diferenças de susceptibilidade das duas espécies de *Ulmus* estudadas.

Deslauriers et al. (2003) estudaram a formação de células do lenho em *Abies balsamea* em uma floresta boreal e observaram que o início e o final da estação de crescimento variaram em até um mês, enquanto que o início da fase de transição variou em até 17 dias. O tempo de alongamento celular no lenho inicial foi menor que uma semana e no lenho tardio levou de 5 a 10 dias. O espessamento da parede foi de 20 dias no lenho inicial e não mais que 10 a 15 dias no lenho tardio. Essa flexibilidade no padrão de formação dos anéis de crescimento também é uma resposta de adaptação às condições de crescimento, que variam de ano para ano, sendo que esse conhecimento pode ser usado para se entender as relações da árvore com os parâmetros ambientais ou climáticos.

3. Fenologia e os anéis de crescimento

Observações fenológicas podem fornecer informações úteis sobre processos de crescimento. Alguns fenômenos fenológicos, tais como entumescimento, alongamento e abertura de botões florais, alongamento dos ramos e acículas, maturação de acículas, floração e frutificação são freqüentemente associados com estágios específicos na atividade cambial e algumas variações estruturais dos anéis de crescimento (FRITTS, 1976).

Na África tropical, uma espécie que apresenta potencial dendrocronológico é *Pterocarpus angolensis*. A anualidade de formação dos anéis de crescimento foi definida considerando quatro características: formação de anéis semi-porosos; deciduidade e fenologia da espécie altamente correlacionada à sazonalidade de precipitação local; as séries de largura de anéis de crescimento altamente correlacionadas entre árvores no mesmo local e entre florestas distantes mais de 100 km; e também porque a média cronológica de larguras médias derivadas dessas árvores é altamente correlacionada com a precipitação total regional durante o período chuvoso entre os anos de 1901 e 1990 (STAHLE et al., 1999).

Na região do Pantanal, os estudos de sazonalidade de crescimento e dendrocronologia tiveram início após a confirmação do ciclo anual de crescimento, por estudos fenológicos (SALIS e MATTOS, 1993; MATTOS e SALIS, 1994), sendo possível determinar a formação anual dos anéis de crescimento (MATTOS et al., 1999), estimar a idade e incremento de várias espécies (MATTOS et al., 2005; MATTOS e SEITZ, 2005) além de resultados preliminares que sugerem *Tabebuia heptaphylla* como espécie potencial para estudos dendrocronológicos (MATTOS et al., 2004).

Os sinais climáticos presentes no lenho juvenil de espécie com anéis porosos (*Castanea sativa*) foram estudados por Fonti et al. (2007). Esses autores procuraram entender os mecanismos entre os processos fisiológicos, fenologia e formação dos vasos nessa espécie. Foi observado que os primeiros vasos apareceram no final de abril, início de maio (primavera), após um estímulo de temperatura negativa no final do inverno (fevereiro – março) e temperatura positiva no início da primavera (abril), ao mesmo tempo que teve início a formação de novas brotações. A combinação dos sinais de temperatura, com a característica de formação dos vasos no lenho inicial e as observações fenológicas sugerem que as temperaturas do final do inverno e início da primavera influenciam os processos fisiológicos envolvidos na diferenciação dos vasos no lenho inicial, determinando o tamanho final desses vasos. Já Dougherty et al. (1979) observaram

comportamento diferente para *Quercus alm* quando compararam a relação entre fotossíntese e crescimento. Os autores observaram que o processo de crescimento já havia encerrado ou estava em fase final, antes de taxas positivas de fotossíntese serem atingidas. Segundo observações feitas pelos autores, o crescimento teve início no sistema radicial, seguido pelo câmbio e finalmente mais tarde pelas flores, folhas e crescimento de ramos. Durante o período de rápido crescimento foliar e de ramos o crescimento cambial já havia cessado. Esse comportamento reflete a adaptação da espécie ao ambiente de baixas temperaturas na primavera no local de estudo.

A periodicidade de formação dos anéis de crescimento foi definida em árvores de *Tabebuia cassinoides*, *Tabebuia umbellata*, *Symphonia globulifera* e *Alchornea sidifolia* na região de Floresta Ombrófila Densa da Mata Atlântica do Estado do Rio de Janeiro, utilizando-se injúrias mecânicas do câmbio. A fenologia das plantas foi um fator importante de influência na atividade do câmbio vascular. O período de abscisão foliar foi correlacionado com a formação do lenho tardio em três das espécies estudadas, mas ocorreu em diferentes períodos para cada espécie. A inundação foi um fator determinante no crescimento periódico em *T. cassinoides*, enquanto o fotoperíodo foi indiretamente responsável pelo ritmo de crescimento em *T. umbellata* e o ritmo endógeno, pelo crescimento rítmico de *S. globulifera* e *A. sidifolia* (CALLADO et al., 2001).

Drew (1998) estudou o comportamento fenológico e a periodicidade de mudanças de estrutura no xilema em *Cyrilla racemiflora*, em região montanhosa de Porto Rico. A quebra das gemas e alongamento dos ramos começou em março de 1989, seguido por produção de células do xilema no lenho inicial na parte baixa do caule em abril e o início da floração em maio. A maior produção de biomassa na serapilheira foi entre abril a junho, coincidindo com o pico de crescimento de ramos e formação de novas folhas. A formação do lenho tardio ocorreu em dezembro. O padrão fenológico foi sincronizado entre árvores e em diferentes anos. Os anéis de crescimento anuais foram formados com períodos de produção de lenho inicial e lenho tardio, coincidindo

com o verão chuvoso e inverno seco, respectivamente. A desfolhação causada por furacão em setembro de 1989 foi seguida por floração intensa em 1990, um ano de alongamento de ramos e largura de anéis de crescimento do xilema reduzidos.

4. A dendrocronologia em regiões tropicais

A formação dos anéis de crescimento em regiões tropicais começou a ser apresentada e discutida no início do século passado, com a publicação dos primeiros trabalhos com anéis de crescimento em espécies tropicais, com os estudos de Coster (1927/1928) e Alvim (1964). Muitas regiões tropicais apresentam uma estação seca definida que geralmente induz à dormência do câmbio e à formação dos anéis anuais de crescimento (WORBES, 2002).

A existência de anéis anuais de crescimento em espécies tropicais e seu potencial para uso em estudos dendrocronológicos já não é mais questionada. Os relatos de literatura enfocam atualmente inúmeras espécies potenciais para estudos dendrocronológicos em mais de 20 países tropicais. O ritmo de crescimento é normalmente induzido por curtos períodos de seca ou inundações de longa duração. É possível identificar grandes eventos climáticos registrados nas alterações dos anéis de crescimento. É evidente o crescimento nessa linha de pesquisa da dendrocronologia nos últimos 20 anos, mas nota-se a necessidade de desenvolver novos métodos e tecnologias adaptadas para pesquisa em espécies tropicais, considerando as particularidades e dificuldades de visualização dos anéis de crescimento em muitas espécies (WORBES, 2002). Atualmente, a aplicação dos resultados de estudos dessa natureza vem reforçar a importância da dendrocronologia nos trópicos, seja pela correlação com dados climáticos, seja pelo uso das informações para orientações de manejo sustentável, definindo intensidade e ciclo de corte (WORBES et al., 2003; MATTOS et al., 2006).

Brienen e Zuidema (2006), em estudos com anéis de crescimento, observaram para duas espécies nativas de floresta tropical, correlação positiva entre crescimento diamétrico e precipitação. Uma das espécies apresentou forte correlação entre

crescimento e precipitação no início da estação chuvosa, enquanto a outra se mostrou mais sensível à precipitação ao final da estação de crescimento do ano anterior. Tipos funcionais característicos entre espécies arbóreas da floresta tropical semidecidual, em Guanacaste, Costa Rica foram observados por Borchert et al. (2002), como apresentado na Tabela 1.

Heinrich e Banks (2006) citam *Toona sinensis* e *T. ciliata* como espécies tropicais com potencial para estudos dendrocronológicos, no entanto afirmam que existe deficiência de informações sobre o comportamento fenológico e o efeito das condições ambientais no crescimento e nas propriedades da madeira. Em experimentos instalados em plantas jovens, os autores observaram que a fenologia e o crescimento se adaptaram de acordo com a severidade dos tratamentos. Condições de crescimento mais restritivas causaram períodos mais longos sem folhas, e diminuíram os incrementos de crescimento em altura e diâmetro, afetando também o número e tamanho dos vasos. Sob condições ideais de crescimento, *T. ciliata* não ficou sem folhas, apresentando brotações múltiplas, com crescimento durante todo o experimento, sendo que não formou limite de anel de crescimento. Nas outras plantas, das duas espécies, que passaram por algum período semidecíduo ou decíduo, formou um limite de anel de crescimento durante o experimento. A reação de crescimento foi mais evidente no lenho tardio, sendo que, em casos extremos, esse foi totalmente suprimido.

Em florestas tropicais, o padrão de sucessão depende da variação de disponibilidade de luz, e formação de clareiras. Para se entender esse processo, é necessário estabelecer a idade das árvores. Nessa linha de trabalho, Brienen e Zuidema (2006) estabeleceram o padrão de variação de idade em 6 espécies da floresta ombrófila densa da Bolívia. A maior variação entre o padrão de crescimento de árvores de mesmo diâmetro, mesmo de uma mesma espécie, foi explicada principalmente pelas diferentes fases de planta jovem. Foi possível distinguir quatro padrões de ascensão de copa no dossel, sendo crescimento sem mudanças bruscas, um evento de release, um evento de supressão, ou muitos eventos de release e eventos de supressão,

necessitando de mais tempo para atingir o dossel. Foram observadas diferenças entre as espécies em relação à estratégia de atingir o dossel na extensão dos períodos de lento crescimento, sugerindo diferenças de tolerância a sombra e respostas a clareiras, que são indicativos das diferenças de ciclo de vida entre espécies não pioneiras.

Em 45 espécies da Floresta Ombrófila Densa da Costa Rica, Lieberman et al. (1985) observaram variação de taxas de crescimento em diâmetro médio de 0,35 mm a 13,41 mm por ano. Fazendo-se uma projeção do crescimento, a partir de 10 mm de diâmetro até o maior diâmetro para essas espécies, foram estimadas idades entre 52 a 442 anos. A longevidade média variou de 45 a 190 anos. Os quatro padrões principais de comportamento de crescimento, baseados em longevidade e taxas de crescimento foram: 1) espécie de sub-bosque, taxas de crescimento mais lentas e ciclo de vida mais curto; 2) espécies tolerantes a sombra, com ciclo cerca de duas vezes mais longo que as de sub-bosque e taxas de crescimento máxima semelhantes; 3) árvores do dossel ou sub-dossel, que são tolerantes a sombra, mas respondem a níveis de aumento de luminosidade, apresentam ciclos longos e taxas de crescimento mais rápidas; 4) espécies do dossel e sub-dossel intolerantes à sombra têm ciclo de vida curto e apresentam taxas de crescimento máximo rápida.

Tabela 1. Tipos funcionais em espécies arbóreas da floresta tropical semidecidual, em Guanacaste, Costa Rica (adaptado de BORCHERT et al., 2002).

Espécies tolerantes a seca ou em solos com baixa disponibilidade hídrica	
	Baixos valores dos potenciais hídricos do caule e das folhas, durante período seco
	Abscisão foliar devido a forte desidratação, durante o início da estação seca
	Brotação flushing após reidratação do solo, durante o início da estação chuvosa
Espécies decíduas	A troca de folhas ocorre durante a estação seca
	Grande variação em diâmetro com variação sazonal em disponibilidade de água
	Anéis de crescimento distintos
	Folhas messicas, com baixo peso específico e teor de água
	Em geral, madeira com alta densidade
	Armazenamento de água no parênquima de madeira de baixa densidade
	Altos valores de potencial hídrico do caule e foliar mantidos durante período seco
Espécies decíduas com caule suculento	Folhas com alto potencial hídrico abscidem rapidamente durante o início da estação seca
	Gemas vegetativas dormentes durante a estação seca
	Quebra de dormência das gemas induzidas pelo aumento do fotoperíodo
	Encolhimento dos troncos durante a quebra de dormência das gemas vegetativas e expansão após as primeiras chuvas
	Madeira sem anéis de crescimento

continua

Tabela 1. Tipos funcionais em espécies arbóreas da floresta tropical semidecidual, em Guanacaste, Costa Rica (adaptado de BORCHERT et al., 2002).

Espécies confinadas a ambientes úmidos, em florestas secas	
Espécies com troca de folhas	Espécies restritas a solos com boa disponibilidade hídrica
	Altos valores de potencial hídrico do caule mantidos durante a estação seca
	Troncos podem expandir durante estação seca
	Folhas jovens emergem imediatamente após abscisão de folhas velhas
	Presença de folhas de vida longa com alto peso específico e teor de água
Anéis de crescimento indistintos ou não anuais	
Espécies semidecíduas	Decídua por curto período, durante o final da estação seca
	Reidratação durante a estação seca ou após shedding foliar
	Flushing induzida pelo aumento do comprimento do dia ou precipitação pluviométrica durante a estação seca
	Troncos não encolhem durante a estação seca
	Anéis de crescimento incompletos e não anuais

A formação anual dos anéis de crescimento em regiões de inundação sazonal na Amazônia foi demonstrada por Schongart et al. (2002). Eles observaram que as árvores de ecótipos funcionais, sempre verdes, semidecíduas, decíduas e as de caule suculento apresentaram comportamento de crescimento relacionado ao ciclo de inundação. Essas árvores apresentam incremento alto durante a fase terrestre. As inundações induzem a dormência cambial por aproximadamente dois meses e a formação de anéis anuais de crescimento. Alguns estudos realizados em florestas tropicais secas ressaltam uma forte relação entre o comportamento fenológico e o nível de água nas plantas, afetado fortemente pela seca sazonal. Os autores observaram que a paralisação cambial em função desses dois meses ficou

registrada nos anéis de crescimento, com exceção daquelas árvores com caule suculento.

4.1 Uso de isótopos estáveis na dendrocronologia

Os isótopos estáveis dos anéis de crescimento possibilitam, em alguns casos, reconstrução paleoclimática com resolução anual perfeita e com limites estatísticos confiáveis. Isótopos estáveis de carbono marcam o equilíbrio entre a condutância estomática e a taxa fotossintética, dominada em locais secos pela umidade relativa e teor de água no solo e em locais úmidos por radiação e temperatura no verão. As taxas de isótopos de oxigênio e hidrogênio marcam a fonte de água, que contém um sinal de temperatura e da transpiração foliar, controlada predominantemente por déficit de pressão de vapor. A troca variável com água do xilema durante a síntese de madeira determina a força relativa da fonte de água e dos sinais de enriquecimento foliar. Para se produzir longas cronologias do Holoceno, são necessárias mudanças na ênfase em relação a processar um número grande de amostras eficientemente, mas mantendo a precisão analítica. A datação por anéis de crescimento tem duas grandes vantagens em relação a outros arquivos naturais de informações, como sedimentos de oceanos e lagos, áreas de turfa e geleiras. A primeira vantagem é a possibilidade de se obter a datação exata de cada anel, e a segunda que cada parte da seqüência cronológica é representada por várias sobreposições de árvores, sendo possível definir a variabilidade de medição bem como um valor médio, permitindo confiabilidade de limites a serem calculados. As árvores também apresentam ampla distribuição, sendo possível examinar variações geográficas no clima do passado, que pode ser de maior interesse para prever mudanças no clima do futuro e estimar as condições globais ou hemisféricas. Além disso, as relações isotópicas nos anéis de crescimento apresentam a vantagem do controle fisiológico de suas variações serem razoavelmente bem entendidas e relativamente simples, em comparação aos inúmeros fatores que controlam o incremento anual (McCARROLL; LOADER, 2004).

Nas regiões tropicais, apesar de algumas vezes os ciclos de chuva e umidade relativa não serem suficientes para produzir anéis distintos visíveis, ainda podem gerar sinais sazonais na composição isotópica do oxigênio na cadeia de celulose que pode ser usada para a reconstrução climática e cronológica. POUSSART et al., (2004) demonstraram a reprodutibilidade de sinais entre árvores crescendo na mesma região ou originárias de regiões geográficas distintas, confirmando a hipótese de que a assinatura de isótopos de oxigênio em árvores reflete as forças climáticas externas, além de estarem relacionados a fisiologia e a dinâmica de crescimento em árvores tropicais. Nessa mesma linha de trabalho, Evans e Schrag (2004) descrevem uma estratégia para desenvolver o controle de cronologias de árvores tropicais sem anéis de crescimento marcado, usando medidas de alta resolução de isótopos de oxigênio em madeira tropical. Esse enfoque aplica modelos existentes de composição de isótopos de oxigênio da alfa-celulose, um método rápido para extração de celulose de matéria bruta e um espectrômetro de massa de fluxo contínuo, para desenvolver aproximações cronológicas, estimativas de precipitação e taxa de crescimento

4.2 Formação dos anéis de crescimento na região do Mediterrâneo

Na região do Mediterrâneo, Cherubini et al. (2003) relatam dificuldades semelhantes àquelas normalmente encontradas em regiões tropicais nos estudos de anéis de crescimento. A variabilidade espaço-temporal das condições de crescimento das árvores estudadas, a ocorrência de situações de anéis ausentes, ou a falta de uma sazonalidade marcada e por apresentarem atividade vegetativa nem sempre associada a períodos de dormência regulares são condições que dificultam ainda mais o trabalho de dendrocronologistas na região. Os poucos estudos dendrocronológicos estão restritos às maiores altitudes. No entanto, entende-se que essa região apresenta grande potencial para a compreensão e previsão de efeitos de mudanças globais em processos ecológicos importantes, como por exemplo, a desertificação. As plantas lenhosas podem apresentar diferentes estratégias de crescimento e de respostas fenológicas. Na região mediterrânea, a água é geralmente o fator limitante. Em geral,

anatomia da madeira, arquitetura da planta, anatomia foliar, ciclo de vida e fisiologia são todas características inter-relacionadas.

Segundo Cherubini et al. (2003), já foi demonstrado em muitos estudos que no Mediterrâneo o máximo da atividade fotossintética ocorre na primavera. A atividade cambial pode ser paralisada pelas baixas temperaturas nas latitudes mais elevadas durante o inverno, mas também pelos períodos de seca que ocorrem durante os verões quentes e secos. A essas condições dá-se o nome de estresse duplo do Mediterrâneo, o que ocasiona formação de anel de crescimento duplo ou falso. Nas condições do Mediterrâneo, esse fenômeno ocorre irregularmente no espaço e no tempo, sendo difícil datar a formação dos anéis apesar de ter sido demonstrado que é possível, para algumas espécies. Nesses casos, é preferível trabalhar com disco inteiro, para facilitar a interpretação de falsos anéis ou anéis ausentes.

A formação dos anéis de crescimento nas condições do Mediterrâneo foi classificada por Cherubini et al. (2003) em quatro grupos: a) árvores com dormência da atividade cambial no inverno, tais como árvores e arbustos decíduos, que apresentam atividade foliar com alta capacidade fotossintética durante a disponibilidade hídrica no solo; b) árvores com atividade cambial dormente durante o verão, onde arbustos decíduos apresentam comportamento para evitar a seca, envolvendo a dessecação foliar ou enrolamento ao final da estação de crescimento. Se houver precipitação durante a estação seca, as folhas velhas desenrolam rapidamente e retomam o crescimento; c) árvores com parada de crescimento dupla, no verão e no inverno, geralmente para plantas sempre verdes em que a atividade cambial coincide com o ritmo climático, com anéis duplos como consequência do estresse de frio no inverno e falta de água que define a dormência no verão; d) árvores com atividade cambial sem dormência, em locais onde o suprimento de água é contínuo e não há formação de anéis de crescimento.

5. Aplicações de estudos da sazonalidade do crescimento e dendrocronologia

5.1. Fenologia e dendroclimatologia

Estudos de dinâmica de crescimento, associando informações de idade e crescimento, fenologia, produção de biomassa e variáveis climáticas tem sido encontrados na literatura. Williams-Linera et al. (2000) estudaram *Fagus grandiflora*, uma espécie com distribuição restrita a regiões da Floresta Montana do México. Segundo os autores, a vegetação, apesar de suas condições atípicas de dominância, restrita, em algumas áreas, a apenas uma espécie, e da vegetação jovem se apresentar crescente, não foram observadas alterações no ritmo de crescimento da população adulta. Em parte da área estudada, a vegetação se estabeleceu após um distúrbio grave que destruiu a floresta original, mas apesar disso, a população aparentemente será capaz de se manter ou recompor/recuperar, se não ocorrerem novos distúrbios, antrópicos ou mudanças climáticas relacionadas ao aquecimento global.

Existe uma crescente preocupação com o efeito que elevados teores de CO₂ podem provocar na duração das folhas e na fenologia. Asshoff et al. (2006) realizaram observações fenológicas, medições de anéis de crescimento e incremento da área basal, para calcular um índice de ramificação e estabelecer uma relação alométrica na copa. Os autores determinaram uma relação da área foliar com o crescimento de ramos para árvores crescendo em condições ambiente ou com elevado CO₂. O objetivo principal foi determinar se o acúmulo de biomassa em árvores adultas de florestas da região temperada aumentaria quando expostas a elevados níveis de CO₂. Foi estabelecida uma cronologia para cada árvore, considerando alguns anos antes do início do experimento, para que se pudesse comparar com o crescimento pré-tratamento. Dentre as espécies estudadas, apenas *Fagus sylvatica* apresentou variação positiva de crescimento no primeiro ano. As outras espécies dominantes não apresentaram respostas ao aumento do CO₂. Martinelli (2004) também procurou avaliar se o crescimento radial das árvores nas

últimas décadas poderia ser parcialmente explicado, além do resultante do efeito climático, pelo aumento do CO₂ atmosférico. Esses estudos mostram que muitas espécies lenhosas, em vários ecossistemas, apresentam diferentes respostas em largura de anel, devido ao aumento do CO₂ atmosférico.

Dittmar et al. (2006) realizaram estudos fenológicos, dendrocronológicos e avaliaram dados climáticos para identificar e quantificar o impacto de geadas tardias no último século, em *Fagus sylvatica* na Alemanha. Observaram que estão positivamente relacionados à frequência de crescimento reduzido, em função de geadas, com o aumento de altitude. A redução pode chegar a mais de 90 % do crescimento médio dos 10 anos anteriores. Não foram encontradas evidências de impactos significativos no crescimento radial por geadas tardias que ocorreram antes da abertura (unfolding) foliar ou com temperaturas acima de -3 °C. O aumento da frequência e da intensidade de geadas tardias durante as últimas décadas não foi confirmado. Portanto, os autores observam que a redução de vitalidade observada recentemente, acompanhada de redução de crescimento, especialmente em altas altitudes da Europa central não pode ser explicada como consequência de danos por geada tardia.

Holopainen et al. (2006) usaram dados fenológicos e de anéis de crescimento e testaram o seu potencial para estudos paleoclimáticos. As informações em parte fragmentadas e em outras partes sobrepostas a dados fenológicos não sistemáticos de 14 fenômenos diferentes foram combinados em uma série contínua de tempo de índices fenológicos. Cada série média específica dos fenômenos foi baseada em séries indexadas específica por local, espacialmente normalizada. Essas séries foram comparadas entre si, as séries de anéis de crescimento de árvores vivas e de sub-fósseis, e as séries de dados meteorológicos antigos e modernos. Os índices fenológicos mostraram forte correlação positiva com temperaturas de fevereiro a junho. Por outro lado, a correlação entre os índices fenológicos e precipitação foi próxima de zero.

Estudos visando à antecipação dos efeitos das mudanças climáticas na ocorrência de incêndios florestais são cada vez mais frequentes. A compreensão das relações do passado entre clima e incêndios florestais permite antecipar no futuro pela identificação de parâmetros com potencial para interferir nos regimes de incêndios futuros (HEYERDAHL et al., 2002).

Já existem estudos avaliando o potencial de reconstrução climática em regiões tropicais usando anéis de crescimento, como trabalhos realizados por Buckley et al. (2005), Schongarten et al. (2006), Roger III et al. (2006), entre outros.

5.2. Dendrocronologia e Alterações ambientais

Anéis anuais de crescimento em espécies florestais podem ser afetados por diferentes alterações ambientais, como, por exemplo, ataque de insetos herbívoros, poluição do ar, entre outros. A seguir, apresentaremos alguns exemplos, que ilustram esses distúrbios.

5.2.1. Desfolha

Em um estudo conduzido em plantas jovens de carvalho por Hilton et al. (1987), com desfolhação simulada a três níveis de severidade, observaram que, em relação às plantas controle, ocorreu: 1) produção mais cedo de novas brotações, normal em plantas não desfolhadas, e formação de mais ramos laterais, mais susceptíveis a danos de geadas no inverno; 2) produção de folhas menores e mais abundantes; 3) menores diâmetros de caules principais, que podem ser calculados pelas taxas de crescimento, variando em ambos tratamentos de desfolhação e condições de crescimento durante o ano, e retornando a valores normais assim que a desfolhação parou; 4) formação do lenho inicial do xilema com menor proporção de fibras no xilema durante a estação. Com desfolhação leve, a maioria desses sintomas apareceu fracamente, sendo mais evidentes com desfolhação mais severa. Os efeitos mais evidentes de desfolhação total foram taxas de crescimento menores e efeitos na anatomia da madeira.

Jones et al. (2004) também estudaram o efeito de desfolhação artificial na produção do xilema de *Populus tremuloides*. Foram feitas medições de incremento semanal do xilema, características anuais dos vasos e dimensões das fibras do final da estação de crescimento. Houve uma redução significativa na largura dos anéis de crescimento em 2002, e o crescimento radial em 2001 foi significativamente menor em árvores desfolhadas, sugerindo uma maior redução em crescimento radial devido à desfolhação. Modelos de regressão sigmóides sugerem uma parada de crescimento mais cedo em árvores desfolhadas. Não foram observadas diferenças nas características dos vasos, entretanto, o diâmetro e largura do lúmen das fibras eram bem menores em árvores desfolhadas. Especula-se que uma estação de crescimento radial mais curta pode ter causado a redução do período de alongamento celular. Uma parada mais cedo da estação de crescimento radial associada com a re-alocação de carboidratos para produzir uma segunda emissão de folhas poderia explicar o reduzido tamanho das fibras de árvores desfolhadas.

Karlsson et al. (2004) analisaram a variação da largura dos anéis de crescimento, e relacionaram com temperatura e herbivoria, usando séries de anéis de crescimento de árvores de cinco locais do norte da Suécia. O clima explicou 48 % a 64 % da variação da média relacionada à idade das séries dos anéis de crescimento. Em geral, o efeito do ano corrente em julho e junho foram os mais importantes nos cinco locais. Um mês de maio mais quente resultou em anéis mais largos, devido a uma quebra de dormência mais cedo. Grande parte da variação média da largura dos anéis do caule foi devido à variação entre caules dentro das árvores. Os caules principais cresceram mais rápido e eram mais responsáveis pela resposta da variação climática que os caules secundários. Não foram encontrados efeitos de herbivoria por insetos na largura dos anéis de crescimento sob baixos níveis de desfolhação. Com uma redução severa das folhas, anéis mais estreitos foram observados por quatro anos consecutivos. Após ataques por insetos com desfolhação completa e mortalidade de alguns caules, a largura dos anéis de crescimento dos caules sobreviventes respondeu com aumento

do crescimento. Brotação basal emergindo logo após um ataque severo por insetos, com alta mortalidade de caules mais velhos, cresceram mais rápido que as brotações que ocorreram durante outros períodos, mostrando a capacidade de adaptação da espécie para se recuperar. A habilidade para produzir brotações basais, beneficiada por um sistema radicular ainda ativo para crescimento inicial rápido, é um dos mecanismos importantes para isso.

Mayfield III et al. (2005) estudaram desfolhação de *Pinus strobus*, usando informação obtida dos anéis de crescimento. A análise dos dados revelou que o incremento volumétrico anual foi reduzido significativamente como consequência do ataque de insetos. Anéis de crescimento ausentes ou descontínuos foram mais freqüentes no tronco, na parte mais próxima à base da árvore. Períodos de crescimento mais lento, decorrente da desfolhação por inseto, variou de 5 a 16 anos contínuos.

Nowacki e Abrams (1997) desenvolveram um procedimento novo, em dendroecologia, para elucidar distúrbios de copa. Compararam médias móveis de 10 anos de anéis de crescimento, para neutralizar efeitos de curto prazo (secas) e longo prazos, associados com clima, enquanto aumentava a detecção de mudanças abruptas e contínuas de crescimentos radiais característicos de distúrbios de copa. Baseado em evidência empírica, uma resposta de crescimento de 25 % foi definida como sinal de distúrbios de copa. Diferente de respostas de liberação de crescimento radial em 50 % a 100 %, freqüentemente usadas para detectar distúrbios utilizando árvores do sub-bosque em florestas fechadas. Os dados de distúrbios recuperados de análise dendroecológica foram reforçados com dados de datação de amostras do sub-bosque. Comparando esses dados, foi estimado um retorno de intervalos de distúrbios de 21 anos em anos anteriores ao período em análise (anterior a 1775) e durante a alta exploração do período de 1775 a 1900, e de 31 anos, em tempos modernos (após 1900). Apesar da periodicidade do distúrbio ter-se mantido estável no período anterior à implantação e no início da era de exploração, o tipo de distúrbio mudou de principalmente natural (vento e fogo) para forças antrópicas (colheita intensa para produção de carvão), baseado em dados

históricos. Essa técnica para entender distúrbios históricos apresenta um grande potencial e deveria ser adaptada e aplicada para outros tipos de florestas.

5.2.2. Poluição ambiental

Em áreas com intensa ocorrência de poluição do ar, em geral percebe-se uma redução da largura dos anéis de crescimento relacionada ao período de incidência da poluição e não relacionada às variações climáticas, a menos que ocorram eventos muito extremos (TOLUNAY, 2003; WILCZYNSKI, 2006).

A reconstrução do histórico de níveis de metais tóxicos no ambiente usando análise química de anéis de crescimento ainda é controversa. Segundo Brabander et al. (1999), esse problema pode ser parcialmente resolvido pelo uso de micro-análises de células de madeira individuais. Eles usaram uma combinação instrumental de análise de ativação de nêutron e espectrometria de massa de íon secundário, e observaram níveis de Cromo, Estrôncio, Cádmio e Chumbo nos anéis de crescimento de *Quercus rubra*, e estabeleceram escalas micrométricas de gradientes em abundância de metal tóxico. Com essa nova metodologia, os autores sugerem que será possível testar, cada metal individualmente, nos anéis de crescimento, para decifrar registros de longo prazo em muitos metais no ambiente.

5.3. Dendrocronologia e Fenologia em Manejo Florestal

O uso de informações dos anéis de crescimento para planejamento de manejo florestal sustentável é comum em regiões temperadas. Os anéis de crescimento fornecem informações precisas do crescimento passado das árvores e de sua relação com o ambiente. Isso permite entender a sensibilidade das espécies a determinadas variações ambientais e provê informações para análise de risco. A análise dos anéis de crescimento também serve de base para se avaliar a composição de espécies, espaçamento e o efeito da idade no crescimento das florestas. Também é possível desenvolver trabalhos de controle de qualidade de madeira e contribuir para a otimização econômica do manejo florestal (SPIECKER, 2002).

A análise de anéis de crescimento, associada a informações fenológicas e de manejo florestal em espécies tropicais, foi aplicada recentemente em espécies de floresta natural na Bolívia, com muito sucesso como ferramenta básica para estimar produção anual em espécies arbóreas tropicais, dando subsídios para manejo sustentável de florestas naturais. Pode ser considerada uma informação complementar aos dados obtidos de parcelas permanentes, sendo uma boa alternativa por demandar menos tempo para obtenção dos resultados de crescimento (BRIENEN; ZUIDEMA, 2003). Nesse projeto de manejo na Bolívia, Brienen (2005) e Brienen e Zuidema (2006) observam que a sustentabilidade do processo ou atividade como vem sendo conduzida está comprometida. O tempo para retornar ao volume inicial após a exploração foi estimado em 40 a 80 anos, dependendo da abundância das espécies abaixo do diâmetro de corte. No entanto, a produção de madeira prevista para o segundo corte foi menor do que a obtida no primeiro, considerando o retorno da exploração em 20 anos, estabelecidos pela legislação boliviana. No Brasil, em áreas florestadas do Pantanal, a partir de dados de anéis de crescimento estão sendo feitas estimativas preliminares de produção de madeira e corte (MATTOS et al., 2006). Nesse estudo, não existe um plano de manejo formal, mas são sugeridas ações de uso dos recursos florestais considerando o ritmo de crescimento, a área basal e a abundância das espécies.

6. Considerações Finais

A ampliação de estudos dendrocronológicos em espécies tropicais, aliados a outras áreas de pesquisa, irá trazer benefícios diretos, tanto em pesquisas básicas, fortalecendo o conhecimento da dinâmica das espécies e das florestas em diferentes ambientes e às variações climáticas e ambientais, bem como em pesquisa aplicada, pelo aprimoramento de planos de manejo, para exploração ou conservação das florestas. E, ainda de forma muito pontual, dados provenientes dos anéis de crescimento apresentam grande potencial para a compreensão das mudanças climáticas e recuperação de informações climáticas do passado.

7. Referências

- ALVIM, P. T. Tree growth periodicity in tropical climates. In: ZIMMERMANN, M.H. (Ed.). **Formation of wood forest trees**. New York: Academic Press, 1964. p. 479-495.
- ASSHOFF, R.; ZOTZ, G.; KORNER, C. Growth and phenology of mature temperate forest trees in elevated CO₂. **Global Change Biology**, v. 12, p. 848–861, 2006.
- BORCHERT, R.; RIVERA, G.; HAGNAUER, W. Modification of vegetative phenology in a tropical semi-deciduous forest by abnormal drought and rain. **Biotropica**, v. 34, n. 1, p. 27-39, 2002.
- BRABANDER, D. J.; KEON, N.; STANLEY, R. H. R.; HEMOND, H. F. Intra-ring variability of Cr, As, Cd, and Pb in red oak revealed by secondary ion mass spectrometry: Implications for environmental biomonitoring. **PNAS**, v. 96, n. 25, p. 14635-14640, 1999.
- BRIENEN, R. J. W. **Tree rings in the tropics: a study on growth and ages of Bolivian rain forest trees**. Riberalta: PROMAB, 2005. 144 p. (PROMAB. Scientific Series, 10).
- BRIENEN, R. J. W.; ZUIDEMA, P. A. **Anillos de crecimiento de árboles maderables en Bolivia: su potencial para el manejo de bosques y una guía metodológica**. Riberalta : PROMAB, 2003. 33 p. (Informe técnico, 7).
- BRIENEN, R. J. W.; ZUIDEMA, P. A. The use of tree rings in tropical forest management: Projecting timber yields of four Bolivian tree species. **Forest Ecology and Management**, v. 226, p. 256-267, 2006.
- BUCKLEY, B. M.; COOK, B. I.; BHATTACHARYYA, A.; DUKPA, D.; CHAUDHARY, V. Global surface temperature signals in pine ring-width chronologies from southern monsoon Asia. **Geophysical Research Letters**, v. 32, p. 1-4, 2005.
- CALLADO, C. H.; SILVA NETO, S. J.; SCARANO, F. R.; COSTA, C. G. 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.
- CHERUBINI, P.; GARTNER, B. L.; TOGNETTI, R.; BRAKER, O. U.; SCHOCH, W.; INNES, J. L. Identification, measurement and interpretation of tree rings in woody species from mediterranean climates. **Biological Reviews**, v. 78, p. 119–148, 2003.
- COSTER, C. Zur Anatomie und Physiologie der Zuwachszonen – und Jahresringbildung in den Tropen. **Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg**, Buitenzorg, v. 37, p. 49-160; v. 38, p. 1-114, 1927/1928.

DESLAURIERS, A.; MORIN, H.; BEGIN, Y. Cellular phenology of annual ring formation of *Abies balsamea* in the Quebec boreal forest (Canada). **Canadian Journal of Forest Research**, v. 33, p. 190-200, 2003.

DITTMAR, C.; FRICKE, W.; ELLING, W. Impact of late frost events on radial growth of common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Southern Germany. **European Journal of Forest Research**, v. 125, p. 249-259, 2006.

DOUGHERTY, P. M.; TESKEY, R. O.; PHELPS, J. E.; HINCKLEY, T. M. Net Photosynthesis and Early Growth Trends of a Dominant White Oak (*Quercus alba* L.) **Plant Physiology**, v. 64, p. 930-935, 1979.

DREW, A. P. Growth rings, phenology, hurricane disturbance and climate in *Cyrilla racemiflora* L., a rain forest tree of the Luquillo Mountains, Puerto Rico. **Biotropica**, v. 30, n. 1, p. 35-49, 1998.

EVANS, M. N.; SCHRAG, D. P. A stable isotope-based approach to tropical dendroclimatology. **Geochimica et Cosmochimica Acta**, v. 68, n. 16, p. 3295-3305, 2004.

FONTI, P.; SOLOMONOFF, N.; GONZALEZ, I. G. Earlywood vessels of *Castanea sativa* record temperature before their formation. **New Phytologist**, v. 173, p. 562-570, 2007.

FRITTS, H. C. **Tree rings and climate**. London: Academic Press, 1976. 567 p.

HALLÉ, F.; MARTIN, R. Étude de la croissance rythmique chez l'hevea (*Hevea brasiliensis* Müll.-Arg. Euphorbiacées-Crotonoidées). **Adansonia**, Serie 2, v. 8, n. 4, p. 475-503, 1968.

HEINRICH, I.; BANKS, J. C. G. Variation in phenology, growth, and wood anatomy of *Toona sinensis* and *Toona ciliata* in relation to different environmental conditions. **International Journal of Plant Sciences**, v. 167, n. 4, p. 831-841, 2006.

HEYERDAHL, E. K.; BRUBAKER, L. B.; AGEE, J. K. Annual and decadal climate forcing of historical regimes in the interior Pacific Northwest, USA. **The Holocene**, v. 12, n. 5, p. 597-604, 2002.

HILTON, G. M.; PACKHAM, J. R.; WILLIS, A. J. Effects of experimental defoliation on a population of pedunculate oak (*Quercus robur* L.). **New Phytologist**, v. 107, n. 3, p. 603-612, 1987.

HOLOPAINEN, J.; HELAMA, S.; TIMONEN, M. Plant phenological data and tree-rings as palaeoclimate indicators in south-west Finland since AD 1750, **International Journal of Biometeorology**, v. 51, p. 61-72, 2006.

- JAYAWICKRAMA, K. J. S.; MCKEAND, S. E.; JETT, J. B.; WHEELER E. A. Date of earlywood.latewood transition in provenances and families of loblolly pine, and its relationship to growth phenology and juvenile wood specific gravity. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 27, p. 1245-1253, 1997.
- JONES, B.; TARDIF, J.; WESTWOOD, R. Weekly xylem production in trembling aspen (*Populus tremuloides*) in response to artificial defoliation. **Canadian Journal of Botany**, v. 82, p. 590-597, 2004.
- KARLSSON, P. S.; TENOW, O.; BYLUND, H.; HOOGESTEGER J; WEIH, M. Determinants of mountain birch growth in situ: effects of temperature and herbivory. **Ecography**, v. 27, p. 659-667, 2004.
- LIEBERMAN, D.; LIEBERMAN, M.; HARTSHORN, G.; PERALTA, R. Growth rates and age-size relationships of Tropical Wet Forest Trees in Costa Rica. **Journal of Tropical Ecology**, v. 1, n. 2, p. 97-109, 1985.
- MARTINELLI, N. Climate from dendrochronology: latest developments and results. **Global and Planetary Change**, v. 40, p. 129-139, 2004.
- MATTOS, P. P.; SALIS, S. M. Fenologia de frutíferas nativas na sub-região da Nhecolândia, Pantanal Mato-grossense. In: CONGRESSO NACIONAL DE BOTÂNICA, 45., 1994, São Leopoldo. **Resumos**. São Leopoldo: Universidade do Vale do Rio dos Sinos; [S. l.]: Sociedade Botânica do Brasil, 1994. p. 374.
- MATTOS, P. P.; SALIS, S. M.; BRAZ, E. M.; CRISPIM, S. M. A. **Manejo sustentable de bosques naturales del Pantanal de Nhecolândia**: primer abordaje. Encaminhado para Congresso IUFRO – Chile, 2006.
- MATTOS, P. P.; SEITZ, R. A.; SALIS, S. M. de. Crescimento de espécies arbóreas de floresta natural do Pantanal Mato-Gossense. **Boletim de Pesquisa Florestal**, Colombo, v. 50, p. 69-80, 2005.
- MATTOS, P. P.; SEITZ, R. A.; SALIS, S. M. de. Potencial dendroecológico de *Tabebuia heptaphylla* (Vell.) Tol. **Boletim de Pesquisa Florestal**, Colombo, v. 48, p. 93-103, 2004.
- MATTOS, P. P. de; SEITZ, R. A.; BOLZON de MUNIZ, G. I. Identification of annual growth rings based on periodical shoot growth. In: WIMMER, R; VETTER, R. E. (Org.). **Tree ring analysis**. Wallingford: CAB Publ., 1999. v. 1, p. 139-145.
- MATTOS, P. P.; SEITZ, R. A. **Dinâmica de crescimento de angico (*Anadenanthera colubrina* var. *cebil*) no Pantanal Mato-grossense**. Colombo: Embrapa Florestas, 2005. (Embrapa Florestas. Circular técnica, 102).

MAYFIELD III, A. E.; ALLEN, D. C.; BRIGGS, R. D. Radial growth impact of pine false webworm defoliation on eastern white pine. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 35, p. 1071-1086, 2005.

McCARROLL, D.; LOADER, N. J. Stable isotopes in tree rings. **Quaternary Science Reviews**, v. 23, p. 771-801, 2004.

NOWACKI, G. J.; ABRAMS, M. D. Radial-Growth Averaging Criteria for Reconstruction Disturbance Histories from Presettlement-Origin Oaks. **Ecological Monographs**, v. 67, n. 2, p. 225-249, 1997.

POUSSART, P. F.; EVANS, M. N.; SCHRAG, D. P. Resolving seasonality in tropical trees: multi-decade, high-resolution oxygen and carbon isotope records from Indonesia and Thailand. **Earth and Planetary Science Letters**, v. 218, p. 301-316, 2004.

ROGER III, J. C.; GAMBLE, D. W.; McCAY, D. H.; PHIPPS, S. Tropical Cyclone Signals within Tree-Ring Chronologies from Weeks Bay National Estuary and Research Reserve, Alabama. **Journal of Coastal Research**, v. 22, n. 6, p. 1320-1329, 2006.

SALIS, S. M.; MATTOS, P. P. de. Fenologia de arbóreas nativas com potencial madeireiro na sub-região da Nhecolândia, Pantanal Mato-grossense. In: CONGRESSO FLORESTAL PANAMERICANO, 1.; CONGRESSO FLORESTAL BRASILEIRO, 7., 1993, Curitiba. **Anais**. São Paulo: Sociedade Brasileira de Silvicultura; [S.l.]: SBEF, 1993. p. 762.

SCHONGART, J.; PIEDADE, M. T. F.; LUDWIGSHAUSEN, S.; HORNA, V.; WORBES, M. Phenology and stem-growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forests. **Journal of Tropical Ecology**, v. 18, p. 581-597, 2002.

SCHONGART, J.; ORTHMANN, B.; HENNENBERG, K. J.; POREMBSKI, S.; 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.

SOLLA, A.; MARTIN, J. A.; CORRAL, P.; GIL, L. Seasonal changes in wood formation of *Ulmuspumila* and *U. minor* and its relation with Dutch elm disease. **New Phytologist**, v. 166, p. 1025-1034, 2005.

SPIECKER, H. Tree rings and forest management in Europe. **Dendrochronologia**, v. 20, n. 1-2, p. 191-202, 2002.

STAHLE, D. W.; MUSHOVE, P. T.; CLEVELAND, M. K.; ROIG, F.; HAYNES, G. A. Management implications of annual growth rings in *Pterocarpus angolensis* from Zimbabwe. **Forest Ecology and Management**, v. 124, p. 217-229, 1999.

TOLUNAY, D. Air pollution effects on annual ring widths of forest trees in mountainous land of Izmir (Turkey). **Water, Air, and Soil Pollution: Focus**, v. 3, p. 227–242, 2003.

WILCZYNSKI, S. The variation of tree-ring widths of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) affected by air pollution. **European Journal of Forest Research**, v. 125, p. 213–219, 2006.

WILLIAMS-LINERA, G.; DEVALL, M. S.; ALVAREZ-AQUINO, C. A relict population of *Fagus grandifolia* var. *mexicana* at the Acatlan Volcano, Mexico: structure, litterfall, phenology and dendroecology. **Journal of Biogeography**, v. 27, p. 1297–1309, 2000.

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.; 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.