

**DENDROCRONOLOGIA E ESTRATÉGIAS ADAPTATIVAS DO LENHO DE
ESPÉCIES ARBÓREAS EM UMA FLORESTA OMBRÓFILA DENSA**

WARLEN SILVA DA COSTA

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE DARCY RIBEIRO – UENF
CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ
FEVEREIRO – 2018

DENDROCRONOLOGIA E ESTRATÉGIAS ADAPTATIVAS DO LENHO DE
ESPÉCIES ARBÓREAS EM UMA FLORESTA OMBRÓFILA DENSA

WARLEN SILVA DA COSTA

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biociências e Biotecnologia, área de concentração em Biologia Celular, linha de pesquisa Anatomia e Ultraestrutura Vegetal, da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências para obtenção do título de Doutor em Biociências e Biotecnologia.

Orientadora: Dra. Maura Da Cunha

Coorientadora: Cláudia Franca Barros

Campos dos Goytacazes – RJ

Fevereiro - 2018

FICHA CATALOGRÁFICA

Preparada pela Biblioteca do Centro de Biociências e Biotecnologia
da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro

715 / 2018

Costa, Warlen Silva da

Dendrocronologia e estratégias adaptativas do lenho de espécies arbóreas em uma floresta ombrófila densa / Warlen Silva da Costa. – Campos dos Goytacazes, 2018. xvi, 115f. : il.

Tese (Doutorado em Biociências e Biotecnologia) – Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. Centro de Biociências e Biotecnologia. Laboratório de Biologia Celular e Tecidual.

Área de concentração: Biologia Celular

Orientador: Cunha, Maura da

Bibliografia: f. 102-115

**1. Crescimento radial 2. Disponibilidade hídrica 3. Mata Atlântica
4. Plasticidade fenotípica 1. Universidade Estadual do Norte Fluminense
Darcy Ribeiro II. Título**

**581.4
C837d**

DENDROCRONOLOGIA E ESTRATÉGIAS ADAPTATIVAS DO LENHO DE
ESPÉCIES ARBÓREAS EM UMA FLORESTA OMBRÓFILA DENSA

WARLEN SILVA DA COSTA

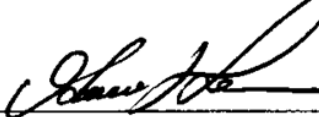
Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biociências e Biotecnologia, área de concentração em Biologia Celular, linha de pesquisa Anatomia e Ultraestrutura Vegetal, da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências para obtenção do título de Doutor em Biociências e Biotecnologia.

Aprovado em 21 de fevereiro de 2018.

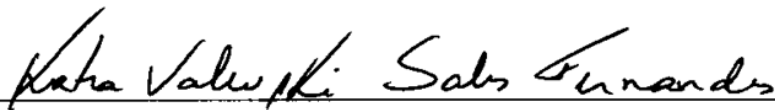
Comissão examinadora:



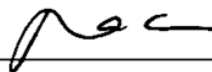
Dr. Arno Fritz das Neves Brandes (UFF)



Dra. Valdirene Moreira Gomes (UENF)



Dra. Kátia Valevski Sales Fernandes (UENF)



Dra. Maura Da Cunha (UENF)

(Orientadora)

Campos dos Goytacazes – RJ

Fevereiro - 2018

Ao bioma tão explorado e destruído por nós humanos: Mata Atlântica.

Dedico.

AGRADECIMENTOS

A Deus, por estar presente em todos os momentos de minha vida e por me dar forças para alcançar meus objetivos.

Ao Programa de Pós-graduação em Biociências e Biotecnologia/ CBB-UENF, pela oportunidade e suporte à realização do doutorado. À FAPERJ, pela bolsa concedida para a realização do doutorado. Ao PPBio-ma, pelo suporte financeiro das excursões para coleta de material, dos cursos específicos para parcelas RAPELD e pela infraestrutura. Ao Laboratório de Botânica Estrutural (JBRJ) e ao Laboratório de Biologia Celular e Tecidual (CBB-UENF), pela infraestrutura.

À Dra. Maura Da Cunha, pela orientação, paciência e confiança no meu trabalho. Agradeço também pela oportunidade de coordenar a Xiloteca da UENF e de participar da organização de eventos na Pós-graduação; foi um aprendizado incrível para mim. Sou muito grato pelos conselhos, abraços, sorrisos, incentivo, carinho e compreensão ao longo de todo este tempo; foram muito importantes para que eu pudesse chegar até aqui. Sem falar nas confraternizações e lanchinhos entre intervalos do laboratório; enfim, nunca terei palavras para expressar minha admiração e gratidão por você.

À Dra. Cláudia Franca Barros, pela orientação desde meu PIBIC. Agradeço pela paciência, cobrança, confiança e por me mostrar que eu posso ir além do que imagino. Sou grato por todos os seus ensinamentos e por me aturar nos meus momentos de ansiedade durante todos esses anos. Obrigado por me conceder a oportunidade de ter experiência em outros grupos de pesquisa e eternamente serei grato pelos cursos de ilustração. Agradeço pela paciência, pelo apoio e pelos conselhos nos momentos pessoais mais difíceis que enfrentei durante todo este tempo. Muito obrigado por tudo!

Ao Dr. Pablo José Francisco Pena Rodrigues (JBRJ), pelo apoio em praticamente todas as coletas e pelas sugestões e conselhos ao longo do desenvolvimento do trabalho. Agradeço por todos os seus ensinamentos envolvendo parcelas permanentes. Não poderia me esquecer de agradecer pelos trabalhos de campo mais divertidos de toda minha vida.

Aos Dr. Fernando Valladares, Dr. Alexandre Quinet, Dra Mariana Iguatemy, Dr. Pablo Rodrigues, Dra. Tahysa Macedo, Dra. Eline Martins e Dr. Gustavo Martinelli, pela parceria e por todas as suas sugestões no desenvolvimento do trabalho.

Aos meus fieis amigos de campo Fernanda Negreiros, Dra. Mariana Iguatemy, Dr. Pablo José Francisco Pena Rodrigues e Dra. Tahysa Mota Macedo, pelo auxílio durante a realização das coletas.

Aos Sr. Walter da Silva, Sr. Ivo P. Leme, Sr. Adilson Pintor e Sr. Jorge Caruso, pelos valiosos ensinamentos etnobotânicos e pelo auxílio nos trabalhos de campo.

Às Dra. Cátia Callado (UERJ), Dra. Helena Regina Pinto Lima (UFRRJ), Dra. Kátia Valevski Sales Fernandes (UENF), Dra Tahysa Mota Macedo e Dra. Bruna Nunes de Luna, pelo carinho, pela cuidadosa revisão do trabalho e pelas valiosas sugestões.

Aos Eric Wild e Dra. Bruna Nunes de Luna, pela revisão do manuscrito em inglês.

Às M.^a Glaziele Campbell da Silva, Dra. Mariana Iguatemy e Dra. Tahysa Mota Macedo, pelo auxílio nas análises estatísticas e dendrocronológicas.

Aos técnicos do Laboratório de Botânica Estrutural (JBRJ) Elaine Zózimo e Rogério Figueiredo e à Dra. Bruna Nunes de Luna, pelo auxílio no processamento do material.

Aos Dra. Cecília Gonçalves Costa (JBRJ), Dr. Haroldo Cavalcanti de Lima, Dra. Alessandra Ribeiro Guimarães (USU), Dra. Cátia Henrique Callado (UERJ), Dra. Helena Regina Pinto Lima (UFRRJ), Dr. Arno Fritz das Neves Brandes (UFF), Dra. Karen Lúcia Gama De Toni (JBRJ), Dra. Neusa Tamaio (JBRJ), Dr. André Mantovani (JBRJ) e Dr. Alexandre Quinet (JBRJ), pelo apoio e ensinamentos durante toda esta jornada.

A todos os professores das disciplinas cursadas durante o doutorado, especialmente aos professores Dra. Valdirene Moreira Gomes (UENF), Dr. Arnaldo Rocha Façanha (UENF), Dra. Bárbara de Sá Haiad (Museu Nacional-UFRJ) e Dra. Mariângela

Menezes (Museu Nacional-UFRJ), por permitirem a realização de uma parte das disciplinas no Museu Nacional.

Aos meus fieis amigos Bruna Luna, Tahysa Macedo, Monique Neves, Thaís Siston, Lauany Pellissari, Israel Neto e Karla Marins, pela amizade, força, ajuda e por estarem presentes em todos os momentos. Obrigado pelas palavras, sorrisos, conselhos e pelos momentos especiais que passamos juntos. Vocês são pessoas incríveis e não encontro palavras para agradecer por tudo o que já fizeram por mim.

Aos meus queridos amigos Rodrigo Feitosa, Kathlyn Gevú, Glaziele Campbell e Camila Alexandrino, pelo companheirismo, amizade, força e hospitalidade. Agradeço por transformarem a cansativa viagem Rio X Campos em momentos únicos e especiais. Minha vida não seria a mesma sem vocês e posso dizer que ganhei mais que amigos, ganhei irmãos.

Aos amigos do Laboratório de Botânica Estrutural, Andréia, Leonardo, Rafael, Fernanda Negreiros, Mariana, Bruna, Thaís, Lauany, Karla, Elaine, Rogério, Sany, Carolina, Thales, Talvanis, Gustavo, Jamily, Gláucia, Wallace e Marília, pelo companheirismo na rotina de laboratório.

Aos meus amigos do Laboratório de Biologia Celular e Tecidual, Saulo, Neilor, Gabriel, Dhiego, Fernanda, Isabel (*in memoriam*), Glaziele, Camila, Kathlyn, Rodrigo, Renata, Vanessa, Ígor, Cris, Jonas, Guilherme e João Víctor (UERJ), pelo auxílio nos trabalhos laboratoriais e procedimentos acadêmicos.

Aos meus pais Alcione e Fátima, irmã Chaiane e avó Maria, pelo carinho, incentivo, apoio e paciência nos meus momentos de “presença ausente”.

À minha esposa Monique, pela torcida, apoio, carinho e paciência em todos os momentos. Obrigado por tudo!

A todos os amigos de longa data, que sempre estão por perto e fazem a vida ser melhor.

Aos meus familiares, pelo incentivo.

“Para uma árvore há esperança; se for cortada, brota de novo e torna a viver. Mesmo que as suas raízes envelheçam, e o seu tronco morra na terra, basta um pouco de água, e ela brota, soltando galhos como uma planta nova.”

Bíblia Sagrada (Jó 14. 7-9)

RESUMO

A fragmentação florestal reduz o fluxo gênico entre as populações remanescentes e no caso de espécies ameaçadas, como *Ocotea catharinensis* Mez, pode levar as populações à deriva genética. Além disso, os efeitos de borda causam alterações microclimáticas na borda florestal, modificam a estrutura da vegetação e a dinâmica florestal. Diante disto, os objetivos principais deste estudo foram: 1) detectar ajustes anatômicos na madeira das espécies arbóreas submetidas aos efeitos de borda na Reserva Biológica do Tinguá (REBIO do Tinguá), 2) avaliar os impactos dos efeitos de borda na dinâmica de crescimento das árvores e 3) verificar a periodicidade de crescimento e o potencial para estudos dendrocronológicos da espécie vulnerável à extinção *O. catharinensis*. O estudo foi realizado no entorno do oleoduto ORBEL 2 e em interior florestal na REBIO do Tinguá, Rio de Janeiro, Brasil. As coletas e o processamento das amostras foram realizados de acordo com a metodologia usual em estudos de anatomia de madeira, atividade cambial e dendrocronologia. As espécies submetidas aos efeitos de borda apresentaram ajustes estruturais no lenho e a principal tendência encontrada foi o aumento da porcentagem de parênquima axial nas árvores da borda, que provavelmente está associado ao armazenamento de água e reestabelecimento do fluxo hídrico. Além disso, as espécies estudadas foram divididas em dois arranjos xilemáticos, baseados na distribuição do parênquima axial. Estes arranjos apresentaram tendências distintas na frequência de vasos, refletindo diferentes estratégias no uso da água em áreas de borda. Os efeitos de borda também podem alterar a dinâmica de crescimento radial das árvores, antecipando ou prolongando o período de atividade do câmbio nas árvores da borda. O crescimento da espécie ameaçada *O. catharinensis* Mez ocorre de forma sazonal, com atividade cambial durante verão e outono e dormência cambial durante inverno e primavera. A largura dos anéis de crescimento foi positivamente correlacionada com a precipitação do início do outono (Março), indicando a influência da disponibilidade hídrica no crescimento desta espécie. Concluímos que as árvores da borda apresentam mudanças na estrutura anatômica do lenho e na dinâmica de crescimento e a espécie *O. catharinensis* é promissora na elaboração de cronologias e no resgate de informações sobre a relação do clima com o crescimento desta espécie na Mata Atlântica.

Palavras-chave: Crescimento radial, Disponibilidade hídrica, Mata Atlântica, Plasticidade fenotípica.

ABSTRACT

Forest fragmentation reduces gene flow of remaining populations and can lead endangered species to genetic drift, as *Ocotea catharinensis* Mez. In addition, edge effects cause microclimatic changes at the forest edge and modify the vegetation structure and forest dynamics. Therefore, the main aims of this study were: 1) to detect wood anatomical adjustments of the tree species submitted to the edge effects in the “Reserva Biológica do Tinguá (REBIO do Tinguá)”, 2) to evaluate the impacts of edge effects on tree growth dynamics and 3) to verify the growth periodicity and the potential of dendrochronological studies of the *O. catharinensis*, a species vulnerable to extinction. The study was conducted in an edge site (next to ORBEL 2 pipeline) and in forest interior (control site) at REBIO Tinguá, Rio de Janeiro, Brazil. Samples were collected and processed according to the usual methodology in wood anatomy and dendrochronology studies. The species submitted to edge effects presented wood adjustments and the main trend found was the increase of percentage of axial parenchyma, which can probably be associated to the water storage and reestablishment of the water flow. In addition, the species studied were divided in two xylem arrangements, based on the distribution of the axial parenchyma. These arrangements presented distinct tendencies in vessel frequency, reflecting different strategies in the use of water in edge sites. Edge effects can change the dynamics of radial growth of trees. In this case, the cambium activity period was anticipated or prolonged, in the edge trees. The growth of the threatened species *O. catharinensis* is seasonal, with activity period during summer and fall and dormancy period during winter and spring. The growth rings width was correlated positively with early autumn precipitation (March), indicating the influence of water on the growth of this species. We conclude that the trees from edge presents changes in the wood anatomy and in the growth dynamics and *O. catharinensis* is promising species in the elaboration of chronologies. Besides, this species can provide information about of relation between climate conditions and its growth in the Atlantic Forest.

Key words: Atlantic Forest, Phenotypic plasticity, Tree growth, Water availability.

LISTA DE FIGURAS

Seção 4		
Figure S1	Study area.....	38
Figure S2	Functional groups based on axial parenchyma distribution.....	39
Figure 1	Transversal images of wood of individuals from the edge (A) and from the interior (B).....	40
Figure 2	Boxplots presenting: axial parenchyma percentage (A), fibre percentage (B), tangential vessel diameter (C), vessel length (D), ray frequency/mm ² (E) and vessel frequency/mm ² (F).....	41
Figure 3	Phenotypic variability index (PVI) for edge and interior, total PVI and phenotypic plasticity index (PPI).....	42
Figure 4	Scatter plots, linear regression, and Spearman correlation statistics of the relationship between total PVI and PPI of wood anatomical traits.....	43
Figure 5	Factorial ANOVA was performed to investigate the relationship between the selected species and the study areas and to understand general tendencies in the wood anatomy of these species.....	44
Seção 5		
Figura 1	Climograma do município de Miguel Pereira.....	62
Figura 2	Marcadores anatômicos dos anéis de crescimento.....	63
Figura 3	Amostras contendo lesão cambial.....	64
Figura 4	Atividade e dormência cambial de <i>P. inaequalis</i> em seção transversal.....	65
Figura 5	Atividade e dormência cambial de <i>C. lucens</i> em seção transversal...	66
Figura 6	Atividade e dormência cambial de <i>E. excelsa</i> em seção transversal.	67
Figura 7	Incremento radial médio.....	68
Seção 6		
Figura 1	Área de estudo.....	89
Figura 2	Climograma dos Municípios referentes às áreas de coleta para o período de 1982 a 2012 com as médias mensais e a média anual para temperatura e precipitação.....	90

Figura 3	Marcadores anatômicos dos anéis de crescimento de <i>Ocotea catharinensis</i>	91
Figura 4	Atividade e dormência cambial de <i>Ocotea catharinensis</i>	92
Figura 5	Análise etária.....	94
Figura 6	Cronologia de <i>Ocotea catharinensis</i>	95
Figura 7	Relação entre cronologia e clima.....	96
Figura 8	Análise de Componentes Principais entre a correlação da série de medidas de cada indivíduo com os três índices de crescimento obtidos pelo programa Arstan.....	97

LISTA DE TABELAS

Seção 4		
Table S1	Data on collected species.....	33
Table S2	List of quantitative variables investigated in each species.....	34
Seção 5		
Tabela 1	Lista das espécies analisadas com seus respectivos indivíduos.....	60
Tabela 2	Estimativa de idade e incremento radial.....	61
Seção 6		
Tabela 1	Lista dos indivíduos de <i>Ocotea catharinensis</i> analisados.....	87
Tabela 2	Estimativa de idade e incremento radial.....	88

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL.....	1
2	FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA.....	4
2.1	A Mata Atlântica e seu histórico de fragmentação florestal.....	4
2.2	A Reserva Biológica do Tinguá (REBIO do Tinguá)	6
2.3	Efeitos de borda em aberturas lineares de dossel.....	7
2.4	Plasticidade e variabilidade fenotípica.....	9
2.5	Anatomia ecológica da madeira.....	10
2.6	O câmbio.....	12
2.7	Dendrocronologia.....	13
3	OBJETIVOS.....	15
3.1	Objetivo geral.....	15
3.2	Objetivos específicos.....	15
4	FOREST EDGE EFFECTS ON THE FUNCTIONAL WOOD ANATOMY OF FOUR TROPICAL TREE SPECIES.....	16
4.1	Summary.....	16
4.2	Introduction.....	17
4.3	Material and methods.....	19
4.4	Results.....	21
4.5	Discussion.....	22
4.6	Conclusions.....	24
4.7	References.....	25
4.8	Supporting Information.....	31
4.9	Tables	33
4.10	Figures	38
5	AVALIAÇÃO DE IMPACTOS DOS EFEITOS DE BORDA NA DINÂMICA DE CRESCIMENTO EM ESPÉCIES OCORRENTES NA MATA ATLÂNTICA.....	45
5.1	Resumo.....	45
5.2	Introdução.....	46
5.3	Material e métodos.....	47

5.3.1	<i>Área de estudo</i>	48
5.3.2	<i>Seleção das espécies</i>	48
5.3.3	<i>Lesão cambial e fenologia cambial</i>	49
5.3.4	<i>Análise dos anéis de crescimento e datação cruzada</i>	49
5.3.5	<i>Avaliação do incremento radial</i>	50
5.4	Resultados	51
5.4.1	<i>Marcadores anatômicos dos anéis de crescimento e lesão cambial</i>	51
5.4.2	<i>Fenologia cambial</i>	51
5.4.3	<i>Datação cruzada</i>	52
5.4.4	<i>Incremento radial</i>	52
5.5	Discussão	53
5.6	Conclusão	55
5.7	Referências bibliográficas	56
5.8	Tabelas	60
5.9	Figuras	62
6	ESTRUTURA ETÁRIA E DINÂMICA DE CRESCIMENTO DE <i>Ocotea catharinensis</i> MEZ, ESPÉCIE VULNERÁVEL À EXTINÇÃO	69
6.1	Resumo	69
6.2	Introdução	70
6.3	Material e métodos	71
6.3.1	<i>Área de estudo</i>	71
6.3.2	<i>Dados climáticos</i>	72
6.3.3	<i>Seleção dos indivíduos</i>	72
6.3.4	<i>Anatomia da madeira</i>	72
6.3.5	<i>Lesão cambial</i>	73
6.3.6	<i>Fenologia cambial</i>	73
6.3.7	<i>Dendrocronologia</i>	74
6.3.8	<i>Relação com dados climáticos</i>	75
6.4	Resultados	75
6.4.1	<i>Estrutura e periodicidade de formação dos anéis de crescimento</i>	75
6.4.2	<i>Datação cruzada</i>	76
6.4.3	<i>Cronologia e relações ambientais</i>	77

6.5	Discussão.....	77
6.6	Conclusão.....	80
6.7	Referências bibliográficas.....	81
6.8	Tabelas.....	87
6.9	Figuras.....	89
7	CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	98
8	CONCLUSÃO GERAL.....	101
9	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	102

ESTRUTURA DA TESE

A presente tese está estruturada em nove seções, que estão descritas a seguir:

1º seção: Introdução geral sobre os temas centrais do trabalho;

2º seção: Fundamentação teórica sobre os principais assuntos abordados, a saber, a Mata Atlântica e seu histórico de fragmentação florestal, a Reserva Biológica do Tinguá (REBIO do Tinguá), efeitos de borda em aberturas lineares de dossel, plasticidade e variabilidade fenotípica, anatomia ecológica da madeira, o câmbio e a dendrocronologia;

3º seção: Objetivos da tese;

4º seção: Avaliação dos efeitos de borda na estrutura anatômica do lenho de quatro espécies, que foram divididas em dois grupos funcionais com base na distribuição do parênquima axial. Este trabalho, intitulado “Forest edge effects on the functional wood anatomy of four tropical tree species”, foi submetido à revista *Functional Ecology*;

5º seção: Análise dos efeitos de borda na dinâmica de crescimento radial de três espécies por meio da atividade cambial e dendrocronologia. Este trabalho, intitulado “Avaliação de impactos dos efeitos de borda na dinâmica de crescimento em espécies ocorrentes na Mata Atlântica” será submetido à revista *Acta Botanica Brasilica*;

6º seção: Levantamento da estrutura etária e a avaliação da dinâmica de crescimento radial de uma das populações com maior diversidade genética da espécie vulnerável à extinção *Ocotea catharinensis* Mez. Este trabalho, intitulado “Estrutura etária e dinâmica de crescimento de *Ocotea catharinensis* Mez, espécie vulnerável à extinção”, será submetido à revista *Dendrochronology*;

7º seção: Considerações finais;

8º seção: Conclusão geral da tese;

9º seção: Referências bibliográficas.

1-INTRODUÇÃO GERAL

A Mata Atlântica representa uma fonte de valiosos recursos naturais e toda essa riqueza tem sido utilizada antes mesmo da colonização do Brasil pelos portugueses (Gaspar et al., 2008). A exploração dos recursos naturais se intensificou durante o período pré-colonial e posteriormente sustentou a economia brasileira por séculos (Dean, 1996). Atualmente, a Mata Atlântica abriga 60% da população brasileira distribuída em mais de 3.000 centros urbanos e dentre eles as duas maiores concentrações urbanas do país: Rio de Janeiro e São Paulo (Rodrigues et al., 2009; Scarano & Ceoto, 2015). O Domínio da Mata Atlântica contribui com 70% do PIB nacional (Martinelli et al., 2013) e a geração de capital no país foi baseada, desde o início da colonização, na exploração e degradação dos recursos florestais (Dean, 1996). A exploração da floresta de forma desordenada ao longo de cinco séculos reduziu a Mata Atlântica a 245.173 fragmentos florestais (Ribeiro et al., 2009), que juntos totalizam 12,5% de sua extensão original (Fundação SOS Mata Atlântica, 2016).

Apesar do crescente interesse político em restaurar o que restou da Mata Atlântica (Rodrigues et al., 2009), algumas ações políticas ainda agem como se o desenvolvimento do país fosse uma força contrária a conservação ambiental (Scarano et al., 2012). Um dos grandes desafios para a restauração dos remanescentes de Mata Atlântica está na comunicação entre ciência e política. Portanto, mais esforços são necessários em gerar conhecimentos que sirvam de subsídios para a restauração e conservação do bioma (Rodrigues et al., 2009). Neste cenário, a Reserva Biológica do Tinguá (REBIO do Tinguá) é um dos poucos fragmentos bem conservados com dimensões acima de 50 ha, que perfaz 16.6% dos fragmentos remanescentes da Mata Atlântica (Ribeiro et al., 2011). A REBIO do Tinguá forma um corredor ecológico somada ao Parque Nacional da Serra dos Órgãos, APA de Petrópolis e Parque Natural Municipal da Taquara (IBAMA, 2006). Apesar do uso humano restrito e excelente estado de conservação, a REBIO do Tinguá possui três dutos de transporte de derivados de petróleo denominados Orbel 1, Orbel 2 e Gasbol (IBAMA, 2006). Para a manutenção dos dutos, a vegetação do entorno das tubulações é removida formando uma abertura linear de dossel, que tem provocado efeitos de borda nesta REBIO (Simões de Jesus, 2009).

As espécies que sobrevivem na borda florestal estão expostas às condições do ecossistema circundante (Murcia, 1995), pois os efeitos de borda alteram algumas

características microclimáticas na borda, como mudanças na temperatura do ar e do solo, na incidência luminosa, no déficit de pressão de vapor e na velocidade dos ventos (Pohlman et al., 2007). As plantas são sensíveis às mudanças no ambiente e o mecanismo mais rápido de resposta aos fatores ambientais é por meio da plasticidade fenotípica (Aubin et al., 2016). A anatomia ecológica do lenho pode avaliar a plasticidade fenotípica do câmbio por meio do xilema, pois o câmbio é sensível tanto a fatores endógenos quanto a pequenas variações ambientais (Larson, 1994; Savidge, 2000). Portanto, o xilema é um registro das relações entre a fenologia cambial e o ambiente em que a planta vive (Worbes, 2002). Os ajustes celulares no xilema, decorrentes das ações ambientais envolvem mudanças na morfologia celular e na abundância dos tecidos do lenho, como elementos de vaso, fibras, raios e parênquima axial (p. ex.: Alves & Angyalossy-Alfonso, 2000, 2002). O parênquima desempenha diversas funções como cicatrização de injúrias, reversão de embolismos e armazenamento de água, cristais e carboidratos não estruturais (Carlquist, 2015; Morris & Jansen, 2016). Dessa forma, ajustes nesse tecido podem contribuir para a sobrevivência de árvores em situações de estresse hídrico (Nardini et al., 2011).

A dendrocronologia contribui para o resgate de valiosas informações ambientais registradas no lenho pela interação entre o câmbio e o ambiente em que as árvores vivem (Worbes, 1995). A sazonalidade da atividade do câmbio produz anéis de crescimento anuais e as sequências de medições destes anéis podem ser utilizadas para avaliar questões climatológicas, geomorfológicas, arqueológicas, hidrológicas, vulcanológicas e ecológicas (p. ex.: Smiley, 1958; Giardino et al., 1984; Yamaguchi, 1985; Dergachev et al., 2001; Enquist & Leffler, 2001; Meko & Woodhouse, 2005; Fichtler, 2017). Algumas das informações ecológicas obtidas pela dendrocronologia estão relacionadas aos ciclos de inundações, ocorrência de incêndios, ataque por insetos herbívoros e impactos dos efeitos de borda no crescimento das árvores (Sigafos, 1964; Ferrel, 1980; Swetnam & Dieterich, 1983; Swetnam et al., 1985; McDonald & Hurban, 2004). Estudos de fenologia cambial na REBIO do Tinguá mostram a ocorrência de sazonalidade na periodicidade de crescimento das espécies arbóreas e com isso potencial para estudos dendrocronológicos na área (Costa et al., 2013; Vasconcelos et al., 2016). Apesar do potencial das espécies tropicais para estudos dendrocronológicos, o impacto dos efeitos de borda na estrutura anatômica e no crescimento das árvores não é conhecido para a Mata Atlântica.

A família Lauraceae é promissora para estudos dendrocronológicos pois muitas de suas espécies são de ampla distribuição e formam anéis de crescimento distintos em vários biomas do Neotrópico (Reis-Avila & Oliveira, 2017). Um dos gêneros de Lauraceae caracterizado pela presença de anéis de crescimento, principalmente demarcados pelo achatamento e maior espessura da parede das fibras no lenho tardio, é *Ocotea* Aubl. (Reis-Avila & Oliveira, 2017). A canela-preta (*Ocotea catharinensis*) está classificada como vulnerável à extinção pela exploração predatória de suas populações para obtenção de madeira e óleo essencial (Marques, 2001; Martins, 2013). Estudos de diversidade genética em várias populações distribuídas ao longo da Mata Atlântica mostram que a população de *O. catharinensis* da REBIO do Tinguá possui a maior diversidade genética (Martins et al., 2014). Martins (2013) sugere a hipótese de que a diversidade genética encontrada para as populações de *O. catharinensis* na REBIO do Tinguá pode estar relacionada à longevidade que as árvores podem alcançar. Além disso, não há registros de estrutura etária, dinâmica de crescimento e influência dos fatores climáticos no crescimento de *O. catharinensis* na REBIO do Tinguá.

Diante do exposto, as hipóteses que nortearam o presente trabalho foram: 1) As árvores que sobrevivem aos efeitos de borda apresentam ajustes na estrutura anatômica que melhoram a segurança hidráulica; 2) O tipo de distribuição do parênquima no xilema, tecido que pode estocar água, pode determinar o tipo de resposta das espécies aos efeitos de borda, em relação ao uso da água; 3) As condições microclimáticas da borda alteram a atividade do câmbio, pois esse meristema é sensível às mudanças no ambiente; 4) A taxa de crescimento das espécies que sobreviveram aos efeitos de borda foi alterada após o evento de abertura da borda; 5) É possível construir uma cronologia para *O. catharinensis*, pois o gênero está incluso em uma das famílias mais promissoras para dendrocronologia nos Neotrópicos; 6) A espécie *O. catharinensis* sofre influência da disponibilidade hídrica do ambiente em seu crescimento, como ocorre na maior parte das espécies tropicais.

2- FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 A Mata Atlântica e seu histórico de fragmentação florestal

A Mata Atlântica é um ecossistema tropical composto por diversos tipos de vegetação, como florestas ombrófilas densas ou mistas, florestas estacionais e ecossistemas associados, como restingas e manguezais (SOS Mata Atlântica, 2016). Este bioma é caracterizado pela alta diversidade de espécies e alto grau de endemismo, abrigando cerca de 60% de todas as espécies terrestres do planeta (Galindo-Leal & Câmara, 2005). Originalmente, a Mata Atlântica cobria mais de um milhão de Km², estendendo-se do Rio Grande do Norte ao Rio Grande do Sul, ocupando regiões com diferentes relevos, latitudes, tipos de solo e condições climáticas (Galindo-Leal & Câmara, 2005; Resende et al., 2015).

A biodiversidade em todos os ecossistemas terrestres, principalmente em florestas tropicais, tem sido ameaçada pela crescente perda de habitat (Brooks et al., 2002) e neste contexto, a Mata Atlântica foi incluída no cenário mundial como um dos 34 “hotspots” de biodiversidade (Mittermeier et al., 2004; Scarano & Ceotto, 2015). Presentemente, a Mata Atlântica conta com 245.173 fragmentos florestais (Ribeiro et al., 2009), que juntos correspondem a apenas 12,5% de sua extensão original (SOS Mata Atlântica, 2016).

A perda de cobertura vegetal teve início no Século XVI e prosseguiu ao longo dos séculos com inúmeras atividades econômicas e formação das maiores cidades brasileiras (Rambaldi et al., 2003). As atividades de maiores transformações ambientais foram: exploração de pau-brasil, corte de madeira para o funcionamento de fornalhas de derretimento de gordura de baleia, instalação de carvoarias, obtenção de madeiras-de-lei para construção civil e naval, práticas agropecuárias, ciclo do ouro e estabelecimento de cidades (Dean, 1996).

A extração de pau-brasil foi uma das primeiras atividades exploratórias de recursos naturais da Mata Atlântica no século XVI. Esta foi realizada em ritmo tão acelerado que em 1558 só era possível encontrar populações desta espécie a mais de 20 km da costa (Young, 2006). A brasileína, extraída da madeira desta árvore, era usada como corante para tingir tecidos (Carvalho, 2003). Com o desenvolvimento de corantes sintéticos, a espécie continuou sendo explorada para a produção de arcos de violino e

obtenção de madeira, reduzindo drasticamente suas populações naturais (Cardoso et al., 1998; Lira et al., 2003).

Outra atividade econômica que devastou centenas de quilômetros de Mata Atlântica foi a implementação de armações de baleias pela Coroa Portuguesa no início do século XVII, para a obtenção do óleo de baleia (Levai & Souza, 2009). O óleo de baleia era um produto altamente lucrativo, pois tinha aplicações alimentícias, medicinais, na construção civil e como combustível para a iluminação (Castellucci Júnior, 2015). Este óleo era obtido pelo derretimento da gordura da baleia em fornalhas que, no período de safra de baleias, ficavam acesas quase que ininterruptamente e, portanto, consumiam grandes quantidades de madeiras (Levai & Souza, 2009; Castellucci Júnior, 2015).

A devastação florestal prossegue em meados do século XIX com o aumento da instalação de carvoarias (Oliveira, 2015). A atividade carvoeira era de baixo custo, pois necessitava de poucos instrumentos e gerava o carvão vegetal, uma fonte de energia com poder calorífico quase três vezes maior do que a lenha e diferente dos combustíveis fósseis, o carvão podia ser produzido localmente (Oliveira, 2015). Com isso, hectares de Mata Atlântica foram devastados para a obtenção do carvão e apesar da regeneração florestal ter ocorrido na maior parte das carvoarias, essa prática provocou marcas na floresta como a alteração da composição florística e redução da biodiversidade (Beauclair, 2010).

O corte seletivo de madeiras de lei teve seu início no período colonial (Cabral, 2004) e seu pico no sudeste em meados do século XX, principalmente para movimentar a crescente exportação de dormentes (Heinsdijk et al., 1965). A madeira de lei era usada para diversos fins como na construção civil, na indústria naval e na fabricação de mobiliário de luxo (Marques, 2001; Cabral, 2004). Atualmente, muitas espécies de importância econômica, como *O. catharinensis*, encontram-se vulneráveis à extinção pela redução de suas populações naturais durante este período (Marques, 2001; CNCFlora, 2017).

Os grandes ciclos agrícolas ao longo da história econômica do Brasil, como o da cana de açúcar e do café, também foram responsáveis pela devastação de extensas áreas da Mata Atlântica, não só pela aquisição de terras para o cultivo, mas também pela obtenção de lenha usada nas caldeiras de beneficiamento da cana-de-açúcar (Young, 2006; Muniz, 2011). Além disso, a introdução de espécies exóticas na Mata Atlântica representa uma ameaça à biodiversidade pela agressividade com que estas plantas

exóticas se propagam, como a jaqueira e as gramíneas para alimentação de gado (Espíndola et al., 2005; Boni et al., 2009).

O ciclo do ouro, com a destruição de matas ciliares e ambientes fluviais (Muniz, 2011) e o aumento da densidade populacional e sua consequente formação de vilarejos, bairros, cidades e metrópoles foram outros fatores que contribuíram para fragmentação da Mata Atlântica (Rambaldi, 2003).

Atualmente restam 20.020.532 hectares (SOS Mata Atlântica, 2016), sob a forma de pequenos fragmentos isolados uns dos outros e a grande maioria de floresta secundária (Metzger et al., 2009). Os poucos fragmentos de maior tamanho estão distribuídos em locais onde a inclinação do terreno fez a ocupação humana ser particularmente difícil (Silva et al., 2007), dentre estes fragmentos está a Serra do Mar, que detém 36,5% de sua cobertura original (Ribeiro et al., 2009). Inserida nas escarpas da Serra do Mar, está a Reserva Biológica do Tinguá, um dos maiores remanescentes florestais do Rio de Janeiro (IBAMA, 2006).

2.2 A Reserva Biológica do Tinguá (REBIO do Tinguá)

A Reserva Biológica do Tinguá (22° 28' e 22° 39'S; 43° 13' e 43°34'W) é um remanescente de Mata Atlântica localizado na porção centro sul do estado do Rio de Janeiro, entre a Serra do Mar e a Baixada Fluminense (IBAMA 2006). A REBIO do Tinguá abrange uma área de 25.000 hectares com 150 km de perímetro, englobando parte dos municípios de Nova Iguaçu (55,14%), Duque de Caxias (37,44%), Petrópolis (4,26%) e Miguel Pereira (3,16%) (IBAMA, 2006).

A REBIO do Tinguá foi criada pelo Decreto Federal nº 97.780 de 23 de maio de 1989, porém, o interesse em proteger a área surgiu no Período Imperial (IBAMA, 2006). No início do século XIX, a área era ocupada por três fazendas, a saber, Fazenda da Conceição, Fazenda do Tabuleiro e Fazenda do Provedor, que possuíam nascentes em excelente estado de conservação. Em 1833, D. Pedro II motivado pela qualidade das nascentes transformou as áreas ocupadas pelas referidas fazendas em Floresta Protetora. Posteriormente, com o Decreto de 1941, a área se torna propriedade de domínio federal. As nascentes localizadas nas antigas fazendas compunham o Sistema Acari, que constitui o primeiro sistema de suprimento de água da cidade do Rio de Janeiro e que ainda encontra-se em funcionamento (IBAMA, 2006).

A vegetação da REBIO do Tinguá é caracterizada como Floresta Ombrófila Densa e representada por diferentes formações, como, florestas de terras baixas, submontana, montana e alto-montana. As variações no tipo de vegetação decorrem do gradiente altitudinal ao longo do Maciço do Tinguá, uma unidade montanhosa imponente, alcançando 1.600 m de altitude (IBAMA 2006).

O ambiente florestal da REBIO, em especial nas encostas, se apresenta sombrio e úmido, com árvores frondosas que formam dosséis que atingem em média 25 m de altura e indivíduos emergentes com mais de 40 m de altura. A paisagem do entorno da REBIO do Tinguá é formada principalmente por vegetação secundária, apresentando grandes variações quanto a sua composição florística e estrutura, sendo relativamente antropizada conforme as cotas altimétricas e a proximidade dos centros urbanos em que se encontram (IBAMA, 2006).

O clima na região da reserva varia de acordo com o gradiente altitudinal, de Aw, nas regiões mais baixas, para Cfa, nas regiões mais altas (Climate-data, 2017). Segundo a classificação de Köppen-Geiger, Aw corresponde ao clima tropical, com estação chuvosa no verão e nítida estação seca no inverno, e Cfa corresponde ao clima subtropical, com verão quente (Köppen & Geiger, 1928; Kottek et al., 2006, Alvares et al, 2013). A temperatura média anual varia de 13 a 23 °C e a pluviosidade anual varia de 1.500 a 2.600 mm, com regime de distribuição periódica, com precipitação máxima entre os meses de dezembro e fevereiro (IBAMA, 2006).

Apesar de bastante conservada, a reserva é cortada por três dutos de transporte de derivados de petróleo, que foram implementados anteriormente a criação da REBIO do Tinguá. Os oleodutos transpassam a Unidade no sentido Sul-Norte em três pontos distintos e são denominados: 1) Oleoduto Rio-Belo Horizonte 1 (Orbel 1), construído na década de 1960 sob a histórica Estrada do Comércio; 2) Oleoduto Rio-Belo Horizonte 2 (Orbel 2), construído na década de 1980 com aprovação do Decreto Federal nº 83.987 de 18 de setembro de 1979 e; 3) Gasoduto Bolívia-Brasil (Gasbol) construído entre 1997 e 1998 com aprovação do Decreto nº 2.142 de 5 de fevereiro de 1997 (Romitelli, 2000; IBAMA, 2006).

2.3 Efeitos de borda em aberturas lineares de dossel

Efeitos de borda são alterações ambientais decorrentes da interação entre dois ecossistemas separados por uma transição abrupta (Murcia, 1995). As bordas florestais

se tornaram uma paisagem comum na Mata Atlântica (Ribeiro et al., 2009) e os organismos que permanecem nas bordas estão sujeitos às condições de um novo ecossistema circundante com características microclimáticas distintas (Murcia, 1995). Além dos efeitos de borda no entorno do fragmento florestal, podem ocorrer efeitos de borda dentro da floresta por meio de bordas lineares (Pohlman et al., 2007, Rodrigues et al., 2014). As bordas lineares ou aberturas lineares de dossel são causadas por transporte dutoviário, rede de transmissão elétrica ou estradas (Pohlman et al., 2007).

A REBIO do Tinguá, com 25.000 hectares e 150 km de perímetro, não se enquadra dentro do grande grupo de pequenos fragmentos remanescentes de Mata Atlântica que sofrem efeitos de borda em quase toda extensão do fragmento. Porém, a reserva com a implantação dos ductos de transporte de derivados de petróleo, possui bordas lineares que cortam a reserva no sentido sul-norte (IBAMA, 2006). As tubulações variam entre subterrânea, superficial e suspensa e a vegetação do entorno dos dutos é removida numa faixa de 20 a 40 m de largura por questões de segurança e para a manutenção periódica dos dutos (IBAMA, 2006).

Na REBIO do Tinguá, a vegetação está sujeita aos efeitos de borda cuja intensidade varia não apenas com a proximidade da área desmatada, mas também com o tempo de existência da borda (Simões de Jesus, 2009). A área próxima aos dutos apresenta as maiores taxas de mortalidade e recrutamento quando comparadas ao interior da floresta (Simões de Jesus, 2009). A maior taxa de mortalidade das árvores de borda já foi descrita para outros fragmentos florestais e suas causas podem estar relacionadas à maior turbulência dos ventos, aumento da população de lianas sobre as árvores e também aumento da exposição à luz e evapotranspiração (Laurence et al., 2000; Magnago et al., 2015).

Estudos em florestas tropicais da Austrália, envolvendo diferentes tipos de aberturas lineares de dossel, a saber, linhas de transmissão elétrica, estradas e riachos, mostraram que na borda linear ocorre maior incidência de luz, maior temperatura do ar, redução da umidade do solo e aumento no déficit de pressão de vapor (Pohlman et al., 2007). Estas modificações microclimáticas próximas à borda não só aumentam a taxa de mortalidade das árvores, mas também alteram a dinâmica florestal, podendo reduzir a biodiversidade local em até 75% e com isso prejudicar funções-chave do ecossistema através da diminuição da biomassa, alteração dos ciclos de nutrientes e redução do estoque de carbono (Magnago et al., 2014, 2016; Haddad et al., 2015).

As condições microclimáticas da borda, como aumento à exposição à luz, aumento da temperatura do ar, redução da umidade do solo e aumento no déficit de pressão de vapor (Pohlman et al., 2007), aceleram as taxas de evapotranspiração (Laurence et al., 2000). Com o aumento da transpiração, o potencial de água dentro das folhas torna-se mais negativo e as moléculas de água são conduzidas dentro do sistema vascular por forças de tensão e coesão, desde as raízes (Myburg & Sederoff, 2001). A água conduzida no xilema sob tensão, deixa os vasos vulneráveis ao bloqueio por embolismos (Brodersen et al., 2010).

O aumento da perda de água por meio da transpiração aliado à diminuição da umidade do solo na borda podem reduzir o tempo necessário para a árvore reestabelecer o fluxo hídrico em vasos obstruídos pelo ar. A incapacidade de restabelecer o fluxo, no caso de embolismos, pode provocar a perda sistêmica de condutividade hidráulica e, finalmente, a morte (Brodersen et al., 2010). As árvores que não conseguem lidar com este percalço morrem pelo aumento da evapotranspiração (Laurence et al., 2000), enquanto que as que sobrevivem provavelmente contornam o problema com ajustes anatômicos ou fisiológicos (Magnago et al., 2016).

2.4 Plasticidade e variabilidade fenotípica

A capacidade de uma árvore ou mesmo uma população sofrer variações morfológicas ou fisiológicas diante de mudanças nas condições ambientais, chama-se plasticidade fenotípica (Valladares et al., 2006; Gianoli & Valladares, 2012). Este é o mecanismo mais rápido de resposta à mudança ambiental e desempenha um papel fundamental na persistência das árvores frente às mudanças no clima (Aubin et al., 2016). Já o gradiente de variação morfológica ou fisiológica entre indivíduos aparentados decorrentes de um processo adaptativo chama-se variabilidade fenotípica (Gratani, 2014).

As plasticidade e variabilidade fenotípicas têm sido documentadas principalmente para as folhas, em diversas plantas (Gratani, 2014), porém os órgãos vegetais funcionam de forma integrada e um estímulo ambiental pode gerar um conjunto de ajustes morfológicos ou fisiológicos em diferentes partes da planta (Sultan, 2003). A madeira também é capaz de apresentar plasticidade, apesar de expressar morfolologicamente seus ajustes de forma mais lenta que as folhas. Esses ajustes anatômicos no xilema secundário podem ser resgatados e utilizados por estudos de

anatomia do lenho para o entendimento das modificações estruturais necessárias para a sobrevivência das árvores submetidas a certas condições ambientais (Carlquist, 1977, 1988; Baas & Schweingruber, 1987).

Estudos nesse sentido têm sido desenvolvidos para avaliar as adaptações estruturais do lenho de determinadas espécies em diferentes ambientes nas florestas tropicais do Brasil, como por exemplo, nas mudanças no gradiente latitudinal, no gradiente altitudinal, na umidade do solo ou entre diferentes ecossistemas (Alves & Angyalossy-Alfonso, 2000; Marcati et al., 2001; Luchi, 2004; Ribeiro & Barros, 2006), incluindo espécies submetidas aos efeitos de borda (Luchi, 2011).

A formação do xilema secundário sofre influência tanto de fatores genéticos e bioquímicos (Savidge, 1996; Ye, 2002), como também de fatores ambientais (Funada et al., 2016). Os fatores ambientais influenciam diretamente a atividade do câmbio vascular provocando ciclos de atividade e dormência que são regulados, nas florestas tropicais do Brasil, principalmente pela disponibilidade hídrica no ambiente (Callado et al., 2014). A madeira é um registro altamente preservado da relação de todos os fatores que desencadeiam a atividade do câmbio, incluindo fatores microclimáticos e ajustes específicos ao ambiente em que as árvores sobrevivem (Kim et al., 2016).

As células xilemáticas formadas podem apresentar ajustes anatômicos quantitativos diversos. Uma pequena alteração no diâmetro dos elementos de vaso aumenta drasticamente a condutância hídrica (Myburg & Sederoff, 2001) e mudanças na densidade da madeira promovem maiores chances de sobrevivência pelo aumento da resistência mecânica (Poorter et al., 2010). Além disso, o aumento da quantidade de parênquima pode otimizar as defesas contra agentes patogênicos e também o armazenamento e transporte de carboidratos não estruturais, de água e minerais, além de contribuições biomecânicas e na reversão de embolismos (Brodersen et al., 2010; Morris & Jansen, 2016).

2.5 Anatomia ecológica da madeira

A anatomia ecológica abrange o estudo das influências ambientais sobre as variações estruturais das espécies. Segundo Baas (1973), os fatores ambientais influenciam diretamente na estrutura anatômica e morfológica das plantas. Essa interferência pode ocorrer em um curto espaço de tempo, atuando na variação e plasticidade fenotípica, e também em longo prazo, atuando durante o período evolutivo

de seleção natural das espécies, onde geneticamente, as espécies mais bem adaptadas anatomicamente são favorecidas.

As relações entre estrutura da madeira e as características ambientais têm sido amplamente estudadas ao longo da história da Botânica, sendo Teofrasto (372-287 a.C.) o primeiro a observar a diversidade de força mecânica e taxa de crescimento em gimnospermas e angiospermas (Baas et al., 2016). Com o desenvolvimento da microscopia, a estrutura da madeira pôde ser mais bem entendida pelos microscopistas pioneiros do século XVII, a saber, Robert Hooke, Nehemiah Grew, Marcello Malpighi e Antony van Leeuwenhoek (Arber, 1941; Nurse, 2003; Zuidervaart & Anderson, 2016).

No século XX, a anatomia ecológica da madeira ganha destaque com a compreensão da influência dos fatores ambientais sobre os diferentes tipos celulares do lenho, sendo Baas (1973) e Carlquist (1975) os pioneiros nesses estudos. Trabalhos posteriores em regiões temperadas e tropicais (p.ex.: Carlquist, 1977, 1988; Baas & Schweingruber, 1987; Wheeler & Baas, 1991; Alves & Angyalossy-Alfonso, 2000; Fonti et al., 2010; Beeckman, 2016), corroboraram a existência de ajustes no xilema em resposta às variações ambientais, sendo considerados exemplos de plasticidade fenotípica *sensu* (Gianoli & Valladares, 2012).

Os estudos sobre anatomia ecológica do lenho no Brasil começaram a ganhar destaque nas duas últimas décadas e geralmente os trabalhos desenvolvidos seguem duas vertentes. A primeira visa a resposta do lenho de diferentes grupos taxonômicos a uma mesma condição ambiental (p.ex.: Callado et al., 1997; Barros et al., 2006) para compreender a convergência de caracteres anatômicos necessários para a colonização de uma determinada área ou comuns a uma determinada flórua. A segunda é mais amplamente difundida e visa compreender a resposta de uma espécie ou grupo taxonômico específico sob diferentes condições ambientais (p.ex.: Alves & Angyalossy-Alfonso, 2000; Marcati et al., 2001; Alves & Angyalossy-Alfonso, 2002; Luchi, 2004; Denardi & Marchiori, 2005; Ribeiro & Barros, 2006; Machado et al., 2007; Longui et al., 2009; Lima et al., 2009; Bosio et al., 2010; Melo Júnior et al., 2011; Marques et al., 2012; Bächtold & Melo Júnior, 2015; Campbell et al., 2016; Silva et al., 2016; Silva & Melo Júnior, 2017).

Os trabalhos de anatomia ecológica que envolvem efeitos de borda ainda são escassos no Brasil, destacando-se apenas os estudos com *Cedrela odorata* L. (Meliaceae) em matas ciliares do cerrado (Luchi, 2011). As respostas das plantas ao

estresse hídrico decorrente dos efeitos de borda abrem um novo campo na anatomia ecológica da madeira, especialmente na Mata Atlântica.

2.6 O câmbio

O conceito de câmbio foi criado por Duhamel em seu trabalho intitulado “*La Physique des Arbres*” de 1788, que define o câmbio como um fluído situado entre a madeira e a casca capaz de se transformar em células e tecidos (Larson, 1994). O câmbio foi considerado um líquido ou seiva até meados do século XIX, quando Mirbel o denomina “tecido construtor” composto por células capazes de se transformar internamente em xilema e externamente em floema (Larson, 1994).

Atualmente, sabe-se que o câmbio é um tecido meristemático secundário formado por células derivadas do procâmbio, que permanecem indiferenciadas e por células parenquimáticas que se desdiferenciam. O câmbio permite o espessamento em diâmetro de caules e raízes em árvores, arbustos e lianas, garantindo o transporte de água e nutrientes pela contínua renovação do xilema e floema secundários (Larson, 1994; Kim et al., 2016).

O câmbio é formado por dois tipos celulares, as iniciais fusiformes e as iniciais radiais, que possuem diferenças no formato celular, concentrações de sacarose, quantidade de plasmodesmas e no formato do núcleo celular (Bailey, 1920; Krabel et al., 1994; Lachaud et al., 1999). As iniciais fusiformes são células alongadas em seu eixo vertical e produzem elementos traqueais, parênquima axial e fibras compondo o xilema secundário e produzem elementos de tubo crivado, células companheiras, células crivadas, parênquima axial e fibras constituindo o floema secundário. As iniciais radiais são células alongadas em seu eixo horizontal e produzem internamente raios xilemáticos e externamente raios floemáticos (Kim et al., 2016).

A diferenciação celular do câmbio ocorre de forma sazonal gerando ciclos de atividade e de dormência, que são coordenados por fatores internos (genéticos e fisiológicos) e externos (condições ambientais) (Larson, 1994; Savidge, 2000). Os principais fatores internos que atuam na atividade cambial são os hormônios vegetais, em especial a auxina. O acúmulo de auxina promove a expressão dos receptores de auxina PIN1 e PIN3 em células do câmbio, que iniciam seu processo de multiplicação e diferenciação celular (Escamez & Tuominen, 2014). A diferenciação celular ocorre em

quatro etapas gradativas, a saber, deposição de parede celular secundária, morte celular programada, autólise e lignificação (Escamez & Tuominen, 2014).

Os fatores externos que estimulam a atividade cambial estão relacionados principalmente a variação de temperatura e fotoperíodo nas espécies temperadas (Lachaud et al., 1999). Nas espécies tropicais, acreditava-se que o câmbio permanecia ativo durante todo o período do ano (Lachaud et al., 1999), porém estudos comprovam que nas regiões tropicais o câmbio sofre ciclos de atividade e de dormência que estão relacionados principalmente com a precipitação, mas também podem ser influenciados pela temperatura, fotoperíodo e ciclos de inundações (p. ex.: Worbes, 2002; Callado et al., 2001, 2014; Nath et al., 2016). A ativação do câmbio ocorre na estação chuvosa e sua dormência durante a estação seca (p. ex.: Callado et al., 2014; Brandes et al., 2015). Na Mata Atlântica, pesquisas que versam sobre a ocorrência e periodicidade da formação de anéis de crescimento abrangem diferentes tipologias do bioma, como: Floresta Ombrófila Densa (p. ex.: Vasconcellos et al., 2016a, 2016b), Floresta Estacional Semidecidual (p. ex.: Tomazello Filho et al., 2004), Floresta Estacional Decidual e Floresta Ombrófila Mista (p. ex.: Oliveira, 2007). A comprovação da periodicidade de crescimento em várias fitofisionomias da Mata Atlântica favorece a realização de outros estudos, como os dendrocronológicos.

2.7 Dendrocronologia

A dendrocronologia é a ciência capaz de datar a idade das árvores e utilizar as medidas das larguras dos anéis de crescimento para traçar um registro histórico da relação das árvores com o ambiente em que vivem e com isso registrar eventos climáticos, geológicos e ecológicos (Ogden, 1981, Worbes 1995). Os anéis de crescimento são formados pelos ciclos de atividade e dormência do câmbio vascular, que adiciona periodicamente xilema secundário internamente e floema secundário externamente (Kim et al., 2016). As alterações no xilema provocadas pela sazonalidade da atividade cambial são chamadas de marcadores anatômicos e delimitam os anéis de crescimento (Marcati et al., 2006). Estes marcadores podem ocorrer em diferentes tipos celulares do lenho, como o maior espessamento da parede das fibras no lenho tardio, diferenças no diâmetro dos vasos, presença de parênquima marginal, presença de zonas fibrosas ou dilatação dos raios (IAWA, 1989).

A relação entre o crescimento vegetal e a disponibilidade hídrica já era observada por Teofrasto e Aristóteles na Grécia Antiga, porém os primeiros relatos da influência das condições ambientais na formação dos anéis de crescimento foram feitos por Leonardo Da Vinci (Stallings & Schulman, 1937). A dendrocronologia ganha destaque no século XX com os trabalhos de Coster (1923) e de Mariaux (1967) que comprovaram a periodicidade anual da formação dos anéis de crescimento (Worbes, 2002).

As informações obtidas nos anéis de crescimento das árvores contribuem para estudos envolvendo outras áreas da ciência, como na arqueologia (Dergachev et al., 2001), hidrologia (Meko & Woodhouse, 2005), vulcanologia (Smiley, 1958; Yamaguchi, 1985), geomorfologia (Giardino et al., 1984) e climatologia (Enquist & Leffler, 2001; Fichtler, 2017), incluindo os trabalhos de mudanças climáticas (Schulman, 1956; Hughes et al., 1982; Nitschke et al., 2017). Além disso, muitas questões ecológicas podem ser elucidadas com estudos dendrocronológicos, como a ocorrência de incêndios (Swetnam & Dieterich, 1983), inundações (Sigafos, 1964), herbivoria (Ferrel, 1980; Swetnam et al., 1985) e na avaliação da plasticidade fenotípica (Fallour-Rubio et al., 2009; Luis et al., 2013).

Os estudos dendrocronológicos no Brasil têm aumentado nas últimas décadas e trazem importantes informações climatológicas e ecológicas em diferentes domínios fitogeográficos (Tomazello Fo et al., 2009; Fichtler, 2017). Estes estudos mostram a estrutura etária e dinâmica de crescimento das espécies do Pantanal (Mattos & Seitz, 2008), a influência de El Niño, da precipitação e de pulsos de inundações fluviais em espécies da Amazônia (Dunisch et al., 2003; Schöngart et al., 2004, 2005; Schöngart, 2008; Assahira et al., 2017), a influência da precipitação e da temperatura no crescimento em espécies do Cerrado (Locosselli et al., 2012) e da Floresta de Araucária (Martinkoski et al., 2015) e a influência da precipitação nas espécies da Caatinga (Mattos et al., 2015) e da Mata Atlântica (Callado & Guimarães, 2010; Brandes et al., 2011).

Os estudos dendrocronológicos na REBIO do Tinguá são escassos, destacando-se apenas os trabalhos com *Schizolobium parahyba* (Vell.) S. F. Blake (Fabaceae) e *Centrolobium robustum* (Vell.) Mart. Ex Benth. (Fabaceae) (Latorraca et al., 2015; Vasconcellos et al., 2016b). Portanto, mais esforços são necessários para estudos sobre o crescimento arbóreo e sua relação com o ambiente na Rebio do Tinguá.

3- OBJETIVOS

3.1 Objetivo geral

► Caracterizar os ajustes anatômicos do lenho relacionados à sobrevivência de algumas espécies arbóreas submetidas aos efeitos de borda na REBIO do Tinguá, avaliar os impactos dos efeitos de borda na dinâmica de crescimento radial das árvores e verificar a longevidade e os fatores que mais influenciam no crescimento da espécie ameaçada *O. catharinensis*.

3.2 Objetivos específicos

► Selecionar as espécies mais representativas através do Índice de Valor de importância para a área de estudo e que ocorram tanto em área sob efeito de borda quanto em área de interior florestal (área controle);

► Descrever e quantificar os tipos celulares do lenho das espécies selecionadas em área sob efeito de borda e em área de interior florestal;

► Comparar a descrição anatômica do lenho entre as duas áreas e detectar as características que mais apresentaram variação em relação às áreas de coleta;

► Relacionar as variações anatômicas encontradas às condições microclimáticas provocadas pelos efeitos de borda;

► Averiguar se existem diferenças no período de crescimento radial, pela atividade do câmbio, entre área de interior e área de borda;

► Estimar a idade de árvores ocorrentes na borda e no interior florestal;

► Avaliar as taxas de incremento radial em indivíduos que ocorrem na borda e no interior florestal;

► Realizar um levantamento dos indivíduos de *O. catharinensis* na REBIO Tinguá e estabelecer a estrutura etária da população;

► Estimar a longevidade das árvores da espécie *O. catharinensis* na REBIO do Tinguá;

► Identificar o período de crescimento radial de *O. catharinensis* por meio da atividade cambial;

► Avaliar, entre temperatura e precipitação, o fator climático que mais influencia na dinâmica de crescimento radial de *O. catharinensis*.

4- FOREST EDGE EFFECTS ON THE FUNCTIONAL WOOD ANATOMY OF FOUR TROPICAL TREE SPECIES

Authors: Warlen Silva da Costa, Maura Da Cunha, Pablo José F. Pena Rodrigues, Mariana Iguatemy, Fernando Valladares, Claudia Franca Barros

4.1 Summary

1. Edge effects promote microclimatic shifts that result in greater light exposure, increased air temperature and evapotranspiration rates, and reduced soil moisture. These conditions alter the water tension within the xylem of plants increasing the risk of air bubbles that interrupt water flow. Our study aimed to understand the influence of edge effects on wood functional anatomy of four selected tropical tree species differing in key features of embolism recovery, such as the type of parenchyma.

2. Wood anatomy was studied in trees occurring at the edge and interior sites (400 m from the edge) of an Atlantic Forest. The four species possessed two types of xylem arrangements based on the distribution of parenchyma cells: *Pseudopiptadenia inaequalis* and *Copaifera lucens*, with predominantly paratracheal parenchyma (PPP), and *Eugenia excelsa* and *Erythroxylum cuspidifolium*, with predominantly apotracheal parenchyma (PAP).

3. All species showed an increase in the percentage of axial parenchyma, what represents a response related to water storage and restoration of water flow. The different xylem arrangements showed distinct tendencies in vessel frequency, with it being higher in PPP species and lower in PAP species from edge areas, when compared to individuals from the interior sites. PPP species exhibited shorter and wider vessels, which are more vulnerable to embolism, but compensated this risk with a higher vessel frequency. In contrast, PAP species had longer and narrower vessels and higher ray frequency, which, together to increases hydraulic safety in individuals located at the forest edge.

4. We conclude that the four studied species form two distinct functional groups according to not only their genetically differentiated wood attributes, but also to their phenotypic plasticity in responses to the different environmental conditions imposed by forest edges.

Keywords: functional anatomy, linear canopy openings, “REBIO do Tinguá”, tree, tropical rain forest, wood anatomical plasticity, wood anatomical strategies, wood anatomical traits.

4.2 Introduction

The Atlantic Forest is characterized by unparalleled high-levels of species diversity and endemism (Galindo-Leal & Câmara, 2005), which has gained its recognition as one of the 34 biodiversity hotspots of the world (Mittermeier et al., 2004; Scarano & Ceotto, 2015). Destruction, resulting from the historical human occupation of Brazil, has left only 12.5% of the original extent of the Atlantic Forest (SOS Mata Atlântica, 2017). Most Atlantic Forest remnants are distributed among isolated and small fragments composed of secondary forest (Metzger et al., 2009). These small fragments are typically restricted to locations where the slope of the terrain hampered human occupation (Silva, Metzger, Simões, & Simonetti, 2007), as is the case of “Serra do Mar”, where the Atlantic Forest currently occupies only 36.5% of its original extent (Ribeiro, Metzger, Martensen, & Ponzni 2009).

The “Reserva Biológica do Tinguá”, located on the “Serra do Mar” scarp, is a fully protected area, with extensive restrictions regarding its use. However, oil pipelines, which were implemented before the creation of the reserve, in 1989, transect the reserve (IBAMA, 2006). The insertion of the oil pipelines produced forest fragmentation with a linear opening of the canopy. This type of fragmentation is also present at other sites of the Atlantic Forest and significantly alters forest patterns and processes (Rodrigues, Melo, Abreu, & Iguatemy 2016; Prieto, Sansevero, Garbin, Braga, & Rodrigues 2013). Sites under edge effects possess higher rates of tree mortality and recruitment compared to control sites in the forest interior (Rodrigues, Melo, Abreu, & Iguatemy 2016). Forest edge effects in these situations have been found to vary, not only as a function of their proximity to the deforested area, but also as a function of the age of the edge (Rodrigues, Melo, Abreu, & Iguatemy 2016).

Trees that survive in the edge are subjected to wind turbulence, increased coverage by lianas, and a sharp increase in light exposure and evapotranspiration rates (Laurance, Delamônica, Laurance, Vasconcelos, & Lovejoy 2000). Studies in Australian tropical forests involving different types of linear canopy openings provided quantitative information on increases in irradiance, air temperature and vapor-pressure

deficit, and decreases in soil humidity, in these linear edges (Pohlman, Turton, & Goosem 2007). In the case of the Atlantic Forest, such linear edges alter understorey species composition (Prieto, Sansevero, Garbin, Braga, & Rodrigues 2013). Such habitat fragmentation reduces local biodiversity by up to 75% and impairs key ecosystem functions by reducing biomass and affecting nutrient cycles (Haddad et al., 2015).

The capacity of a genotype to express different phenotypes when exposed to an environmental change is called phenotypic plasticity (Bradshaw, 1965). It is a quick and ubiquitous mechanism for a wide range of organisms that face environmental challenges (Aubin et al., 2016). Trees exposed to environmental changes have to accommodate a large number of traits, from overall architecture to leaf and wood anatomy (e.g.: Pérez-de-Lis, Rossi, Vázquez-Ruiz, Rozas, & García-González 2016). Although phenotypic changes of leaves induced by changes in biotic and abiotic factors have been widely documented, much less is known about the capacity of woody anatomy to accommodate such changes, despite its central role in adjusting the water economy of the entire tree to new conditions (Gratani, 2014).

The cell configuration of xylem can be altered in response to environmental change, it is an example of phenotypic plasticity *sensu* Gianoli and Valladares (2012), and has been documented in the literature (e.g.: Carlquist, 1977, 1988; Baas & Schweingruber, 1987; Wheeler & Baas, 1991; Alves & Angyalosy-Alfonso, 2000; Fonti et al., 2010; Beckman, 2016). The xylem cell type that expresses the most structural variation, and which is used widely as a functional attribute related to water transport, is the vessel element (e.g.: Poorter et al., 2010; Zanne et al., 2010; Apgaua et al., 2017). However, lesser-explored parenchyma cells have an important role in the restoration of hydraulic conductivity and in the blockage of air propagation throughout the vessels via tyloses (Sun, Rost, & Matthews 2008; Brodersen & McElrone, 2013; Carlquist, 2015; Morris & Jansen, 2016; Plavcová, Hoch, Morris, Ghiasi, & Jansen, 2016; Jupa, Plavcová, Gloser, & Jansen 2016). There are two main types of parenchyma in wood tissue: axial parenchyma and radial parenchyma. The axial parenchyma can be subdivided into paratracheal parenchyma, parenchyma cells around a vessel, and apotracheal parenchyma, which is distributed diffusely throughout the wood (Morris & Jansen, 2016). This classification has been used in the identification of different taxonomic groups (Metcalfe & Chalk, 1950) and is functionally important, since these arrangements have different associations with vessels (Morris & Jansen, 2016).

In this study, we addressed how tropical trees respond to edge effects in terms of their functional wood anatomy. We hypothesized that species with different types of xylem arrangements will respond differently to edge effects, and that parenchyma cells can be a determining factor for these differences. According to Violle et al. (2007), functional groups are species groups not only sharing morphological, physiological and phenological characteristics, but also those that respond differently to a given environmental condition. However, the inclusion of phenotypic plasticity in the functional grouping of species in forest fragments remains poorly addressed and discussed.

4.3 Material and methods

The present study was conducted in the Reserva Biológica do Tinguá (22°22'20" – 22°45'00" S; 43°40'00" – 43°05'40" W), in the state of Rio de Janeiro, Brazil (Fig. S1A-D). The sites chosen were located around the ORBEL 2 Pipeline, where the edge effects are more pronounced (Rodrigues et al., 2008; Simões de Jesus, 2009; Rodrigues, Melo, Abreu, & Iguatemy 2016). Twelve permanent plots (300 m² per plot) in this area have been monitored over the past 10 years (Fig. S1E-G). These plots were installed in 2003 and 2007, and five of them are located 5-m from the oil pipeline, in an area under edge effect (edge), and seven located more than 400 m away, in a control area (interior) (Rodrigues et al., 2008).

Species were selected according to their importance value (IV) to the control area (Simões de Jesus, 2009); their occurrence in both areas (edge and interior); the number of individuals (3); and knowledge of the distribution axial parenchyma for the taxonomic groups involved (Metcalf & Chalk 1950). *Pseudopiptadenia inaequalis* (Benth.) Rauschert (Fabaceae Lindl.) and *Copaifera lucens* Dwyer (Fabaceae Lindl.) possess predominant axial paratracheal parenchyma (PPP) (Fig. S2A), while *Eugenia excelsa* O. Berg (Myrtaceae Juss.) and *Erythroxylum cuspidifolium* Mart. (Erythroxylaceae Kunth.) possess predominant apotracheal parenchyma (PAP) (Fig. S2B). Selected individuals possessed a diameter at breast height (DBH) of at least 8 cm (Table S1), and a straight stem and trunk without apparent deformation. The DBH of trees at breast height was performed with diameter tape and the estimated height of trees was performed with hypsometer. Samples were collected at the breast height (ca. 1.30 m from the soil) using a non-destructive method (Barros et al., 2001) and were deposited

in the wood collection of Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro – Xiloteca Dra. Cecília Gonçalves Costa (HUENFw), with replicates deposited in the wood collection of the Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro (RBw) (Table S1).

The wood samples were immersed in a Franklin solution (Jane, 1956) and the cell elements were dissociated, stained with 1% aqueous safranin and mounted with 50% glycerin on semi-permanent slides (Strasburger, 1924) for measuring the dissociated cells. For preparation of histological sections, samples were boiled in water and glycerin (1:1) for softening. Transversal and longitudinal sections, with thicknesses ranging from 16 to 30 μ m, were then made using a Leica sliding microtome (Burger & Richter, 1991), which were then clarified and stained with safranin and astra blue (Bukatsch, 1972), dehydrated and mounted with synthetic resin (Johansen, 1940; Sass, 1958). Images, taken with an Olympus DP73 camera attached to an Olympus BX50 microscope, were analyzed using the software Image Pro Plus v. 4.0 for Windows. All measurements and descriptions followed the recommendations of the IAWA Committee (1989). The estimated vessel area was measured with three points around the vessels and the percentage of tissues was measured with a grid of 100 random points on the transversal section image of wood, both using the software Image Pro Plus v. 4.0 for Windows.

Comparisons of the anatomical adjustments between the edge and interior areas were performed using Tukey's test, at a significance level of 5%, for each quantitative variable (Table S2). The phenotypic plasticity index (PPI) and phenotypic variability index (PVI) were calculated for the anatomical variables of each species in order to evaluate the degree of plasticity and variability, respectively, of each quantitative variable for the studied sites (Valladares, Sanchez-Gomez, & Zavalat, 2006; Gianoli & Valladares, 2012). The PVI was calculated at each area separately (edge and interior) and then a total index including both areas was calculated for the same variables (Table S2). Mesomorphy (M) and vulnerability index (V) were calculated to determine, respectively, the degree of mesomorphism or xeromorphism of the species and the degree of vulnerability of the conducting tissue to embolism formation (Carlquist, 1977). Finally, a factorial ANOVA with three hierarchical levels (study area, species and individuals) was performed to investigate the relationship between the selected species and the study areas and to understand general tendencies in the wood anatomy of these species. Prior to the ANOVA, normality and homogeneity were tested by the

Shapiro-Wilk test and the Levene test, respectively (Zar, 2010). All statistical tests were performed with the statistical package R (R Core Team, 2014) and Statistica 7 software (StatSoft, 1993).

4.4 Results

All species possessed a higher percentage of axial parenchyma cells and a lower percentage of fibres for individuals from the edge when compared to those from the interior (Fig. 1; Fig. 2 A-B). The percentage of axial parenchyma, percentage of fibres and vessel frequency were the most plastic traits (Fig. 3; Table S2). Furthermore, the percentage of fibres and axial parenchyma had total PVI higher than the indexes calculated separately for each site (Fig. 3; Table S2). Differences between total PVI and PVI calculated separately for the edge and interior reflect the variability that these anatomical characteristics possess when submitted different environmental conditions. The variables of approximate vessel area, height and width of the rays, fibre lumen and number of cells in the parenchyma series had the highest PVI among individuals from the same site (interior or edge), which influenced the total index, indicating that variation in these variables is not related to edge effects (Table S2). The phenotypic variability and phenotypic plasticity of the other wood anatomical traits were similar among species and between sites (Fig. 4).

Qualitative characters were important in the anatomical identity of each species and in the delimitation of the xylem arrangements (parenchyma type PPP or PAP), but did not exhibit differences between individuals from the edge and the interior. However, some quantitative characters presented differences between the individuals from different sites, such as width and height of vessel elements and ray frequency (Fig. 2C-E); PPP species possessed lower ray frequency and shorter and wider vessel elements. The size of the vessel elements of PPP species reflects a higher conductance, but also lower hydraulic safety in these tracheary cells, which was confirmed by their higher vulnerability index (Table S2). PAP species possessed higher ray frequency and narrower and longer vessel elements, and thus a lower vulnerability index (Table S2).

The xylem arrangements also exhibited distinct tendencies in relation to vessel frequency, with it being higher in the PAP species than PPP species. In this case, the two xylem arrangements differed between individuals from the edge and the interior

(Fig. 2F). Vessel frequency was higher for PPP individuals from the edge than from the interior, while the inverse was true for PAP species (Fig. 1C).

The xylem arrangements possess differences in parenchyma type (PPP or PAP), frequency of rays and size of vessel elements. Both arrangements exhibited the same tendencies regarding the percentage of axial parenchyma and fibres, but differed in the frequency of vessels (Fig. 5). Complete anatomical descriptions, means of quantitative variables and indexes calculated are provided in the Supporting Information (Table S2).

4.5 Discussion

Microclimatic conditions in edge areas, such as increased exposure to light, air temperature and vapor pressure deficit, and reduced soil moisture (Pohlman, Turton, & Goosem 2007; Magnago, Rocha, Meyer, Martins & Meira-Neto, 2015), accelerate evapotranspiration rates (Laurance, Delamônica, Laurance, Vasconcelos, & Lovejoy 2000). As evapotranspiration rates increase, the negative pressure within xylem tracheary cells increases, causing the water under pressure to potentially change its physical state, even at room temperature. As a result, air bubbles are formed, which cause embolisms that interrupt water flow in xylem vessels (Tyree & Sperry, 1989).

Increased water loss through transpiration, combined with a reduction in soil moisture, in edge environments are factors that put individuals occurring there at greater risk of xylematic embolism. Failure to re-establish flow in the event of embolism can lead to systemic loss of hydraulic conductivity and, consequently, death (Brodersen & McElrone, 2013). Embolism formation causes vibrations in vessel walls, which propagate to neighboring cells (parenchyma cells), thereby stimulating an increase in the concentration of Ca^{2+} in their protoplasm (Nardini, Lo Gullo, & Salleo, 2011). This higher calcium concentration activates pathways of starch metabolism, which are transformed into simple sugars and discharged within the embolized vessel, altering the osmotic potential of the conducting cell (Nardini, Lo Gullo, & Salleo, 2011). Change in osmotic potential generates an efflux of water from parenchyma into the embolized vessel, pressing the trapped air and removing the embolism (Nardini, Lo Gullo, & Salleo 2011; Brodersen, McElrone, Choat, Matthews, & Shackel, 2013).

Surviving trees circumvent this problem with anatomical adjustments, such as those found in the present study. Two general trends were observed in all of the studied species: an increase in the percentage of axial parenchyma and a decrease in the

percentage of fibres. In tropical trees, parenchyma cells are associated with water storage, especially in species that occur in areas with high evaporative rates, as observed in *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn (Plavcová, Hoch, Morris, Ghiasi, & Jansen, 2016). The capacity to store water in parenchyma cells, and its release in the transpiration stream, is an important mechanism for maintaining hydraulic flow in xylem (Jupa, Plavcová, Gloser, & Jansen 2016). The results of the present work show that an increase in the proportion of parenchyma is an efficient survival mechanism for trees under edge effects. Another observed result was the greater percentage of fibres in individuals from the interior, which was expected due to the negative correlation between fibres and parenchymatic cells documented in all biomes, but especially in tropical regions (Morris et al., 2016). Libriform fibres are involved in mechanical support (Beck, 2010), and the greater investment in such cells in individuals located in the control areas (interior) allows trees to reach the forest canopy, which in some locations may be as high as 40m (IBAMA, 2006). The canopy in edge areas is lower (IBAMA, 2006), which explains the smaller investment in the production of libriform fibres.

The similar response patterns (increase of percentage of axial parenchyma and reduction of percentage of fibres in the edge environment) and phenotypic variability and phenotypic plasticity observed among the different species can be understood as a result of neutral ecosystem processes (Bastias et al., 2017). According to Bastias et al. (2017), plants of highly diverse communities may have functional similarities. These are possible because intraspecific variation in characteristics (ITV) does not necessarily decrease with increasing biodiversity, as proposed by classic niche theory (MacArthur & Levins, 1967). In general, the wood traits analyzed exhibited little change in phenotypic plasticity and variability among species; however, we found differences in the frequency of vessels between xylematic arrangements.

Vessel frequencies exhibited distinct tendencies according to the xylem arrangements of the studied species. PPP species possess wider and shorter vessels that conduct larger volumes of water (Sperry, Hacke, & Pittermann, 2006), but are considered more vulnerable to embolism (Carlquist, 1977). Therefore, these species invest in higher vessel frequency when in stressful conditions, as also reported for other arboreal species (e.g.: Drew & Pammenter, 2006; Pfautsch et al., 2016), because the negative effects of drought stress on xylem functionality are reduced when vessel frequency increases (Knipfer, Brodersen, Zedan, Kluepfel, & McElrone 2015). On the other hand, PAP species were found to have lower vessels frequency in individuals

occurring at the edge. These species present vessel elements with lower vulnerability indexes, when compared to PPP species. Therefore conduct less water, but in a more secure way (Hacke et al., 2016). In addition, PAP species have a higher frequency of rays, which are cells involved in the maintenance of water flow (Morris et al., 2016). This higher frequency of rays in PAP species, combined with the increase in the percentage of apotracheal parenchyma in edge individuals, makes possible the contact between parenchyma cells and vessel elements, since the apotracheal parenchyma is arranged in networks, which ends up contacting vessel elements in some regions of the wood (Morris & Jansen, 2016). Contact of one or a few parenchyma cells is sufficient for the reestablishment of water flow, since they can also act locally (Carlquist, 2015). The reduction of vessel frequency in individuals from edge areas shows that PAP species under stressful conditions do not invest in more tracheary cells, but only in non-conductive tissue (parenchyma), which probably ensures the maintenance of water due to the parenchymatic cells (see Spicer, 2014).

Poorter et al. (2010) presented two orthogonal axes of variation in wood attributes: a primary axis related to the number and size of vessels, reflecting conductance in relation to hydraulic safety, and a secondary axis related to investment in the development of different types of tissues, which needs further investigation. PPP species follow the first axis suggested by Poorter et al. (2010), while PAP species invest in the formation of other non-conducting tissues (axial parenchyma and rays). These results prove the existence of two functional groups based on the strategy for adjusting the xylem arrangement according to environmental changes, which species in areas under edge effects are subjected to. The observed anatomical adjustments found in the different functional groups, based on the xylem arrangement, indicate that xylem networks are not simply a set of dead empty cells, but a living and dynamic tissue able to respond to environmental variations caused by edge effects.

4.6 Conclusions

Tree species on edges showed anatomical traits which increase the chances of survival in these environments. An increased percentage of axial parenchyma and a decreased percentage of fibre in edge sites were the most commonly observed alterations. The higher percentage of parenchyma found at edge sites ensures the maintenance of hydraulic flow in a hydraulic system subjected to the formation of

embolisms due to the increased demand of transpiration rates. Besides these alterations, each established xylem arrangement exhibited distinct tendencies in vessel frequency. PPP species possess vessels that are more vulnerable, and invest in a higher frequency of this type of tissue at edge sites in order to assure hydraulic conductance. PAP species possess a lower vessel frequency at edge sites, probably because they possess less vulnerable vessels, and invest only in the production of non-conducting tissue (parenchyma) to ensure hydraulic safety. These anatomical modifications demonstrate the existence of two distinct functional groups based on xylem arrangement, and reveal adjustments in the hydraulic system due to the increased demand of transpiration rates in sites submitted to edge effects.

4.7 References

- Alves, E.S., & Angyalossy-Alfonso, V. (2000). Ecological trends in the wood anatomy of some brazilian species. 1. Growth rings and Vessels. *IAWA Journal*, **21**, 3-30. doi: 10.1163/22941932-90000233
- Aubin, I., Munson, A.D., Cardou, F., Burton, P.J., Isabel, N., Pedlar, J.H., ... McKenney, D. (2016). Traits to stay, traits to move: a review of functional traits to assess sensitivity and adaptive capacity of temperate and boreal trees to climate change. *Environmental Reviews*, **24**, 1–23. doi: 10.1139/er-2015-0072
- Apgaua, D.M.G., Tng, D.Y.P., Cernusak, L.A., Cheesman, A.W., Santos, R.M., Edwards, W.J., & Laurance, G.W. (2017). Plant functional groups within a tropical forest exhibit different wood functional anatomy. *Functional Ecology*, **31**, 582–591. doi: 10.1111/1365-2435.12787
- Baas, P., & Schweingruber, F.H. (1987). Ecological trends in the wood anatomy of trees, shrubs and climbers From Europe. *IAWA Journal*, **8**, 245-274. doi: 10.1163/22941932-90001053
- Barros, C.F., Callado, C.H., Marcon, M.L., Costa, C.G., Cunha, M., Lima, H.R.P., & Marquete, O. (2001). *Madeiras da Mata Atlântica: anatomia do lenho de espécies ocorrentes nos remanescentes florestais do estado do Rio de Janeiro – Brasil*. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, BR.

- Bastias, C.C., Fortunel, C., Valladares, F., Baraloto, C., Benavides, R., Cornwell, W., ... Vaz, M.C.,^{2,3}, Kraft, N.J.B. (2017). Intraspecific leaf trait variability along a boreal-to-tropical community diversity gradient. *PLOS ONE*, **27**, 1-16. doi: 10.1371/journal.pone.0172495
- Beck, C.B. (2010). *An Introduction to Plant Structure and Development: Plant Anatomy for the Twenty-First Century*. Cambridge University Press, New York, USA. doi: 10.1093/aob/mcr210
- Beeckman, H. (2016). Wood anatomy and trait-based ecology. *IAWA Journal*, **37**, 127-151. doi: 10.1163/22941932-20160127
- Bradshaw, A. D. (1965). Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics*, **13**, 115-155. doi: 10.1016/S0065-2660(08)60048-6
- Brodersen, C.R., McElrone, A.J., Choat, B., Matthews, M.A., & Shackel, K.A. (2010). The dynamics of embolism repair in xylem: in vivo visualizations using high-resolution computed tomography. *Plant Physiology*, **154**, 1088–1095. doi: 10.1104/pp.110.162396
- Brodersen, C.R., & McElrone, A.J. (2013). Maintenance of xylem network transport capacity: a review of embolism repair in vascular plants. *Frontiers in Plant Science*, **108**, 1-11. doi: 10.3389/fpls.2013.00108
- Bukatsch, F. (1972). Bemerkungen zur doppelfärbung astrablau-safranin. *Mikrokosmos*, **61**, 33-36.
- Burger, L.M., & Richter, H.G. (1991). *Anatomia da Madeira*. Nobel, São Paulo, BR.
- Carlquist, S. (1977). Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *American Journal of Botany*, **64**, 887-896. doi: 10.2307/2442382
- Carlquist, S. (1988). *Comparative wood anatomy: systematic, ecological and evolutionary aspects of dicotyledon wood*. Springer-Verlag, Berlin.
- Carlquist, S. (2015). Living cells in wood. 1. Absence, scarcity and histology of axial parenchyma as keys to function. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **177**, 291–321. doi: 10.1111/boj.12247
- Drew, D.M., & Pammenter, N.W. (2006). Vessel frequency, size and arrangement in two eucalypt clones growing at sites differing in water availability. *New Zealand Journal of Forestry*, **51**, 23-28.
- Fonti, P., Arx, G., García-González, I., Eilmann, B., Sass-Klaassen, U., Gärtner, H., & Eckstein, D. (2010). Studying global change through investigation of the

- plastic responses of xylem anatomy in tree rings. *New Phytologist*, **185**, 42-53. doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.03030.x
- Galindo-Leal, C., & Câmara, E. (2005). Status do hotspot Mata Atlântica: uma síntese. In C. Galindo-Leal & E. Rodrigues (Eds), *Mata Atlântica: Biodiversidade, Ameaças e Perspectivas* (pp. 03-11). São Paulo, BR: Fundação SOS Mata Atlântica Conservação Internacional.
- Gianoli, E., & Valladares, F. (2012). Studying phenotypic plasticity: the advantages of a broad approach. *Biological Journal of the Linnean Society*, **105**, 1–7. doi: 10.1111/j.1095-8312.2011.01793.x
- Gratani L. (2014). Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. *Advance in Botany*, article ID 208747, 1-17. doi: 10.1155/2014/208747
- Hacke, U.G., Sperry, J.S., Wheeler, J.K., & Castro, L. (2006). Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiology*, **26**, 689–701. doi: 10.1093/treephys/26.6.689
- Haddad, N.M., Brudvig, L.A., Clobert, J., Davies, K.F., Gonzalez, A., Holt, R.D., ... Townshend, J.R. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on earth's ecosystems. *Science Advances*, **20**, 1-9. doi: 10.1126/sciadv.1500052
- IAWA Committee (1989). IAWA list of microscopic feature for hardwood identification. *IAWA Journal*, **10**, 219-332. doi: 10.1163/22941932-90000496
- IBAMA (2006). *Plano de manejo Rebio Tinguá*. MMA/IBAMA, Brasília, BR.
- Jane, F.W. (1956). *The structure of wood*. Adam e Black, Londres, UK.
- Johansen, D.D. (1940). *Plant microtechniques*. McGraw-Hill, New York, USA.
- Jupa, R., Plavcová, L., Gloser, V., & Jansen, S. (2016). Linking xylem water storage with anatomical parameters in five temperate tree species. *Tree Physiology*, **00**, 1-14. doi: 10.1093/treephys/tpw020
- Knipfer, T., Brodersen, C.R., Zedan, A., Kluepfel, D.A., & McElrone, A.J. (2015). Patterns of drought-induced embolism formation and spread in living walnut saplings visualized using X-ray microtomography. *Tree Physiology*, **00**, 1–12. doi: 10.1093/treephys/tpv040
- Laurance, W.F., Delamônica, P., Laurance, S.G., Vasconcelos, H.L., & Lovejoy, T.E. (2000). Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature*, **404**, 836. doi: 10.1038/35009032
- MacArthur, R., & Levins R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, **101**, 377-385.

- Magnago, L.F.S., Rocha, M.F., Meyer, L., Martins, S.V., Meira-Neto, S.A.A. (2015). Microclimatic conditions at forest edges have significant impacts on vegetation structure in large Atlantic forest fragments. *Biodiversity and Conservation*, **24**, 2305–2318. doi: 10.1007/s10531-015-0961-1
- Metcalf, C.R., & Chalk, L. (1950). *Anatomy of Dicotyledons*. Clarendon Press, Oxford.
- Metzger, J.P., Martensen, A.C., Dixo, M., Bernacci, L.C., Ribeiro, M.C., Teixeira, .M.G., & Pardini, R. (2009). Time-lag in biological responses to landscape changes in a highly dynamic Atlantic forest region. *Biological Conservation*, **142**, 1166–1177. doi: 10.1016/j.biocon.2009.01.033
- Mittermeier, R.A., Robles Gil, P., Hoffmann, M., Pilgrim, J., Brooks, T., Mittermeier, Da Fonseca, G.A.B. (2004). *Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions*. CEMEX/Agrupación Sierra Madre, Mexico.
- Morris, H., Plavcová, L., Cvečko, P., Fichtler, E., Gillingham, M.A.F., Martínez-Cabrera, H.I., ... Jansen, K. (2016). A global analysis of parenchyma tissue fractions in secondary xylem of seed plants. *New Phytologist*, **209**, 1553–1565. doi: 10.1111/nph.13737
- Morris, H., & Jansen, S. (2016). Secondary xylem parenchyma from classical terminology to functional traits. *IAWA Journal*, **37**, 1-15. doi: 10.1163/22941932-20160117
- Nardini, A., Lo Gullo, M.A., Salleo, S. (2011). Refilling embolized xylem conduits: Is it a matter of phloem unloading? *Plant Science*, **180**, 604–611. doi: 10.1016/j.plantsci.2010.12.011
- Pérez-de-Lis, G., Rossi, S., Vázquez-Ruiz, R.A., Rozas, V., & García-González, I. (2016). Do changes in spring phenology affect earlywood vessels? Perspective from the xylogenesis monitoring of two sympatric ring-porous oaks. *New Phytologist*, **209**, 521–530. doi: 10.1111/nph.13610
- Pfautsch, S., Harbusch, M., Wesolowski, A., Smith, R., Macfarlane, C., Tjoelker, M.G., ... Adams, M.A. (2016). Climate determines vascular traits in the ecologically diverse genus *Eucalyptus*. *Ecology letters*, **19**, 240–248. doi: 10.1111/ele.12559
- Plavcová, L., Hoch, G., Morris, H., Ghiasi, S., & Jansen, S. (2016). The amount of parenchyma and living fibers affects storage of nonstructural carbohydrates in

- young stems and roots of temperate trees. *American Journal of Botany*, **103**, 1-10. doi: 10.3732/ajb.1500489
- Pohlman, C.L., Turton, S.M., & Goosem, M. (2007). Edge effects of linear canopy openings on tropical rain forest understory microclimate. *Biotropica*, **39**, 62–71. doi: 10.1111/j.1744-7429.2006.00238.x
- Poorter, L., McDonald, I., Alarco, A., Fichtler, E., Licona, J., Pena-Claros, M., Sterck, F., ... Sass-Klaassen, U., (2010). The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist*, **185**, 481–492. doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.03092.x
- Prieto, P.V., Sansevero, J.B.B., Garbin, M.L., Braga, J.M.A., & Rodrigues, P.J.F.P. (2013) Edge Effects of Linear Canopy Openings on Understory Communities in a Lowland Atlantic Tropical Forest. *Applied Vegetation Science*, **17**, 121-128. doi: 10.1111/avsc.12043
- R CORE TEAM. (2014) R: *A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Martensen, A.C. & Ponzni, M.M.H. (2009) The Brazilian Atlantic Forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? implications for conservation. *Biological Conservation*, **142**, 1141–1153. doi: 10.1016/j.biocon.2009.02.021
- Rodrigues, P.J.F.P., Iguatemy, M.A., Prieto P.V., Reis, T.S., Sansevero J.B.B. & Simões-Jesus, M.F. (2008) As pesquisas no longo prazo em parcelas permanentes do Jardim Botânico do Rio de Janeiro. *Experiências de monitoramento no Bioma Mata Atlântica com uso de parcelas permanentes* (eds C.R. Sanquetta), pp 47-80. Rede Map Press, Curitiba, BR.
- Rodrigues, P.J.F.P., Melo, L.R., de Abreu, R.C.R. & Iguatemy, M.A. (2016) Edge Effects of Oil Pipeline Canopy Openings on Tree Community Structure and Dynamics in a Montane Atlantic Forest. *Journal of Geoscience and Environment Protection*, **4**, 132-140. doi: 10.4236/gep.2016.47014
- Sass, J. E. (1958) *Elements of botanical microtechnique*. Mc. Graw-Hill Book Company Inc., New York–London.

- Scarano, F. R. & Ceotto, P. (2015) Brazilian Atlantic forest: impact, vulnerability, and adaptation to climate change. *Biodiversity and Conservation*, **24**, 2319–2331. doi: 10.1007/s10531-015-0972-y
- Silva, W.G.S., Metzger, J.P., Simões, S. & Simonetti, C. (2007) Relief influence on the spatial distribution of the Atlantic Forest cover at the Ibiúna Plateau, SP. *Brazilian Journal of Biology*, **67**, 403–411. doi: 10.1590/S1519-69842007000300004
- Simões de Jesus, M.F. (2009) *Análise dos efeitos de borda sobre a composição, dinâmica e estrutura da comunidade arbórea na Mata Atlântica da Reserva Biológica do Tinguá–RJ*. Master's thesis, Escola Nacional de Botânica Tropical, Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- SOS Mata Atlântica (2017). *Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica 2014-2015*. Fundação SOS Mata Atlântica Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, São Paulo, BR. URL: <https://www.sosma.org.br/projeto/atlas-da-mata-atlantica/dados-mais-recentes/>.
- Sperry, J.S., Hacke, U.G. & Pittermann, J. (2006) Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessel. *American Journal of Botany*, **93**, 1490-1500. doi: 10.3732/ajb.93.10.1490
- Spicer, R. (2014) Symplasmic networks in secondary vascular tissues: parenchyma distribution and activity supporting long-distance transport. *Journal of Experimental Botany*, **65**, 1829–1848. doi: 10.1093/jxb/ert459
- Statsoft (1993) *Statistica: Statsoft for windows: General conventions and statistics I*. User's Handbook. Tulsa, Microsoft Corporation.
- Stranburger, E. (1924) *Handbook of practical botany*. MacMillan Company, New York, USA.
- Sun, Q., Rost, T.L. & Matthews, M. A. (2008). Wound-induced vascular occlusions in *Vitis vinifera* (Vitaceae): tyloses in summer and gels in winter. *American Journal of Botany*, **95**, 1498–1505. doi: 10.3732/ajb.0800061
- Tyree, M. T. & Sperry, J. S. (1989) Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **40**, 19-38. doi: 10.1146/annurev.pp.40.060189.000315
- Valladares, F., Sanchez-Gomez, D. & Zavalat, M.A. (2006) Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and

- its ecological applications. *Journal of Ecology*, **94**, 1103-1116. doi: 10.1111/j.1365-2745.2006.01176.x
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, **116**, 882–892. doi: 10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x
- Wheeler, E.A. & Baas, P. (1991) A survey of the fossil record for dicotyledonous wood and its significance for evolutionary and ecological wood anatomy. *IAWA Journal*, **12**, 275-332. doi: 10.1163/22941932-90001256
- Zanne, A.E., Westoby, M., Falster, D.S., Ackerly, D.D., Loarie, S.R., Arnold, S.E.J. & Coomes, D.A. (2010) Angiosperm wood structure: global patterns in vessel anatomy and their relation to wood density and potential conductivity. *American Journal of Botany*, **97**, 207–215. doi: 10.3732/ajb.0900178
- Zar JH. (2010) *Biostatistical analysis*. Upper Saddle River, Prentice Hall.

4.8 Supporting Information

The wood anatomy of *Pseudopiptadenia inaequalis* (Fig. S1A-C/ Tab. S2) is characterized by the presence of distinct growth rings marked by thick-walled and flattened latewood fibres and bands of marginal parenchyma (2-5 cells wide). The wood is diffuse-porous with solitary vessel elements, radial multiples of 2-7 elements, tangential bands of 2-6 elements or clusters (rare) of up to 7 elements; they are circular to oval in outline and possess simple perforation plates. Intervessel pits are vestured, alternate, minute or small; ray-vessel and vessel-parenchyma pits are similar to intervessel pits in size and shape. Axial parenchyma is paratracheal, vasicentric, aliform, confluent and seriate with 1-4 cells and marginal parenchyma. Fibres are libriform with thick walls. Rays are uniseriate, homocellular, and integrated by procumbent cells. Crystals are present in chambered axial parenchyma cells (15-30 crystals per crystalliferous series).

The wood anatomy of *Copaifera lucens* (Fig. S1D-F/ Tab. S2) is characterized by the presence of distinct growth rings marked by thick-walled and flattened latewood fibres and bands of marginal parenchyma (2-5 cells wide). The wood is diffuse-porous with solitary vessel elements, radial multiples of 2-9 elements or, more rarely, in tangential bands of 2-4 elements or clusters of up to 8 elements; they are circular to oval in outline and possess simple perforation plates. Intervessel pits are vestured, alternate,

small or large; ray-vessel and vessel-parenchyma pits are similar to intervessel pits in size and shape. Axial parenchyma is paratracheal, vasicentric, aliform and confluent (tending to form bands 4-12 cells wide), and seriate with 1-6 cells and marginal parenchyma. Fibres are libriform with thick walls. Rays are multiseriate, homocellular, integrated by procumbent cells in the central portion, and with 2-4 rows of upright or square marginal cells. Intercellular canals are present in the bands of parenchyma and prismatic crystals are occasionally present in chambered axial parenchyma cells (4-12 crystals per crystalliferous series).

The wood anatomy of *Eugenia excelsa* (Fig. S1G-I/ Tab. S2) is characterized by distinct growth rings marked by thick-walled and flattened latewood fibres and marked by fibrous zones. The wood is diffuse-porous with exclusively solitary vessels, circular to oval outline, and with simple perforation plates. Vessel-parenchyma pits are non-vestured, alternate, minute or small; ray-vessel pits is similar to vessel-parenchyma pits in size and shape. Axial parenchyma is scantily paratracheal and apotracheal diffuse-in-aggregates, strands of 1-2 cells wide, and seriate with 4-13 cells. Fibres are libriform with thick walls. Rays uniseriate and biseriate, heterocellular, and integrated by procumbent, with upright and square cells mixed throughout the ray. Prismatic crystals occasionally present in chambered axial parenchyma cells (4-10 crystals per crystalliferous series).

The wood anatomy of *Erythroxylum cuspidifolium* (Fig. S1J-L/ Tab. S2) is characterized by distinct growth rings marked by thick-walled and flattened latewood fibres and marked by fibrous zones. The wood is diffuse-porous with solitary vessel elements, radial multiples of 2-6 elements or, more rarely, in tangential bands of 2-4 elements or in clusters of up to 4 elements; they are circular to oval outline. Intervessel pits are vestured, alternate, minute or small; vessel-ray pits with two distinct sizes or types in the same ray cell with elongated pits tending to form scalariform arrangements; vessel-parenchyma pits similar to intervessel pits in size and shape. Axial parenchyma is scantily paratracheal and apotracheal diffuse or diffuse-in-aggregates, strands of 1-2 cells wide, and seriate with 2-12 cells. Fibres are libriform with thick walls. Rays are uniseriate and biseriate, heterocellular, and integrated by procumbent, with upright and square cells mixed throughout the ray. Prismatic crystals occasionally present in chambered axial parenchyma cells (6-20 crystals per crystalliferous series).

4.9 Tables

Table S1. Data on collected species, families, importance value (VI), number of individuals, collection site, diameter at breast height (DBH), estimated height (m), ecological classification (EC), life form and wood collection information (RBw and HENFw).

Family	species	VI	Individuals	Sites	Plots	DBH (cm)	Height (m)	Ecological classification	Canopy structure	RBw	HENFw
Fabaceae	<i>P. inaequalis</i>	3,104	15	Interior	I1	20.7	16.2	Late secondary	Canopy tree	10409	289
			489	Interior	I8	11.6	16.2	Late secondary	Canopy tree	10410	213
			636	Interior	I10	34	18	Late secondary	Canopy tree	10411	277
			386	Borda	O6	13.5	9	Late secondary	Canopy tree	10412	201
			410	Borda	O6	10	7.2	Late secondary	Canopy tree	10413	191
			450	Borda	O7	8.8	7	Late secondary	Canopy tree	10414	212
			668	Borda	O10	18.6	14.4	Late secondary	Canopy tree	10415	276
	<i>C. lucens</i>	2,157	261	Interior	I5	11.7	19.8	Late secondary	Canopy tree	10416	311
			286	Interior	I5	9	9	Late secondary	Canopy tree	10417	312
			302	Interior	I5	21.1	18	Late secondary	Canopy tree	10418	313
			289	Borda	O4	17.9	21.6	Late secondary	Canopy tree	10419	361
			599	Borda	O9	25.8	19.8	Late secondary	Canopy tree	10420	124
			677	Borda	O10	54.53	10.5	Late secondary	Canopy tree	10421	125
			686	Borda	O10	21.3	5	Late secondary	Canopy tree	10422	126
Myrtaceae	<i>E. excelsa</i>	4,395	346	Interior	I6	22.6	21.6	Late secondary	Canopy tree	10423	326
			496	Interior	I8	18.2	12.6	Late secondary	Canopy tree	10424	344
			644	Interior	I10	19.4	12.6	Late secondary	Canopy tree	10425	169
			684	Interior	I10	10.6	9	Late secondary	Canopy tree	10426	351
			489	Borda	O7	8.3	9	Late secondary	Canopy tree	10427	167
			496	Borda	O7	23	15	Late secondary	Canopy tree	10428	368
			593	Borda	O9	13.7	10.8	Late secondary	Canopy tree	10429	168
			671	Borda	O10	8.5	5.4	Late secondary	Canopy tree	10430	170
Erythroxylaceae	<i>E. cuspidifolium</i>	3,224	176	Interior	I4	9.1	7.2	Initial secondary	Understorey tree	10431	304
			361	Interior	I6	11.1	14.4	Initial secondary	Understorey tree	10432	325
			402	Interior	I7	8.6	7.2	Initial secondary	Understorey tree	10433	335
			468	Interior	I8	8.7	9	Initial secondary	Understorey tree	10434	343
			408	Borda	O6	13	9	Initial secondary	Understorey tree	10435	129
			433	Borda	O7	8.08	5.4	Initial secondary	Understorey tree	10436	164
			459	Borda	O7	8.2	7	Initial secondary	Understorey tree	10437	165

Table S2. List of quantitative variables investigated in each species. For each variable, the minimum values (MIN), average (M), maximum (MAX), standard deviation (SD), phenotypic plasticity index (PPI) and phenotypic variability index (PVI) in each site (edge and interior) are presented. The vulnerability, mesomorphy and total PVI indices are also presented.

Species	<i>P. inaequalis</i>											
	Sites	Edge					Interior					Total PVI
Quantitative variables	PVI	MIN	M	MAX	SD	PVI	MIN	M	MAX	SD		
Vessel frequency (Vessels/mm ²)	0.72	9.00	17.83	32.00	4.92	0.78	7.00	14.50	32.00	6.74	0.78	0.19
Length vessel (µm)	0.73	176.70	393.68	666.40	88.90	0.73	176.67	384.87	649.00	97.04	0.73	0.02
Vessel tangential diameter (µm)	0.49	59.97	84.66	116.52	12.41	0.56	59.97	99.86	137.58	18.57	0.56	0.15
Vessel radial diameter (µm)	0.50	65.61	95.56	131.19	14.59	0.58	65.61	118.17	156.81	21.63	0.58	0.19
Estimated vessel area (µm)	0.72	3378.99	6717.05	11917.91	1889.12	0.81	3378.99	9919.84	18141.20	3457.02	0.81	0.32
Vessel wall thickness (µm)	0.57	2.03	2.98	4.72	0.49	0.60	1.94	3.18	4.81	0.57	0.60	0.06
Intervessel pit height (µm)	0.29	4.06	4.66	5.73	0.43	0.42	2.92	4.17	5.03	0.58	0.49	0.10
Intervessel pit width (µm)	0.21	4.86	5.31	6.16	0.48	0.44	3.26	4.45	5.85	0.85	0.47	0.16
Vessel-ray pit height (µm)	0.35	3.79	4.63	5.83	0.52	0.36	2.59	3.54	4.05	0.35	0.56	0.23
Vessel-ray pit width (µm)	0.31	3.58	4.34	5.23	0.38	0.22	3.57	4.00	4.56	0.33	0.32	0.08
Vessel-parenchyma pit height (µm)	0.21	3.73	4.17	4.70	0.32	0.31	2.92	3.67	4.24	0.38	0.38	0.12
Vessel-parenchyma pit width (µm)	0.41	4.05	5.24	6.82	0.83	0.27	3.57	4.07	4.86	0.30	0.48	0.22
Fibre diameter (µm)	0.53	14.07	19.74	30.10	3.32	0.47	14.60	19.94	27.51	2.86	0.53	0.01
Fibre lumina (µm)	0.79	5.28	12.01	25.04	3.71	0.54	8.26	11.47	18.00	2.33	0.79	0.05
Fibre length (µm)	0.58	635.86	990.35	1520.28	194.08	0.55	680.64	1026.50	1520.28	167.31	0.58	0.04
Fibre wall thickness (µm)	0.64	2.15	3.86	5.98	0.87	0.55	2.55	4.24	5.68	0.71	0.64	0.09
Parenchyma strand length (number of cells)	0.75	1.00	2.09	4.00	0.77	0.75	1.00	1.88	4.00	0.70	0.75	0.10
Parenchyma strand length (µm)	0.66	220.47	454.95	647.49	90.16	0.64	253.92	487.17	696.77	99.44	0.68	0.07
Rays frequency (Rays/mm')	0.70	3.00	6.08	10.00	1.61	0.75	3.00	6.62	12.00	1.99	0.75	0.08
Ray height (µm)	0.69	83.20	168.88	270.44	39.48	0.64	113.69	192.38	318.21	48.36	0.74	0.12
Ray width (µm)	0.68	6.60	13.15	20.86	2.52	0.71	6.60	13.07	22.45	3.29	0.71	0.01
Vessels percentage (%)	0.18	11.20	12.58	13.70	1.27	0.51	11.30	16.40	23.10	6.06	0.52	0.23
Fibres percentage (%)	0.32	28.70	35.13	42.20	6.08	0.33	35.60	44.50	53.50	8.95	0.46	0.21
Rays percentage (%)	0.34	11.30	14.60	17.10	2.50	0.33	13.70	15.97	20.30	3.75	0.44	0.09
Axial parenchyma percentage (%)	0.22	32.80	37.73	42.30	4.47	0.22	21.00	23.13	26.90	3.27	0.50	0.39
Wood density (g/cm ³)	0.09	0.60	0.63	0.67	0.03	0.21	0.59	0.65	0.74	0.08	0.21	0.02
Mean	0.49					0.51					0.58	0.13
Standard deviation	0.21					0.19					0.15	0.10
Vulnerability index			4.9					8.8				
Mesomorphy index			1937.4					3506.1				

Table S2. Continuation.

Species	<i>C. lucens</i>											
	Sites	Edge					Interior					Total PVI
Quantitative variables	PVI	MIN	M	MAX	SD	PVI	MIN	M	MAX	SD		
Vessel frequency (Vessels/mm ²)	0.84	3.00	7.88	19.00	3.11	0.89	2.00	5.90	18.00	3.39	0.89	0.25
Length vessel (µm)	0.82	111.62	360.93	634.52	99.13	0.61	236.10	418.59	601.65	89.70	0.82	0.14
Vessel tangential diameter (µm)	0.72	54.39	126.72	192.40	32.16	0.74	47.57	112.25	186.02	29.29	0.75	0.11
Vessel radial diameter (µm)	0.74	67.27	154.17	256.15	42.43	0.75	60.79	131.32	242.09	34.36	0.76	0.15
Estimated vessel area (µm)	0.90	4070.46	16778.67	39962.89	8799.36	0.90	2902.59	12609.01	28727.66	6140.42	0.93	0.25
Vessel wall thickness (µm)	0.71	2.67	5.38	9.26	1.15	0.64	2.53	4.57	6.98	0.99	0.73	0.15
Intervessel pit height (µm)	0.33	5.35	6.72	7.94	0.59	0.33	4.54	5.39	6.81	0.76	0.43	0.20
Intervessel pit width (µm)	0.26	6.00	7.28	8.11	0.50	0.51	4.54	6.50	9.31	1.70	0.51	0.11
Vessel-ray pit height (µm)	0.36	4.39	5.52	6.81	0.61	0.42	3.92	5.30	6.81	0.87	0.42	0.04
Vessel-ray pit width (µm)	0.30	5.02	5.99	7.13	0.58	0.50	4.00	5.95	7.94	1.35	0.50	0.01
Vessel-parenchyma pit height (µm)	0.32	4.06	5.12	6.00	0.44	0.29	4.10	5.01	5.79	0.48	0.32	0.02
Vessel-parenchyma pit width (µm)	0.32	5.85	6.98	8.61	0.70	0.56	4.06	6.55	9.28	1.38	0.56	0.06
Fibre diameter (µm)	0.71	7.68	19.35	26.89	3.54	0.58	10.25	18.93	24.47	2.94	0.71	0.02
Fibre lumina (µm)	0.83	3.31	10.79	19.99	4.12	0.88	2.08	8.83	17.26	3.69	0.90	0.18
Fibre length (µm)	0.70	575.30	1130.59	1914.20	257.68	0.60	707.31	1183.01	1780.45	202.89	0.70	0.04
Fibre wall thickness (µm)	0.74	1.95	4.28	7.46	1.29	0.61	2.99	5.05	7.77	1.21	0.75	0.15
Parenchyma strand length (number of cells)	0.83	1.00	2.95	6.00	1.02	0.75	1.00	2.68	4.00	0.76	0.83	0.09
Parenchyma strand length (µm)	0.73	172.54	415.30	630.40	94.90	0.63	211.70	420.52	578.29	86.59	0.73	0.01
Rays frequency (Rays/mm')	0.70	3.00	5.94	10.00	1.32	0.67	3.00	6.42	9.00	1.60	0.70	0.07
Ray height (µm)	0.74	232.32	387.70	905.54	108.71	0.98	16.38	392.18	877.16	140.17	0.98	0.01
Ray width (µm)	0.78	16.00	48.99	71.55	11.49	0.96	2.77	34.56	67.50	14.80	0.96	0.29
Vessels percentage (%)	0.48	8.50	12.30	16.20	3.73	0.53	4.30	7.07	9.10	2.48	0.73	0.43
Fibres percentage (%)	0.51	19.90	32.63	40.80	8.94	0.21	41.90	47.03	53.20	5.72	0.63	0.31
Rays percentage (%)	0.14	25.90	28.13	30.20	1.76	0.19	21.30	23.37	26.20	2.54	0.29	0.17
Axial parenchyma percentage (%)	0.43	21.20	26.95	37.20	7.26	0.12	21.20	22.50	24.10	1.47	0.43	0.17
Wood density (g/cm ³)	0.23	0.70	0.81	0.91	0.09	0.10	0.77	0.82	0.86	0.04	0.23	0.01
Mean	0.58					0.58					0.66	0.13
Standard deviation	0.23					0.25					0.21	0.11
Vulnerability index			16.6					19.4				
Mesomorphy index			6141.3					8299.1				

Table S2. Continuation.

Species	<i>E. excelsa</i>											
	Sites	Edge					Interior					Total PVI
Quantitative variables	PVI	MIN	M	MAX	SD	PVI	MIN	M	MAX	SD		
Vessel frequency (Vessels/mm ²)	0.61	22.00	36.10	56.00	8.08	0.60	28.00	45.50	70.00	12.48	0.69	0.21
Length vessel (µm)	0.87	171.50	727.33	1288.59	216.81	0.66	439.29	820.66	1304.06	200.82	0.87	0.11
Vessel tangential diameter (µm)	0.51	35.23	55.98	72.06	7.93	0.57	35.23	56.06	81.61	9.45	0.57	0.00
Vessel radial diameter (µm)	0.58	40.03	69.02	96.00	10.84	0.52	47.99	69.78	99.39	12.31	0.60	0.01
Estimated vessel area (µm)	0.85	886.46	3245.60	6080.57	872.79	0.74	1575.92	3383.36	6080.57	984.16	0.85	0.04
Vessel wall thickness (µm)	0.54	1.95	2.85	4.21	0.46	0.57	1.69	2.78	3.96	0.44	0.60	0.02
Intervessel pit height (µm)	0.29	3.42	4.07	4.80	0.38	0.45	2.92	3.85	5.32	0.82	0.45	0.06
Intervessel pit width (µm)	0.50	2.79	4.09	5.55	0.76	0.37	2.76	3.76	4.35	0.37	0.50	0.08
Vessel-ray pit height (µm)	0.35	2.11	2.82	3.26	0.37	0.42	2.43	3.24	4.21	0.56	0.50	0.13
Vessel-ray pit width (µm)	0.35	2.43	2.90	3.73	0.33	0.37	2.76	3.29	4.38	0.37	0.44	0.12
Vessel-parenchyma pit height (µm)	0.37	2.30	2.87	3.64	0.33	0.35	2.43	3.01	3.73	0.33	0.38	0.05
Vessel-parenchyma pit width (µm)	0.43	1.96	2.86	3.42	0.37	0.30	2.59	3.09	3.73	0.31	0.47	0.08
Fibre diameter (µm)	0.47	15.27	20.83	28.65	3.04	0.53	13.31	20.47	28.47	2.59	0.54	0.02
Fibre lumina (µm)	0.80	2.37	6.25	12.07	1.97	0.76	2.59	5.23	11.02	1.41	0.80	0.16
Fibre length (µm)	0.66	641.84	1345.01	1878.31	220.30	0.59	767.54	1371.72	1861.11	217.54	0.66	0.02
Fibre wall thickness (µm)	0.60	4.13	7.29	10.34	1.31	0.57	4.38	7.62	10.26	1.24	0.60	0.04
Parenchyma strand length (number of cells)	0.85	2.00	6.61	13.00	2.18	0.78	2.00	5.47	9.00	1.64	0.85	0.17
Parenchyma strand length (µm)	0.81	195.69	562.66	1036.46	152.58	0.82	145.34	481.52	800.72	154.04	0.86	0.14
Rays frequency (Rays/mm ¹)	0.71	5.00	10.94	17.00	2.48	0.67	7.00	13.49	21.00	3.30	0.76	0.19
Ray height (µm)	0.83	139.33	380.10	836.73	138.45	0.79	195.23	426.26	909.95	147.56	0.85	0.11
Ray width (µm)	0.67	12.80	23.36	38.40	4.56	0.72	8.00	19.74	28.97	4.36	0.79	0.16
Vessels percentage (%)	0.18	14.00	15.03	17.10	1.40	0.29	14.30	16.33	20.00	2.62	0.30	0.08
Fibres percentage (%)	0.37	15.90	20.98	25.40	4.33	0.15	28.10	30.98	33.00	2.40	0.52	0.32
Rays percentage (%)	0.17	31.50	35.53	38.00	3.09	0.13	32.00	35.10	36.70	2.11	0.17	0.01
Axial parenchyma percentage (%)	0.18	26.00	28.48	31.60	2.44	0.31	15.10	17.60	21.80	3.03	0.52	0.38
Wood density (g/cm ³)	0.29	0.74	0.93	1.04	0.13	0.07	1.06	1.09	1.13	0.03	0.35	0.15
Mean	0.53					0.50					0.60	0.11
Standard deviation	0.22					0.22					0.19	0.09
Vulnerability index			1.6					1.3				
Mesomorphy index			1143.8					1048.8				

Table S2. Continuation.

Species	<i>E. cuspidifolium</i>											
	Sites	Edge					Interior					Total PVI
Quantitative variables	PVI	MIN	M	MAX	SD	PVI	MIN	M	MAX	SD	Total PVI	
Vessel frequency (Vessels/mm ²)	0.62	41.00	66.67	107.00	19.98	0.59	65.00	98.25	157.00	25.91	0.74	0.32
Length vessel (µm)	0.65	317.55	658.25	913.50	129.47	0.72	296.20	694.69	1071.79	165.73	0.72	0.05
Vessel tangential diameter (µm)	0.64	27.24	52.27	75.26	11.64	0.52	32.00	50.60	67.21	7.20	0.64	0.03
Vessel radial diameter (µm)	0.59	38.40	61.69	94.44	13.25	0.54	35.20	56.22	76.79	8.89	0.63	0.09
Estimated vessel area (µm)	0.86	886.46	2614.66	6303.69	1208.22	0.72	1256.32	2440.95	4440.32	613.50	0.86	0.07
Vessel wall thickness (µm)	0.60	1.39	2.51	3.48	0.42	0.56	1.63	2.62	3.70	0.47	0.62	0.04
Intervessel pit height (µm)	0.31	3.28	4.08	4.79	0.40	0.32	3.73	4.54	5.47	0.44	0.40	0.10
Intervessel pit width (µm)	0.30	3.78	4.56	5.37	0.49	0.31	4.38	5.20	6.33	0.51	0.40	0.12
Vessel-ray pit height (µm)	0.63	3.89	6.93	10.53	2.01	0.69	3.24	5.91	10.39	1.88	0.69	0.15
Vessel-ray pit width (µm)	0.58	5.95	10.08	14.27	2.88	0.64	7.32	12.94	20.60	4.37	0.71	0.22
Vessel-parenchyma pit height (µm)	0.36	2.60	3.50	4.05	0.39	0.46	2.43	3.67	4.54	0.50	0.46	0.05
Vessel-parenchyma pit width (µm)	0.30	3.08	3.70	4.38	0.31	0.49	2.92	4.05	5.67	0.60	0.49	0.09
Fibre diameter (µm)	0.58	9.94	17.38	23.40	3.20	0.43	12.97	16.73	22.66	2.16	0.58	0.04
Fibre lumina (µm)	0.83	1.34	3.54	7.78	1.32	0.87	1.65	5.21	12.52	1.78	0.89	0.32
Fibre length (µm)	0.59	725.71	1199.05	1758.97	219.60	0.59	751.35	1300.43	1811.11	210.06	0.60	0.08
Fibre wall thickness (µm)	0.59	3.71	6.94	9.04	1.28	0.59	3.51	5.77	8.51	0.95	0.61	0.17
Parenchyma strand length (number of cells)	0.92	1.00	4.43	12.00	1.85	0.78	2.00	4.74	9.00	1.73	0.92	0.07
Parenchyma strand length (µm)	0.70	228.83	525.12	766.43	128.61	0.66	261.60	503.94	768.83	134.95	0.70	0.04
Rays frequency (Rays/mm')	0.54	6.00	10.23	13.00	1.63	0.62	5.00	8.83	13.00	1.85	0.62	0.14
Ray height (µm)	0.77	183.98	357.70	796.74	125.33	0.77	195.23	455.57	832.29	122.24	0.78	0.21
Ray width (µm)	0.75	8.00	20.26	32.04	4.93	0.68	11.31	22.28	35.34	5.29	0.77	0.09
Vessels percentage (%)	0.34	20.00	24.57	30.30	5.25	0.44	33.70	45.30	60.30	11.04	0.67	0.46
Fibres percentage (%)	0.47	13.30	17.30	25.00	6.67	0.51	8.90	13.35	18.30	4.25	0.64	0.23
Rays percentage (%)	0.25	27.00	30.93	36.10	4.67	0.40	20.50	27.43	33.90	6.62	0.43	0.11
Axial parenchyma percentage (%)	0.06	26.40	27.20	28.00	0.80	0.77	8.30	18.70	36.40	12.30	0.77	0.31
Wood density (g/cm ³)	0.11	0.82	0.89	0.93	0.06	0.24	0.61	0.73	0.80	0.09	0.35	0.17
Mean	0.54					0.57					0.64	0.15
Standard deviation	0.22					0.16					0.15	0.11
Vulnerability index			0.9					0.6				
Mesomorphy index			583.2					387.9				

4.10 Figures

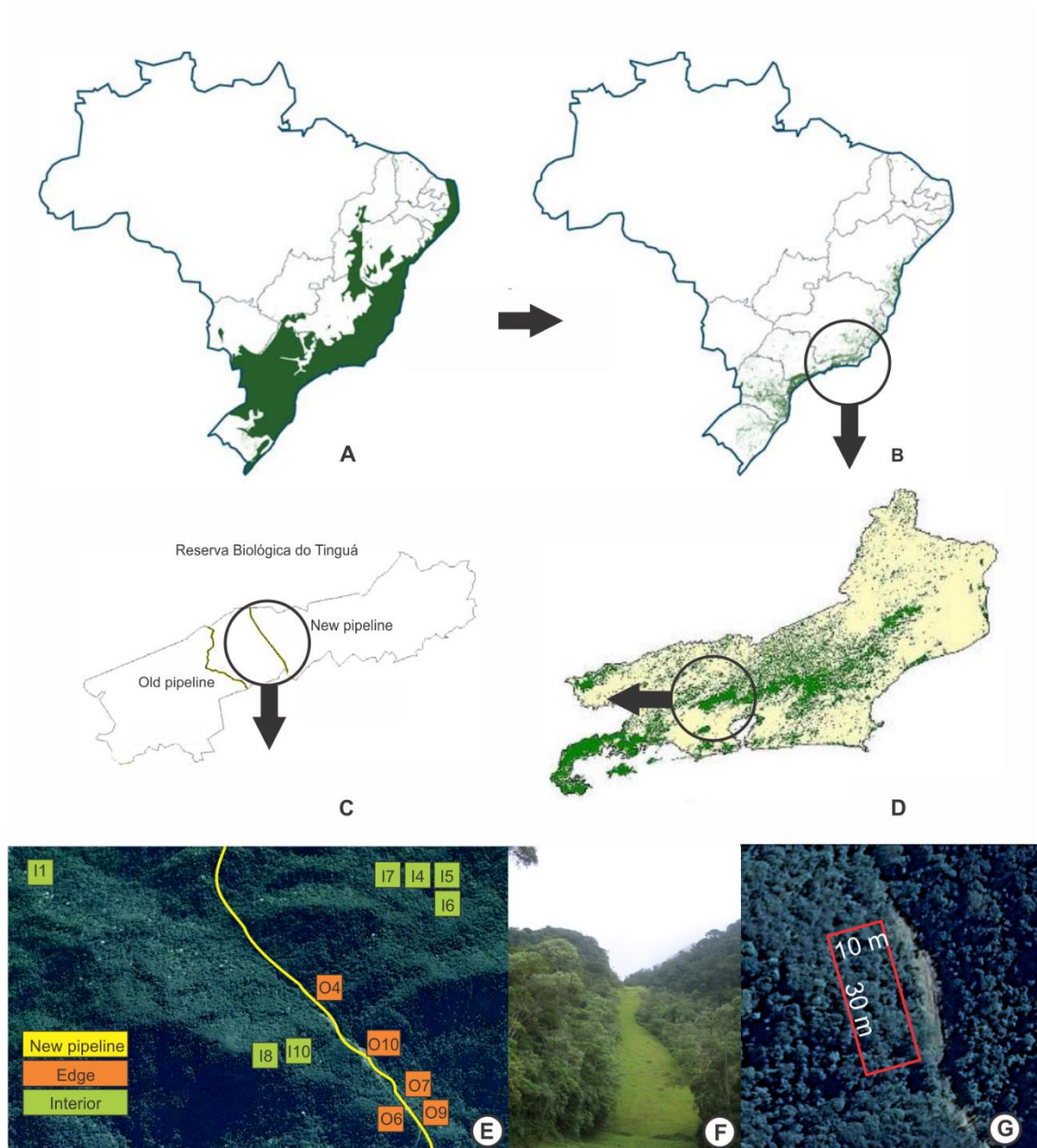
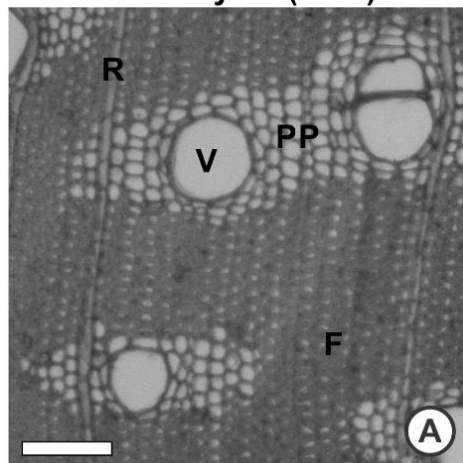


Figure S1. Study area. A – Atlantic Forest domain. B – Atlantic Forest remnant. C – Map of the Reserva Biológica do Tinguá with the location of the oil pipelines. D – Atlantic Forest fragments in the state of Rio de Janeiro. E – Study area. Plots that are under edge effects are in orange, control areas in green and linear canopy opening where the oil pipeline passes in yellow. F – Linear canopy opening where the oil pipeline passes underground. G – Scheme of the dimensions of the studied permanent plots.

**Predominant Paratracheal
Parenchyma (PPP)**



**Predominant Apotracheal
Parenchyma (PAP)**

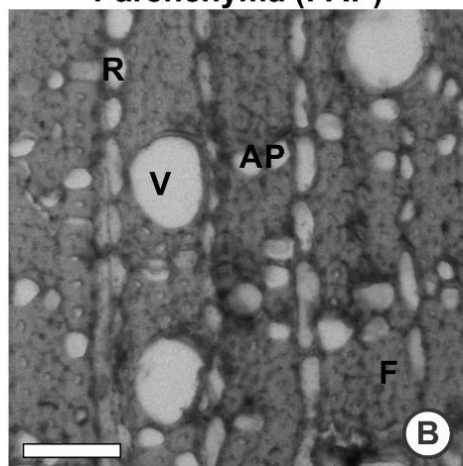


Figure S2. Functional groups based on axial parenchyma distribution. A – Group with predominant axial parenchyma (Bar=100 μm). B – Group with predominant apotracheal parenchyma (Bar=50 μm). V=Vessel, F=Fibre, R=Ray, PP=Paratracheal parenchyma, AP=Apotracheal parenchyma.

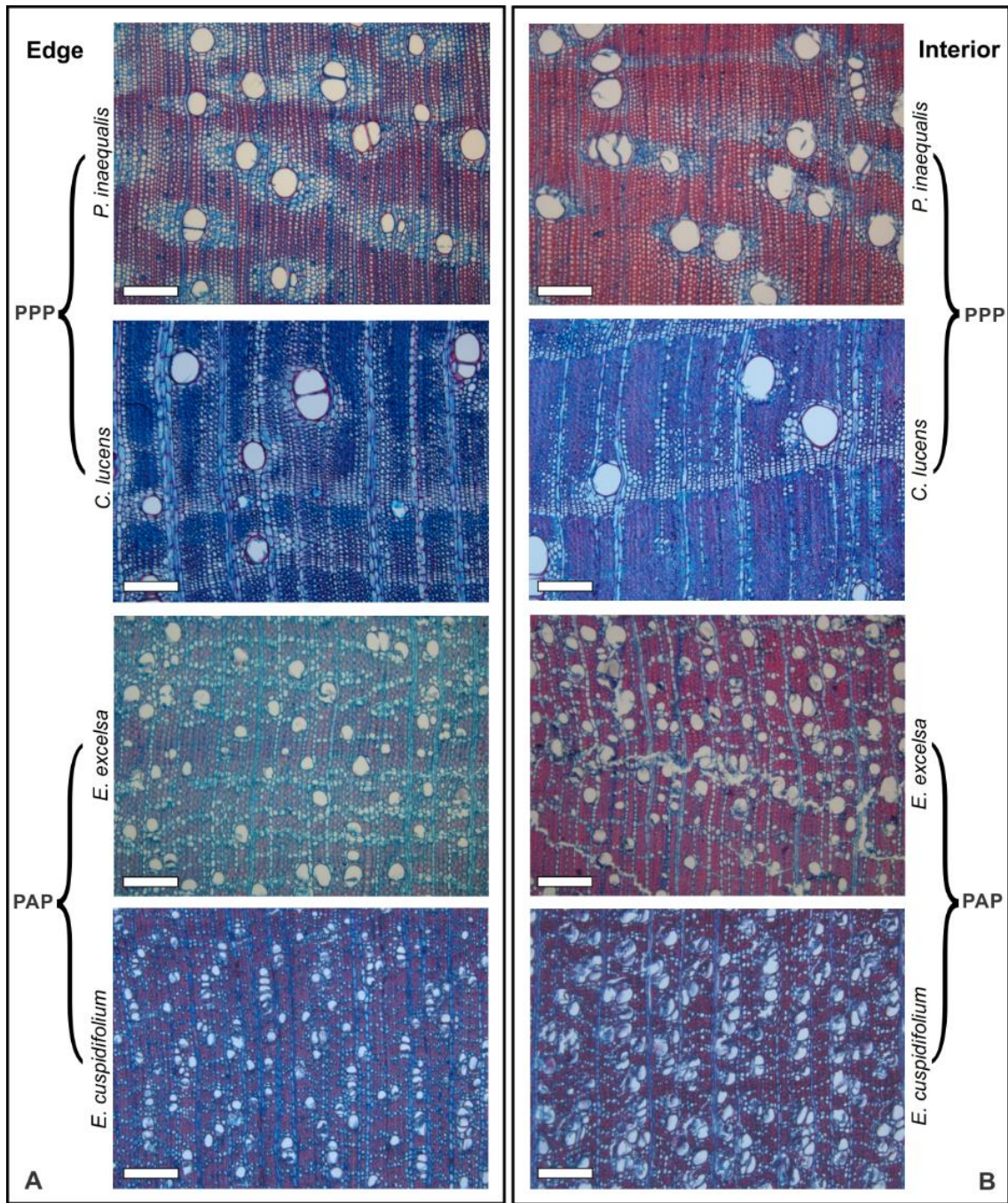


Figure 1. Transversal images of wood from individuals at the edge (A) and at the interior (B). Bar=200 μm .

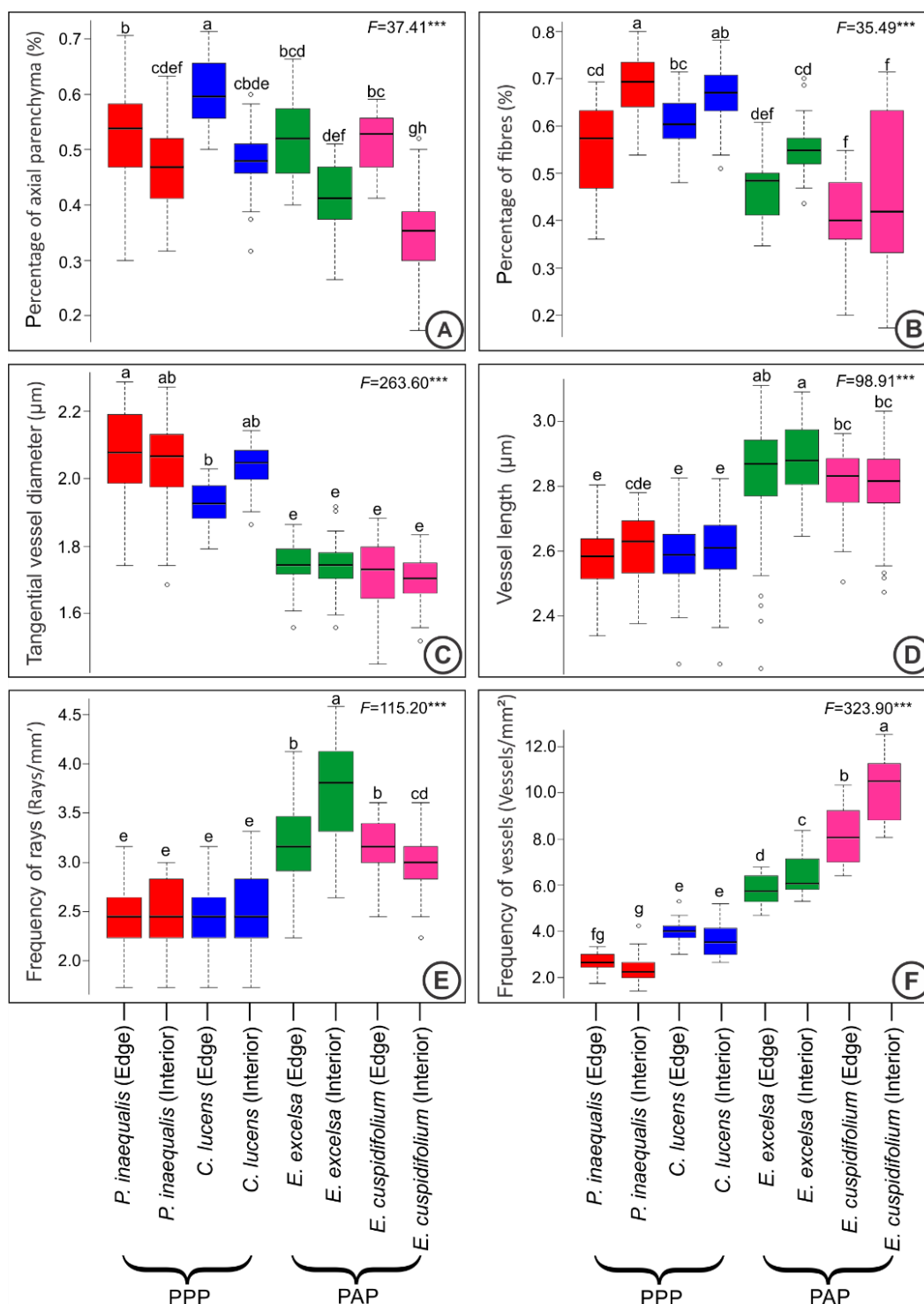


Figure 2. Boxplots presenting: axial parenchyma percentage (A), fibre percentage (B), tangential vessel diameter (C), vessel length (D), ray frequency/mm' (E) and vessel frequency/mm² (F). Each box encompasses the 25th to 75th percentiles; the median is indicated by the boldest vertical line and the other vertical lines outside the box indicate the maximum and minimum. Dots indicate outliers. One-way ANOVAS were performed on the data and significant differences between groups are indicated by different letters based on Tukey Honestly Significant Difference tests at a 0.05 confidence level.

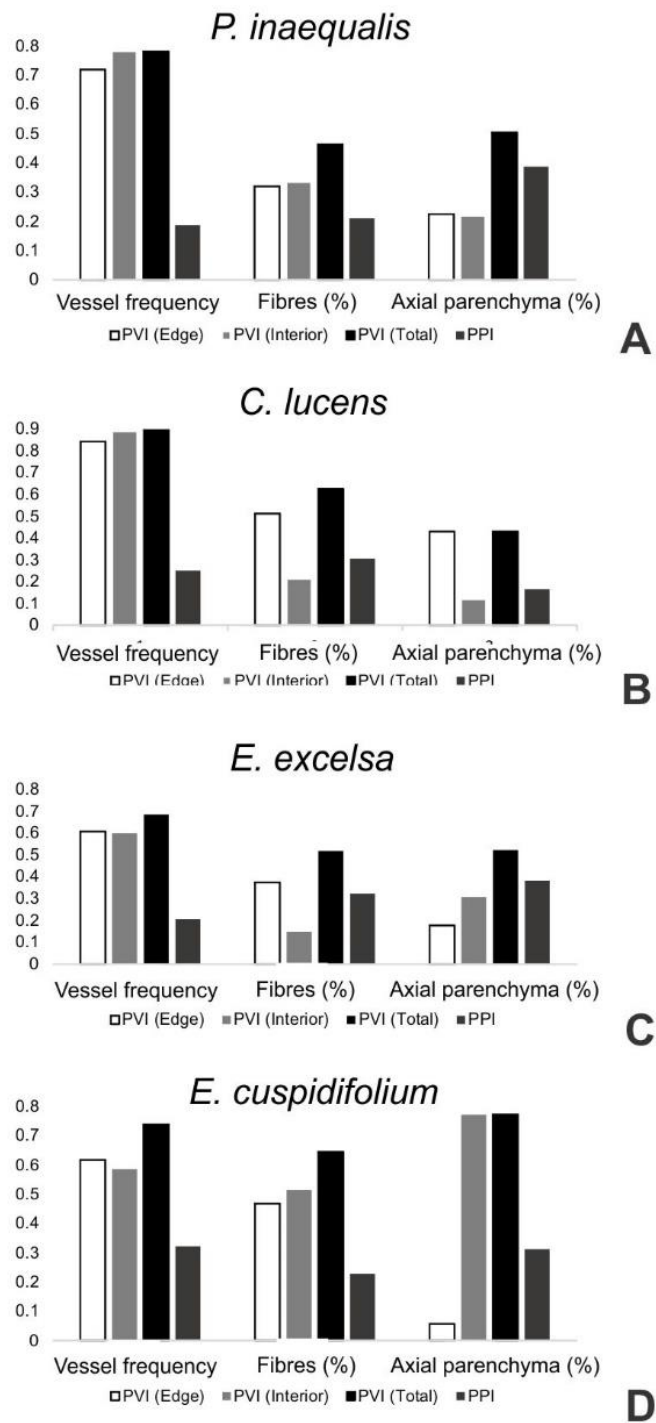


Figure 3. Phenotypic variability index (PVI) for edge (white) and interior (light grey), total PVI (black) and phenotypic plasticity index (PPI) (dark grey). The indices are presented for vessel frequency, fibre percentage and axial parenchyma percentage in *P. inaequalis* (A), *C. lucens* (B), *E. excelsa* (C) and *E. cuspidifolium* (D).

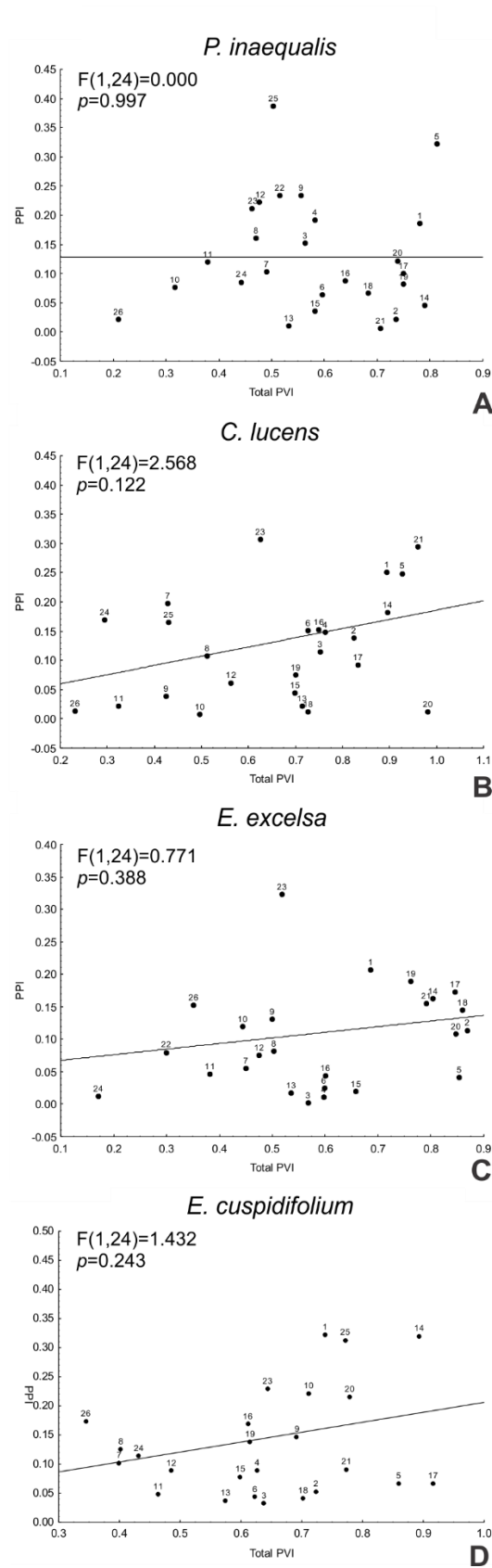


Figure 4. Scatter plots, linear regression, and Spearman correlation statistics of the relationship between total PVI and PPI of wood anatomical traits of *P. inaequalis* (A), *C. lucens* (B), *E. excelsa* (C) and *E. cuspidifolium* (D). The variables (numbers) are listed in Table S2.

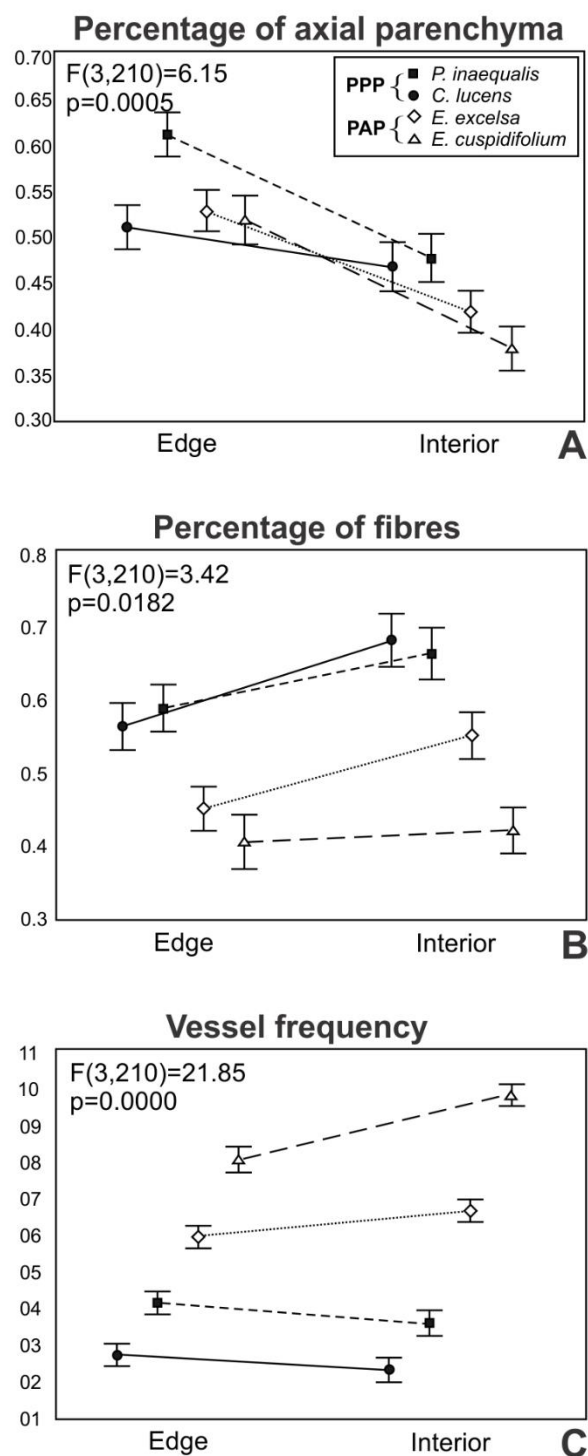


Figure 5. Factorial ANOVA was performed to investigate the relationship between the selected species and the study areas and to understand general tendencies in the wood anatomy of these species. A – General tendencies in the percentage of axial parenchyma. B – General tendencies in fibre percentage. C – General tendencies in vessel frequency. The degrees of freedom and F and p values are provided for each graph. Vertical bars denote 95% confidence intervals.

5- AVALIAÇÃO DE IMPACTOS DOS EFEITOS DE BORDA NA DINÂMICA DE CRESCIMENTO EM ESPÉCIES OCORRENTES NA MATA ATLÂNTICA

Autores: Warlen Silva da Costa, Maura Da Cunha, Pablo José Francisco Pena Rodrigues, Mariana Iguatemy, Claudia Franca Barros

5.1 Resumo

Os efeitos de borda são mudanças ambientais na floresta decorrentes da proximidade com o ambiente circundante não florestado. Estes efeitos podem alterar a dinâmica florestal e os processos ecossistêmicos na borda, reduzindo a biodiversidade local e mudando a composição florística, e assim, modificar a dinâmica de crescimento das árvores. Diante disto, este estudo visou analisar a dinâmica de crescimento radial de quatro espécies que ocorrem em área de borda e em interior florestal na REBIO do Tinguá, Rio de Janeiro, Brasil, por meio da dendrocronologia e atividade cambial. Os resultados obtidos mostram que os efeitos de borda podem alterar o período de atividade do câmbio, resultando em uma mudança no tempo de crescimento das árvores na borda, provavelmente porque o câmbio é sensível ao aumento da incidência luminosa e da temperatura nas bordas florestais. A análise dos anéis de crescimento revela que o incremento radial médio é significativamente maior nas árvores da borda do que nas árvores do interior, como também observado em espécies do Hemisfério Norte. Esta pressão ambiental imposta pelas condições da borda, ao longo do tempo reduz a plasticidade fenotípica do crescimento das árvores. Foi observado também que as quatro espécies analisadas possuem anéis de crescimento distintos e formados anualmente, porém a dificuldade de identificar os anéis de crescimento com precisão inviabilizou a construção de cronologias em três delas. Com isso, fica evidente a necessidade de mais esforços em estudos de dendrocronologia e dinâmica de crescimento nas espécies tropicais. Em suma, os efeitos de borda podem aumentar as taxas de crescimento das árvores pela influência nos ciclos de atividade do câmbio.

Palavras-chave: *Copaifera lucens*, dendroecologia, *Erythroxylum cuspidifolium*, *Eugenia excelsa*, Orbel, *Pseudopiptadenia inaequalis*.

5.2 Introdução

A Mata Atlântica é um bioma altamente fragmentado em consequência da histórica ocupação humana ao longo da costa brasileira e pela exploração predatória dos recursos naturais (Dean, 1996). Atualmente, o domínio da Mata Atlântica abriga mais de 60 % da população brasileira (Scarano & Ceoto, 2015) e os fragmentos florestais remanescentes totalizam apenas 12,5% da extensão original do bioma (SOS Mata Atlântica, 2017). A fragmentação florestal aumenta a vulnerabilidade da Mata Atlântica às mudanças climáticas, pois os fragmentos florestais são mais sujeitos aos processos de savanização e de homogeneização biótica, ou seja, de perda de biodiversidade (Scarano & Ceotto, 2015).

A transformação da estrutura da vegetação e também dos processos ecossistêmicos na Mata Atlântica se intensificam uma vez que 83,4 % dos fragmentos florestais existentes são menores que 50 ha e quase metade dos fragmentos existentes (46 %) possuem o centro do fragmento localizado a menos de 100 m de uma borda (Ribeiro et al., 2009, Ribeiro et al., 2011). As bordas florestais expõem a floresta remanescente a um conjunto de alterações microclimáticas conhecidas como efeitos de borda (Murcia, 1995) e caracterizadas pela maior incidência de luz, maior temperatura do ar, redução da umidade do solo e aumento no déficit de pressão de vapor (Pohlman et al., 2007). Os efeitos de borda alteram os processos florestais não apenas nas bordas do entorno do fragmento, mas também dentro dos fragmentos, quando há ocorrência de bordas lineares (Simões de Jesus, 2009; Rodrigues et. al., 2014).

A Reserva Biológica de Tinguá (REBIO Tinguá) localizada no estado do Rio de Janeiro, Brasil, com 25.000 hectares e 150 km de perímetro, é uma unidade de proteção integral, porém a reserva é cortada por dutos de transporte de derivados de petróleo construídos antes da criação da REBIO (IBAMA, 2006). A área de instalação dos dutos possui uma abertura linear de dossel de até 40 metros de largura (IBAMA, 2006) e a vegetação do entorno dos dutos está sujeita aos efeitos de borda (Simões de Jesus, 2009). Nessa REBIO, os efeitos de borda aceleram a dinâmica florestal aumentando as taxas de mortalidade e recrutamento (Simões de Jesus, 2009).

Costa et al. (submetido b) analisando as árvores que sobrevivem aos efeitos de borda na REBIO Tinguá encontraram diferenças na estrutura do lenho entre quatro espécies que ocorriam na borda e no interior florestal. Além disso, os autores descreveram a presença de anéis de crescimento distintos para as quatro espécies, sendo

demarcados pelo achatamento e maior espessamento da parede das fibras no lenho tardio formando zonas fibrosas em *Erythroxylum cuspidifolium* (Erythroxylaceae) e em *Eugenia excelsa* (Myrtaceae) e pelo achatamento e maior espessamento da parede das fibras no lenho tardio e presença de parênquima marginal em *Pseudopiptadenia inaequalis* e em *Copaifera lucens* (Fabaceae).

Os anéis de crescimento são resultantes da sazonalidade da atividade cambial, que ocorre em ciclos de atividade e de dormência, que são coordenados por fatores genéticos, fisiológicos e por condições ambientais (Larson, 1994; Savidge, 2000). Os ciclos de atividade do câmbio acompanham as variações ambientais, ao longo do ano, sejam elas de temperatura, fotoperíodo, ciclos de inundações ou das taxas de precipitação (p.ex.: Lachaud et al., 1999; Callado et al., 2001; Callado et al., 2013, 2014, Brandes et al., 2015). Dessa forma, alterações no ambiente podem provocar mudanças no período de atividade do câmbio e nos elementos celulares produzidos no lenho (Rajput et al., 2008).

A capacidade de resposta do câmbio pode ser entendida como um exemplo de plasticidade fenotípica, pois o conceito inclui qualquer alteração morfológica ou fisiológica de um organismo às mudanças ambientais (Valladares et al, 2006; Gianoli & Valladares, 2012). A plasticidade da atividade do câmbio de diferentes espécies da Mata Atlântica está relacionada principalmente à variação da disponibilidade hídrica anual e tem por consequência a formação dos anéis de crescimento (p. ex.: Callado et al., 2001; Callado et al., 2014; Brandes et al., 2015; Vasconcellos et al., 2016). Apesar da resposta do câmbio aos fatores climáticos ser bem conhecida na literatura, a influência dos efeitos de borda no crescimento radial das árvores é relatada apenas por um único artigo que trata de espécies da Carolina do Norte, Estados Unidos (McDonald & Hurban, 2004).

A dendrocronologia aliada aos estudos de atividade cambial pode fornecer dados importantes sobre as pressões da fragmentação florestal no crescimento das árvores e dessa forma contribuir para a conservação e manejo dos remanescentes florestais da Mata Atlântica. Diante disto, o presente estudo objetiva avaliar a dinâmica de crescimento radial por meio da atividade cambial e da análise dos anéis de crescimento de espécies brasileiras ocorrentes em áreas submetidas aos efeitos de borda e em área controle de Mata Atlântica.

5.3 Material e métodos

5.3.1 Área de estudo

O estudo foi realizado no entorno do oleoduto Orbel 2, onde os efeitos de borda são mais evidentes, na REBIO Tinguá (22°22'20" e 22°45'00"S e 43°40'00" e 43°05'40" W), no município de Nova Iguaçu, RJ, Brasil. A instalação do Orbel 2 foi realizada na década de 1980 com aprovação do Decreto Federal nº 83.987 de 18 de setembro de 1979. Nesta área existem 10 parcelas permanentes com dimensões de 300 m² cada. Estas parcelas foram montadas entre 2003 e 2007 e cinco estão a cinco metros do oleoduto, em área sob efeito de borda (área de borda) e cinco estão a mais de 400 metros da borda do oleoduto em área controle (área de interior). Segundo a classificação de Köppen, o clima da região varia de Aw, nas regiões mais baixas, para Cfa, nas regiões mais altas, que correspondem respectivamente ao clima tropical, com estação chuvosa no verão e nítida estação seca no inverno, e clima subtropical, com verão quente (Köppen & Geiger, 1928; Kottek et al., 2006, Alvares et al, 2013, Climate-data, 2017). Nas áreas mais altas, a temperatura média anual é de 20 °C e a precipitação média anual é de 1.610 mm, segundo dados de 1982 a 2012 para o Município de Miguel Pereira (Fig. 1) (Climate-data, 2017). O mês de maior precipitação é janeiro (268 mm) seguido do mês mais quente, fevereiro (23,1 °C), o mês de julho é o mais seco e com temperaturas mais baixas (16,8 °C. e 35 mm) (Climate-data, 2017)

5.3.2 Seleção das espécies

As espécies foram selecionadas com base em seu valor de importância (VI) para o interior florestal (Simões de Jesus, 2009), pela sua ocorrência tanto em parcelas de interior quanto em parcelas de borda, pelo diâmetro à altura do peito (DAP) mínimo de 8 cm e pela constatação da influência dos efeitos de borda na estrutura do lenho destes indivíduos (Costa et al., submetido b) (Tab.1). Sendo assim, as espécies que atenderam aos critérios de seleção foram *Pseudopiptadenia inaequalis* (Benth.) Rauschert (Fabaceae Lindl.), *Copaifera lucens* Dwyer (Fabaceae Lindl.), *Eugenia excelsa* O. Berg (Myrtaceae Juss.) e *Erythroxylum cuspidifolium* Mart. (Erythroxylaceae Kunth.). Porém, a baixa quantidade de indivíduos obtidos e as dificuldades no processamento das amostras de *E. cuspidifolium* não permitiram com que a maior parte das análises deste estudo fossem feitas com esta espécie.

5.3.3 Lesão cambial e fenologia cambial

A lesão cambial foi realizada com Sonda de Pressler a 1,30 m de altura do solo em julho de 2014 e foram removidas em julho de 2016. As amostras contendo a lesão foram polidas com uma série de lixas de granulação de 60 a 1.200 para a melhor visualização dos anéis de crescimento e posteriormente foram utilizadas para a verificação da periodicidade de formação dos anéis (Tab. 1). A metodologia da lesão cambial foi uma adaptação do método de Mariaux (1967). A fenologia cambial envolveu coletas periódicas de amostras contendo floema secundário, câmbio e xilema secundário. As coletas foram estacionais e realizadas nos meses de abril de 2016 (outono), de julho de 2016 (inverno), de outubro de 2016 (primavera) e de janeiro de 2017 (verão). As amostras foram extraídas com o uso de serra e formão a 30 cm acima do ponto de medição de diâmetro (POM), localizado a 1,30 m do solo (Costa et al., submetido a). As cicatrizes deixadas durante a coleta foram cobertas por tinta antifúngica e o material coletado foi imediatamente fixado em solução de glutaraldeído 2,5 %, paraformaldeído 4 % e tampão cacodilato de sódio 0,1 M. Após 24 horas de imersão em solução fixadora, o material foi desidratado em série alcoólica e incluído em resina Historesin (Leica Instruments®) (Feder & O'Brien, 1968; Bennet et al., 1976). Em seguida, as amostras foram seccionadas com 4,5 µm de espessura no plano transversal em micrótomo rotativo semiautomático Leica RM2245. Os cortes obtidos foram corados com Azul de Toluidina O para microscopia de campo claro e com os fluorocromos Auramina O 0,05% (Excitação: 470-490 nm, Emissão: 515-565 nm), para marcar parede celular lignificada, e Calcofluor (Excitação: 350-355 nm, Emissão: 420-433 nm) para marcar parede celular celulósica em microscopia de fluorescência (Ruzin, 1999). As imagens em campo claro e de fluorescência foram feitas com o microscópio Olympus BX50 acoplado à câmera Olympus DP73. As amostras para análise de câmbio de *Erythroxylum cuspidifolium* foram descartadas, pois o material estava fragmentado impedindo a visualização da zona cambial e tecidos adjacentes. Os ensaios foram realizados em triplicatas.

5.3.4 Análise dos anéis de crescimento e datação cruzada

As amostras foram coletadas a 30 cm acima do ponto de medição de diâmetro (POM), localizado a 1,30 m do solo, com o uso da Sonda de Pressler (Barros et al., 2001, Costa et al., submetido a). As coletas foram realizadas em julho de 2015 em 23 indivíduos, incluindo as quatro espécies, totalizando 82 raios (Tab. 1). Após a coleta, as amostras foram fixadas em suportes de madeira com cola e secas a sombra e temperatura ambiente (Argollo et al., 2004). Posteriormente, as amostras completamente secas foram polidas com lixas de granulação de 60 a 1.200. Em seguida, os anéis de crescimento foram identificados com o auxílio de microscópio estereoscópio Olympus SZ61 e as amostras foram digitalizadas com scanner Epson XP-214 a uma resolução de 1200 dpi. Neste processo foram eliminados dois raios de *P. inaequalis* por apresentarem lesões que dificultaram a identificação dos anéis (Tab.1), bem como todos os indivíduos de *C. lucens*, *E. excelsa* e *E. cuspidifolium*, pela dificuldade de delimitação dos anéis de crescimento. Portanto, no final do processo de polimento e seleção dos raios foram selecionados apenas 20 raios de *P. inaequalis* para a contagem dos anéis de crescimento (Tab. 1). A largura dos anéis de crescimento de *P. inaequalis* foi mensurada, por meio das imagens obtidas, com o software Image Pro Plus versão 4.0 para Windows. A datação cruzada das medições da largura dos anéis de crescimento entre os indivíduos de *P. inaequalis* analisados foi realizada com auxílio do programa COFECHA para verificar a qualidade, a sincronização e a correção dos dados (Holmes, 1983). No processo de sincronização foram feitas correlações de prováveis erros de medição e eliminação de dois raios com baixa sincronização com a série mestra, totalizando 20 raios de 6 indivíduos.

5.3.5 Avaliação do incremento radial

O incremento radial médio de cada ano foi determinado pela média das medidas do anel de crescimento de todos os raios do indivíduo. O incremento radial médio acumulado foi determinado pelo somatório acumulado de todos os anos de cada indivíduo. A curva média para a espécie foi realizada com a média das curvas individuais (Brienen e Zuidema, 2006). A comparação do incremento entre os indivíduos de borda e de interior foi feita por meio do teste de Tukey ao nível de 5% de significância. Para avaliar a plasticidade fenotípica do incremento radial em resposta à abertura da borda feita na década de 1980, foram selecionados dois indivíduos, um de borda, com 54 anos, e outro de interior, com 60 anos. Posteriormente, o incremento

médio radial de 19 anos antes da abertura da borda (1962-1981) foi comparado com o incremento médio radial de 19 anos após a abertura da borda (1990-2009) em cada indivíduo pelo Índice de Plasticidade Fenotípica (Valladares et al., 2006).

5.4 Resultados

5.4.1 Marcadores anatômicos dos anéis de crescimento e lesão cambial

Os anéis de crescimento de *P. inaequalis* e *C. lucens* são demarcados pelo achatamento e maior espessamento da parede das fibras no lenho tardio e faixas de parênquima marginal (Costa et al., submetido b), sendo este último o de melhor visualização em microscópio estereoscópio (Fig. 2A-B). Os anéis de crescimento de *E. excelsa* e *E. cuspidifolium* são demarcados pelo achatamento e maior espessamento da parede das fibras no lenho tardio e formação de zonas fibrosas (Costa et al., submetido b), sendo este último o de melhor visualização em microscópio estereoscópio (Fig. 2C-D). O crescimento das espécies avaliadas é anual, como constatado pela lesão cambial e análise da atividade do câmbio em *P. inaequalis* (Fig.3A/ Fig.4) e *C. lucens* (Fig. 3B/ Fig. 5), somente pela lesão cambial em *E. cuspidifolium* (Fig. 3D) e somente pela análise da atividade cambial em *E. excelsa* (Fig.6), pois os falsos anéis dificultaram a delimitação dos anéis de crescimento após o ano da lesão (Fig. 3C).

5.4.2 Fenologia cambial

A atividade do câmbio em *P. inaequalis*, *C. lucens* e *E. excelsa* ocorre de forma sazonal, tanto nos indivíduos de interior quanto nos indivíduos de borda, porém existem diferenças no tempo de duração da atividade do câmbio entre as áreas e também entre as espécies (Fig.4-6). De forma geral, o câmbio encontra-se dormente durante o inverno, quando as taxas pluviométricas são menores e a temperatura mais baixa e pode estar ativo na primavera e no verão, quando as taxas pluviométricas são maiores e a temperatura mais alta (Fig.4-6), com exceção apenas de *P. inaequalis*, que também pode estar com o câmbio ativo no outono (Fig. 4L).

Em *P. inaequalis*, o número de células da zona cambial varia de 3 a 5 entre as estações (Fig. 4A-H). O período de atividade cambial nos indivíduos de interior ocorreu somente durante a primavera (Fig. 4N) e nos indivíduos de borda iniciou-se na

primavera e permaneceu ativo até o outono (Fig. 4J-L). Durante o período de atividade cambial, o xilema adjacente ao câmbio encontra-se em processo de lignificação gradual, como evidenciado pelos fluorocromos Auramina O e Calcofluor (Fig. 4I-P). Durante o período de dormência, o xilema adjacente ao câmbio encontra-se totalmente lignificado, como evidenciado pelo fluorocromo Auramina O (Fig. 4I-P).

Em *C. lucens*, o número de células da zona cambial varia de 3 a 4 entre as estações (Fig. 5A-H). O período de atividade cambial nos indivíduos de interior ocorreu somente durante o verão (Fig. 5O) e nos indivíduos de borda somente na primavera (set-nov) (Fig. 5J). Durante o período de atividade cambial, o xilema adjacente ao câmbio encontra-se em processo de lignificação gradual, como evidenciado pelos fluorocromos Auramina O e Calcofluor (Fig. 5I-P). Durante o período de dormência, o xilema adjacente ao câmbio encontra-se totalmente lignificado, como evidenciado pelo fluorocromo Auramina O (Fig. 5I-P).

Em *E. excelsa*, o número de células da zona cambial varia de 2 a 4 entre as estações (Fig. 6A-H). O período de atividade cambial nos indivíduos de interior ocorreu somente durante o verão (Fig. 6O) e nos indivíduos de borda iniciou-se na primavera e permaneceu ativo até o verão (dez-mar) (Fig. 6J-K). Durante o período de atividade cambial, o xilema adjacente ao câmbio encontra-se em processo de lignificação gradual, como evidenciado pelos fluorocromos Auramina O e Calcofluor (Fig. 6I-P). Durante o período de dormência, o xilema adjacente ao câmbio encontra-se totalmente lignificado, como evidenciado pelo fluorocromo Auramina O (Fig. 6I-P).

5.4.3 Datação cruzada

A datação cruzada foi realizada para 6 indivíduos de *P. inaequalis*, totalizando 20 raios (Tab. 2). Os dois indivíduos do interior apresentam idades de 45 e 60 anos, e os indivíduos da borda de 12 a 54 anos (Tab. 2). O valor de intercorrelação entre as séries de medidas foi de 0.396 e o valor de sensibilidade foi de 0.578.

5.4.4 Incremento radial

O incremento radial médio acumulado de *P. inaequalis* mostra que a espécie possui crescimento radial linear, para os indivíduos de borda e de interior (Fig. 8A). O incremento médio da espécie, incluindo os indivíduos de borda e interior, foi de 0,17

cm/ano, sendo o mínimo de 0,04 cm/ano e o máximo de 0,51 cm/ano. O incremento radial médio dos indivíduos de borda (0,19 cm/ano) foi maior que o incremento médio dos indivíduos de interior (0,15 cm/ano) (Fig. 8B/ Tab. 2). Além disso, o indivíduo mais longevo da borda apresentou menor plasticidade fenotípica (0,07) em seu incremento radial médio quando comparado ao indivíduo mais longevo do interior (0,21) (Fig. 8C/ Tab.2).

5.5 Discussão

A atividade do câmbio nas árvores está associada aos fatores genéticos e fisiológicos, mas também sofre grande influência das condições ambientais (Larson, 1994; Savidge, 2000). Sendo assim, mudanças no ambiente podem comprometer o funcionamento do câmbio vascular (Rajput et al., 2008; Begum et al., 2017). Nas espécies estudadas na borda florestal, o câmbio permanece ativo por um período maior de tempo ou sua reativação ocorre antes do interior da floresta, dependendo da espécie. As bordas florestais estão submetidas ao aumento da temperatura do ar, provocado pelos efeitos de borda (Pohlman et al., 2007), e a temperatura do ambiente é um fator importante para a atividade cambial nas espécies temperadas (Begum et al., 2012, 2017). O aumento da temperatura induz a reativação cambial nas regiões temperadas, de forma que períodos mais prolongados de altas temperaturas mantêm o câmbio ativo por mais tempo (Begum et al. 2017). As espécies temperadas experimentam uma variação de temperatura ao longo do ano maior que as espécies tropicais, porém a pequena variação de temperatura nas regiões tropicais aliada aos outros fatores ambientais desempenha um importante papel no crescimento de algumas espécies (Bosio et al., 2016). Dessa forma, os resultados aqui obtidos sugerem que a elevação da temperatura da borda florestal pode estar contribuindo para as alterações no tempo de atividade do câmbio das espécies arbóreas, porém são necessários mais esforços que comprovem esta hipótese.

O aumento da incidência luminosa é outra mudança comum nas bordas florestais (Laurance 2000, Pohlman et al., 2007). O dossel no interior florestal da REBIO Tinguá possui em média 25 m de altura, mas em alguns trechos pode ultrapassar 40 m de altura (IBAMA, 2006). Em contrapartida, o dossel da borda florestal na REBIO Tinguá é mais baixo e possui maior abertura e incidência de radiação direta e difusa (Reis, 2008). O tempo de exposição à luz exerce uma forte influência no crescimento radial das árvores

tropicais (Callado et al., 2013) e a redução na incidência de luz direta pode inibir o crescimento da planta, como observado em árvores tropicais da Índia (Nath et al., 2016). Portanto, as árvores da borda competem menos por luz que as árvores do interior e a maior intensidade luminosa na borda pode estar contribuindo para o aumento do tempo de duração da atividade cambial.

A disponibilidade hídrica é o fator de maior influência no crescimento das espécies tropicais (Callado et al., 2013, 2014; Brandes et al., 2015) e os efeitos de borda reduzem a disponibilidade hídrica no ambiente (Laurance 2000, Pohlman et al., 2007). Muitas espécies tropicais são sensíveis à redução da disponibilidade hídrica provocada pelos efeitos de borda e morrem (Laurance et al., 2000), o que pode estar associado aos dados encontrados de aumento da taxa de mortalidade das árvores na borda do Orbel 2 da REBIO Tinguá (Simões de Jesus, 2009). Porém, as árvores que sobrevivem contornam este problema com ajustes estruturais do lenho, como as mudanças na frequência de elementos condutores, melhorando a segurança hidráulica, e o aumento da porcentagem de parênquima, tecido que pode estocar água (Costa et al, submetido b). Sendo assim, nossos dados sugerem que a redução da disponibilidade hídrica causada pelos efeitos de borda não se torna um problema no crescimento das árvores que são capazes de realizar ajustes estruturais por meio da plasticidade fenotípica do tecido condutor.

Nossos resultados mostram que o crescimento das árvores ocorre de forma linear tanto na borda quanto no interior. Porém as diferenças encontradas no incremento radial médio entre as duas áreas, mostram que as árvores da borda cresceram mais que as árvores do interior. Os efeitos de borda podem contribuir para o aumento do crescimento radial das árvores (McDonald & Urban, 2004) e os dados aqui obtidos comprovaram que o período de atividade cambial é maior na borda do que no interior. Quanto maior o período de atividade do câmbio maior também será a produção de madeira (Begum et al., 2017). Neste sentido, as árvores que sobrevivem aos efeitos de borda provavelmente crescem mais em consequência do maior período de atividade do câmbio nestas áreas, porém, um maior número amostral será necessário para avaliar se existe influência da idade das árvores no período de atividade cambial.

O maior crescimento de algumas espécies submetidas aos efeitos de borda deve ser visto com cautela, pois a produção celular em maior escala pelo câmbio, induzida por mudanças no ambiente, pode alterar a qualidade das células produzidas (Locosselli, 2017). Dessa forma, os indivíduos da borda podem se tornar menos resistentes à ação

dos ventos, o que explica o aumento da ocorrência de queda de árvores nessas áreas (Laurance, 2000). Além disso, foi observada uma redução na plasticidade fenotípica do incremento radial médio do indivíduo mais velho da borda em relação ao tempo de abertura da borda, ou seja, uma redução da capacidade deste atributo variar em resposta às condições ambientais neste indivíduo analisado (Valladares et al., 2006).

Os anéis de crescimento das quatro espécies estudadas são anuais como observado em outras espécies da América do Sul (Callado et al., 2013, 2014; Brandes et al., 2015). O período de dormência está centrado na estação mais seca e com menores taxas pluviométricas. Este comportamento sazonal do câmbio também é observado em outras espécies da Mata Atlântica (Brandes et al., 2015). As duas espécies de Fabaceae possuem os anéis de crescimento demarcados principalmente por faixas de parênquima, um marcador típico desta família (Worbes, 2004; Costa et al., 2015), enquanto que na Myrtaceae e na Erythroxylaceae, os anéis são demarcados principalmente por zonas fibrosas. Apesar da formação anual e distinção dos limites dos anéis pelos marcadores anatômicos, em três das quatro espécies, não foi possível estimar a idade pela dificuldade de delimitar com precisão os anéis de crescimento, o que tornou a identificação duvidosa. A dificuldade de delimitar anéis em algumas espécies dos Trópicos pode estar relacionada a vários fatores não climáticos como inclinação topográfica, altura máxima da espécie e fatores fisiológicos (Nath et al., 2016). Em contrapartida, *P. inaequalis* possui um sinal comum no crescimento entre os indivíduos, com 0,39 de intercorrelação, mostrando potencial para a construção de futuras cronologias. Portanto, fica evidente que espécies com anéis de crescimento distintos e anuais não necessariamente possuem potencial para a elaboração de cronologias, e mais esforços nessa área são necessários para a compreensão dos fatores que influenciam a formação de falsos anéis.

5.6 Conclusão

Os efeitos de borda alteraram o crescimento radial de *P. inaequalis*, *C. lucens* e *E. excelsa*, espécies arbóreas da Mata Atlântica, com a modificação do tempo de duração da atividade do câmbio. Em consequência disto, as árvores da borda apresentaram maiores taxas de incremento radial médio que as árvores do interior. Estas mudanças na sazonalidade do câmbio e maiores taxas de crescimento radial na borda podem estar relacionadas ao aumento de incidência luminosa e maior temperatura nas bordas

florestais. As espécies estudadas formam anéis de crescimento anuais, porém a dificuldade de delimitar precisamente os anéis de crescimento impediu os estudos dendrocronológicos em três espécies, a saber, *C. lucens*, *E. excelsa* e *E. cuspidifolium*.

5.7 Referências bibliográficas

- Argollo, M.; Soliz, C.; Villalba, R. (2004). Potencialidad dendrocronológica de *Polylepis tarapacana* en los Andes Centrales de Bolivia. *Ecología en Bolivia*, 39: 5-24.
- Barros, C.F., Callado, C.H., Marcon, M.L., Costa, C.G., Cunha, M., Lima, H.R.P., & Marquete, O. (2001). Madeiras da Mata Atlântica: anatomia do lenho de espécies ocorrentes nos remanescentes florestais do estado do Rio de Janeiro – Brasil. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, BR.
- Begum, S., Nakabaa, S., Yamagishia, Y., Oribec, Y., Funada, R. (2012). Regulation of cambial activity in relation to environmental conditions: understanding the role of temperature in wood formation of trees. *Physiologia Plantarum*, 147 (1): 46-54p. doi:10.1111/j.1399-3054.2012.01663.x2012
- Begum, S., Kudo, K., Rahman, H., Nakaba, S., Yamagishi, Y., Nabeshima, E., Nugroho, W.D., Oribe, Y., Kitin, P., Jin, H., Funada, R. (2017) Climate change and the regulation of wood formation in trees by temperature. *Trees*. doi:10.1007/s00468-017-1587-6
- Bennett, H. S., Wyrick, A.D., McNeil, J.H. (1976). Science and art in preparing tissues embedded in plastic for light microscopy, with special reference to glycol methacrylate, glass knives and simple stains. *Stain Technology*, 51 (2): 71-96.
- Bosio F., Rossi S., Marcati C.R. (2016). Periodicity and environmental drivers of apical and lateral growth in a Cerrado woody species. *Trees*, 30: 1495–1505. DOI 10.1007/s00468-016-1383-8
- Brandes, A.F.N., Lisi, C.S., Silva, L.D.S.A.B. Rajput, K.S., Barros, C.F. (2015) Seasonal cambial activity and wood formation in trees and lianas of Leguminosae growing in the Atlantic Forest: a comparative study. *Botany*, 93: 211–220. doi.org/10.1139/cjb-2014-0198
- Brienen, R.J.W., Zuidema, P.A. (2006) Lifetime growth patterns and ages of Bolivian rain forest trees obtained by tree ring analysis. *Journal of Ecology*, 94: 481-493.

- Callado C.H., Neto, S.J.S., Scarano, F.R., Barros, C.F., Costa, C.G. (2001). Anatomical features of growth rings in flood-prone trees of the Atlantic Rain Forest in Rio de Janeiro, Brazil. *IAWA Journal*, 22 (1): 2001: 29– 42.
- Callado, C.H., Roig, F.A., Tomazello-Filho, M., Barros, C.F. (2013). Cambial growth periodicity studies of South American woody species – a review. *IAWA Journal*, 34 (3): 2013: 213–230. DOI 10.1163/22941932-00000019
- Callado, C.H., Vasconcellos, T. J., Costa, M.S., Barros, C.F., Roig, F. A., Tomazello-Filho, M. (2014). Studies on cambial activity: advances and challenges in the knowledge of growth dynamics of Brazilian woody species. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 86 (1): 277-283. doi.org/10.1590/0001-3765201320130033
- Climate-data.org. Clima: Miguel Pereira. Disponível em: < <http://pt.climate-data.org/location/5069/> > Acesso em: 10 de dezembro de 2017.
- Costa, M.S., Ferreira, K.E.B., Botosso, P.C., Callado, C. H. (2015). Growth analysis of five Leguminosae native tree species from a seasonal semideciduous lowland forest in Brazil. *Dendrochronologia*, 36: 23–32. doi.org/10.1016/j.dendro.2015.08.004
- Costa, W.S., Iguatemy, M., Nascimento, L. B., Albuquerque, R.P., Campbell, G., Ferreira, G.C., Castelar, J. V., Brandes, A.N.F, Callado, C.H., Cunha, M.D., Barros, C.F. (submetido a). Protocolo para coleta e processamento de madeiras em grades e módulos RAPELD do PPBio. Manuais e Protocolos. <https://ppbio.inpa.gov.br/>
- Costa, W.S., Da Cunha, M., Pena Rodrigues, P.J.F., Iguatemy, M., Valladares, F., Barros, C. F. (submetido b). Forest edge effects on the functional wood anatomy of four tropical tree species. *Functional Ecology*.
- Dean, W.J. (1996). *A ferro e fogo: a história e a devastação da Mata Atlântica brasileira*. Companhia das Letras, Rio de Janeiro.
- Feder N., O'Brien, T.P. (1968). Plant microtechnique: some principles and new methods. *American Journal of Botany*, 55: 123–142. doi:10.2307/2440500
- Gianoli, E., & Valladares, F. (2012). Studying phenotypic plasticity: the advantages of a broad approach. *Biological Journal of the Linnean Society*, 105: 1–7. doi: 10.1111/j.1095-8312.2011.01793.x
- Holmes, R. L. (1983). Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measuring. *Tree-Ring Bulletin*, 43: 69-78.
- IBAMA (2006). Plano de manejo Rebio Tinguá. MMA/IBAMA, Brasília, BR.

- Lachaud, S., Catesson, A.M., Bonnemain, J.L. (1999) Structure and functions of the vascular cambium. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 322: 633–650. doi:10.1016/S0764-4469(99)80103-6
- Larson, P.R. (1994). The vascular cambium: development and structure. Springer series in wood science. Springer-Verlag, Universidade de Minnesota, 725p.
- Laurance, W.F., Delamônica, P., Laurance, S.G., Vasconcelos, H.L., & Lovejoy, T.E. (2000). Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature*, 404: 836. doi: 10.1038/35009032
- Locosselli, G.M., (2017). The cambium activity in a changing world. DOI 10.1007/s00468-017-1616-5
- Mariaux, A. (1967). Les cernes dans les bois tropicaux africains, nature et periodicité. *Revue Bois et Forêts des Tropiques*, 113: 23-37.
- McDonald, R.I., Urban, D.L. (2004). Forest edges and tree growth rates in the North Carolina Piedmont. *Ecology*, 85 (8): 2258–2266.
- Murcia, C. (1995). Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Tree*, 10: 58-62.
- Nath, C.D., Munoz, F., Péliissier, R., Burslem, D.F.R.P., Muthusankar, G. (2016). Growth rings in tropical trees: role of functional traits, environment, and phylogeny. *Trees*. DOI 10.1007/s00468-016-1442-1
- Pohlman, C.L., Turton, S.M., Goosem, M. (2007). Edge effects of linear canopy openings on tropical rain forest understory microclimate. *Biotropica*, 39: 62–71. doi: 10.1111/j.1744-7429.2006.00238.x
- Rajput, K.S., Rao, K.S., Kim, Y.S. (2008). Cambial activity and wood anatomy in *Prosopis spicigera* (Mimosaceae) affected by combined air pollutants. *IAWA Journal*, 29 (2): 209–219.
- Reis, T. S. (2008). Os efeitos de borda na estrutura e dinâmica da comunidade de plântulas em um trecho de Mata Atlântica do sudeste brasileiro. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio de Janeiro-UFRJ, Rio de Janeiro, 179p.
- Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Martensen, A.C. & Ponzni, M.M.H. (2009) The Brazilian Atlantic Forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? implications for conservation. *Biological Conservation*, 142: 1141–1153. doi: 10.1016/j.biocon.2009.02.021

- Ribeiro, M.C., Martensen, A.C., Metzger, J.P., Tabarelli, M., Scarano, F.R., Fortin, M.J. (2011) The Brazilian Atlantic Forest: a shrinking biodiversity hotspot. In: Zochos FE, Habel JC (Eds.). Biodiversity hotspots. Springer, Heidelberg, p 405–434
- Rodrigues, P.J.F.P., Iguatemy, M.A., Nascimento, M.T. (2014) Does Linear Canopy Openings in a Lowland Atlantic Tropical Forest Cause Edge Effects on Seedling Communities? *Open Journal of Ecology*, 4: 945-949. doi.org/10.4236/oje.2014.415078
- Ruzin, S.E. (1999). *Plant Microtechnique and Microscopy*. Cambridge, Oxford University Press.
- Savidge, R.A. (2000). Intrinsic regulation of cambial growth. *Journal of Plant Growth Regulation*, 20: 52–77. doi:10.1007/s003440010002
- Scarano, F. R., Ceotto, P. (2015). Brazilian Atlantic forest: impact, vulnerability, and adaptation to climate change. *Biodiversity and Conservation*, 24: 2319–2331. doi: 10.1007/s10531-015-0972-y
- Simões de Jesus, M.F. (2009) Análise dos efeitos de borda sobre a composição, dinâmica e estrutura da comunidade arbórea na Mata Atlântica da Reserva Biológica do Tinguá–RJ. Dissertação de mestrado, Escola Nacional de Botânica Tropical, Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Valladares, F., Sanchez-Gomez, D., Zavalat, M.A. (2006) Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology*, 94: 1103-1116. doi: 10.1111/j.1365-2745.2006.01176.x
- Vasconcellos T. J., Da Cunha, M., Callado, C. H. (2016). A comparative study of cambium histology of *Ceiba speciosa* (A. St.-Hil.) Ravenna (Malvaceae) under urban pollution. *Environmental Science and Pollution Research*. DOI 10.1007/s11356-015-6012-3
- Worbes, M. (2004). Tree-Ring Analysis. In: Burley, J.; Evans, J.; Youngquist, J. A. (Eds.). *Encyclopedia of forest sciences*, Elsevier, Oxford, UK, p. 586–599.

5.8 Tabelas

Tabela 1. Lista das espécies analisadas com seus respectivos indivíduos. Para cada espécie são apresentados a característica ecológica (CE), a forma de vida (FV) e o índice de Valor de Importância (VI). Para cada indivíduo são apresentados o número de identificação na parcela, área de coleta, circunferência à altura do peito (CAP), diâmetro à altura do peito (DAP), altura estimada (Altura), número de registro na Xiloteca do JBRJ (RBw) e na Xiloteca Dra. Cecília Gonçalves Costa (HUFw), o número de raios coletados (NR), o número de raios utilizados (RU) e o número de indivíduos utilizados em estudos anatômicos de lesão cambial (LC), atividade cambial (AC) e análise dos anéis de crescimento (AA).

Espécie	CE	FV	VI	Indivíduos	Área	CAP	DAP	Altura	RBw	HENFw	NR	RU	LC	AC	AA
<i>P. inaequalis</i>	Secundária tardia	Dossel	3104	489	Interior	36.4	11.6	16.2	10410	213	4	2		x	x
				636	Interior	106.8	34	18	10411	277	4	2		x	x
				386	Borda	42.4	13.5	9	10412	201	4	4			x
				410	Borda	31.4	10	7.2	10413	191	4	4	x	x	x
				450	Borda	27.6	8.8	7	10414	212	4	4			x
				668	Borda	58.4	18.6	14.4	10415	276	4	4			x
<i>C. lucens</i>	Secundária tardia	Dossel	2,157	261	Interior	36.7	11.7	19.8	10416	311	4			x	
				286	Interior	28.3	9	9	10417	312	4			x	
				302	Interior	66.3	21.1	18	10418	313	4				
				289	Borda	56.2	17.9	21.6	10419	361	4				
				599	Borda	81.0	25.8	19.8	10420	124	4				x
				677	Borda	171.2	54.53	10.5	10421	125	2				
				686	Borda	66.9	21.3	5	10422	126	4			x	x
<i>E. excelsa</i>	Secundária tardia	Dossel	4,395	346	Interior	71.0	22.6	21.6	10423	326	4			x	
				496	Interior	57.1	18.2	12.6	10424	344	4			x	
				644	Interior	60.9	19.4	12.6	10425	169	4				
				684	Interior	33.3	10.6	9	10426	351	4				
				593	Borda	43.0	13.7	10.8	10429	168	4			x	x
				671	Borda	26.7	8.5	5.4	10430	170	4				
<i>E. cuspidifolium</i>	Secundária inicial	Subdossel	3,224	176	Interior	28.6	9.1	7.2	10431	304	2				
				361	Interior	34.9	11.1	14.4	10432	325	2				
				468	Interior	27.3	8.7	9	10434	343	2				
				408	Borda	40.8	13	9	10435	129	2			x	
Total											82	20	4	14	6

Tabela 2. Estimativa de idade e incremento radial de *P. inaequalis*. Para cada indivíduo são apresentados a idade estimada pela contagem de anéis de crescimento (Idade), o incremento radial mínimo (IRMin), o incremento radial médio (IRM) e o incremento radial máximo (IRMax). O Índice de Plasticidade Fenotípica (IPF) é apresentado para os dois indivíduos mais velhos em cada área. Também são fornecidos os valores de incremento totais (mediano, mínimo, médio, máximo) para os indivíduos de borda, de interior e para a espécie

Indivíduos	Área	Idade	IRMin	IRM	IRMax	IPF
489	Interior	45	0.04	0.12	0.27	
636	Interior	60	0.04	0.16	0.38	0.212188
IRM total para o interior			0.04	0.15	0.38	
386	Borda	31	0.08	0.20	0.50	
410	Borda	19	0.07	0.24	0.46	
450	Borda	12	0.17	0.30	0.51	
668	Borda	54	0.06	0.16	0.42	0.074408
IRM total para a borda			0.06	0.19	0.50	
IRM total para a espécie			0.04	0.17	0.51	

5.9 Figuras

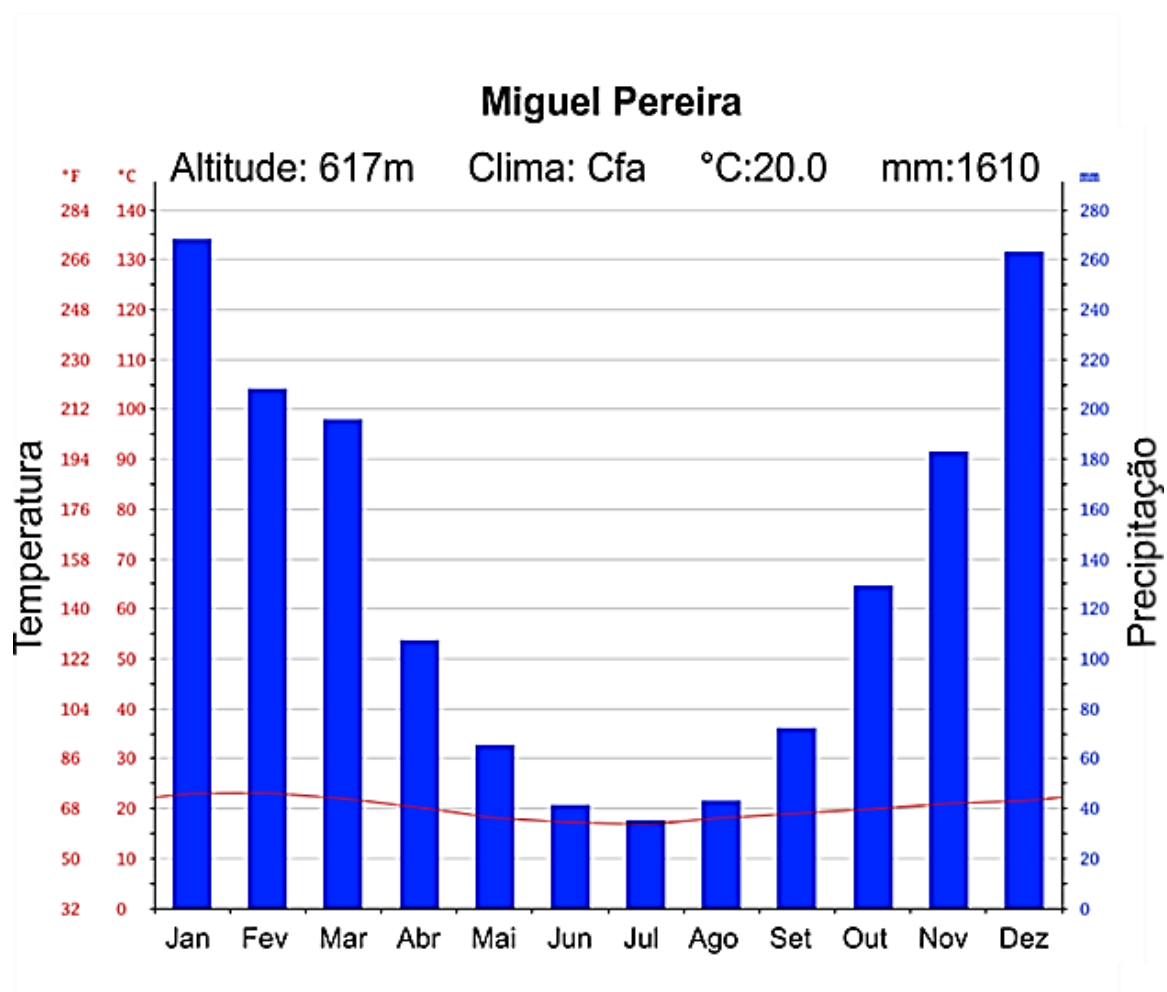


Figura 1. Climograma do município de Miguel Pereira, com a temperatura média mensal (linha vermelha), precipitação média mensal (barras azuis). Fonte: <http://pt.climate-data.org/>.

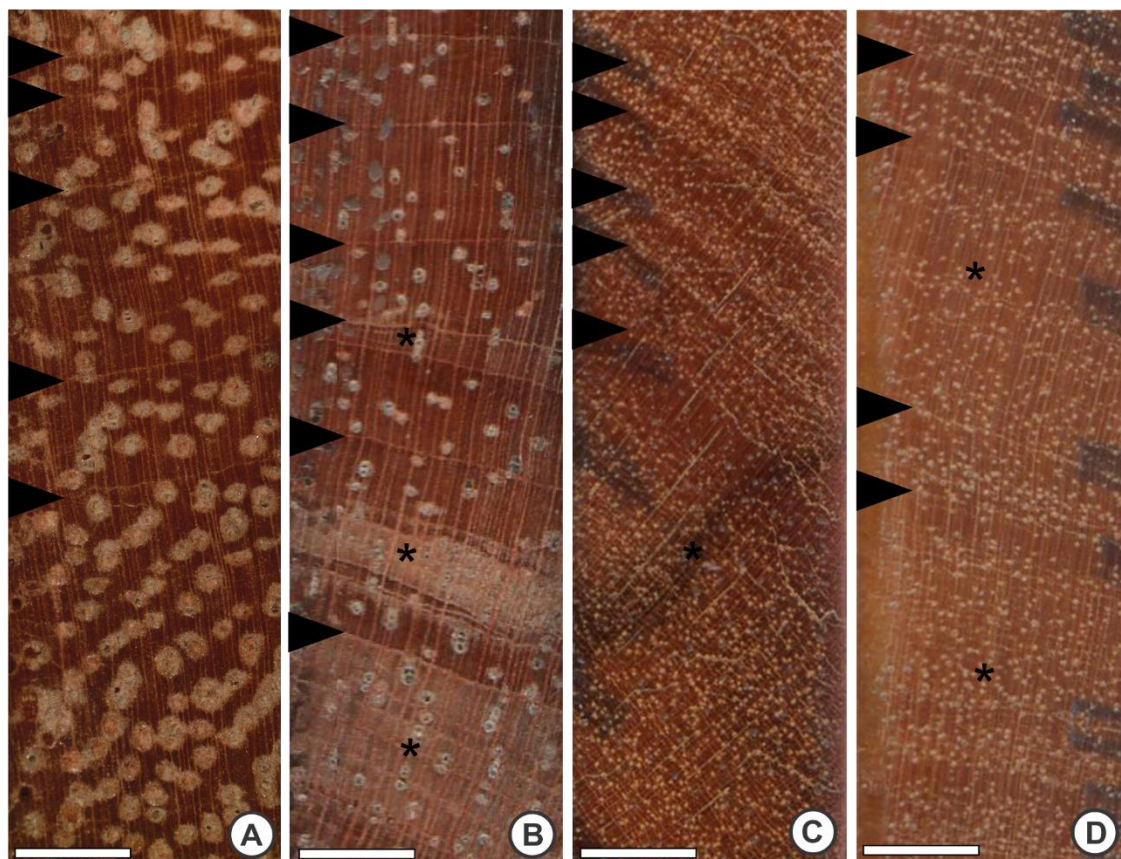


Figura 2. Marcadores anatômicos dos anéis de crescimento. Detalhe dos anéis de crescimento (ponta de seta). **A:** *P. inaequalis*, barra=1 mm. **B:** *C. lucens*, barra=2 mm **C:** *E. excelsa*, barra=2 mm. **D:** *E. cuspidifolium*, barra=2 mm. Todas as regiões de difícil delimitação dos anéis de crescimento estão evidenciadas (*).

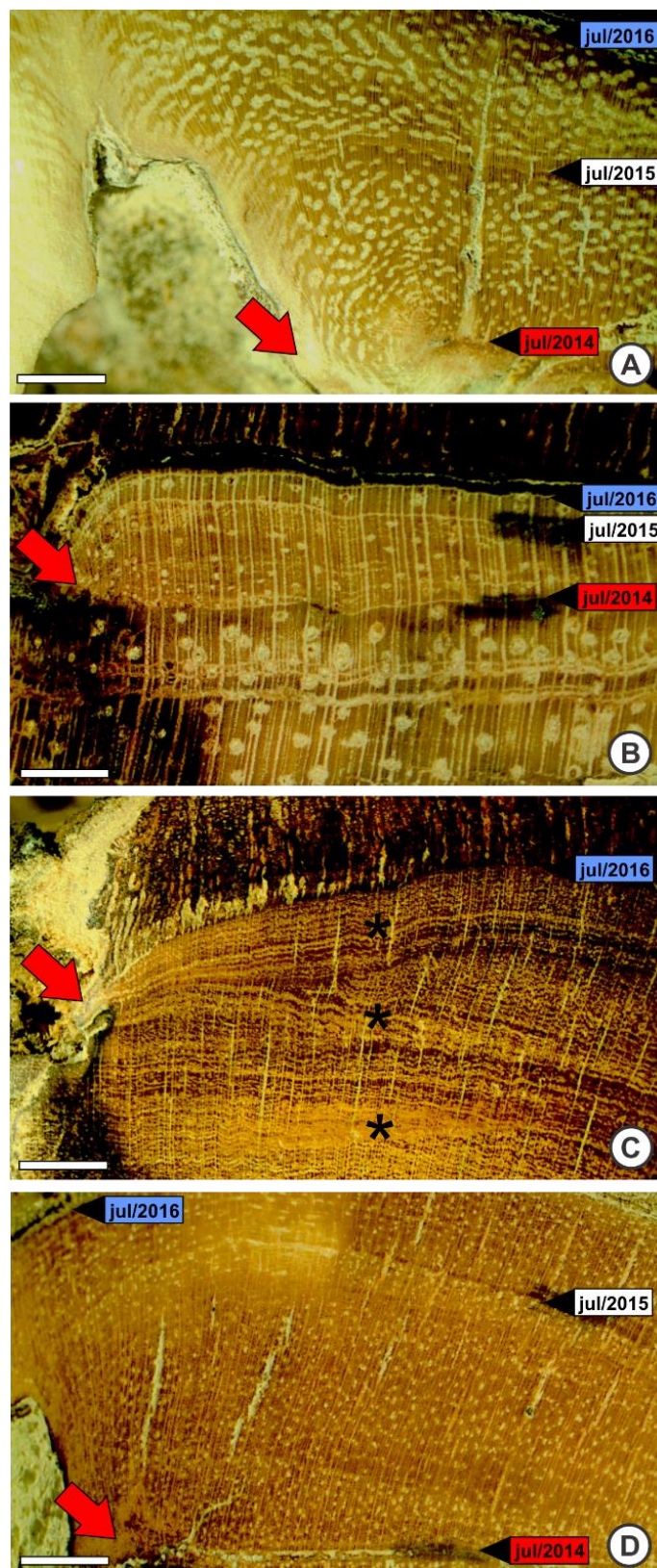


Figura 3. Amostras contendo lesão cambial evidenciando a formação anual do anel de crescimento. Detalhe da lesão cambial (seta), ano da lesão (vermelho) e ano da coleta (azul). **A:** *P. inaequalis* **B:** *C. lucens*. **C:** *E. excelsa* evidencia regiões de difícil delimitação dos anéis de crescimento (*). **D:** *E. cuspidifolium*. Barra=2 mm.

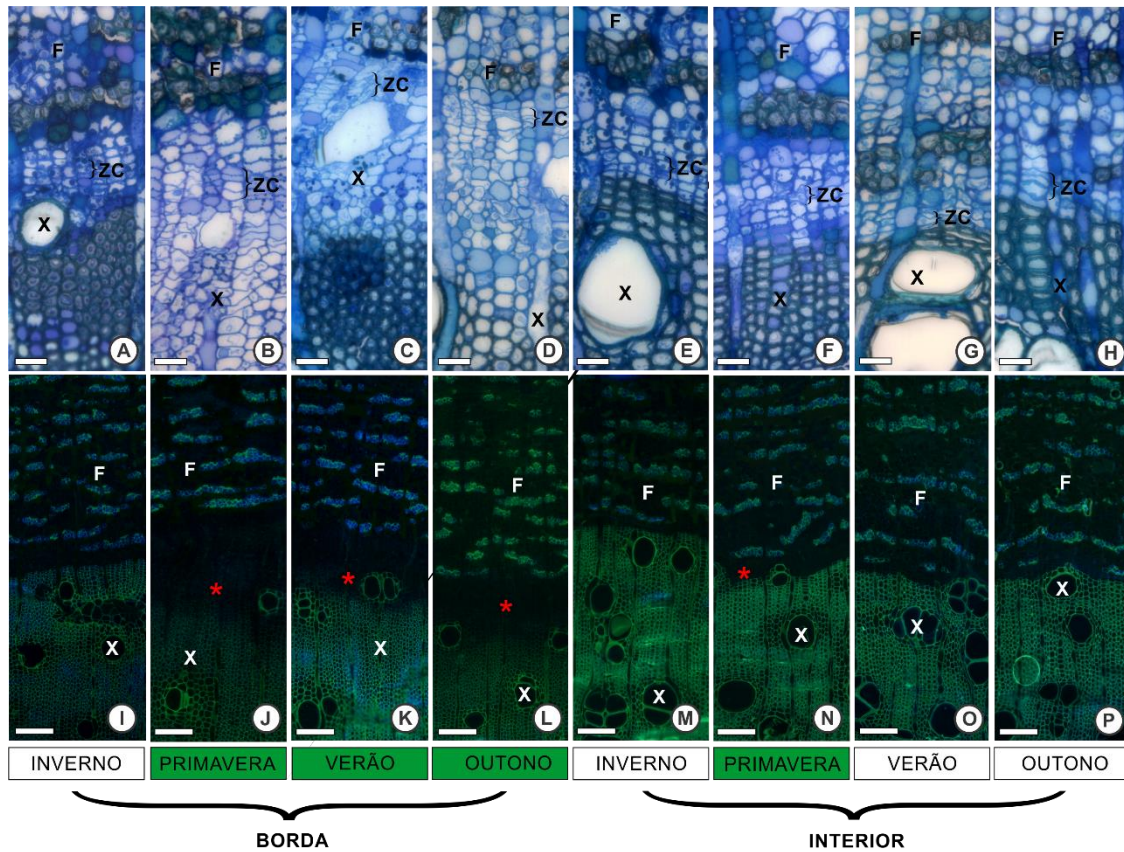


Figura 4. Atividade e dormência cambial de *P. inaequalis* em seção transversal. Microscopia de campo claro (A-H), barra=30 μm , e microscopia de fluorescência (I-P), barra=150 μm . Os indivíduos da borda (A-D/ I-L) e do interior (E-H/ M-P). F: floema, X: xilema, ZC: zona cambial, asterisco: xilema em processo de lignificação.

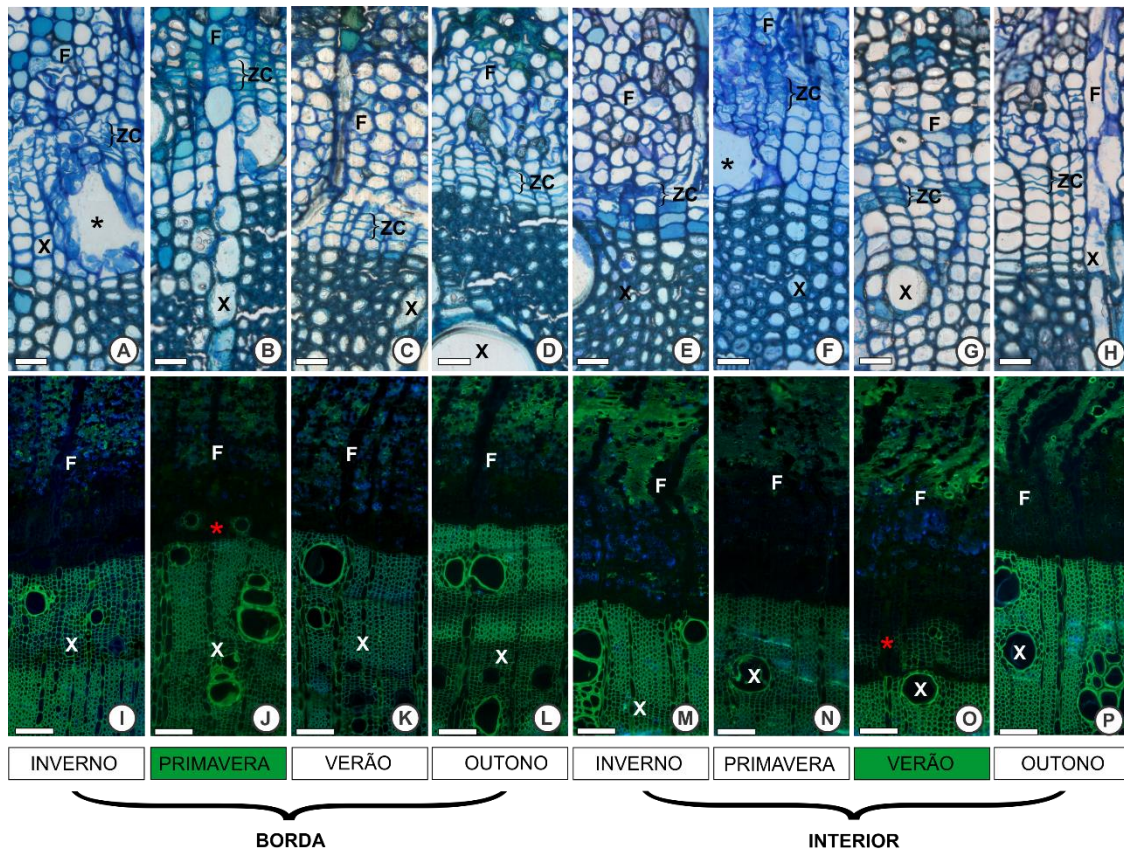


Figura 5. Atividade e dormência cambial de *C. lucens* em seção transversal. Microscopia de campo claro (A-H), barra=30 μm , e microscopia de fluorescência (I-P), barra=150 μm . Os indivíduos da borda (A-D/ I-L) e do interior (E-H/ M-P). F: floema, X: xilema, ZC: zona cambial, asterisco preto: canais intercelulares, asterisco vermelho: xilema em processo de lignificação.

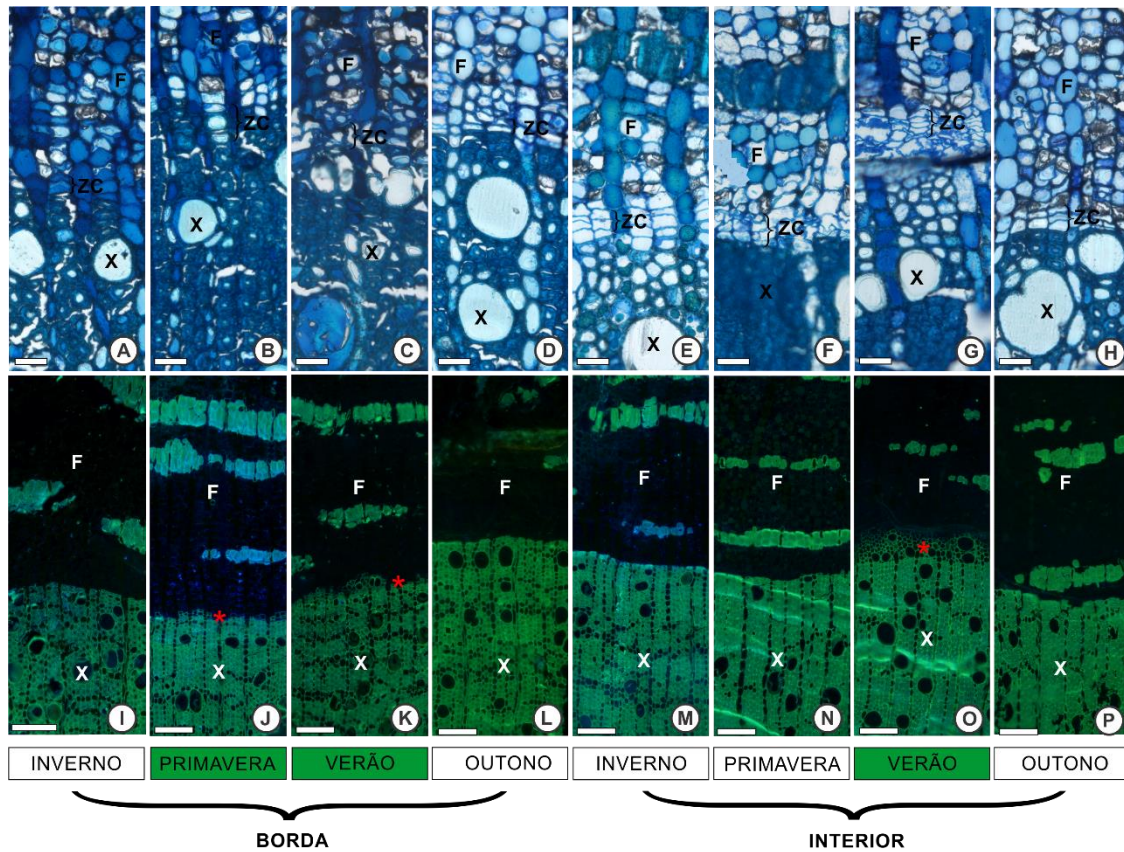


Figura 6. Atividade e dormência cambial de *E. excelsa* em seção transversal. Microscopia de campo claro (A-H), barra=30 μm , e microscopia de fluorescência (I-P), barra=150 μm . Os indivíduos da borda (A-D/ I-L) e do interior (E-H/ M-P). F: floema, X: xilema, ZC: zona cambial, asterisco: xilema em processo de lignificação.

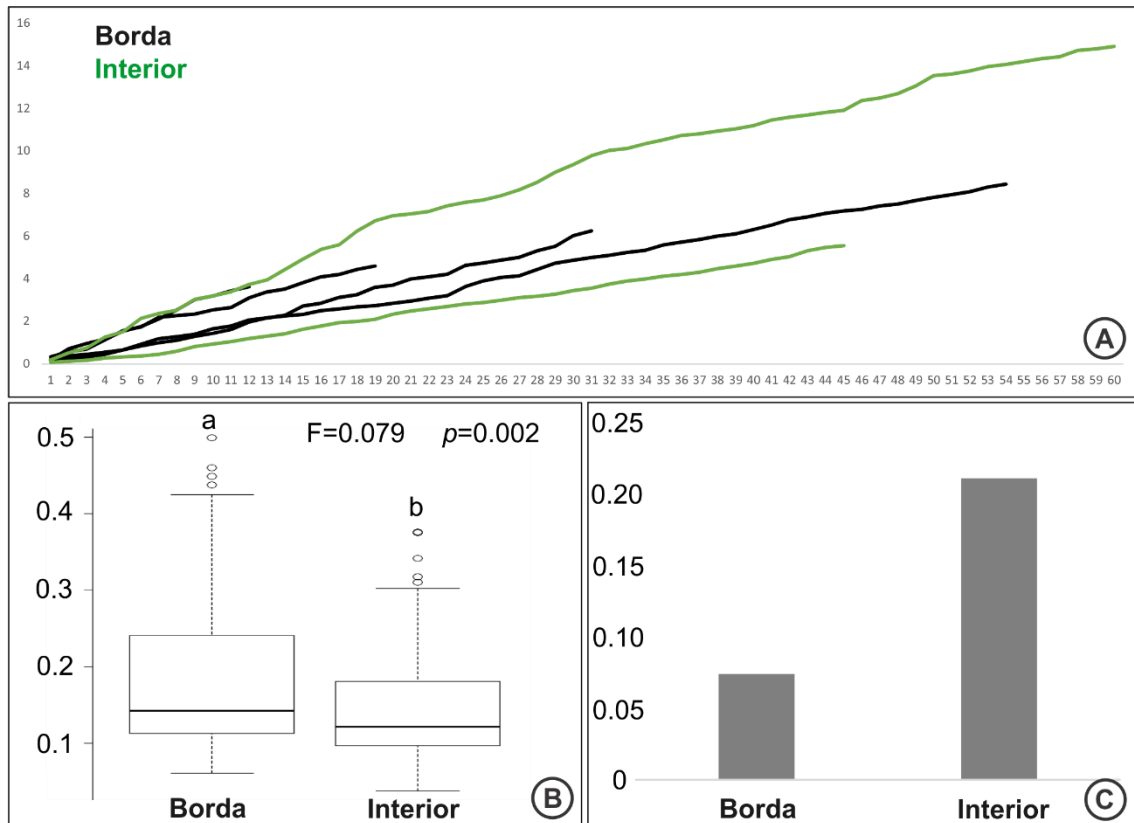


Figura 8. Incremento radial médio dos indivíduos de *P. inaequalis*. **A:** Incremento radial médio acumulado por ano para cada indivíduo analisado. **B:** Boxplots apresentando o incremento radial médio entre os indivíduos de borda e de interior, a barra vertical dentro da caixa corresponde à mediana e a barra vertical fora da caixa corresponde aos valores mínimo e máximo, os círculos são “outliers” e as letras diferentes sobre as barras indicam que os valores diferem ao nível de 5% de significância pelo Teste de Tukey. **C:** Índice de Plasticidade fenotípica para o incremento radial médio do período anterior e do período posterior à abertura da borda em indivíduo de borda e de interior.

6- ESTRUTURA ETÁRIA E DINÂMICA DE CRESCIMENTO DE *Ocotea catharinensis* MEZ, ESPÉCIE VULNERÁVEL À EXTINÇÃO

Autores: Warlen Silva da Costa, Maura Da Cunha, Tahysa Mota Macedo, Eline Matos Martins, Alexandre Quinet, Gustavo Martinelli, Pablo José F. Pena Rodrigues, Mariana Iguatemy, Cláudia Franca Barros.

6.1 Resumo

A espécie *O. catharinensis*, conhecida popularmente como canela-preta, contribuiu de forma significativa para a economia brasileira, na indústria madeireira e química, ao longo do processo histórico de exploração da Mata Atlântica. A exploração excessiva da espécie, a fragmentação florestal e a redução de hábitat a levou à categoria de vulnerável à extinção. A população remanescente que ocorre na Reserva Biológica do Tinguá (REBIO do Tinguá) possui a maior quantidade de alelos únicos e de diversidade genética, o que pode estar associado à longevidade da espécie. Desta maneira, o presente estudo visou analisar a estrutura etária e dinâmica de crescimento radial da população da REBIO do Tinguá por meio da dendrocronologia e da avaliação da atividade do câmbio. Os indivíduos selecionados foram coletados por métodos não destrutivos, com o uso da sonda de Pressler para dendrocronologia e de serra e formão para estudos de atividade cambial. As amostras coletadas foram processadas de acordo com a metodologia usual em estudos dendrocronológicos e de periodicidade de crescimento. Os resultados encontrados revelam que a espécie possui anéis de crescimento distintos e anuais, que são formados pela atividade do câmbio durante o verão e outono e que sua dormência ocorre durante o inverno e primavera. O crescimento da espécie é influenciado pela precipitação média do mês de março, período de transição entre a estação chuvosa e a estação seca. A idade dos indivíduos analisados variou de 40 a 164 anos e a cada intervalo de 20 a 30 anos novos indivíduos foram acrescentados na população, estes dados sugerem que a idade reprodutiva desta espécie é alcançada entre 20 a 30 anos. A idade dos indivíduos foi positivamente correlacionada com o diâmetro do caule à altura do peito (DAP), entretanto não foi possível fazer estimativas de idade pelo DAP. Dessa forma, os resultados indicam que o manejo florestal de espécies de interesse comercial deve ser feito com cautela, pois não é possível estimar a idade pelo diâmetro de forma segura e as árvores mais velhas

devem ser mantidas para assegurar a permanência de alelos particulares e a diversidade genética das populações das plantas.

Palavras-chave: canela-bicho, canela-broto, dendrocronologia, dendroecologia, disponibilidade hídrica, fenologia cambial, Lauraceae.

6.2 Introdução

Ocotea catharinensis Mez., conhecida popularmente como canela-broto, canela-bicho ou canela-preta, está classificada como “Vulnerável à extinção”, (IUCN, 2017; CNCFlora, 2017) devido à redução das populações em decorrência do uso da madeira para a construção civil, produção de vigas, ripas, assoalhos, móveis, moirões e obtenção de óleos essenciais (Marques, 2001; Martins, 2013). A perda de habitat, fragmentação florestal e redução da população dos principais dispersores de sementes, como o macaco mono-carvoeiro (*Brachyteles arachnoides* E. Geoffroy) e a ave jacutinga (*Pipile jauntinga* Spix), ambos ameaçados de extinção na categoria “Em Perigo”, também são fatores que contribuíram para a redução populacional de *O. catharinensis* (Martins, 2013).

A fragmentação florestal e redução de fluxo gênico aumentam a ocorrência de endogamia e a consequente diminuição da variabilidade genética, que podem ter consequências tanto em curto prazo, como a redução na viabilidade da população, como em longo prazo, como a redução da capacidade de uma espécie responder às pressões ambientais e o risco de extinção (Young, 1996). Os efeitos negativos da fragmentação podem ser minimizados em espécies longevas, pois a manutenção e variabilidade de genótipos são mantidas por árvores capazes de atravessar diversas gerações em uma população (Aparício et al., 2012).

Estudos de genética de populações de *O. catharinensis* mostram que a espécie possui alta diferenciação genética entre as populações remanescentes, o que pode estar relacionado não apenas a fragmentação de habitat, mas também à síndrome de dispersão das sementes (Galetti et al., 1997; Moraes & Paoli, 1999, Martins, 2013). Segundo Martins (2013), a grande diversidade genética encontrada para a espécie, principalmente nas populações ocorrentes na Reserva Biológica do Tinguá (REBIO do Tinguá) pode estar relacionada à longevidade que essas árvores podem alcançar (Martins et al., 2014),

porém são necessários estudos de dinâmica de crescimento e estrutura etária da população para comprovarem esta hipótese.

Lauraceae é uma família promissora para estudos dendrocronológicos, pois a maioria de suas espécies formam anéis de crescimento distintos em vários biomas do Neotrópico, a largura dos anéis apresenta sincronismo entre indivíduos de uma mesma população e possuem ampla distribuição e grande longevidade (Reis-Avila & Oliveira, 2017). Além disso, o crescimento vegetativo de indivíduos de *O. catharinensis* é influenciado pela disponibilidade hídrica e a retomada do crescimento vegetativo ocorre na estação chuvosa (Moraes & Paoli, 1999).

Tendo em vista a necessidade de estudos de dinâmica de crescimento de *O. catharinensis*, bem como o potencial desta espécie para estudos dendrocronológicos e de fenologia cambial, o presente trabalho avaliou a periodicidade de crescimento e construiu uma cronologia para a população de *O. catharinensis* ocorrente na Reserva Biológica do Tinguá. As questões que nortearam o estudo foram: a. Qual o período de atividade e de dormência do câmbio? b. A espécie forma anéis de crescimento distintos e anuais? c. Qual a estrutura etária da população encontrada na REBIO do Tinguá? d. Existe um padrão de crescimento entre os indivíduos da população? e. Quais os fatores ambientais que influenciam o crescimento da espécie?

6.3 Material e métodos

6.3.1 Área de estudo

A área escolhida para este estudo foi a Reserva Biológica do Tinguá, localizada entre as coordenadas 22°22'20" e 22°45'00" de latitude S e 43°40'00" e 43°05'40" de longitude W, no estado do Rio de Janeiro, Brasil (Fig. 1A-D), abrangendo os municípios de Miguel Pereira e Nova Iguaçu. A escolha da área foi determinada pela ocorrência de população de *O. catharinensis* com diversidade genética superior a outras populações desta espécie ao longo da Mata Atlântica (Martins et al., 2014). A REBIO do Tinguá possui uma rede de parcelas de estudos de longo prazo estabelecidas pelo laboratório de ecologia do Jardim Botânico do Rio de Janeiro e pelo Programa de Pesquisas em Biodiversidade na Mata Atlântica (PPBio-ma). O PPBio-ma é um programa desenvolvido pela Secretaria de Políticas e Programas de Pesquisa e Desenvolvimento (Seped) do Ministério da Ciência e Tecnologia (MCT), que foi

oficializado em 2004 (Magnusson et al., 2016) e utiliza a metodologia RAPELD para a estruturação de suas parcelas (Magnusson et al., 2005).

6.3.2 *Dados climáticos*

O clima na região da reserva varia de acordo com o gradiente altitudinal, de Aw, nas regiões mais baixas, para Cfa, nas regiões mais altas (Climate-data, 2017). Segundo a classificação de Köppen-Geiger, Aw corresponde ao clima tropical, com estação chuvosa no verão e nítida estação seca no inverno, e Cfa corresponde ao clima subtropical, com verão quente (Köppen & Geiger, 1928; Kottek et al., 2006, Alvares et al, 2013). O período de maior precipitação ocorre em janeiro (199 mm a 268 mm), seguido do período mais quente, o mês de fevereiro (23,1 °C a 26,8 °C), e o período mais seco e com temperaturas mais baixas ocorre durante o mês de julho (16,8 °C. a 20,4 °C e 35 mm a 42 mm) (Climate-data, 2017). Os registros de precipitação anual (1948 a 2015) e temperatura média anual (1948-2015) foram obtidos no banco de dados da “National Oceanic and Atmospheric Administration” (NOAA, 2017).

6.3.3 *Seleção dos indivíduos*

A espécie ocorre de forma agregada e esta forma de distribuição facilitou a amostragem, que foi realizada em cinco pontos diferentes (Fig. 1E-H, Tab. 1), incluindo a Parcela RAPELD 5 da Rede de Pesquisas em Biodiversidade da Mata Atlântica (PPBio-ma) (Indivíduo 6), parcelas permanentes do Laboratório de Ecologia Vegetal do Jardim Botânico do Rio de Janeiro (JBRJ) (Rodrigues et al., 2008) e localizadas tanto no módulo RAPELD (Indivíduo 1), quanto fora deste (Indivíduos 2, 3, 4, 7, 8, 9 e 10) e também coletas realizadas fora de parcelas (Indivíduos 5, 11, 12, 13, 14, 15 e 16). O acesso aos indivíduos 1 ao 10 foi feito pelo Município de Miguel Pereira e aos indivíduos 11 a 16 feito pelo Município de Nova Iguaçu. Os indivíduos selecionados possuíam DAP mínimo de 10 cm, fuste reto e tronco sem deformações aparentes.

6.3.4 *Anatomia da madeira*

As coletas para anatomia da madeira foram realizadas nos indivíduos 1, 2, 3 e 4 em 03 de julho de 2014 (Tab. 1) visando a melhor identificação dos marcadores

anatômicos dos anéis seguindo as recomendações da IAWA (1989). As amostras foram extraídas com o uso da Sonda de Pressler a 30 cm acima do ponto de medição de diâmetro (POM), localizado a 1,30 m do solo (Costa et al., submetido). As amostras foram depositadas na Xiloteca Dra. Cecília Gonçalves Costa (HUENFw) da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (Tab. 1). Para a confecção de cortes histológicos, as amostras foram amolecidas por meio de fervura, seccionadas em micrótomo de deslize com espessura entre 16 a 30 μm (Burger & Richter, 1991), clarificadas e coradas com safranina e azul de astra (Bukatsch, 1972), desidratados e montados com resina sintética (Johansen, 1940; Sass, 1958). As imagens foram feitas com a câmera Coolsnap acoplada ao microscópio Olympus BX50 e foram analisadas de acordo com as recomendações do IAWA Committee (1989).

6.3.5 *Lesão cambial*

As lesões provocadas pela Sonda de Pressler em julho de 2014, durante a coleta inicial para anatomia de madeira nos 4 indivíduos selecionados, foram removidas em julho de 2016 e utilizadas para a verificação da periodicidade de formação dos anéis. Esta metodologia é uma adaptação do método de marcação pela lesão cambial proposta por Mariaux (1967).

6.3.6 *Fenologia cambial*

A análise da periodicidade de atividade do câmbio vascular envolveu coletas periódicas de amostras contendo floema secundário, câmbio e xilema secundário. As coletas foram realizadas nos indivíduos 1, 2, 3 e 4 nos meses de abril de 2016 (outono), julho de 2016 (inverno), outubro de 2016 (primavera) e janeiro de 2017 (verão). As amostras foram extraídas com o uso de serra e formão a 30 cm acima do ponto de medição de diâmetro (POM), localizado a 1,30 m do solo (Costa et al., submetido). As lesões provocadas foram cobertas por tinta antifúngica e o material coletado foi fixado no campo em solução de glutaraldeído 2,5%, paraformaldeído 4% e tampão cacodilato de sódio 0,1M. Após 24 horas de imersão em solução fixadora, o material foi desidratado em série alcoólica e incluído em resina (Feder & O'Brien, 1968; Bennet et al., 1976). Posteriormente, as amostras foram seccionadas com 4,5 μm de espessura nos planos transversal e longitudinal radial em micrótomo rotativo semiautomático Leica

RM2245. Os cortes obtidos foram corados com Azul de Toluidina O para microscopia de campo claro e com os fluorocromos Auramina O 0,05% (Excitação: 470-490 nm, Emissão: 515-565 nm), Calcofluor (Excitação: 350-355nm, Emissão: 420-433nm) e Azul de Anilina (Excitação: 330-365nm, Emissão: 455-480 nm) para marcar, respectivamente, parede celular lignificada, parede celular celulósica e calose (Ruzin, 1999). As imagens em campo claro e de fluorescência foram feitas com o microscópio Olympus BX50 acoplado à câmera Olympus DP73 ou no microscópio confocal a laser Leica TSC SPE.

6.3.7 *Dendrocronologia*

As coletas para análises dendrocronológicas foram realizadas de julho a agosto de 2015 em 16 indivíduos, totalizando 36 raios (Tab. 1). As amostras foram coletadas a altura do peito, fixadas em suportes de madeira com cola e secas a sombra e temperatura ambiente (Argollo et al., 2004). Após completa secagem, as amostras foram polidas com lixas de granulação de 60 a 1.200. Depois do polimento, os anéis de crescimento foram identificados com o auxílio de microscópio estereoscópio Olympus SZ61. As amostras com os anéis devidamente identificados e marcados foram digitalizadas com scanner Epson XP-214 a uma resolução de 1200 dpi. Com as imagens obtidas, a largura dos anéis de crescimento foi mensurada com o software Image Pro Plus versão 4.0 para Windows. A datação cruzada das medições da largura dos anéis de crescimento entre os indivíduos analisados foi realizada com auxílio do programa COFECHA para verificar a qualidade, a sincronização e a correlação dos dados (Holmes, 1983). Durante o processo houve a correção de prováveis erros de medição e eliminação de 4 raios com baixa sincronização com a série mestra, totalizando 15 indivíduos e 32 raios. Todos os anéis fragmentados próximos à casca foram desconsiderados por gerarem dúvidas na delimitação das camadas de crescimento. Foi realizada correlação de Pearson entre a idade estimada pela contagem dos anéis e o DAP, também foi elaborado um índice de relação entre idade e diâmetro pela média da razão entre idade resultante da contagem dos anéis e o DAP. O estabelecimento de classes diamétricas para a estimativa de idade também foi realizado. A curva exponencial negativa foi utilizada para a retirada de tendências biológicas no crescimento da espécie com o programa ARSTAN (Cook & Krusic, 2005). Com uma matriz de correlação pelo método de Pearson entre os índices de crescimento para a série cronológica (standard, residual e arstan) e as séries de

medidas de cada árvore foi realizada uma ordenação pelo método de componentes principais (PCA) para avaliar a similaridade nas tendências de crescimento entre as árvores para o período de 1852 a 2015 (Reis-Ávila & Oliveira, 2017).

6.3.8 *Relação com dados climáticos*

A relação com os dados climáticos foi feita por meio da correlação de Pearson ($p \leq 0,05$) entre as cronologias geradas pelo programa ARSTAN e os registros de 1948 a 2015 para precipitação anual total, precipitação mensal total, precipitação estacional total (primavera, verão, outono e inverno), precipitação total da estação chuvosa (setembro a fevereiro), precipitação total da estação seca (março a agosto), temperatura média anual, temperatura média mensal, temperatura média estacional (primavera, verão, outono e inverno), temperatura média da estação chuvosa (setembro a fevereiro) e temperatura média da estação seca (março a agosto), disponíveis no banco de dados da “National Oceanic and Atmospheric Administration” (NOAA, 2017). A correlação entre cada variável climática foi realizada para o período de crescimento e o período anterior ao crescimento, pois a relação com as variáveis climáticas podem ocorrer de forma interanual para algumas espécies (Schulman, 1956).

6.4 Resultados

6.4.1 *Estrutura e periodicidade de formação dos anéis de crescimento*

Os anéis de crescimento de *Ocotea catharinensis* são distintos e demarcados pelo espessamento da parede das fibras no lenho tardio e pela ocorrência de vasos de menor diâmetro ($< 100 \mu\text{m}$) próximos aos limites do anel no lenho tardio (Fig. 3A), enquanto os vasos próximos ao lenho inicial apresentam diâmetros entre $100 \mu\text{m}$ e $150 \mu\text{m}$. A presença de vasos menores próximos aos limites do anel no lenho tardio foi a característica que mais auxiliou na diferenciação entre os anéis verdadeiros e os anéis falsos e incompletos (Fig. 3B-C). Os anéis de crescimento são formados anualmente, de acordo com a cicatriz deixada pela lesão cambial (Fig. 3D). A anatomia da zona cambial e dos tecidos xilemáticos e floemáticos adjacentes indicam que o câmbio vascular estava ativo durante verão e outono e estava dormente durante o inverno e a primavera (Fig.4).

No período de atividade do câmbio, a zona cambial encontra-se com maior número de células (5 células de largura) (Fig. 4A-B). O tecido xilemático adjacente ao câmbio estava em processo de diferenciação com lignificação gradual em direção ao centro, como evidenciado pelos fluorocromos Auramina O e Calcofluor, com fibras não achatadas de parede menos espessas e elementos de vaso em formação (Fig. 4E-F). Neste período, o tecido xilemático já diferenciado apresentou elementos de vaso visualmente maiores, que associados ao não achatamento das fibras, configuram o lenho inicial (Fig. 4A-B).

No período de dormência, a zona cambial encontra-se com menor número de células (4 células de largura) (Fig. 4 C-D). O tecido xilemático adjacente ao câmbio estava totalmente diferenciado, como evidenciado pelo fluorocromo Auramina O (Fig. 4G), com fibras de paredes espessas achatadas radialmente e presença de elementos de vaso visualmente menores, o que configura estruturalmente o lenho tardio (Fig. 4C-D). Neste período, também foram visualizados tampões de calose obstruindo a placa crivada dos elementos de tudo crivado no floema adjacente, como evidenciado pelo fluorocromo Azul de Anilina (Fig. 4H).

6.4.2 *Datação cruzada*

A datação cruzada foi bem sucedida para 15 de 16 árvores abrangendo 32 raios (Tab. 2). A idade das árvores analisadas variou de 40 a 164 anos e foi correlacionada positivamente com o diâmetro destas (DAP) pelo teste de correlação de Pearson ($r=0.700$; $p=0.002$) (Fig. 5A). Porém foi difícil estabelecer uma relação precisa entre a idade e o DAP (Tab.2, Fig. 5B). O estabelecimento de classes diamétricas relacionadas a uma faixa etária não foi um método muito viável, pois árvores com o mesmo diâmetro podem ter idades com até 30 anos de diferença (Tab. 2), além de um elevado desvio padrão (Fig. 5B). As classes de idades em intervalos de 10 anos mostram que novos indivíduos se estabelecem com maior frequência entre intervalos de 20 a 30 anos (Fig. 5C). A taxa de incremento radial variou entre 0.003 cm/ano a 0.779 cm/ano, sendo o incremento médio radial da espécie de 0.116 cm/ano (Tab. 2). O incremento radial médio acumulado para cada árvore mostra que a espécie cresce de forma linear (Fig. 5D). Os indivíduos analisados demonstraram um sinal comum de crescimento, sendo o valor de intercorrelação entre as séries de medidas de 0,445 e o valor médio de sensibilidade de 0,590 fornecidos pelo programa COFECHA.

6.4.3 Cronologia e relações ambientais

A cronologia Arstan dos anéis de crescimento da espécie foi obtida para o período de 1852 a 2015 (164 anos), sendo representada pelo máximo de 32 raios para o período de 1976 a 2001 (Fig. 6A). O R_{bar} médio de 0,235 e o $EPS \geq 0,03$ foram gerados usando uma janela de 50 anos com sobreposição de 25 anos. A fragmentação dos anéis mais recentes durante o processo de coleta das amostras foi responsável pela redução do número de raios observada nestes anos (Fig. 6B). A série cronológica foi correlacionada positivamente com a precipitação média do mês de março ($r=0.266$; $p=0.027$) para o período de 1948 a 2015 (Fig. 7). A correlação entre as séries de medidas para cada árvore e os três índices gerados para a cronologia da espécie (standard, residual e arstan) mostram uma tendência convergente de crescimento (Fig. 8). Dentro desta tendência, existe uma diferença no crescimento dos indivíduos encontrados acima de 900m e os abaixo dessa altitude, que pode ser explicada pelo eixo 1 da análise de componentes principais, com 98 % da variância total. A variação encontrada distribuiu os indivíduos de acordo com o gradiente altitudinal em que se localizam (Fig. 8).

6.5 Discussão

A população remanescente de *O. catharinensis* ocorre de forma agregada pela síndrome de dispersão zoocórica pelo macaco mono-carvoeiro e principalmente pela ave jacutinga, pois estas permanecem por até três dias em uma mesma árvore (Galetti et al., 1997). Esta população adensada possui indivíduos de diferentes gerações, como aqui observado. A análise etária da população da REBIO do Tinguá mostra que a cada intervalo de 20 a 30 anos um número maior de indivíduos é acrescentado à população, indicando que o amadurecimento reprodutivo pode ser alcançado entre 20 a 30 anos de idade. Este período de amadurecimento está de acordo com o tempo necessário para iniciar a fase reprodutiva de *O. odorifera* (Vell.), que ocorre entre 25 a 40 anos (Oltamari et al., 2002). Desta forma, as árvores permanecem na população por duas, três ou até mesmo quatro gerações e contribuem na troca de gametas com os indivíduos mais jovens da população, corroborando com o alto nível de endogamia encontrado para a espécie (Martins et al, 2014).

As árvores possuem maior diversidade genética que arbustos e ervas (Petit & Hampe, 2006). Em florestas fragmentadas, esta diversidade pode ser mantida pela longevidade que as árvores podem alcançar, pois estas atuam como reservatórios de alelos particulares (Aparicio et al., 2012). Portanto, a longevidade das árvores parece tamponar os efeitos negativos da fragmentação florestal na diversidade genética (Aparicio et al., 2012). Porém, poucas pesquisas foram feitas neste sentido pela dificuldade de se estudar em organismos com tempo de vida muito longo (Petit & Hampe, 2006). Dentre as populações de *O. catharinensis* remanescentes, a população da REBIO do Tinguá foi a população com maior número de alelos únicos e maior diversidade alélica, em termos genéticos (Martins et al., 2014) e os resultados aqui obtidos mostram que a espécie pode ultrapassar os cem anos de idade. Todavia, estudos de dinâmica de crescimento em outras populações de *O. catharinensis*, com diversidade genética conhecida, são necessários para a constatação da influência da longevidade desta espécie na diversidade genética encontrada em suas populações.

O método mais comum para controlar o corte seletivo utiliza o diâmetro das árvores (Putz et al., 2001; Schöngart 2008; Shang et al., 2017). O corte realizado pelo diâmetro mínimo causa sérios impactos na biodiversidade florestal não só porque o diâmetro mínimo geralmente é estabelecido abaixo da idade reprodutiva da árvore (Putz et al., 2001), mas porque o corte seletivo exclui genótipos da população e leva à perda de alelos por deriva genética (Sebbenn et al., 2001). A redução da população pelo corte seletivo dos indivíduos mais velhos, com maturidade reprodutiva, causa o afinilamento da base genética da população, característico pela perda de alelos de baixa frequência e aumento dos níveis de endogamia (Sebbenn et al., 2001). Portanto, o manejo florestal pelo corte seletivo deve ser feito mantendo os indivíduos mais velhos distribuídos de forma uniforme, que atuam como “árvores-mãe” (Appanah & Manaf, 1990).

A idade da árvore é um dado necessário para análises de silvicultura (Kalliovirta & Tokola, 2005) e muitas tentativas já foram feitas para estimar a idade a partir do diâmetro do tronco, altura da árvore ou largura da copa (O'Brien et al., 1995; Kalliovirta & Tokola, 2005; Silva et al., 2017). O diâmetro à altura do peito é um dado de fácil medição e baixo custo e possui diversas aplicações no manejo florestal. Porém, os resultados obtidos sugerem uma revisão do uso do diâmetro para estimar a idade das espécies. Em *O. catharinensis*, o diâmetro (DAP) correlacionou-se de forma significativa com a idade, entretanto, não foi possível determinar com precisão a idade das árvores pelo DAP. O crescimento em diâmetro de cada indivíduo é determinado

tanto por fatores endógenos, como por taxas hormonais e genéticas (Larson, 1994; Savidge, 2000; Escamez & Tuominen, 2014), quanto por fatores exógenos próprios de cada sítio, como sombreamento, abertura de clareiras, competição por recursos, composição do solo, ataque de insetos, fatores climáticos e até a própria biodiversidade local (p.ex.: Swaine et al., 1987; Nissinen & Hari, 1998; Dobbertin, 2005; Chamagne et al., 2016; González de Andrés et al., 2017). Os resultados mostram que indivíduos com o mesmo DAP podem ter mais de 50 anos de diferença em suas idades, concordando com outros estudos que não indicam o diâmetro como um parâmetro confiável para estimar idade (Costa et al., 2015; Vasconcellos et al., 2016). Desta forma, o crescimento em diâmetro pode estar mais relacionado à história de vida de cada árvore individualmente do que com a escala de idade.

Os anéis de crescimento da espécie estudada são bem delimitados pelo achatamento e maior espessura da parede das fibras no lenho tardio, conforme descrito para o gênero *Ocotea* (Reis-Ávila & Oliveira, 2017). Os indivíduos analisados apresentaram um sincronismo na largura dos anéis de crescimento, corroborando o potencial das espécies da família Lauraceae para estudos dendrocronológicos (Reis-Ávila & Oliveira, 2017). O incremento médio anual de *O. catharinensis* (0.11 cm/ano) foi inferior ao de outras espécies do gênero, a saber *O. pulchella* (0.44 cm/ano) e *O. porosa* (0.61 cm/ano) (Spathelf et al., 2000; Santos et al., 2015), evidenciando seu crescimento lento, o que pode estar relacionado ao estado de competição por recursos ambientais entre as árvores da floresta (Spathelf et al., 2000). O incremento médio acumulado revela um crescimento linear, indicando uma elevada expectativa de vida para a espécie, pois a senescência se inicia com a redução do crescimento, como resultado da diminuição das atividades fisiológicas (Encinas et al., 2005).

As séries de medidas da largura dos anéis de crescimento entre os indivíduos possuem uma intercorrelação satisfatória de 0,4 indicando uma tendência comum de crescimento. Porém as séries de medidas analisadas individualmente demonstram uma influência do gradiente altitudinal no crescimento da espécie. As diferenças no crescimento dos indivíduos localizados ao longo das cotas altimétricas podem estar mais relacionadas às variações microclimáticas que estão diretamente ligadas à altitude do que com as questões geomorfológicas (Fahey et al., 2015). À medida que os terrenos se aproximam dos alinhamentos serranos, o clima torna-se mais frio e úmido propiciando a formação de solos mais profundos e lixiviados, além do aumento da

nebulosidade provocado pelo impedimento da umidade vinda do litoral pelas encostas serranas (IBAMA, 2006).

O crescimento de *O. catharinensis* ocorre de forma sazonal e com período de atividade cambial tendo início no verão, quando as taxas pluviométricas são maiores (Climate-data, 2017), e estendendo-se até o outono. A influência da maior disponibilidade hídrica para o crescimento da espécie também foi observada por Moraes & Paoli (1999), que relatam a retomada de crescimento dos indivíduos desta espécie a cada estação chuvosa. A influência da precipitação no crescimento das espécies tropicais é bem documentada na literatura (p. ex. Enquist & Leffer 2001; Brienen & Zuidema, 2005; Schöngart et al., 2006; Lisi et al., 2008; Callado & Guimarães, 2010; Soliz-Gamboa et al., 2011; Brandes et al., 2011; Costa et al., 2013), inclusive para outras espécies do gênero *Ocotea*, como *O. porosa* e *O. pulchella* (Spathelf et al., 2000; Mattos et al., 2007; Spathelf et al., 2010). A cronologia obtida foi positivamente correlacionada com a precipitação média de março (início do outono); quanto maior a disponibilidade hídrica, maior também será a taxa de divisão celular e o tamanho dos elementos celulares resultantes da atividade do câmbio (Savidge, 2000), como observado aqui na formação do lenho inicial durante o verão e o outono. Em contrapartida, a redução na disponibilidade hídrica implica na atividade cambial, reduzindo a taxa de divisão celular bem como o tamanho dos elementos celulares produzidos (Savidge, 2000), o que provavelmente ocorre entre o final do outono e início do inverno (maio e junho) para *O. catharinensis*, pois em meados do inverno (durante o mês de julho) o câmbio já encontra-se dormente e o lenho tardio totalmente produzido.

6.6 Conclusão

A espécie *O. catharinensis* é promissora para a construção de cronologias baseadas nas medidas das larguras dos anéis de crescimento na Mata Atlântica, pois apresenta anéis distintos e sincrônicos. A cronologia obtida mostrou que a espécie pode ultrapassar os cem anos de idade, podendo ser considerada uma espécie longeva, tratando-se de biomas tropicais. A dendrocronologia é a forma mais confiável para estimar a idade das árvores, pois as estimativas de idade por meio do diâmetro à altura do peito (DAP) podem gerar resultados com uma margem de erro muito elevada. A cronologia de *O. catharinensis* aliada à fenologia cambial indica que a disponibilidade hídrica influencia no período de reativação cambial e o mês de março, período de

transição entre a estação chuvosa e a estação seca, foi determinante no encerramento das atividades do câmbio e conseqüentemente na largura dos anéis de crescimento. Dessa forma, quanto maior a precipitação do início do outono (março) maior também será o tempo que o câmbio permanecerá ativo nesta estação, resultando em um anel de crescimento mais largo. Em contrapartida, a redução da precipitação no início do outono, influencia na formação de um anel de crescimento mais curto. Em suma, a espécie possui potencial para a obtenção de cronologias envolvendo outras populações, possibilitando um resgate da relação das populações com a precipitação ao longo do processo histórico de exploração da Mata Atlântica.

6.7 Referências bibliográficas

- Aparicio, A., Hampe, A., Fernández-Carrillo, L., Albaladej, R.G. (2012). Fragmentation and comparative genetic structure of four Mediterranean woody species: complex interactions between lifehistory traits and the landscape context. *Diversity and Distributions*, 18: 226–235.
- Appanah, S., Manaf, M.R.A. (1990) Smaller trees can fruit in logged dipterocarp forests. *Journal of Tropical Forest Science*, 3 (1): 80 – 87.
- Argollo, M.; Soliz, C.; Villalba, R. (2004). Potencialidad dendrocronológica de *Polylepis tarapacana* en los Andes Centrales de Bolivia. *Ecología en Bolivia*, 39: 5-24.
- Bennett, H. S., Wyrick, A.D., McNeil, J.H. (1976). Science and art in preparing tissues embedded in plastic for light microscopy, with special reference to glycol methacrylate, glass knives and simple stains. *Stain Technology*, 51 (2): 71-96.
- Brandes, A. F. N.; Lisi, C. S.; Barros, C. F. (2011). Dendrochronology of lianas of the Leguminosae family from the Atlantic Forest, Brazil. *Trees*, 25: 133-144.
- Brienen, R.J.W., Zuidema, P.A. (2005). Relating tree growth to rainfall in Bolivian rain forests: a test for six species using tree ring analysis. *Oecologia*. DOI 10.1007/s00442-005-0160-y
- Bukatsch, F. (1972). Bemerkungen zur doppelfärbung astrablau-safranin. *Mikrokosmos*, 61, 33-36.
- Burger, L.M., & Richter, H.G. (1991). *Anatomia da Madeira*. Nobel, São Paulo, BR.
- Carlquist, S. (1977). Ecological factors in wood evolution: a floristic approach.

- Callado, H. C.; Guimarães, R. C. (2010). Estudo dos anéis de crescimento de *Schizolobium parahyba* (Leguminosae: Caesalpinioideae) após episódio de mortalidade em Ilha Grande, Rio de Janeiro. *Revista Brasileira de Botânica*, 33: 85-91.
- Chamagne, J., Tanadini, M., Frank, D., Matula, R., Timothy Pain, C.E., e6, Philipson, C.D., 7, Svátek, M., 5, Turnbull, L.A., Volarik, D., Hector, A. (2016). Forest diversity promotes individual tree growth in central European forest stands. *Journal of Applied Ecology*. doi: 10.1111/1365-2664.12783
- Climate-data.org. Clima: Miguel Pereira. Disponível em: < <http://pt.climate-data.org/location/5069/> > Acesso em: 10 de dezembro de 2017.
- CNCFlora. *Ocotea catharinensis* in Lista Vermelha da flora brasileira versão 2012.2 Centro Nacional de Conservação da Flora. Disponível em <"http://cncflora.jbrj.gov.br/portal/pt-br/profile/Ocotea_catharinensis">. Acesso em 2 dezembro 2017.
- Cook, E.R., Krusic, P.J. (2005). Program ARSTAN. A Tree-Ring Standardization Program Based on Detrending and Autoregressive Time Series Modeling, with Interactive Graphics. Tree-Ring Laboratory, Lamont Doherty Earth Observatory of Columbia University, Palisades.
- Costa, M.S., Vasconcellos, T.J., Barros, C.F., Callado, C.H. (2013). Does growth rhythm of a widespread species change in distinct growth sites? *IAWAI Journal*, 34 (4): 498-509. DOI 10.1163/22941932-00000040
- Costa, M.S., Ferreira, K.E.B., Botosso, P.C., Callado, C. H. (2015). Growth analysis of five Leguminosae native tree species from a seasonal semideciduous lowland forest in Brazil. *Dendrochronologia*, 36: 23–32. doi.org/10.1016/j.dendro.2015.08.004
- Costa, W.S., Iguatemy, M., 2, Nascimento, L. B., Albuquerque, R.P., Campbell, G., Ferreira, G.C., Castelar, J. V., Brandes, A.N.F, Callado, C.H., Cunha, M.D., Barros, C.F. (submetido). Protocolo para coleta e processamento de madeiras em grades e módulos RAPELD do PPBio. Manuais e Protocolos. <https://ppbio.inpa.gov.br/>.
- Dobbertin, M. 2005). Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: a review. *European Journal of Forest Research*, 124: 319–333 DOI 10.1007/s10342-005-0085-3
- Encinas, J.I., Silva, G.F., Pinto, J.R.R. (2005). Idade e crescimento das árvores. *Comunicações Técnicas Florestais*, Brasília.

- Enquist, B. J., Leffler, A. J. (2001). Long-term tree ring chronologies from sympatric tropical dry-forest trees: individualistic responses to climatic variation. *Journal of Tropical Ecology*, 17: 41-60.
- Escamez, S., Tuominen, H. (2014). Programmes of cell death and autolysis in tracheary elements: when a suicidal cell arranges its own corpse removal. *Journal of Experimental Botany*. doi:10.1093/jxb/eru057
- Fahey, T.J., Sherman, R.E., Tanner, E.V.J. (2015). Tropical montane cloud forest: environmental drivers of vegetation, *Journal of Tropical Ecology*: 1-13. doi:10.1017/S0266467415000176
- Feder N., O'Brien, T.P. (1968). Plant microtechnique: some principles and new methods. *American Journal of Botany*, 55: 123–142. doi:10.2307/2440500
- Galetti, M., Martuscelli, P., Olmos, F., Aleixo, A. (1997). Ecology and conservation of the jacutinga *Pipile jacutinga* in the Atlantic forest of Brazil. *Biological Conservation*, 82: 31–39.
- González de Andrés, E., Camarero, J.J., Blanco, J.A., Imbert, J.B., Lo, Y., Sangüesa-Barreda, G., Castillo, F.J. (2016). Tree-to-tree competition in mixed European beech–Scots pine forests has different impacts on growth and water-use efficiency depending on site conditions. *Journal of Ecology*: 1-17. DOI: 10.1111/1365-2745.12813
- Holmes, R. L. (1983). Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measuring. *Tree-Ring Bulletin*, 43: 69-78.
- IAWA COMMITTEE. (1989). IAWA list of microscopic feature for hardwood identification. *IAWA Journal*, 10: 219-332.
- IBAMA (2006). Plano de manejo Rebio Tinguá. MMA/IBAMA, Brasília, BR.
- IUCN. *Ocotea catharinensis*. Disponível em: <http://www.iucnredlist.org/details/33982/0>. Acesso em: 20 de agosto de 2017.
- Johansen, D.D. (1940). *Plant microtechniques*. McGraw-Hill, New York, USA.
- Kalliovirta, J., Tokola, T. (2005). Stem Diameter and Tree Age Using Tree Height, Crown Width and Existing Stand Database Information. *Silva Fennica*, 39 (2): 227–248.
- Larson, P.R. (1994). The vascular cambium: development and structure. Springer series in wood science. Springer-Verlag, Universidade de Minnesota, 725p.
- Lisi, C. S., Tomazello F. O, M., Botosso, P. C., Roig, F. A., Maria, V. R. B., Ferreira-Fedele, L., Voigt, A. R. A. (2008). Tree-ring formation, radial increment

- periodicity, and phenology of tree species from a seasonal semi-deciduous forest in Southeast Brazil. *IAWA Journal*, 29: 189–207.
- Magnusson, W.E., Lima, A.P., Luizão, R., Luizão, F., Costa, F.R.C., Castilho, C.V., Kinupp, V.F. (2005). RAPELD: A modification of the gentry method for biodiversity surveys in long-term ecological research sites. *Biota Neotropica*, 5 (2): 1-6.
- Magnusson, W.E., Ishikawa, N.K., Lima, A.P., Dias, D.V., Costa, F.M., Holanda, A.S.S., Santos, G.G.A., Freitas, M.A., Rodrigues, D.J., Pezzini, F.F., Barreto, M.R., Baccaro, F.B., Emilio, T., Vargas-Isla, R. (2016). A linha de véu: a biodiversidade brasileira desconhecida. *Parc. Estrat. Brasília-DF*, p. 45-60.
- Mariaux, A. (1967). Les cernes dans les bois tropicaux africains, nature et periodicité. *Revue Bois et Forêts des Tropiques*, 113: 23-37.
- Marques, C.A. (2001). Importância econômica da família Lauraceae Lindl. *Floresta e Ambiente*, 8 (1): 195 – 206.
- Martins, E.M. (2013). Conservação de *Ocotea catharinensis*, *O. odorífera* e *O. porosa*: espécies de Lauraceae ameaçadas de extinção. Tese de Doutorado. Escola Nacional de Botânica Tropical-JBRJ, Rio de Janeiro, 154p.
- Martins, E.M., Lamont, R.W., Martinelli, G., Lira-Medeiros, C.F., Quinet, A., Shapcott, A. (2014). Genetic diversity and population genetic structure in three threatened *Ocotea* species (Lauraceae) from Brazil's Atlantic Rainforest and implications for their conservation. *Conservation Genetics*. DOI 10.1007/s10592-014-0635-7
- Mattos, P.P., Santos, A.T., Oliveira, Y.M.M., Rosot, M.A.D. (2007). Dendrocronologia de espécies da Floresta Ombrófila Mista do Município de Candói, PR. *Pesquisa Florestal Brasileira*, Colombo, 54: 153-156.
- Moraes, P.L.R., Paoli, A.A.S. (1999). Morfologia e estabelecimento de plântulas de *Cryptocarya moschata* Nees, *Ocotea catharinensis* Mez e *Endlicheria paniculata* (Spreng.) MacBride – Lauraceae. *Revta Brasileira de Botânica*, 22 (2): 287-295.
- Nissinen, A., Hari, P. (1998). Effects of nitrogen deposition on tree growth and soil nutrients in boreal Scots pine stands. *Environmental Pollution*, 102: 61-68.
- NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration), El Niño. Rede de Dados. Disponível em: < <http://www.noaa.gov/>>. Acesso em: 15 out. 2017.
- O'Brien, S.T., Hubbell, S.P., Spiro, P., Condit, R., Foster, R.B. (1995). Diameter, Height, Crown, and Age Relationship in Eight Neotropical Tree Species. *Ecology*, 76 (6): 1926-1939.

- Oltramari, A.C., Silva, J.M.O.D., Pedrotti, E.L., Maraschin, M. (2002) Análise Histórica e de Mercado da Atividade Extrativista da Madeira e do Óleo da Canela-Sassafrás (*Ocotea odorifera* (Vell.) Rohwer) no Estado de Santa Catarina. *Revista Árvore*, 1: 99–103.
- Petit, R.J., Hampe, A. (2006). Some Evolutionary Consequences of Being a Tree. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37:187–214.
- Putz, F.E., Blate, G.M., Redford, Robert, K.H., Fimbel, R., Robinson, J. (2001). Tropical Forest Management and Conservation of Biodiversity: an Overview. *Tropical Forest Management*, 15: 6-20.
- Reis-Avila, G., Oliveira, J.M. (2017). Lauraceae: a promising family for the advance of neotropical dendrochronology. *Dendrochronologia*. doi.org/doi:10.1016/j.dendro.2017.04.002.
- Rodrigues, P. J. F. P., Iguatemy, M. A., Prieto, P. V., Reis, T. S., Sansevero, J. B. B., Simões-Jesus, M. F. (2008). As pesquisas no longo prazo em parcelas permanentes do Jardim Botânico do Rio de Janeiro. In: Sanquetta, C. R. (Ed.). *Experiências de monitoramento no Bioma Mata Atlântica com uso de parcelas permanentes (meio digital-CD)*. Editora C. R. Sanquetta, Curitiba, p. 47-80.
- Ruzin, S.E. (1999). *Plant Microtechnique and Microscopy*. Cambridge, Oxford University Press.
- Santos, A.T., Mattos, P.P., Braz, E.M., Rosot, N.C. (2015). Determinação da época de desbaste pela análise dendrocronológica e morfométrica de *Ocotea porosa* (Nees & Mart.) Barroso em povoamento não manejado. *Ciência Florestal*, 25 (3): 699-709.
- Savidge, R.A. (2000). Intrinsic regulation of cambial growth. *Journal of Plant Growth Regulation*, 20: 52–77. doi:10.1007/s003440010002
- Schöngart, J., Orthmannw, B., Hennenberg, K.J., Porembski, S., Worbes, M. (2006). Climate–growth relationships of tropical tree species in West Africa and their potential for climate reconstruction. *Global Change Biology*, 12: 1139–1150. doi: 10.1111/j.1365-2486.2006.01154.x
- Schöngart, J. (2008). Growth-Oriented Logging (GOL): A new concept towards sustainable forest management in Central Amazonian várzea floodplains. *Forest Ecology and Management*, 256: 46–58.
- Schulman, E. (1956). *Dendroclimatic changes in semiarid America*. University of Arizona Press, Tucson, Arizona. 142p.

- Sebbenn, A.M., Seoane, C.E.S., Kageyama, P.Y., Lacerda, C.M.B. (2001). Estrutura genética em populações de *Tabebuia cassinoides*: implicações para o manejo florestal e a conservação genética. *Revista do Instituto Florestal*, 13 (11): 99-113.
- Shang, C., Treitz, P., Caspersen, J., Jones, T. (2017). Estimating Stem Diameter Distributions in a Management Context for a Tolerant Hardwood Forest Using ALS Height and Intensity Data. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 43 (1): 79-94. DOI:10.1080/07038992.2017.1263152
- Silva, L.B., Teixeira, A., Alves, M., Elias, R.B., Silva, L. (2017). Tree age determination in the widespread woody plant invader *Pittosporum undulatum*. *Forest Ecology and Management*, 400: 457-467.
- Soliz-Gamboa, C. C., Rozendaal, D. M. A., Ceccantini, G., Angyalossy, V., Van Der Borg, K., Kuidema, P A. (2011). Evaluating the anual nature of juvenile rings in Bolivian tropical rainforest trees. *Trees*, 25: 17-27.
- Spathelf, P., Fleig, F.D., Vaccaro, S., Esber, L.M. (2000). Análise dendroecológica de *ocotea pulchella* nees et mart. ex nees (Canela lageana) na Serra Geral de Santa Maria, RS, Brasil. *Ciência Florestal*, 10 (1): 95-108.
- Swaine, M.D., Lieberman, D., Putz, F.E. (1987). *Journal of Tropical Ecology*, 3 (4): 359-366. DOI: 10.1017/S0266467400002339.
- Vasconcellos T. J., Da Cunha, M., Callado, C. H. (2016). A comparative study of cambium histology of *Ceiba speciosa* (A. St.-Hil.) Ravenna (Malvaceae) under urban pollution. *Environmental Science and Pollution Research*. DOI 10.1007/s11356-015-6012-3
- Young, A., Boyle, T., Brown, T. (1996). The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants *Tree*, 2 (1): 413-418.

6.8 Tabelas

Tabela 1. Lista dos indivíduos de *Ocotea catharinensis* analisados. Para cada indivíduo é apresentado o número de registro na Xiloteca Dra. Cecília Gonçalves Costa da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (HUENFw), a circunferência à altura do peito (CAP), o diâmetro à altura do peito (DAP), a altura estimada (Altura), a altitude estimada dos sítios de coleta (Altitude), o número de raios coletados (NR), o número de raios utilizados na dendrocronologia e o número de indivíduos utilizados em estudos anatômicos (A), de lesão cambial (LC), atividade cambial (AC) e dendrocronologia (DI).

Indivíduo	HUENFw	CAP	DAP	Altura	Altitude	NR	DR	A	LC	AC	DI
1	431	62.2	19.8	14.4	990	2	2	x	x	x	x
2	432	125.9	40.1	10.8	960	2	2	x	x	x	x
3	433	132.5	42.2	18.0	960	2	2	x	x	x	x
4	434	51.8	16.5	18.0	960	3	3			x	x
5	435	56.0	17.8	12.0	960	2	2				x
6	436	55.0	17.5	13.0	1000	4	4				x
7	437	31.4	10.0	10.8	790	2	2				x
8	438	117.8	37.5	18.0	790	2	2				x
9	439	46.4	14.8	12.6	790	2	2				x
10	440	31.7	10.1	10.5	790	4					
11	441	120.0	38.2	12.0	150	1	1				x
12	442	85.0	27.1	10.0	150	1	1				x
13	443	88.0	28.0	10.0	150	1	1				x
14	444	38.0	12.1	4.5	150	2	2				x
15	445	33.0	10.5	6.0	150	4	4				x
16	446	48.0	15.3	6.5	150	2	2				x
Total						36	32	3	3	4	15

Tabela 2. Estimativa de idade e incremento radial. Para cada indivíduo é apresentada a idade estimada pela contagem de anéis de crescimento (Idade), o diâmetro à altura do peito (DAP), o Índice pela razão Idade/DAP, a idade estimada pelo produto do valor médio do índice e o DAP (IED), a diferença entre a idade estimada pela contagem dos anéis de crescimento e a idade estimada pelo DAP (Erro), o incremento radial mínimo (IRMin), médio (IRM), máximo (IRMax) e o desvio padrão do incremento (IRD). Também são fornecidos os valores mediano, mínimo, médio, máximo e o desvio padrão para o conjunto total dos dados.

Indivíduo	Idade	DAP	Índice	IED	Erro	IRMin	IRM	IRMax	IRD
1	53	19.8	2.7	71	18	0.0	0.1	0.3	0.1
2	90	40.1	2.2	144	54	0.0	0.2	0.8	0.2
3	164	42.2	3.9	152	12	0.0	0.1	0.4	0.1
4	83	16.5	5.0	59	24	0.0	0.1	0.3	0.1
5	65	17.8	3.6	64	1	0.0	0.1	0.5	0.1
6	71	17.5	4.1	63	8	0.0	0.1	0.5	0.1
7	70	10.0	7.0	36	34	0.0	0.1	0.1	0.0
8	71	37.5	1.9	135	64	0.0	0.1	0.2	0.0
9	72	14.8	4.9	53	19	0.0	0.1	0.2	0.0
11	96	38.2	2.5	138	42	0.0	0.1	0.6	0.1
12	93	27.1	3.4	97	4	0.0	0.1	0.5	0.1
13	83	28.0	3.0	101	18	0.0	0.1	0.4	0.1
14	41	12.1	3.4	44	3	0.0	0.1	0.3	0.1
15	42	10.5	4.0	38	4	0.0	0.1	0.3	0.1
16	40	15.3	2.6	55	15	0.0	0.2	0.7	0.1
Mediana	71.0	17.8	3.4	64.2	17.9				
Mínima	40.0	10.0	1.9	36.0	0.8		0.0037		
Média	75.6	23.2	3.6	83.4	21.3		0.1140		
Máxima	164.0	42.2	7.0	151.9	64.0		0.7794		
Desvio Padrão	30.7	11.4	1.3	41.1	19.2		0.0372		

6.9 Figuras

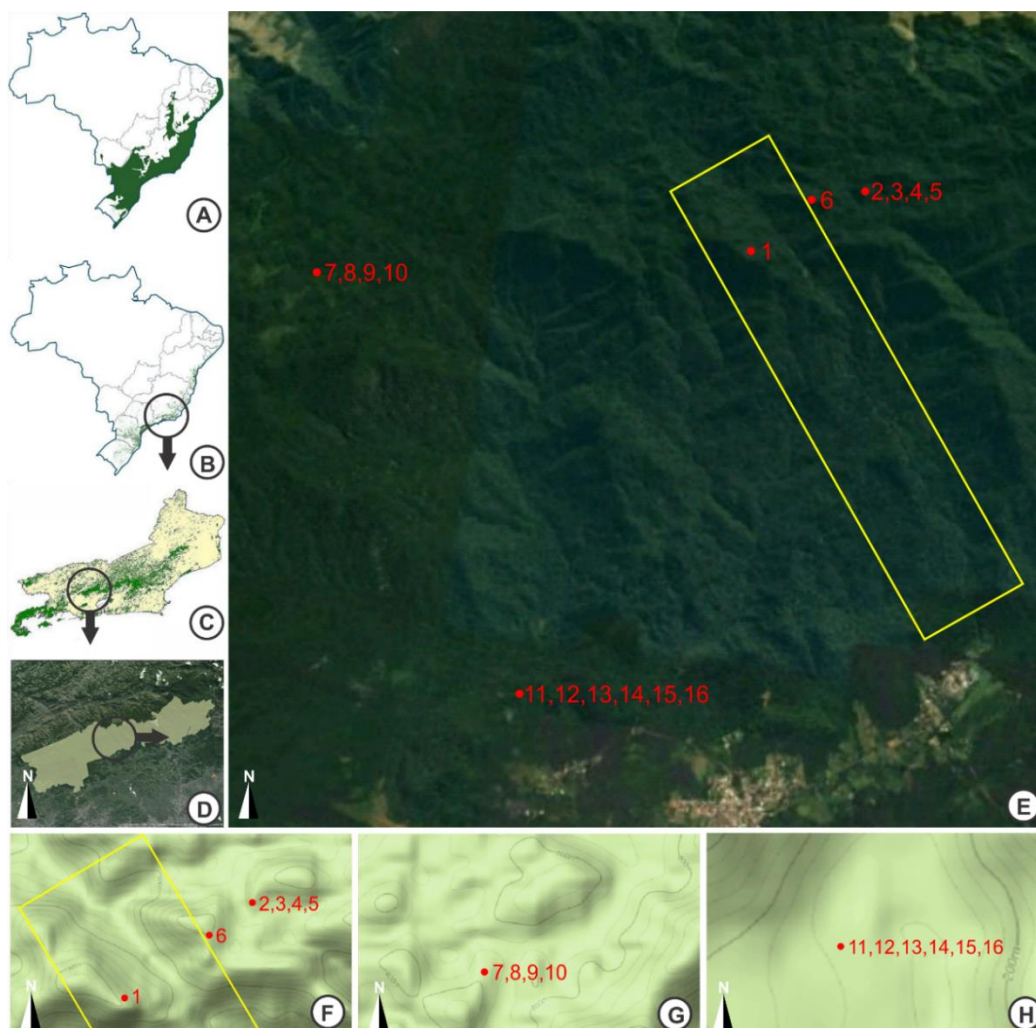


Figura 1. Área de estudo. **A:** Representação da abrangência original da Mata Atlântica. **B:** Representação dos remanescentes de Mata Atlântica atuais. **C:** Representação dos remanescentes de Mata Atlântica do estado do Rio de Janeiro. **D:** Reserva Biológica do Tinguá. **E:** Imagem de satélite da REBIO do Tinguá com detalhe dos 5 pontos de coleta (pontos vermelhos), com o número dos indivíduos coletados em cada ponto e detalhe (amarelo) da localização do módulo PPBio-ma da REBIO Tinguá. **F:** Mapa topográfico dos sítios de coleta localizados entre 960 a 1000 m de altitude, com detalhe (amarelo) do módulo PPBio-ma da REBIO Tinguá. **G:** Mapa topográfico do sítio de coleta localizado a 790 m de altitude. **H:** Mapa topográfico do sítio de coleta localizado a 150 m de altitude.

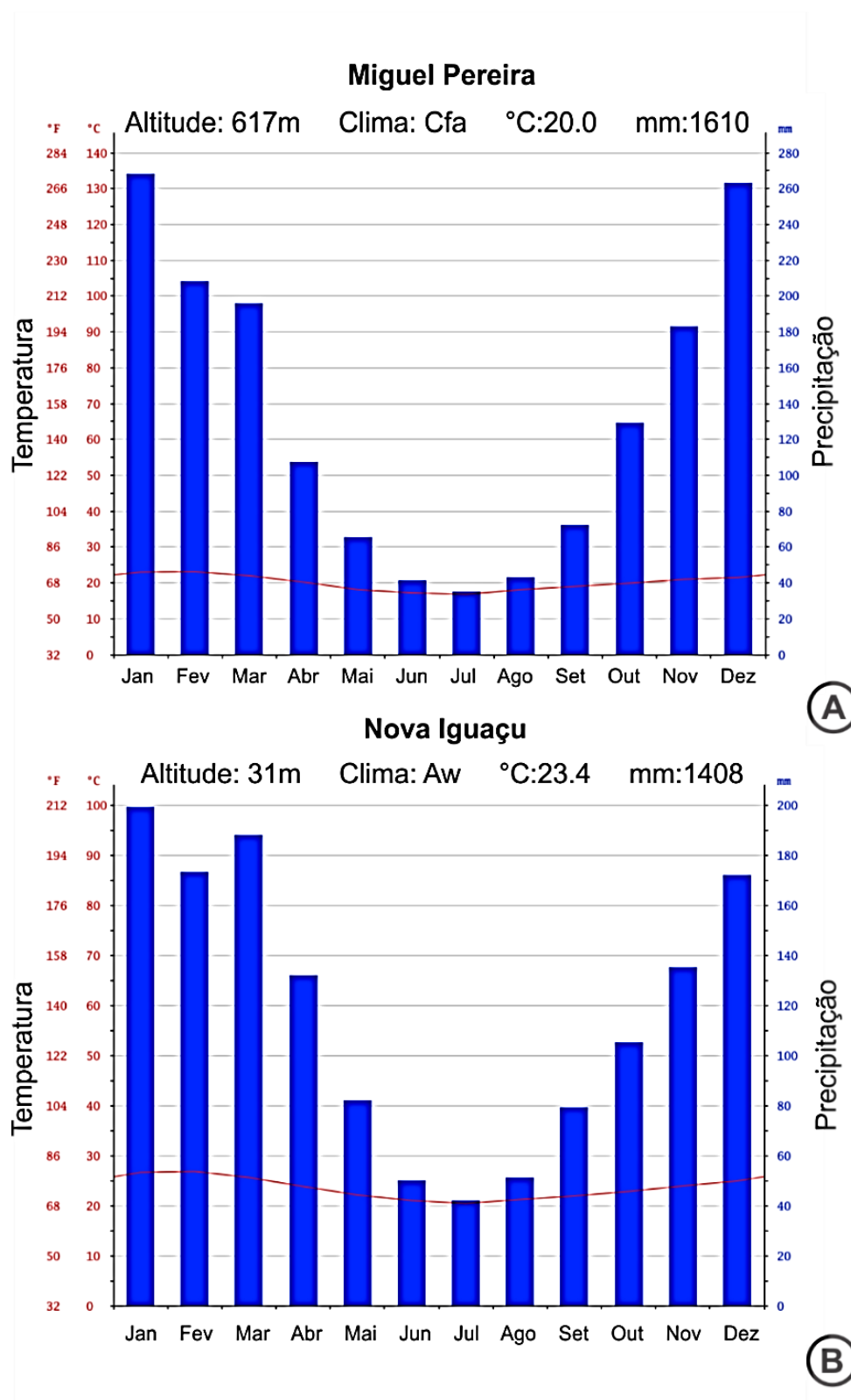


Figura 2. Climograma dos Municípios referentes às áreas de coleta para o período de 1982 a 2012 com as médias mensais e a média anual para temperatura e precipitação. **A:** Climograma do município de Miguel Pereira. **B:** Climograma do município de Nova Iguaçu. Fonte: <http://pt.climate-data.org/>.

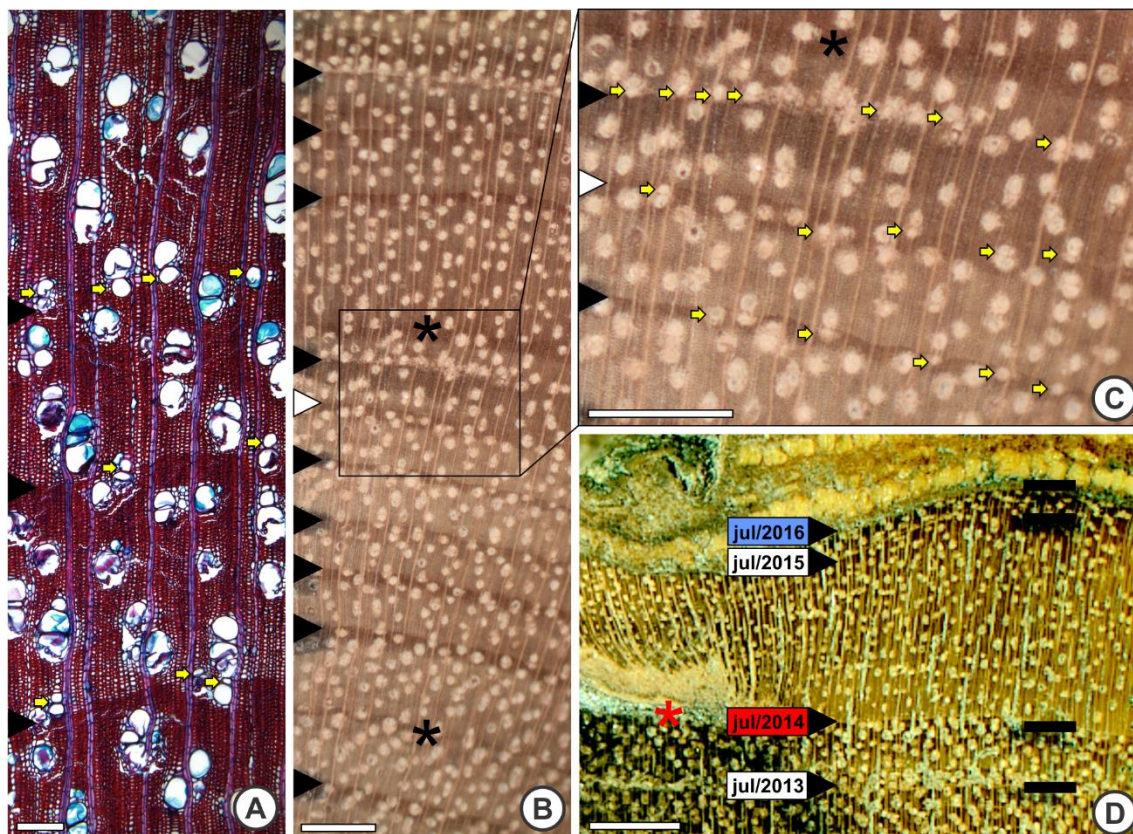


Figura 3. Marcadores anatômicos dos anéis de crescimento de *Ocotea catharinensis*. **A:** Seção transversal em microscopia óptica evidenciando os limites dos anéis de crescimento (ponta de seta preta), com detalhe dos vasos de menor diâmetro (seta amarela), barra=200 μ m. **B:** Seção transversal em Microscópio Estereocópio evidenciando os limites dos anéis de crescimento (ponta de seta preta), com detalhe de anel de crescimento incompleto (ponta de seta branca) e falsos anéis (*), barra=10 mm. **C:** Detalhe dos anéis de crescimento (ponta de seta preta), anel de crescimento incompleto (ponta de seta branca) e falsos anéis (*), evidenciando os vasos de menor diâmetro (seta amarela), barra=10 mm. **D:** Formação anual do anel de crescimento com detalhe da lesão cambial (*), ano da lesão (vermelho) e ano da coleta (azul), barra=20 mm.

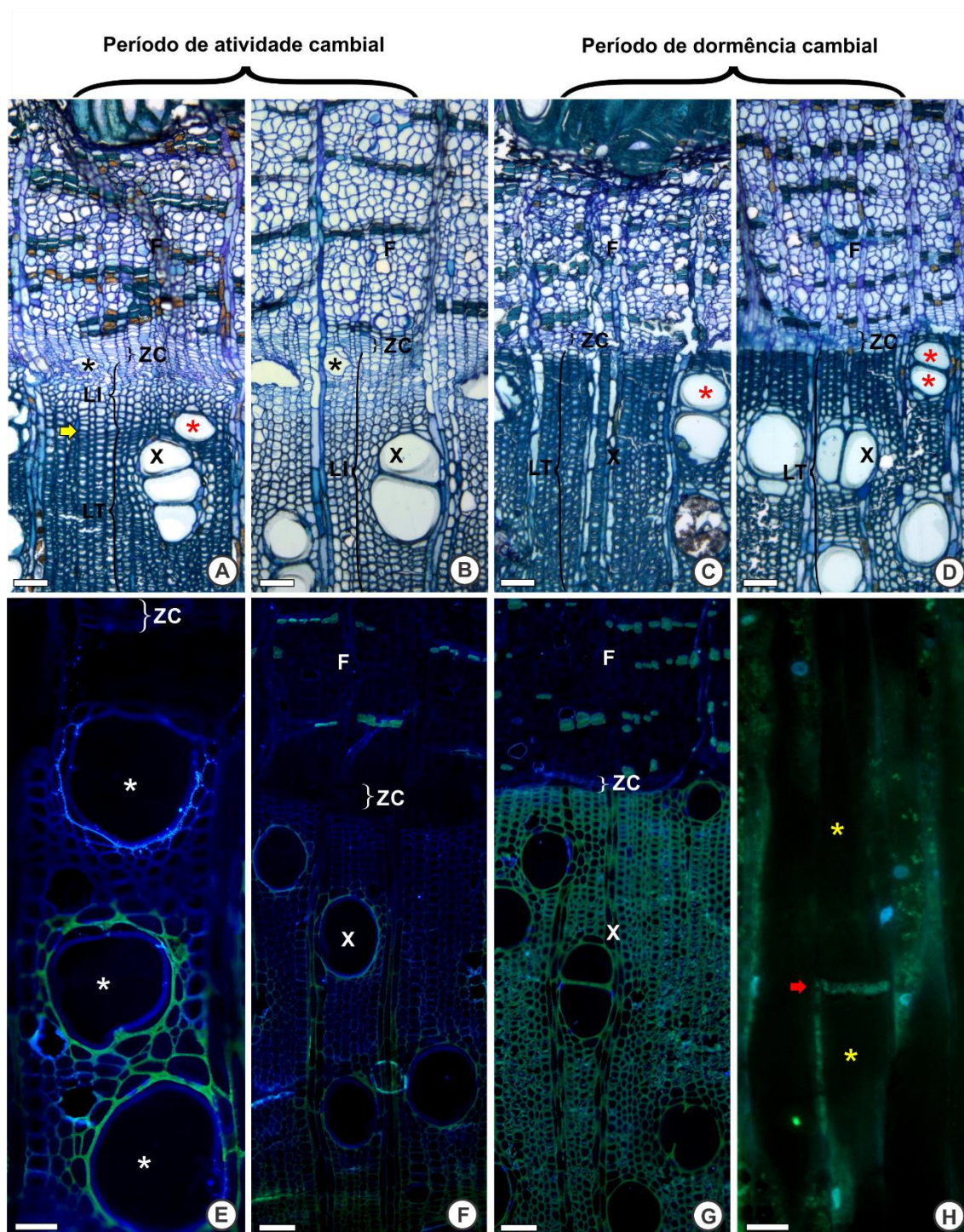


Figura 4. Atividade e dormência cambial de *Ocotea catharinensis*. **A:** Seção transversal em microscopia óptica de campo claro de amostra coletada no verão, com detalhe da formação do limite do anel de crescimento entre o lenho tardio e o lenho inicial (seta amarela), barra=200 μm . **B:** Seção transversal em microscopia óptica de campo claro de amostra coletada no outono, barra=200 μm . **C:** Seção transversal em microscopia óptica de campo claro de amostra coletada no inverno, barra=200 μm . **D:** Seção transversal em microscopia óptica de campo claro de amostra coletada na primavera, barra=200 μm . **E:** Seção transversal com elementos de vaso em processo de lignificação (*) durante verão e outono barra=20 μm . **F:** Seção transversal de

xilema em processo de lignificação durante verão e outono, barra=200 μm . **G**: Seção transversal de xilema totalmente lignificado durante o período de dormência do câmbio (inverno e primavera) barra=200 μm . **H**: Seção longitudinal radial de floema com detalhe da formação de tampão de calose (seta vermelha) na placa crivada entre dois elementos de tubo crivado (*) durante o período de dormência cambial, barra=20 μm . **Legenda**: F: floema, LI: lenho inicial, LT: lenho tardio, X: xilema, ZC: zona cambial, Asterisco preto: elementos de vaso em processo de formação, Asterisco vermelho: elementos de vaso de menor diâmetro, típicos do lenho tardio.

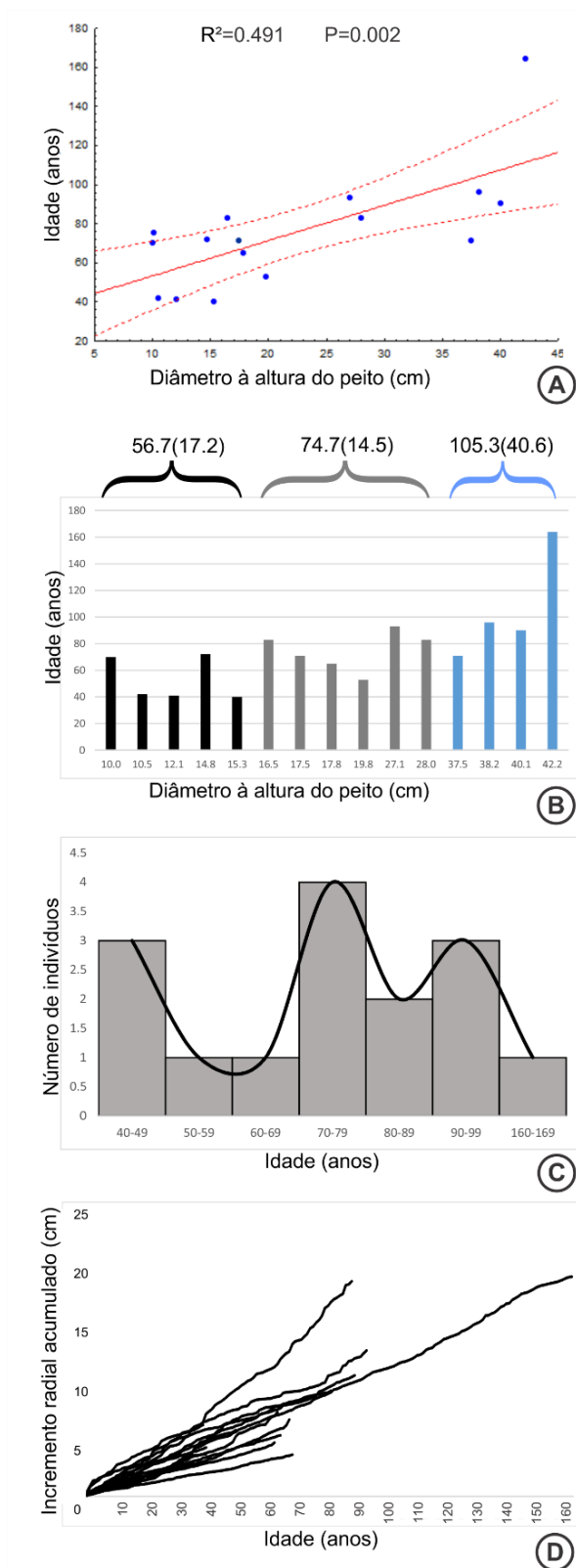


Figura 5. Análise etária. **A:** Correlação entre idade e diâmetro à altura do peito (DAP). **B:** Diagrama de classes de idade em função do DAP com média e (desvio padrão) para cada classe. **C:** Diagrama de classes de idade em função do número de indivíduos com picos em intervalos de 20 a 30 anos. **D:** Incremento radial acumulado por ano para cada indivíduo analisado.

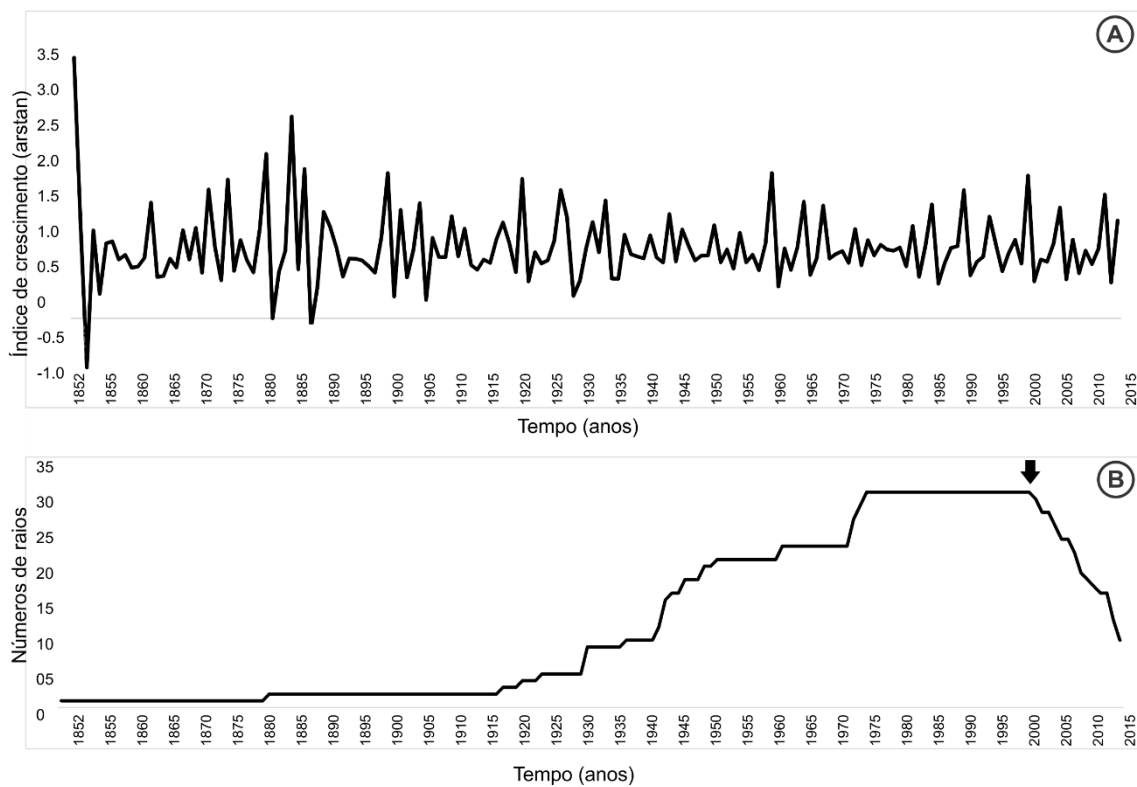


Figura 6. Cronologia de *Ocotea catharinensis*. **A:** Cronologia Arstan obtida para o período de 1852 a 2015. **B:** Número de raios utilizados na construção da cronologia em função do tempo, com detalhe do decréscimo de raios provocados pela exclusão de trechos fragmentados nas amostras (seta).

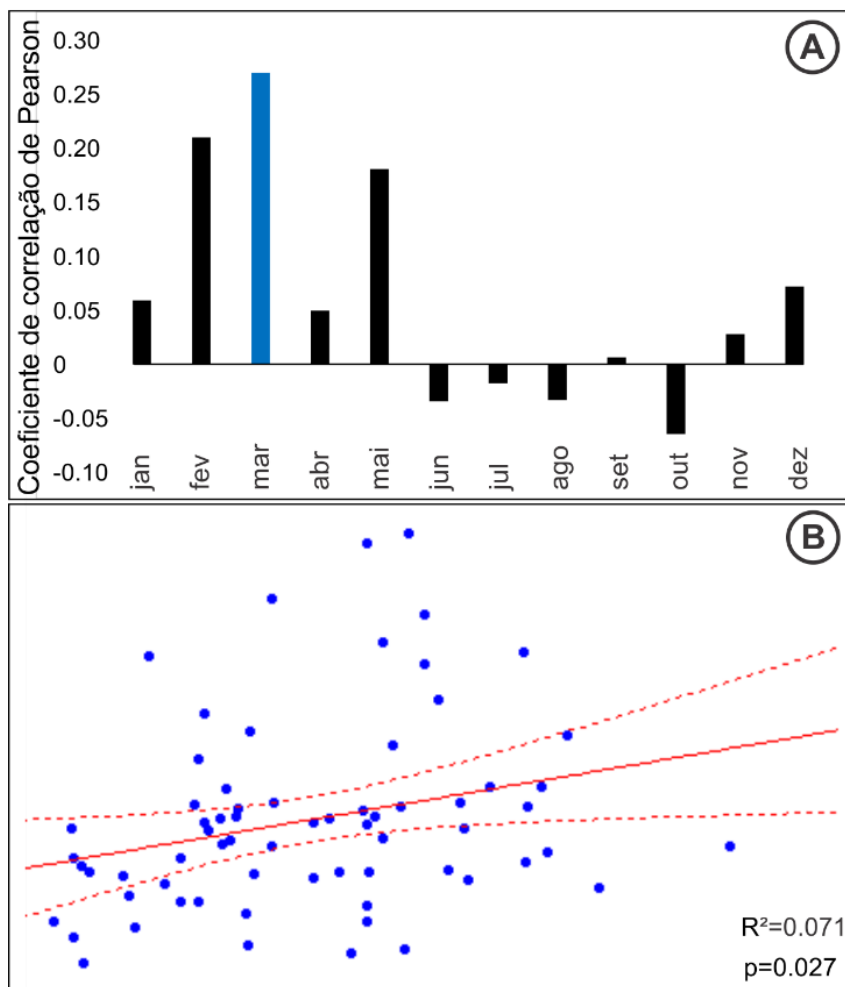


Figura 7. Relação entre cronologia e clima. **A:** Diagrama de correlação entre a cronologia arstan e a precipitação média mensal para o período de 1948 a 2015, $p \leq 0.05$ (barra azul). **B:** Correlação entre a precipitação mensal de março e a cronologia arstan.

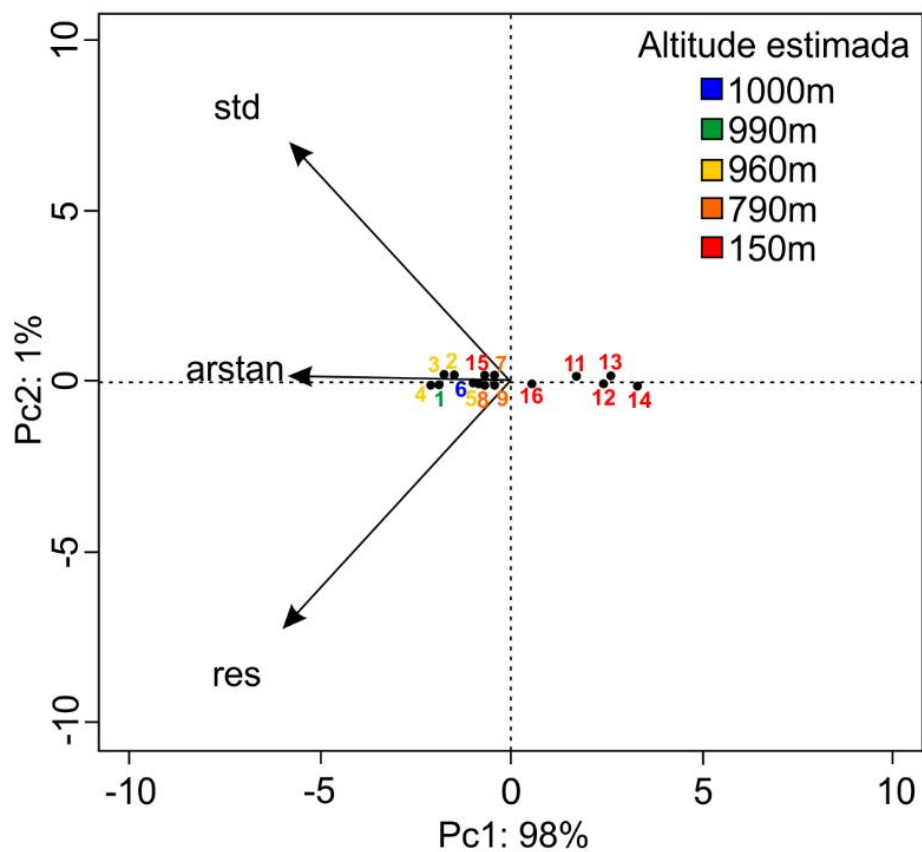


Figura 8. Análise de Componentes Principais entre a correlação da série de medidas de cada indivíduo com os três índices de crescimento obtidos pelo programa Arstan. Os indivíduos estão representados pelas cores correspondentes à altitude do sítio de coleta.

7- CONSIDERAÇÕES FINAIS

As mudanças microclimáticas provocadas pelos efeitos de borda, como aumento de exposição à luz, aumento da temperatura do ar e da velocidade dos ventos, redução da umidade do solo e aumento no déficit de pressão de vapor, aceleram as taxas de evapotranspiração da comunidade vegetal. As árvores são sensíveis às variações de temperatura, de luminosidade, de umidade do solo e do ar, pois o estresse hídrico causado pela dessecação pode provocar a formação de bolhas de ar no tecido condutor interrompendo o fluxo hídrico. O estresse hídrico é uma das maiores causas de mortalidade das árvores em bordas florestais. Porém as árvores que sobrevivem aos efeitos de borda contornam este problema com ajustes estruturais no tecido condutor. De forma geral, as árvores expostas à dessecação da borda investem em maiores porcentagens de parênquima, pois a capacidade de armazenamento de água neste tecido e sua liberação na corrente de transpiração é um mecanismo importante na manutenção do fluxo hídrico no xilema. Em contrapartida, as árvores do interior florestal investem na porcentagem de fibras, células responsáveis principalmente pela sustentação mecânica, o que reflete o estado de competição por luz entre as árvores de florestas maduras e sem perturbações antrópicas. Além disso, os tipos de arranjo xilemático das espécies, baseados na distribuição do parênquima, podem apresentar diferentes respostas às mudanças microclimáticas da borda. As espécies com parênquima axial paratraqueal (PPP) possuem vasos de maior diâmetro e mais curtos, sendo mais vulneráveis à formação de bolhas de ar, portanto, estas espécies investem em maior frequência de vasos em condições de estresse como na borda florestal, e dessa forma garantem o fluxo hídrico. Por outro lado, as espécies com parênquima axial apotraqueal (PAP) possuem menor frequência de vasos na borda florestal, pois possuem elementos de vaso menos vulneráveis e investem em outros tecidos, como na frequência de raios. Desta forma, os ajustes nos arranjos xilemáticos, em situação de estresse, variam em dois eixos ortogonais, sendo o primário relacionado ao tamanho e número de vasos, refletindo a condutância em relação à segurança hidráulica (espécies PPP), e o segundo eixo relacionado ao investimento em diferentes tipos de tecidos, cuja relação com a condutividade hidráulica precisa ser mais bem estudada (espécies PAP).

Os efeitos de borda provocam alterações não só na estrutura anatômica do xilema das espécies que sobrevivem nas bordas florestais, mas também podem provocar mudanças na dinâmica de crescimento das árvores. O crescimento secundário das

árvores é determinado pela atividade do câmbio, que está associada tanto aos fatores genéticos e fisiológicos, quanto às condições ambientais. As árvores que crescem na borda apresentam o câmbio ativo por um período maior de tempo ou a reativação do câmbio ocorre de forma anterior ao interior da floresta. A relação entre os efeitos de borda e as mudanças no tempo de atividade do câmbio ainda não são muito claras, porém, alguns fatores comuns às bordas florestais, como aumento de temperatura do ar e aumento da incidência luminosa podem alterar o tempo de atividade do câmbio. O aumento da temperatura induz a reativação cambial nas regiões temperadas, de forma que períodos mais prolongados de altas temperaturas mantem o câmbio ativo por mais tempo. Em espécies tropicais, a relação entre a temperatura e o crescimento é pouco abordada, pois a variação de temperatura nos trópicos é menor que nas regiões temperadas. Porém neste trabalho, a temperatura é indicada como um possível fator que modifica o tempo de atividade cambial por se tratar de regiões ecologicamente alteradas pelos efeitos de borda. Além da temperatura, o tempo de exposição à luz exerce uma forte influência no crescimento radial vegetal. Portanto, as árvores da borda competem menos por luz que as árvores do interior e a maior intensidade luminosa na borda pode estar contribuindo para o aumento do tempo de duração da atividade cambial. Quanto maior o período de atividade do câmbio maior também será a produção de madeira, o que explica o aumento das taxas de incremento radial nas áreas de borda. Na borda, a plasticidade fenotípica do incremento radial médio foi menor que no interior da floresta, ou seja, houve uma redução da capacidade deste atributo variar em resposta às condições ambientais no indivíduo analisado. O presente estudo também mostra que espécies com anéis distintos e crescimento anual podem não ter potencial para estudos dendrocronológicos.

Além dos efeitos de borda, a fragmentação florestal e redução de hábitat podem levar algumas espécies ao risco de extinção, como ocorre com *O. catharinensis*. Estudos de genética de populações apontam a população de *O. catharinensis* da REBIO do Tinguá como a população mais diversa em termos genéticos. Esta diversidade pode estar associada à longevidade que estas árvores podem alcançar, podendo ocorrer indivíduos centenários. Os resultados aqui obtidos sugerem que o amadurecimento reprodutivo de *O. catharinensis* pode ser alcançado por volta dos 20 a 30 anos de idade, desta forma, as árvores permanecem na população por duas, três ou até mesmo quatro gerações e contribuem na troca de gametas com outros indivíduos da população. Vale ressaltar, que as árvores mais velhas não são necessariamente as de maior diâmetro, pois

não é possível estimar a idade pelo diâmetro nesta espécie. O crescimento da espécie é anual e ocorre de forma sazonal, com período de atividade cambial tendo início no verão, quando as taxas pluviométricas são maiores, e permanecendo até o outono. O aumento da precipitação no início do outono mantém o câmbio ativo por mais tempo, resultando na formação de um anel de crescimento mais largo. Em consequência disto, a cronologia obtida para a espécie foi positivamente correlacionada com a precipitação média de março, pois quanto maior a disponibilidade hídrica, maior também será a taxa de divisão celular e o tamanho dos elementos celulares resultantes da atividade do câmbio. A longevidade de *O catharinensis*, bem como seu potencial para estudos dendrocronológicos indica esta espécie para elaboração de cronologias centenárias, possibilitando um resgate da relação da população com a precipitação ao longo do processo histórico de exploração da Mata Atlântica.

8- CONCLUSÃO GERAL

A característica anatômica da madeira que mais variou significativamente entre as áreas foi a porcentagem de parênquima axial, sendo maior nos indivíduos da borda. O aumento deste tecido pode estar relacionado à sua função de armazenamento de água e manutenção do fluxo hídrico nestas áreas sujeitas à maior dessecação. Os arranjos xilemáticos baseados na distribuição do parênquima axial apresentaram diferentes tendências nas áreas de borda. As espécies PPP apresentaram maior frequência de vasos na borda, enquanto que, nas espécies PAP menor frequência de vasos. Este resultado mostra que as espécies podem ter diferentes estratégias em relação ao aumento da segurança hidráulica. Além disso, o câmbio dos indivíduos da borda permanece ativo por um período maior de tempo, provavelmente porque o câmbio é sensível às alterações microclimáticas da borda, como aumento de temperatura e da incidência luminosa. O prolongamento da atividade cambial nas árvores da borda resulta em um incremento radial médio maior que nas árvores de interior, demonstrando que os efeitos de borda aumentam o crescimento radial das espécies estudadas. A espécie ameaçada *O. catharinensis* possui potencial para a construção de cronologias centenárias baseadas nas séries de medidas dos anéis de crescimento. Os anéis de crescimento são distintos e sincrônicos e são produzidos durante o verão e o outono, quando o câmbio está ativo. A formação dos anéis de crescimento de *O. catharinensis* é influenciada pela disponibilidade hídrica e a precipitação do início do outono é determinante no tempo de encerramento das atividades do câmbio, influenciando a largura do anel de crescimento.

9-REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aubin, I., Munson, A.D., Cardou, F., Burton, P.J., Isabel, N., Pedlar, J.H., ... McKenney, D. (2016). Traits to stay, traits to move: a review of functional traits to assess sensitivity and adaptive capacity of temperate and boreal trees to climate change. *Environmental Reviews*, 24: 1–23. doi: 10.1139/er-2015-0072
- Alvares, C. A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., Gonçalves, J.L.M., Sparovek, G. (2013). Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, 22 (6): 711–728.
- Alves, E.S., Angyalossy-Alfonso, V. (2000). Ecological trends in the wood anatomy of some brazilian species. 1. Growth rings and vessels. *IAWA Journal*, 21 (1): 3-30.
- Alves, E.S., Angyalossy-Alfonso, V. (2002). Ecological trends in the wood anatomy of some brazilian species. 2. Axial parenchyma, rays and fibres *IAWA Journal*, 23 (4): 391– 418.
- Arber, A. (1941). Tercentenary of Nehemiah Grew (1641-1712). *Nature*, 147: 630-632.
- Assahira, C., Piedade, M.T.F., Trumbore, S.E., Wittmann, F., Cintra, B.B.L., Batista, E.S., Resende, A.F., Schöngart, J. (2017). Tree mortality of a flood-adapted species in response of hydrographic changes caused by an Amazonian river dam. *Forest Ecology and Management*, 396: 113–123. doi.org/10.1016/j.foreco.2017.04.016
- Baas, P., Schweingruber, F.H. (1987). Ecological trends in the wood anatomy of trees, shrubs and climbers From Europe. *IAWA Journal*, 8: 245-274. doi: 10.1163/22941932-90001053
- Baas, P. (1973). The wood anatomical range in *Ilex* (Aquifoliaceae) and its ecological and phylogenetic significance. *Blumea*, 21: 193-258.
- Baas, P., Beeckman, H., Čufar, K., De Micco, V. (2016). Functional Traits in Wood Anatomy. *IAWA Journal*, 37 (2): 124-126.
- Bächtold, B.A., Melo Júnior, J.C.F. (2015). Plasticidade morfológica de *Calophyllum brasiliense* Camb. (Calophyllaceae) em duas formações de restinga no sul do Brasil. *Acta Biológica Catarinense*, 2 (2): 21-32.
- Bailey, I.W. (1920). The cambium and its derivative tissues III. A reconnaissance of cytological phenomena in the cambium. *American Journal of Botany*, 7 (10): 417-434.

- Barros, C.F.; Marcon-Ferreira, M. L.; Callado, H.C.; Lima, H.R.P.; Da Cunha, M.; Marquete, O.; Costa, C.G. (2006). Tendências ecológicas na anatomia ecológicas da madeira de espécies da comunidade arbórea da Reserva Biológica de Poço das Antas, Rio de Janeiro, Brasil. *Rodriguésia*, 57: 443-460.
- Beauclair, M.D.O. (2010). Produção de carvão e mudanças na paisagem do Maciço da Pedra Branca, Rio de Janeiro, RJ. Dissertação de Mestrado - Pontifícia Universidade Católica do Rio de Janeiro.
- Beeckman, H. (2016). Wood anatomy and trait-based ecology. *IAWA Journal*, 37: 127-151. doi: 10.1163/22941932-20160127
- Boni, R., Novelli, F.Z., Silva, A.G. (2009). Um alerta para os riscos de bioinvasão de jaqueiras, *Artocarpus heterophyllus* Lam., na Reserva Biológica Paulo Fraga Rodrigues, antiga Reserva Biológica Duas Bocas, no Espírito Santo, Sudeste do Brasil. *Natureza on line*, 7 (1): 51- 55.
- Bosio, F., Soffiatti, P., Boeger, M.R.T. (2010). Ecological wood anatomy of *Miconia sellowiana* (Melastomataceae) in three vegetation types of Paraná state, Brazil. *IAWA Journal*, 31 (2): 179–190.
- Brandes, A. F. N.; Lisi, C. S.; Barros, C. F. (2011). Dendrochronology of lianas of the Leguminosae family from the Atlantic Forest, Brazil. *Trees*, 25: 133-144.
- Brandes, A.F.N., Lisi, C.S., Silva, L.D.S.A.B. Rajput, K.S., Barros, C.F. (2015) Seasonal cambial activity and wood formation in trees and lianas of Leguminosae growing in the Atlantic Forest: a comparative study. *Botany*, 93: 211–220. doi.org/10.1139/cjb-2014-0198
- Brodersen, C.R., & McElrone, A.J. (2013). Maintenance of xylem network transport capacity: a review of embolism repair in vascular plants. *Frontiers in Plant Science*, 108: 1-11. doi: 10.3389/fpls.2013.00108
- Brooks, T.M., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B., Rylands, A.B., Konstant, W.R., Flick, P., pilgrim, J., Oldfield, S., Magin, G., Hilton-Taylor, C. (2002). Habitat loss and extinction in the Hotspots of biodiversity. *Conservation Biology*, 16 (4): 909-923.
- Cabral, D. C. (2004). Produtores rurais e indústria madeireira no Rio de Janeiro do final do século XVIII: evidências empíricas para a região do Vale do Macacu . *Ambiente & Sociedade*, 7. Disponível em:<<http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=31770208>> ISSN 1414-753X

- Callado, C. H.; Pugialli, H. R. P.; Costa, C. G.; Cunha, M.; Marquete, O.; Barros, C. F. (1997). Anatomia do lenho de espécies da Mata Atlântica: interpretação ecológica e indicações para aproveitamento. In: Lima, H. C. & Guedes-Bruni, R. R. (Eds.). Serra de Macaé de Cima: diversidade florística e conservação em Mata Atlântica. p. 251-274.
- Callado C.H., Neto, S.J.S., Scarano, F.R., Barros, C.F., 4 Costa, C.G. (2001). Anatomical features of growth rings in flood-prone trees of the Atlantic Rain Forest in Rio de Janeiro, Brazil. *IAWA Journal*, Vol. 22 (1), 2001: 29– 42.
- Callado, H. C.; Guimarães, R. C. (2010). Estudo dos anéis de crescimento de *Schizolobium parahyba* (Leguminosae: Caesalpinioideae) após episódio de mortalidade em Ilha Grande, Rio de Janeiro. *Revista Brasileira de Botânica* 33: 85-91.
- Callado, C.H., Vasconcellos, T. J., Costa, M.S., Barros, C.F., Roig, F. A., Tomazello-Filho, M. (2014). Studies on cambial activity: advances and challenges in the knowledge of growth dynamics of Brazilian woody species. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* (2014) 86 (1): 277-283. doi.org/10.1590/0001-3765201320130033.
- Campbell, G., Rabelo, G. R., Da Cunha, M. (2016). Ecological significance of wood anatomy of *Alseis pickelii* Pilg. & Schmale (Rubiaceae) in a Tropical Dry Forest. *Acta Botanica Brasilica*, 30 (1): 124-130. doi: 10.1590/0102-33062015abb0267
- Cardoso M.A., Provan J., Powell W., Ferreira P.C.G., De Oliveira, D.E. (1998). High genetic differentiation among remnant populations of the endangered *Caesalpinia echinata* Lam. (Leguminosae - Caesalpinioideae). *Molecular Ecology*, 7: 601–608.
- Carlquist, S. (1975). *Ecological strategies of xylem evolution*. Berkeley, University of California Press.
- Carlquist, S. (1977). Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *American Journal of Botany*, 64: 887-896.
- Carlquist, S. (1988). *Comparative wood anatomy: Systematic, Ecological and Evolutionary Aspects of Dicotyledon Wood*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York London Paris Tokyo. p. 5-6.
- Carlquist, S. (2015). Living cells in wood. 1. Absence, scarcity and histology of axial parenchyma as keys to function. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 177, 291–321. doi: 10.1111/boj.12247

- Carvalho, P. E. (2003). Espécies arbóreas brasileiras. Brasília: Embrapa Informações Tecnológicas, p. 719-725.
- Castellucci Júnior, W. (2015). Histórias conectadas por mares revoltos: uma história da caça de baleias nos Estados Unidos e no Brasil (1750-1850). *Revista de História Comparada*, 9 (1): 88-118.
- CNCFlora. *Ocotea catharinensis* in Lista Vermelha da flora brasileira versão 2012.2 Centro Nacional de Conservação da Flora. Disponível em <"http://cncflora.jbrj.gov.br/portal/pt-br/profile/Ocotea_catharinensis">. Acesso em 2 dezembro 2017.
- Costa, M.S., Vasconcellos, T.J., Barros, C.F., Callado, C.H. (2013). Does growth rhythm of a widespread species change in distinct growth sites? *IAWAI Journal* 34 (4): 498-509. DOI 10.1163/22941932-00000040
- Coster, C. (1923). Lauberneuerung und andere periodische Lebensprozesse in dem trockenen Monsun-Gebiet Ost-Java's. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg*, 33: 117-188.
- Dean, W.J. (1996). A ferro e fogo: a história e a devastação da Mata Atlântica brasileira. Companhia das Letras, Rio de Janeiro.
- Denardi, L., Marchiori, J.N.C. (2005). Ecological wood anatomy of *Blepharocalyx salicifolius* (H. B. K.) Berg. *Ciência Florestal*, 15 (2): 119-127.
- Dergachev, V. A.; Vasiliev, S. S.; Sementsov, A. A., Zaitseva, G. I.; Chugunov, K. A.; Sljusarenko, I. J. (2001). Dendrochronology and Radiocarbon Dating Methods in Archaeological Studies of Scythian Sites. *Radiocarbon*, 43:417-424.
- Dünisch, O., Montóia, V.R., Bauch, J. (2003). Dendroecological investigations on *Swietenia macrophylla* King and *Cedrela odorata* L. (Meliaceae) in the central Amazon. *Trees*, 17: 244–250. DOI 10.1007/s00468-002-0230-2
- Enquist, B. J.; Leffler, A. J. (2001). Long-term tree ring chronologies from sympatric tropical dry-forest trees: individualistic responses to climatic variation. *Journal of Tropical Ecology*, 17: 41-60.
- Escamez, S., Tuominen, H. (2014). Programmes of cell death and autolysis in tracheary elements: when a suicidal cell arranges its own corpse removal. *Journal of Experimental Botany*. doi:10.1093/jxb/eru057.
- Espíndola, M.B., Bechara, F.C., Bazzo, M.S., Reis, A. (2005). Recuperação ambiental e contaminação biológica: aspectos ecológicos e legais *Biotemas*, 18 (1): 27 – 38.

- Fallour-Rubio, D.; Guibal, F.; Klein, E. K.; Bariteau, M.; Lefèvre, F. (2009). Rapid changes in plasticity across generations within an expanding cedar forest. *Journal Compilation European Society For Evolutionary Biology*, 22: 553–563.
- Ferrel, G. T. (1980). Growth of white firs defoliated by Modoc budworm in northeastern California. Forest Service, Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station, Berkely, California.
- Fichtler, E. (2017). Dendroclimatology using tropical broad-leaved tree species – A review. *Erdkunde*, 71 (1). doi.org/10.3112/erdkunde.2017.01.01
- Fonti, P., Arx, G., García-González, I., Eilmann, B., Sass-Klaassen, U., Gärtner, H., & Eckstein, D. (2010). Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings. *New Phytologist*, 185: 42-53. doi:
- Fundação SOS Mata Atlântica (2016). Relatório Anual da Mata Atlântica. Disponível em: https://www.sosma.org.br/wp-content/uploads/2013/05/AF_RA_SOSMA_2016_web.pdf. Acesso em: 03 de outubro de 2017.
- Galindo-Leal, C., Câmara, E. (2005). Status do hotspot Mata Atlântica: uma síntese. In C. Galindo-Leal & E. Rodrigues (Eds.). *Mata Atlântica: Biodiversidade, Ameaças e Perspectivas* (pp. 03-11). São Paulo, BR: Fundação SOS Mata Atlântica Conservação Internacional.10.1111/j.1469-8137.2009.03030.x~
- Gaspar M.D., Deblasis, P., Fish, S.K., Fish, P.R. (2008). Sambaqui (shell mound) societies of coastal Brazil. In: Silverman, E., Isbell, W.H. (Eds.). *Handbook of South American archaeology*. Springer, New York, p. 319–338.
- Gianoli, E., Valladares, F. (2012). Studying phenotypic plasticity: the advantages of a broad approach. *Biological Journal of the Linnean Society*, 105: 1–7. doi: 10.1111/j.1095-8312.2011.01793.x
- Giardino, J. R.; Shroder, Jr., J. F.; Lawson, M. P. (1984). Tree-ring analysis of movement of a rock-glacier complex on Mount Mestas, Colorado, U.S.A. *Arctic and Alpine Research*, 16: 299-309 .
- Gratani L. (2014). Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. *Advance in Botany*, article ID 208747, 1-17. doi: 10.1155/2014/208747
- Haddad, N.M., Brudvig, L.A., Clobert, J., Davies, K.F., Gonzalez, A., Holt, R.D., ... Townshend, J.R. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on earth's ecosystems. *Science Advances*, 20, 1-9. doi: 10.1126/sciadv.1500052

- Heinsdijk, D.; Macedo, J.G.; Andel, S., Ascoly, R.B. (1965). A floresta do norte do Espírito Santo. Boletim do Setor de Inventário Florestal, 7: 1-69.
- Hughes, M. K.; Kelly, P. M.; Pilcher, J. R.; Lamarche, Jr, V. C. (1982). Climate from Tree Rings. Cambridge University Press, Cambridge. 223 p.
- IAWA Committee (1989). IAWA list of microscopic feature for hardwood identification. IAWA Journal, 10, 219-332. doi: 10.1163/22941932-90000496
- IBAMA (2006). Plano de manejo Rebio Tinguá. MMA/IBAMA, Brasília, BR.
- Kim, Y.S., Funada, R. Singh, A.P. (2016). Secondary. Xylem Biology: Origins, Functions, and Applications. Academic Press, 416 p.
- Köppen W, Geiger R. (1928). Klimate der Erde. [map] Gotha: Verlag Justus Perthes. Wall-map 150cmx200cm.
- Kottek, M., Grieser, J., Beck, C., Rudolf, B., Rubel, F. (2006). World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated. Meteorologische Zeitschrift, 15 (3): 259-263.
- Krabel, D., Bodson, M., Eschrich, W. (1994). Seasonal Changes in the Cambium of Trees. I. Sucrose Content in *Thuja occidentalis*. Botanica Acta, 107: 54-59.
- Lachaud, S., Catesson, A.M., Bonnemain, J.L. (1999) Structure and functions of the vascular cambium. C R Acad Sci 322: 633–650. doi:10.1016/S0764-4469(99)80103-6
- Larson, P.R. (1994). The vascular cambium: development and structure. Springer series in wood science. Springer-Verlag, Universidade de Minnesota, 725p.
- Latorraca, J.V.F., Souza, M.T., Augusto, L.D.S., Silva, B., Ramos, L.M.A. (2015). Dendrocronologia de árvores de *Schizolobium parahyba* (Vell.) S. F. Blake de ocorrência na Rebio De Tinguá-RJ. Revista Árvore, 39 (2): 385-394. doi.org/10.1590/0100-67622015000200018
- Laurance, W.F., Delamônica, P., Laurance, S.G., Vasconcelos, H.L., & Lovejoy, T.E. (2000). Rainforest fragmentation kills big trees. Nature, 404: 836. doi: 10.1038/35009032
- Levai, L.F., Souza, V.M. (2009). Memórias de sangue: A história da caça à baleia no Litoral Paraibano. Revista Brasileira do Direito Animal, 4 (5): 269-292.
- Lima, R., Oliveira, P.L., Rodrigues, L.R. (2009). Anatomia do lenho de *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong (Leguminosae-Mimosoideae) ocorrente em dois ambientes. Revista Brasileira de Botânica, 32 (2): 361-374.

- Lira, C.F., Cardoso, S.R.S., Ferreira, P.C.G., Cardoso, M.A., Provan, J. (2003). Long-term population isolation in the endangered tropical tree species *Caesalpinia echinata* Lam. revealed by chloroplast microsatellites. *Molecular Ecology*, 12: 3219–3225. doi: 10.1046/j.1365-294X.2003.01991.x
- Locosselli, G.M., Buckeridge, M.S., Moreira, M.Z., Ceccantini, G. (2012). A multiproxy dendroecological analysis of two tropical species (*Hymenaea* spp., Leguminosae) growing in a vegetation mosaic. *Trees*. DOI 10.1007/s00468-012-0764-x
- Longui, E.L., Bufolo, A., Aguiar, O.T., Lima, I.L., Florsheim, S.M.B. (2009). Anatomia comparada do lenho de *Piptadenia gonoacantha* (Mart.) J.F.Macbr. em dois tipos de vegetação. *Hoehnea*, 36 (4): 715-724.
- Luchi, A. E. (2004). Anatomia do lenho de *Croton urucurana* Baill. (Euphorbiaceae) de solos em diferentes níveis de umidade. *Revista Brasileira de Botânica*, 27: 271-280.
- Luchi, A.E. (2011). Quantitative features of *Cedrela odorata* L. wood (Meliaceae). *Revista Brasileira de Botânica*, 34 (3): 403-410.
- Luis, M., Čufar, K., Di Filippo, A., Novak, K., Papadopoulos, A., ... Smith, K.T. (2014) Plasticity in Dendroclimatic Response across the Distribution Range of *Aleppo Pine* (*Pinus halepensis*). *Plos One*, 9 (1). doi.org/10.1371/annotation/5e1bcd37-a7f8-4f8b-b621-e58bb3caea90.
- Machado, S.R., Rodella, R.A., Angyalossy, V., Marcati, C.R. (2007). Structural variations in root and stem wood of *Styrax* (styracaceae) from Brazilian Forest and Cerrado. *IAWA Journal*, 28 (2): 173-188.
- Magnago, L.F.S., Edwards, D.P., Edwards, F.A., Magrath, A., Martins, S.V., Laurance, W.F. (2014). Functional attributes change but functional richness is unchanged after fragmentation of Brazilian Atlantic forests. *Journal of Ecology*, 102: 475–485. doi: 10.1111/1365-2745.12206
- Magnago, L.F.S., Rocha, M.F., Meyer, L., Martins, S.V., Meira-Neto, S.A.A. (2015). Microclimatic conditions at forest edges have significant impacts on vegetation structure in large Atlantic forest fragments. *Biodiversity and Conservation*, 24: 2305–2318. doi: 10.1007/s10531-015-0961-1
- Magnago, L.F.S., Magrath, A., Barlow, J., Schaefer, C.E.G.R., Laurance, W.F., Martins, S.V., Edwards, D.P. (2016). Do fragment size and edge effects predict

carbon stocks in trees and lianas in tropical forests? *Functional Ecology*. doi: 10.1111/1365-2435.12752

- Marcati, C.R.; Angyalossy-Alfonso, V., Benetati, L. (2001). Anatomia comparada do lenho de *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae-Caesalpinoideae) de floresta e cerrado. *Revista Brasileira de Botânica* 24, 311-320.
- Marcati, C.R., Oliveira, J.S., Machado, S.R. (2006). Growth rings in Cerrado woody species: Occurrence and anatomical markers. *Biota Neotropica*, 6 (3): 1-31.
- Mariaux, A. (1967). Les cernes dans les bois tropicaux africains, nature et periodicité. *Revue Bois et Forêts des Tropiques*, 113: 23-37.
- Marques, C.A. (2001). Importância econômica da família Lauraceae Lindl. *Floresta e Ambiente*, 8 (1): 195 – 206.
- Marques, P.A., Callado, C.H., Barros, C.F., Costa, C.G. (2012). Variação Intraespecífica do Lenho de *Eugenia uniflora* L. em Duas Diferentes Fitofisionomias do Complexo Vegetacional Atlântico. *Floresta e Ambiente*, 19 (4): 483-496. doi.org/10.4322/floram.2012.056
- Martinelli, G., Valente, A.S.M., Maurenza, D., Kutschenko, C., Judice, D.M., Silva, D.S., Fernandez, E.P., Martins, E.M., Barros, F.S.M., Sfair, J.C., Santos Filho, L.A.F., Abreu, M.B., Moraes, M.A., Monteiro, N.P., Pietro, P.V., Fernandes, R.A., Hering, R.L.O., Messina, T., Penedo, T.S.A. (2013). Avaliação de risco de extinção de espécies da flora brasileira. In: Martinelli G, Moraes MA (Eds) Livro vermelho da flora do Brasil. CNC Flora, Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Andrea Jakobsson Estúdio, Rio de Janeiro, p.60–84.
- Martinkoski, L., Vogel, G.F., Jadoski, S.O. (2015). Influência do clima no crescimento diamétrico de *Araucária angustifolia*: Revisão bibliográfica *Brazilian Journal of Applied Technology for Agricultural Science*, 8 (2): 104-111. doi:10.5935/PAeT.V8.N2.12
- Martins, E.M. (2013). Conservação de *Ocotea catharinesis*, *O. odorífera* e *O. porosa*: espécies de Lauraceae ameaçadas de extinção. Tese de Doutorado. Escola Nacional de Botânica Tropical-JBRJ, Rio de Janeiro, 154p.
- Martins, E.M., Lamont, R.W., Martinelli, G., Lira-Medeiros, C.F., Quinet, A., Shapcott, A. (2014). Genetic diversity and population genetic structure in three threatened *Ocotea* species (Lauraceae) from Brazil's Atlantic Rainforest and implications for their conservation. *Conservation Genetics*. DOI 10.1007/s10592-014-0635-7

- Mattos, P.P., Seitz, R.A. Growth Dynamics of *Anadenanthera Colubrina* Var. *Cebil* and *Tabebuia Impetiginosa* from Pantanal Mato-Grossense, Brazil. *Ciência Florestal* 18 (4): 427-434.
- Mattos, P.P., Braz, E.M., Domene, V.D., Sampaio, E.V.S.B., Gasson, P., Pareyn, F.G.C., Alvarez, I.A., Baracat, A.A, Araújo, E.L.A. (2015). Climate-Tree Growth Relationships of *Mimosa tenuiflora* in Seasonally Dry Tropical Forest, Brazil. *Cerne*, 21 (1): 141-149.
- Mcdonald, R.I., Urban, D.L. Forest edges and tree growth rates in the North Carolina Piedmont. *Ecology*, 85(8): 2258–2266.
- Meko, D. M.; Woodhouse, C. A. (2005). Tree-ring footprint of joint hydrologic drought in Sacramento and Upper Colorado river basins, western USA. *Journal of Hydrology*, 308: 196-213.
- Melo Júnior, J.C.F., Ceccantini, G., Bona, C. (2011). Anatomia ecológica do lenho de *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae) distribuída em diferentes condições edáficas do cerrado sul-brasileiro. *Iheringia*, 66 (2): 189-200.
- Metzger, J.P., Martensen, A.C., Dixo, M., Bernacci, L.C., Ribeiro, M.C., Teixeira, M.G., Pardini, R. (2009). Time-lag in biological responses to landscape changes in a highly dynamic Atlantic forest region. *Biological Conservation*, 142: 1166–1177. doi: 10.1016/j.biocon.2009.01.033
- Mittermeier, R.A., Robles Gil, P., Hoffmann, M., Pilgrim, J., Brooks, T., Mittermeier, ... Da Fonseca, G.A.B. (2004). Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions. CEMEX/Agrupación Sierra Madre, Mexico.
- Morellato, P.C., Haddad, C.F.B. (2000). Introduction: The Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica*, 32 (4): 786-792.
- Morris, H., Jansen, S. (2016). Secondary xylem parenchyma from classical terminology to functional traits. *IAWA Journal*, 37, 1-15. doi: 10.1163/22941932-20160117
- Muniz, T.C. (2011). O desflorestamento da Mata Atlântica causado pelas atividades econômicas, em especial o cultivo do café. *Fórum Ambiental da Alta Paulista*, 7 (3): 495-508.
- Murcia, C. (1995). Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Tree*, 10: 58-62.
- Myburg, A.A., Sederoff, R.R. (2001). Xylem structure and function. eLS, New York: Wiley Interscience Publisher, USA. doi: 10.1002/9780470015902.a0001302.pub2

- Nardini, A., Lo Gullo, M.A., Salleo, S. (2011). Refilling embolized xylem conduits: Is it a matter of phloem unloading? *Plant Science*, **180**, 604–611. doi: 10.1016/j.plantsci.2010.12.011
- Nath, C.D., Munoz, F., Péliissier, R., Burslem, D.F.R.P., Muthusankar, G. (2016). Growth rings in tropical trees: role of functional traits, environment, and phylogeny. *Trees*. DOI 10.1007/s00468-016-1442-1
- Nitschkea, C.R., Nicholasa, S., Allena, K., Dobbs, C., Livesley, S.J. Bakera, P.J., Lynch, Y. (2017). The influence of climate and drought on urban tree growth in southeast Australia and the implications for future growth under climate change. *Landscape and Urban Planning*, **167**: 275–287.
- Nurse, P. (2003). The great ideas of biology. *Clinical Medicine*, **3** (6): 560-568.
- Ogden, J. (1981) Dendrochronological studies and the determination of tree ages in the Australian tropics. *Journal of Biogeography*, **8**: 405-420.
- Oliveira, J.M. (2007). Anéis de crescimento de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) O. Kuntze: Bases de dendroecologia em ecossistemas subtropicais montanos no Brasil. Tese de Doutorado. Instituto de Biociências-UFRGS, Rio Grande do Sul, 139p.
- Oliveira, R.R. (2015). “Fruto da terra e do trabalho humano”: paleoterritórios e diversidade da Mata Atlântica no Sudeste brasileiro. *Revista de História Regional*, **20** (2): 277-299.
- Pohlman, C.L., Turton, S.M., Goosem, M. (2007). Edge effects of linear canopy openings on tropical rain forest understory microclimate. *Biotropica*, **39**: 62–71. doi: 10.1111/j.1744-7429.2006.00238.x
- Poorter, L., McDonald, I., Alarco, A., Fichtler, E., Licona, J., Pena-Claros, M., Sterck, F., ... Sass-Klaassen, U., (2010). The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist*, **185**: 481–492. doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.03092.x
- Rambaldi, D. M.; Magnanini, A.; Ilha, A.; Lardosa, E.; Figueiredo, P.; Oliveira, R. F. (2003). A Reserva da Biosfera da Mata Atlântica no Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro: CNRBMA.
- Reis-Avila, G., Oliveira, J.M. (2017). Lauraceae: a promising family for the advance of neotropical dendrochronology. *Dendrochronologia*. doi.org/doi:10.1016/j.dendro.2017.04.002.

- Rezende, C.L., Uezu, A., Scarano, F.R., Araujo, D.S.D. (2015). Tree species composition and richness along altitudinal gradients as a tool for conservation decisions: the case of Atlantic semideciduous forest. *Biodiversity and Conservation*, 24 (9): 2149-2163.
- Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Martensen, A.C., Ponzni, M.M.H. (2009). The Brazilian Atlantic Forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? implications for conservation. *Biological Conservation*, 142: 1141–1153. doi: 10.1016/j.biocon.2009.02.021
- Ribeiro, M.C., Martensen, A.C., Metzger, J.P., Tabarelli, M., Scarano, F.R., Fortin, M.J. (2011) The Brazilian Atlantic Forest: a shrinking biodiversity hotspot. In: Zachos FE, Habel JC (Eds.). *Biodiversity hotspots*. Springer, Heidelberg, p 405–434.
- Ribeiro, M.L.R.C., Barros, C.F. (2006). Variação intraspecífica do lenho de *Pseudopiptadenia contorta* (DC.) G.P. Lewis & M.P. Lima (Leguminosae - Mimosoideae) de populações ocorrentes em dois remanescentes de Floresta Atlântica. *Acta Botânica Brasilica*, 20 (4): 839-844.
- Rodrigues, R.R., Lima, R.A.F., Gandolfi, S., Nave, A.G. (2009). On the restoration of high diversity forests: 30 years of experience in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Conservation*, 142: 1242–1251.
- Rodrigues, P.J.F.P., Iguatemy, M.A., Nascimento, M.T. (2014) Does Linear Canopy Openings in a Lowland Atlantic Tropical Forest Cause Edge Effects on Seedling Communities? *Open Journal of Ecology*, 4: 945-949. doi.org/10.4236/oje.2014.415078
- Romitelli, M.S. (2000). Emergy Analysis of the New Bolivia-Brazil Gas Pipeline (Gasbol). In: Brow, M.T., Brandt-Williams, S., Tilley, D., Ulgiati, S. (Eds), *Emergy synthesis: Theory and Applications of the Emergy Methodology*. University of Florida, Gainesville, USA. p.53-59.
- Savidge, R.A. (1996). Xylogenesis, genetic and environmental regulation - a review. *IAWA Journal*, 17 (3): 269-310.
- Savidge, R.A. (2000). Intrinsic regulation of cambial growth. *Journal of Plant Growth Regulation*, 20: 52–77. doi:10.1007/s003440010002
- Scarano, F., Guimarães, A., Silva, J.M. (2012). Lead by example. *Nature*, 489: 25-26.
- Scarano, F. R., Ceotto, P. (2015) Brazilian Atlantic forest: impact, vulnerability, and adaptation to climate change. *Biodiversity and Conservation*, 24, 2319–2331. doi: 10.1007/s10531-015-0972-y

- Schöngart, J., Junk, W.J., Piedade, M.T.F., Ayres, J.M., Hüttermann, A., Worbes, M. (2004). Teleconnection between tree growth in the Amazonian floodplains and the El Niño–Southern Oscillation effect. *Global Change Biology*, 10: 683–692, doi: 10.1111/j.1529-8817.2003.00754.x
- Schöngart, J., Piedade, M.T.F., Wittmann, F., Junk, W.J., Worbes, M. (2005). Wood growth patterns of *Maclobium acaciifolium* (Benth.) Benth. (Fabaceae) in Amazonian black-water and white-water floodplain forests. *Oecologia*, 145: 454–461. DOI 10.1007/s00442-005-0147-8
- Schöngart, J. (2008). Growth-Oriented Logging (GOL): A new concept towards sustainable forest management in Central Amazonian várzea floodplains. *Forest Ecology and Management*, 256: 46–58.
- Schulman, E. (1956). Dendroclimatic changes in semiarid America. University of Arizona Press, Tucson, Arizona. 142p.
- Sigafoos, R. S. (1964). Botanical evidence of floods and flood-plain deposition. US Geological Survey Professional Paper 485-A, Washington, DC.
- Silva, M.M., Melo Júnior, J.C.F. (2017). Plasticidade da folha e lenho de cinco espécies lenhosas em duas áreas de restinga no Sul do Brasil. *Iheringia*, 72 (2): 173-180. DOI 10.21826/2446-8231201772204
- Silva R.S., Melo Júnior, J.C.F., Boeger, M.R.T. (2016). Variações fenotípicas em *Andira fraxinifolia* Benth. (Fabaceae) em duas fitofisionomias de restinga. *Hoehnea*, 43 (2): 229-237.
- Silva, W.G.S., Metzger, J.P., Simões, S., Simonetti, C. (2007). Relief influence on the spatial distribution of the Atlantic Forest cover at the Ibiúna Plateau, SP. *Brazilian Journal of Biology*, 67: 403–411.
- Simões de Jesus, M.F. (2009). Análise dos efeitos de borda sobre a composição, dinâmica e estrutura da comunidade arbórea na Mata Atlântica da Reserva Biológica do Tinguá–RJ. Dissertação de mestrado, Escola Nacional de Botânica Tropical, Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Smiley, T. L. (1958). The geology and dating of Sunset Crater, Flagstaff, Arizona. In: Anderson, R. Y.; Harshberger, J. W. (Eds.). *Guidebook of the Black Mesa Basin, Northeastern Arizona*, New Mexico Geological Society, Socorro, p. 186-190.
- Stallings, W. S.; Schulman, E. (1937). Some early papers on tree-rings. *Tree-Ring Bulletin* 3(4):27-28.

- Sultan, S.E. (2003). Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. *Evolution & Development*, 5 (1): 25–33.
- Swetnam, T. W.; Dieterich, J. H. (1983). Fire history of ponderosa pine forests in the Gila Wilderness, New Mexico. In: MISSOULA, M. T. (Eds.). *Proceedings-Symposium and Workshop on Wilderness Fire; General Technical Report INT-182*, U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Ogden, UT, p. 390-397.
- Swetnam, T. W.; Thompson, M. A.; Sutherland, E. K. (1985). Using dendrochronology to measure radial growth of defoliated trees. *Agriculture Handbook 639*, US Department of Agriculture, Forest Service, Washington, DC, 39 p.
- Tomazello Fo, M., Lisi, C.S., Hansen, N., Cury, G. (2004). Anatomical features of increment zones in different tree species in the State of São Paulo, Brazil. *Scientia Florestalis*, 66: 46-55.
- Tomazello Fo, M., Roig, F.A., Pollito, P.A.Z. (2009). Dendrocronología y dendroecología tropical: Marco histórico y experiencias exitosas en los países de América Latina. *Ecología en Bolivia*, 44 (2): 73-82.
- Valladares, F., Sanchez-Gomez, D., Zavalat, M.A. (2006). Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology*, 94: 1103-1116. doi: 10.1111/j.1365-2745.2006.01176.x
- Vasconcellos T. J., Da Cunha, M., Callado, C. H. (2016a). A comparative study of cambium histology of *Ceiba speciosa* (A. St.-Hil.) Ravenna (Malvaceae) under urban pollution. *Environmental Science and Pollution Research*. DOI 10.1007/s11356-015-6012-3
- Vasconcellos T. J., Costa, M.S., Barros, C.F., Da Cunha, M., Callado, C. H. (2016b). Growth dynamics of *Centrolobium robustum* (Vell.) Mart. Ex Benth. (Leguminosae-Papilionoideae) in the Atlantic Forest. *Brazilian Journal of Botany*. DOI 10.1007/s40415-016-0292-9
- Wheeler, E.A., Baas, P. (1991) A survey of the fossil record for dicotyledonous wood and its significance for evolutionary and ecological wood anatomy. *IAWA Journal*, 12: 275-332. doi: 10.1163/22941932-90001256
- Worbes, M. (1995). How to measure growth dynamics in tropical trees: a review. *IAWA Journal*, 16: 337-351.
- Worbes, M. (2002). One hundred years of tree-ring research in the tropics - a brief history and an outlook to future challenges. *Dendrochronologia*, 20: 217-231.

- Yamaguchi, D. K. (1985). Tree-ring evidence for a two-year interval between recent prehistoric explosive eruptions of Mount St. Helens. *Geology*, 13: 554-557.
- Ye, Z. (2002). Vascular tissue differentiation and pattern formation in plants. *Annual Review of Plant Biology*, 53:183–202.
- Young, C.E.F. (2006). Desmatamento e desemprego rural na Mata Atlântica. *Floresta e Ambiente*, 13 (2): 75 – 88.
- Zuidervaart, H.J., Anderson, D. (2016). Antony van Leeuwenhoek's microscopes and other scientific instruments: new information from the Delft archives, *Annals of Science*. DOI: 10.1080/00033790.2015.1122837