



CAMILA LAÍS FARRAPO

**AVALIAÇÃO DE ISÓTOPOS ESTÁVEIS NOS ANÉIS DE
CRESCIMENTO DE ÁRVORES DO GÊNERO *Cedrela* DA
FLORESTA AMAZÔNICA E DA CAATINGA**

**LAVRAS - MG
2019**

CAMILA LAÍS FARRAPO

**AVALIAÇÃO DE ISÓTOPOS ESTÁVEIS NOS ANÉIS DE CRESCIMENTO DE
ÁRVORES DO GÊNERO *Cedrela* DA FLORESTA AMAZÔNICA E DA CAATINGA**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Engenharia de Biomateriais, área de concentração em Compósitos e Nanocompósitos Lignocelulósicos, para a obtenção do título de Doutora.

Prof. Dr. José Roberto Soares Scolforo
Orientador

Profa. Dra. Ana Carolina Maioli Campos Barbosa
Coorientadora

**LAVRAS – MG
2019**

Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca
Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).

Farrapo, Camila Laís.

Avaliação de isótopos estáveis nos anéis de crescimento de
árvores do gênero *Cedrela* da Floresta Amazônica e da Caatinga /
Camila Laís Farrapo. - 2019.

77 p. : il.

Orientador(a): José Roberto Soares Scolforo.

Coorientador(a): Ana Carolina Maioli Campos Barbosa.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Lavras, 2019.

Bibliografia.

1. Dendrocronologia. 2. Sinais climáticos. 3. Floresta tropical.
I. Scolforo, José Roberto Soares. II. Barbosa, Ana Carolina Maioli
Campos. III. Título.

CAMILA LAÍS FARRAPO

**AVALIAÇÃO DE ISÓTOPOS ESTÁVEIS NOS ANÉIS DE CRESCIMENTO DE
ÁRVORES DO GÊNERO *Cedrela* DA FLORESTA AMAZÔNICA E DA CAATINGA**

**STABLE CARBON ISOTOPE OF *Cedrela* TREE RINGS FROM AMAZON FOREST
AND CAATINGA, BRAZIL**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Engenharia de Biomateriais, área de concentração em Compósitos e Nanocompósitos Lignocelulósicos, para a obtenção do título de Doutora.

APROVADA em 05 de agosto de 2019.

Dra. Ana Carolina Maioli Campos Barbosa	UFLA
Dr. Rubens Manoel dos Santos	UFLA
Dr. Jean Daniel Morel	UFLA
Dra. Nathalle Cristine Alencar Fagundes	UFLA
Dr. Giuliano Masselli Locosselli	USP

Prof. Dr. José Roberto Soares Scolforo
Orientador

**LAVRAS – MG
2019**

*À minha mãe pelo amor incondicional
e por ser o meu maior exemplo de vida.
Dedico*

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal de Lavras, meu eterno amor e gratidão pelos últimos 12 anos de desenvolvimento profissional e pessoal.

Ao Programa de Pós-Graduação em Engenharia de Biomateriais, representado pelo meu orientador Scolforo e Professores Lourival, Rafael e Gustavo, por todo apoio e ajuda na condução do mestrado e doutorado.

À Professora Ana Carolina, que surgiu no meio do doutorado como minha coorientadora e me pegou pelo braço. Tem sido, além de colega, mãe e amiga. Agradeço pela confiança e por ter fornecido todo suporte e segurança para condução deste trabalho.

Ao meu chefe, Professor Rubens, pela paciência, compreensão e amparo na reta final da tese. Agradeço também por viabilizar os desafios que ampliaram meus horizontes.

Aos parceiros desse projeto Dr. Roel Brienen e Dr. Santiago Clerici (University of Leeds), Dr David Stahle e Dra. Daniela Granato de Souza (University of Arkansas) e Dr. Arnaud Boom (University of Leicester), agradeço por toda contribuição.

Aos meus admiráveis colegas dos isótopos, Bruno Cintra e Giuliano Locosselli, por me ensinarem com muita paciência tudo sobre extração de celulose e análise isotópica durante minhas visitas à School of Geography da University of Leeds. Agradeço também aos colegas Adriane, Alfredo, Carol, Chico, Fernanda, Julia, Karina, Karol, Julia e Marta que aqueceram minha estadia, fazendo com que fosse muito mais leve e divertida.

Aos meus amigos e parceiros acadêmicos Cléber, Gabriel e Vinícius Maia que, com a maior serenidade, estavam sempre ouvindo meu desespero e reclamações. Agradeço por terem sido peças essenciais durante o desenvolvimento e conclusão deste trabalho.

Às queridas amigas Tamires Galvão e Elisa Mousinho e demais companheiras da República Menina Veneno, por todo suporte, conforto e incentivo.

Aos demais amigos do laboratório da Ecologia Florestal, pelo companheirismo na nossa luta diária pela busca do conhecimento e desenvolvimento da pesquisa.

Às agências de fomento CNPq, CAPES, FAPEMIG e NSF que viabilizaram esta tese.

Enfim, a todos aqueles que participaram de forma direta ou indireta na realização desse trabalho, meu muito obrigada!

RESUMO

Frente às atuais mudanças climáticas, cresce a preocupação quanto à conservação das Florestas Neotropicais. No entanto, a carência de estudos limita a percepção de eventos passados e prejudica a predição da resiliência das árvores diante das variações climáticas futuras. Nesse sentido, este trabalho teve como objetivo avaliar o registro isotópico de carbono da celulose dos anéis de crescimento de árvores do gênero *Cedrela* na Floresta Amazônica e Caatinga, visando identificar padrões intra-anuais, sinais climáticos e possíveis estratégias das árvores diante da precipitação e temperatura. Para a extração de celulose, foram utilizados discos datados de *Cedrela odorata* e *Cedrela fissilis* oriundos das cronologias previamente desenvolvidas para região da FLOTA do Paru e para um fragmento de Floresta Tropical Sazonalmente Seca (FTSS), respectivamente. Com intuito de abranger diferentes etapas do crescimento radial, cada anel foi seccionado em três partes iguais durante o período de 1970 a 1995 para posterior obtenção da discriminação isotópica de carbono ($\Delta^{13}\text{C}$). A *C. odorata* na Amazônia revelou um padrão crescente de $\Delta^{13}\text{C}$ intra-anual e apresentou sinais climáticos apenas da estação corrente, sendo a relação negativa entre a $\Delta^{13}\text{C}$ do início do anel e a temperatura média e positiva entre a $\Delta^{13}\text{C}$ do final do anel e a precipitação. Dessa forma, nesse ambiente pouco restritivo, provavelmente as árvores iniciam o crescimento radial concomitantemente às fenofases utilizando carbono oriundo de reservas e em seguida continuam o desenvolvimento com fotoassimilado da estação corrente. Já a *C. fissilis* da FTSS não revelou padrão de $\Delta^{13}\text{C}$ intra-anual e evidenciou apenas sinais de precipitação da estação úmida e seca anterior ao crescimento na $\Delta^{13}\text{C}$, tanto no início como no final do anel, sugerindo que esses indivíduos utilizam predominantemente o carbono assimilado no ano anterior para o desenvolvimento corrente do tronco, sendo a precipitação a principal propulsora do crescimento em um ambiente sazonalmente seco.

Palavras-chave: Discriminação isotópica. Dendrocronologia. Utilização de recursos. Sinais climáticos. Floresta tropical.

ABSTRACT

There is growing concern about the conservation of Neotropical Forests in face of the current climate changes. Nevertheless, the lack of studies limits the understanding of the behaviour of trees during past events and their predicted resilience towards future climatic variations. In this context, we evaluate the stable carbon isotope record of cellulose from tree-rings of *Cedrela* from the Amazon Forest and the Caatinga, aiming to identify intra-annual patterns, climatic signals and possible tree strategies associated with precipitation and temperature. For the cellulose extraction, we used dated cross sections from previously developed chronologies of *Cedrela odorata* from "FLOTA do Paru" and *Cedrela fissilis* from a fragment of Seasonally Dry Tropical Forest (STDF). In order to cover different stages of radial growth, each growth ring was sectioned in three equal parts (1st, 2nd and 3rd parts) between 1970 and 1995 for subsequent determination of carbon isotope discrimination ($\Delta^{13}\text{C}$). Our results for *C. odorata* from Amazon showed an increasing pattern of intra-annual $\Delta^{13}\text{C}$ and climatic signals of the current season only. The correlation was negative between $\Delta^{13}\text{C}$ from 1st part of the ring and temperature and positive between $\Delta^{13}\text{C}$ from 3rd part and precipitation. Thus, in this non-restrictive environment, trees probably start radial growth at same season of the phenophases, using carbon from reserves and then continue the development with photoassimilates of the current season. For *C. fissilis* from STDF, our findings do not indicate an intra-annual $\Delta^{13}\text{C}$ pattern and showed signals of precipitation from previous wet and dry seasons on $\Delta^{13}\text{C}$, both at the beginning and end of the ring (1st and 3rd part). These results suggest that trees predominantly use the carbon assimilated in the previous year for the current radial development of the stem, with precipitation being the main growth driver in seasonally dry environment.

Keywords: Isotope discrimination. Dendrochronology. Resource utilization. Climatic signals. Tropical forest.

SUMÁRIO

PRIMEIRA PARTE	9
1. INTRODUÇÃO	10
2. REVISÃO DE LITERATURA	11
2.1 Isótopos Estáveis	11
2.2 Isótopos de carbono	12
2.3 Aplicação dos isótopos estáveis de carbono na dendrocronologia	15
2.4 Armazenamento e alocação de carbono	16
2.5 Potencial do gênero <i>Cedrela</i> na dendrocronologia Neotropical	18
3. O PRESENTE ESTUDO	19
4. REFERÊNCIAS	20
SEGUNDA PARTE – ARTIGOS	27
ARTIGO 1 – Sinais climáticos nos isótopos estáveis de carbono dos anéis de crescimento de <i>Cedrela odorata</i> L. da Amazônia Oriental, Brasil	28
1. Introdução	30
2. Material e métodos	32
3. Resultados	38
4. Discussão e conclusão	42
5. Referências	45
ARTIGO 2 - Utilização de recursos em Floresta Tropical Sazonalmente Seca: uma abordagem com isótopos estáveis de carbono de anéis de crescimento	53
1. Introdução	55
2. Material e métodos	58
3. Resultados	63
4. Discussão e conclusão	65
5. Referências	69

PRIMEIRA PARTE

1. INTRODUÇÃO

A preocupação quanto à conservação das Florestas Neotropicais tem crescido nos últimos anos, sobretudo frente às atuais mudanças climáticas. Essas alterações têm afetado os mais diversos tipos florestais presentes no território brasileiro indicando, por exemplo, aumento da temperatura e diminuição da sazonalidade das chuvas na Floresta Amazônica e redução do regime hídrico e umidade do solo nas Florestas Tropicais Sazonalmente Secas. Entretanto, somada à carência de estudos, a escassez temporal e espacial de registros meteorológicos instrumentais restringe ainda mais a compreensão do ciclo climático na região Neotropical, dificultando a percepção de eventos passados e prejudicando a predição da resiliência das árvores frente às recentes variações climáticas.

Nesse sentido, a dendrocronologia tropical surge como uma ferramenta promissora para o desenvolvimento de *proxies* climáticos que permitem estudar o comportamento das árvores diante da variabilidade do clima. A maior parte dos trabalhos dendrocronológicos (dendrocronologia clássica) avaliam a largura dos anéis de crescimento dos indivíduos para construir cronologias centenárias visando a reconstrução climática em períodos pré-instrumentais. Os dados de crescimento ao longo do tempo também são utilizados para análise das trajetórias de crescimento. No entanto, a partir de análises mais aprofundadas, é possível extrair informações mais complexas desses anéis. Assim, os estudos dos isótopos estáveis presentes nos anéis têm fornecido informações novas que estão contidas nesses registros históricos, contribuindo para a percepção quanto à sazonalidade do crescimento e estratégias de utilização de recursos, já que os isótopos de carbono podem fornecer uma imagem dinâmica dos processos pós-fotossintéticos, particularmente quanto ao uso de reservas.

Dessa forma, compreender esses processos é de extrema importância, uma vez que os caminhos relacionados à alocação e ao armazenamento de carbono podem influenciar no equilíbrio do ecossistema florestal diante das mudanças climáticas. Como a variação ambiental é onipresente, entender como tais modificações no ambiente influenciam na resposta dos indivíduos e nas interações entre as espécies é crucial para prever a dinâmica da população, da comunidade e da prestação de serviços ecossistêmicos. Contudo, a percepção de tais processos e respostas ainda continuam incertas e mal compreendidas, principalmente nas florestas

tropicais, ampliando a demanda para o desenvolvimento de novos estudos nos domínios da região Neotropical.

Diante deste contexto, a presente tese tem como objetivo avaliar os isótopos estáveis de carbono dos anéis de crescimento de árvores do gênero *Cedrela* da FLOTA do Paru na Amazônia e de um fragmento de Floresta Tropical Sazonalmente Seca da Caatinga, visando identificar os sinais climáticos e possíveis estratégias de crescimento dos indivíduos, bem como contribuir com a orientação metodológica de trabalhos futuros.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Isótopos Estáveis

A aplicação de isótopos estáveis teve início na década de 1950 nas áreas de geoquímica e paleo-oceanografia com o desenvolvimento de bases teóricas para o entendimento de condições climáticas passadas. No entanto, apenas a partir da década de 1980 essa técnica começou a ser utilizada por ecólogos devido ao avanço das tecnologias (PEREIRA; BENEDITO, 2008). Convencionalmente, a composição isotópica (δ) é expressa como:

$$\delta^{xx}E = \left(\frac{R_{Sample}}{R_{Standard}} - 1 \right) * 1000$$

Onde E é o elemento de interesse (C, H, O, S, N), xx refere-se à massa atômica do isótopo mais pesado e R à razão absoluta do elemento de interesse (por exemplo, $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$), sendo R_{Sample} a razão da amostra analisada e $R_{Standard}$ a razão do padrão internacional (Tabela 1). Como a abundância isotópica é muito baixa, para permitir a diferença dessas pequenas unidades, δ é expressa em partes por mil (‰).

Tabela 1 - Abundância, razão isotópica e padrão aceito internacionalmente para os principais isótopos usados em estudos ecológicos.

Elemento	Isótopo	Abundância (%)	Razão	Padrão
Hidrogênio	^1H	99,984	$^2\text{H}/^1\text{H}$	SMOW ^a
	^2H (D)	0,0156		
Carbono	^{12}C	98,982	$^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$	PDB ^b
	^{13}C	1,108		
Nitrogênio	^{14}N	99,630	$^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$	N_2 -atm ^c
	^{15}N	0,366		
Oxigênio	^{16}O	99,763	$^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$	SMOW, PDB
	^{17}O	0,0375	$^{17}\text{O}/^{16}\text{O}$	SMOW
	^{18}O	0,1995		
Enxofre	^{32}S	95,02	$^{34}\text{S}/^{32}\text{S}$	CDT ^d
	^{34}S	4,210		

^aPadrão para o hidrogênio com massa dois (2H), conhecido como deuterium, (D): “Standard Mean Ocean Water” (SMOW); ^bPadrão para o carbono: rocha do fóssil *Belemnitella americana* da formação PeeDee (PDB) da Carolina do Sul, EUA; ^cPadrão para o nitrogênio: gás N_2 atmosférico; ^dPadrão para o enxofre: mineral Troilito da cratera do meteorito do “Canyon Diablo” (CDT), Arizona, EUA.

Fonte: Dawson; Brooks, 2001.

Por definição, o padrão internacional tem composição isotópica igual a 0‰ e qualquer valor positivo revela que a amostra tem maior concentração de isótopos raros. O aumento desses valores reflete no incremento de isótopos pesados na amostra analisada, tornando-a mais enriquecida. Por analogia, valores negativos e tendência de diminuição da composição isotópica tem o significado oposto, demonstrando empobrecimento ou maior quantidade de isótopos leves (DAWSON; BROOKS, 2001; DAWSON; SIEGWOLF, 2007).

2.2 Isótopos de carbono

Os isótopos ^{13}C e ^{12}C possuem propriedades químicas praticamente idênticas, porém a diferença de massa permite que os processos físicos, químicos e biológicos sejam discriminados, transmitindo assim um sinal ambiental. A proporção de isótopo raro e comum em qualquer material vegetal pode conter, muitas vezes, importantes informações sobre a fonte do material que o constitui (MCCARROLL; LOADER, 2004; DAWSON; SIEGWOLF, 2007).

De maneira geral, os materiais vegetais são mais esgotados em ^{13}C que sua fonte, pois a razão $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ no CO_2 atmosférico produz valor isotópico próximo de -8‰ e os tecidos

vegetais valores mais baixos, que variam de -11 a -35‰. A maior diferença na composição isotópica de carbono observada entre as espécies está entre as plantas C3 e C4, uma vez que estas desenvolveram diferentes caminhos fotossintéticos para a fixação do CO₂ atmosférico (FARQUHAR; EHLERINGER; HUBICK, 1989; MCCARROLL; LOADER, 2004).

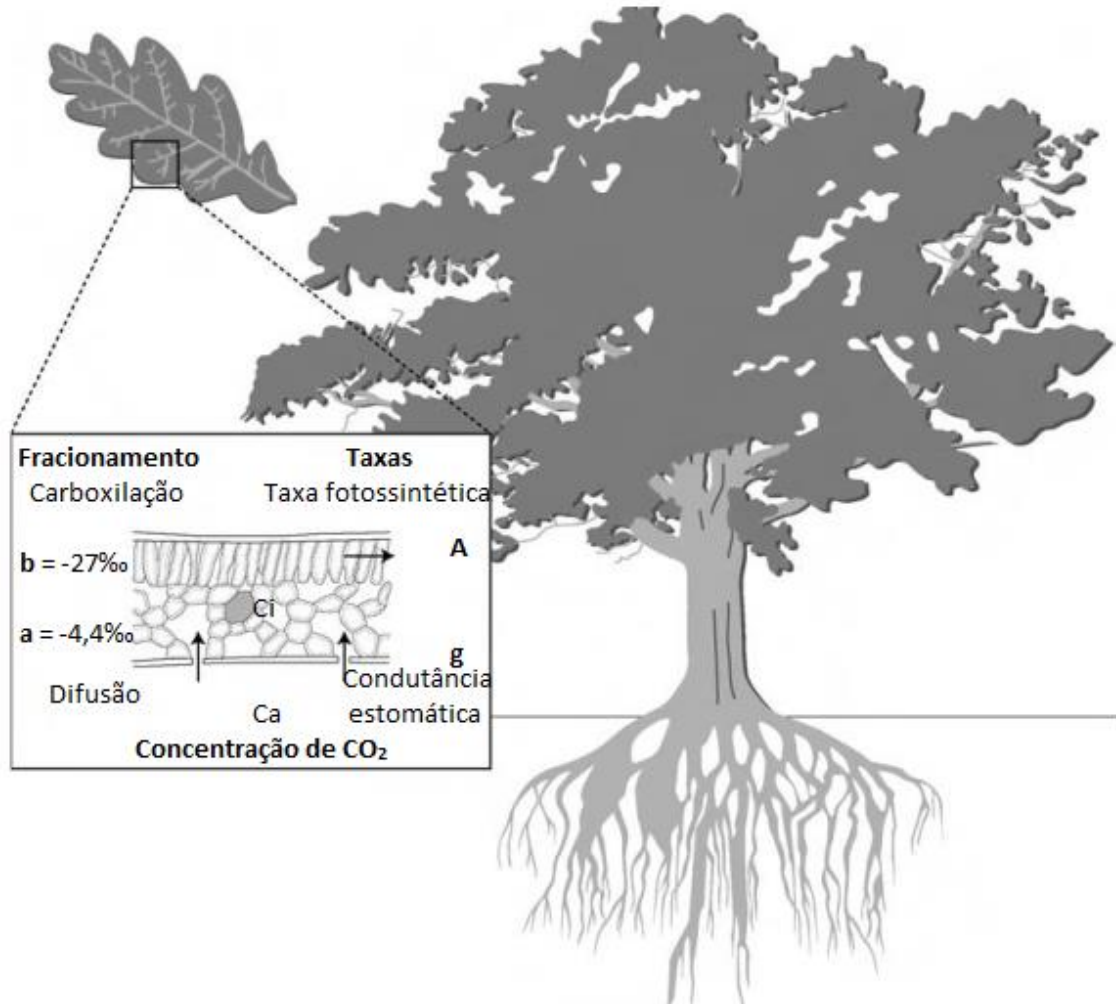
As plantas de C4 fixam o carbono através da enzima PEP carboxilase (fosfoenolpiruvato carboxilase), a qual apresenta alta afinidade pelo CO₂. Com menor discriminação de carbono pesado, as plantas C4 possuem composição isotópica mais enriquecida, variando de -9 à -17‰ δ ¹³C (em média -13‰). Por outro lado, as plantas C3 utilizam a enzima Rubisco (ribulose bifosfato carboxilase/oxigenase) para tal fixação e discriminam mais intensamente o ¹³C. Dessa forma, apresentam variações na abundância isotópica que varia de -20 à -34‰ δ ¹³C (em média -27‰) (MAGALHÃES, 1985; ALVES et al., 2006).

Como a maior parte das árvores fazem parte do grupo de plantas C3, esses indivíduos fracionam o CO₂ atmosférico (*ca*) em dois passos: difusão e carboxilação (Figura 1). Durante a difusão, que ocorre através dos estômatos das folhas, o CO₂ é fracionado contra o isótopo mais pesado (¹³C) na ordem de -4,4‰. A preferência da condutância estomática pelo ¹²C se deve à maior facilidade de difusão do carbono leve no estômato. O segundo ponto de fracionamento ocorre quando o CO₂ interno (*ci*) é combinado enzimaticamente com água foliar para produzir açúcares via carboxilação, o que resulta em um fracionamento bioquímico também contra o isótopo pesado, porém na ordem de -27‰ (MCCARROLL; LOADER, 2004; DAWSON; SIEGWOLF, 2007). Segundo Farquhar, O'Leary e Berry (1982), a discriminação do ¹³C durante a fixação de carbono ($\Delta^{13}C$) pode ser expressa por:

$$\Delta^{13}C (\text{‰}) = a + (b - a) * (ci / ca)$$

Onde *a* é a discriminação que ocorre através dos estômatos (-4,4‰), *b* é a discriminação líquida devido à carboxilação (-27‰) e *ci* e *ca* são as concentrações de CO₂ intercelular e atmosférica, respectivamente.

Figura 1 - Diagrama dos principais controles de fracionamento do carbono nas árvores.



Fonte: Adaptado de McCarroll e Loader (2004).

Segundo McCarroll e Loader (2004), os controles climáticos dominantes no fracionamento do carbono são aqueles que controlam a condutância estomática (umidade relativa do ar e umidade do solo) e taxa fotossintética (luz e temperatura da folha). Adicionalmente, existem outras associações climáticas indiretas, como a radiação solar, cobertura de nuvens e precipitação (DAWSON; SIEGWOLF, 2007).

O efeito do fracionamento ocorre de forma aditiva, de maneira que se a fotossíntese consome CO_2 em uma taxa maior que o reabastecimento pela difusão, acarretará em uma

diminuição do fracionamento contra o ^{13}C pela etapa da carboxilação, conseqüentemente os açúcares e seus derivados, como é o caso dos anéis de crescimento, apresentarão $\delta^{13}\text{C}$ mais enriquecido (MCCARROL; LOADER, 2004).

2.3 Aplicação dos isótopos estáveis de carbono na dendrocronologia

Os anéis de crescimento mostram uma poderosa visão sobre a resposta das árvores quanto às mudanças climáticas e concentração de CO_2 (FRITTS, 1976). As longas cronologias fornecem suporte para a compreensão da variabilidade climática durante o Holoceno (JONES; MANN, 2004). Os arquivos presentes nos anéis são essenciais para explorar o significado das mudanças climáticas e, além de viabilizarem o registro histórico das taxas de crescimento, fornecem um arquivo de taxas de isótopos estáveis ao longo da vida de uma árvore. (MCCARROLL; LOADER, 2004). Com desenvolvimento do campo de pesquisa em isótopos estáveis aplicados à dendrocronologia ficou claro que o arquivo presente nesses isótopos é muito mais complexo, contendo controles fisiológicos (assimilação, alocação de carbono e eficiência hídrica) e também fatores ecológicos (distúrbio de disponibilidade de nutrientes, doenças, insetos, dentre outros) (DAWSON; SIEGWOLF, 2007).

A dendrocronologia clássica está consolidada em árvores de clima temperado e, por muitos anos, acreditou-se que não podia ser aplicada nos trópicos devido à ausência de anéis anuais distintos em muitas árvores tropicais, fato que até o momento limitou o uso geral dessa ferramenta (PONS; HELLE, 2011). Embora a existência de anéis anuais em espécies tropicais seja conhecida há um bom tempo (JACOBY, 1989), o uso da dendrocronologia tropical é recente (PONS; HELLE, 2011). Estudos mostram que anéis anuais podem, de fato, ser formados na madeira de árvores tropicais quando um período de dormência é induzido por uma estação seca (WORBES et al., 2002; HEINRICH et al., 2008), sendo que as espécies decíduas são mais propensas a formar anéis distintos que as sempre verdes (PONS; HELLE, 2011). Além disso, outros estresses ambientais como inundações anuais e variação da salinidade também podem induzir a formação de anéis anuais em árvores do clima tropical (SCHÖNGART et al., 2002; VERHEYDEN et al., 2004).

Nesse contexto, a avaliação dos isótopos estáveis presentes nos anéis de crescimento têm sido amplamente aplicada às árvores de clima temperado (FREYER; BALANCY, 1983; EPSTEIN et al., 1990; FENG; EPSTEIN, 1995; KITAGAWA; MATSUMOT, 1995; BERT; LEAVITT; DUPOUEY, 1997; ANDERSON; BERNASCONI; MCKENZIE, 1998; EDWARDS et al., 2000; MCCARROLL; PAWELLEK, 2001; TREYDTE et al., 2001; SAURER; SIEGWOLF; SCHWEINGRUBER, 2004; SIMARD et al., 2008; TILLMAN et al., 2010; HOLZKÄMPER et al., 2012; LOADER et al., 2013; MCCARROLL et al., 2017), sendo escassas nos trópicos (HIETZ; WANEK; DÜNISCH, 2005; GEBREKIRSTOS et al., 2009; FICHTLER; HELLE; WORBES, 2010; BRIENEN; WANEK; HIETZ, 2011; PONS; HELLE, 2011; CINTRA et al., 2019). Além disso, por ser uma análise de alto custo e trabalhosa, alguns estudos utilizam os isótopos em prazos curtos, muita das vezes apenas como forma de detectar ciclos anuais em espécies que não apresentam anéis de crescimento (POUSSART; EVANS; SCHRAG, 2004; HIETZ; WANEK; DÜNISCH, 2005; PONS; HELLE, 2011), porém, poucos são os estudos que utilizam os isótopos em prazos mais longos e com objetivos mais complexos, relacionando às variáveis climáticas e respostas intra-anuais (BRIENEN; WANEK; HIETZ, 2011; BRIENEN et al., 2012; BAKER et al., 2015; BAKER et al., 2016; MCCARROLL et al., 2017; MANAGAVE et al., 2017; FOROOZAN; POURTAHMASI; BRÄUNING, 2018; CINTRA et al., 2019).

2.4 Armazenamento e alocação de carbono

De maneira geral, a árvore utiliza dois caminhos para a formação dos carboidratos, sendo um deles considerado direto (assimilação) e outro indireto (armazenamento de carbono) (KIMAK; LEUENBERGER, 2015). Em relação ao crescimento, a forma como as plantas armazenam e alocam o carbono tem despertado interesse dos fisiologistas, ecólogos e biogeoquímicos. Como as árvores constituem o maior grupo de biomassa, diversos estudos vêm sendo realizados para compreender as estratégias da utilização de recursos (KOZLOWSKI 1992; RICHARDSON, et al., 2013; DIETZE et al., 2014; PALACIO et al., 2014; FATICHI; LEUZINGER; KÖRNER, 2014; KIMAK; LEUENBERGER, 2015; RICHARDSON et al., 2015). Já é sabido que para coordenar o uso de suprimento limitado em condições adversas, as

plantas desenvolveram evolutivamente uma forma de suprimento móvel, chamado de carbono não-estrutural (NSC), que é acessado quando necessário (DIETZE et al., 2014). Richardson et al. (2013) defendem que o modelo de armazenamento de carbono é dividido em duas fontes distintas, também chamadas de *pools*, sendo uma dessas fontes de fácil acesso, composta por reservas jovens, e a outra como sendo um mix de carbono antigo, a qual pode ser solicitada frente à necessidade da planta.

Alguns estudos têm utilizado os isótopos estáveis de carbono para demonstrar as diferentes fontes de NSC e também para fornecer uma imagem mais dinâmica de como o carbono jovem da fotossíntese é alocado (CARBONE et al. 2007; RICHARDSON et al., 2013). Kimak e Leuenberger (2015) sugerem que as estratégias de armazenamento de carbono das árvores podem ser rastreadas pelas diferenças isotópicas do lenho inicial (LI) e lenho tardio (LT) nos anéis de crescimento. Outros estudos mostram que ocorre variabilidade intra-anual para os isótopos de carbono nos anéis de crescimento das árvores (LEUENBERGER, 1998; HELLE; SCHLESER, 2004; LI et al., 2005; MCCARROLL et al., 2017). Além disso, grande parte deles revela que há tendência da composição isotópica do LI ser mais enriquecido devido ao uso das reservas, que são isotopicamente mais positivas (ROSSMANN; BUTZENLECHNER; SCHMIDT, 1991; TCHERKEZ et al., 2004; GESSLER et al., 2014; KIMAK; LEUENBERGER, 2015).

Entretanto, no estudo de McCarroll et al. (2017) os autores encontraram esse maior enriquecimento do LI em relação ao LT em apenas 61% dos anéis de carvalho (*Quercus robur* L.). Além de sugerir que a primeira parte do anel de crescimento é formada por carbono de reservas, os autores concluíram que o carvalho utiliza preferencialmente reservas jovens para a formação do LI, ou seja, utiliza as reservas acumuladas na estação de crescimento anterior, mostrando que o LI do ano atual correlaciona com LT do ano anterior, carregando sinal climático idêntico. A utilização de reservas jovens ocorre em anos de condições favoráveis ao crescimento, uma vez que em condições de estresse é provável que a árvore utilize mais de suas reservas antigas. Além do observado por McCarroll et al. (2017), essa tendência de preferir a reserva jovem também foi relatada por Richardson et al. (2013) ao avaliarem seis espécies arbóreas em três diferentes ambientes norte-americanos. Por outro lado, Kimak e Leuenberger (2015), ao estudarem outra espécie de carvalho (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl) na Suíça,

sugeriram que, em condições estressantes de crescimento, a árvore depende preferencialmente das reservas jovens e que, em condições favoráveis, essa dependência não é aparente, pois não encontraram correlação entre o LI do ano atual com o LT do ano anterior. Helle e Schleser (2004) também relataram essa tendência, demonstrando que em condições favoráveis, o LI é formado por reservas antigas e bem misturadas, não transferindo sinal ambiental de um ano para outro.

Nesse contexto, os processos e caminhos relacionados à utilização de recursos fotoassimilados e armazenamento do NSC podem influenciar o impacto da mudança climática no equilíbrio do ecossistema florestal. Contudo, os processos de alocação do carbono ainda continuam mal compreendidos (LE ROUX et al., 2001; TRUMBORE, 2006; KELL et al., 2007; WILEY; HELLIKER, 2012), principalmente nas florestas tropicais.

2.5 Potencial do gênero *Cedrela* na dendrocronologia Neotropical

O gênero *Cedrela*, pertencente à família Meliaceae, é composto por sete espécies distribuídas na região Neotropical (TOMAZELLO FILHO; BOTOSSO; LISI, 2000). As espécies desse gênero têm despertado grande interesse nas pesquisas dendrocronológicas nos últimos anos devido à sua ampla distribuição geográfica, alta taxa de crescimento do tronco, fenologia foliar decidual e formação de anéis de crescimento anatomicamente distintos. Além disso, essas espécies formam um sistema radicular superficial, o que aumenta a sensibilidade climática do crescimento radial frente à precipitação e umidade do solo (HIETZ; WANEK; DÜNISCH, 2005; BRIENEN et al., 2012).

Estudo realizado por Volland, Pucha e Brauning (2016) demonstrou a possibilidade da reconstrução hidro-climática dos Andes no Equador através dos isótopos de ^{18}O presente nos anéis de crescimento de *Cedrela montana*, pois o registro isotópico apresentou alta correlação com a precipitação, frequência de dias chuvosos e cobertura de nuvens sobre a cordilheira. Outros trabalhos apontam para a alta sensibilidade do gênero *Cedrela* com variáveis climáticas (TOMAZELLO FILHO; BOTOSSO; LISI, 2000; DÜNISCH; BAUCH; GASPAROTTO, 2002; DÜNISCH.; MONTÓIA; BAUCH, 2003; BRIENEN; ZUIDEMA, 2005; DÜNISCH, 2005; BRIENEN et al., 2012; PEREIRA et al., 2018; CINTRA et al., 2019; GRANATO-

SOUZA et al., 2019) e como um bom *proxy* para a variabilidade de Oscilação Sul de El Niño (DÜNISCH et al., 2005; BRIENEN et al., 2012; VOLLAND; PUCHA; BRAUNING, 2016). Grandes potencialidades das espécies de *Cedrela* são relatadas também para estudos ecológicos (DÜNISCH; BAUCH; GASPAROTTO, 2002; BRIENEN; ZUIDEMA; MARTINEZ-RAMOS, 2010) e para a aplicação do manejo florestal sustentável (LÓPEZ; VILLALBA; BRAVO, 2013).

Adicionalmente, na região Neotropical alguns trabalhos deram início à extração de informações mais complexas dos anéis de crescimento da *Cedrela* com a utilização dos isótopos estáveis de carbono, visando aprofundar o entendimento das respostas dos indivíduos frente ao clima. Os isótopos de carbono da celulose dos anéis de *C. odorata* foram estudados por Hietz, Wanek e Dunisch (2005) e Cintra et al. (2019) na região da Amazônia Ocidental. Já Anholetto Jr (2013) avaliou a eficiência hídrica da mesma espécie a partir do registro isotópico do anel como um todo (sem extração de celulose) na Caatinga do Sertão Sergipano. Nesse sentido, várias lacunas temporais e espaciais ainda podem ser preenchidas quanto ao desenvolvimento da dendrocronologia em diferentes regiões brasileiras com uma abordagem mais aprofundada e análises mais refinadas dos anéis de crescimento das árvores do gênero *Cedrela*, buscando melhor compreensão do comportamento e das estratégias dos indivíduos ao longo do tempo diante das variáveis climáticas.

3. O PRESENTE ESTUDO

O material utilizado nesse estudo provem das cronologias desenvolvidas pelo Laboratório de Dendrocronologia da Universidade Federal de Lavras durante a execução dos projetos “Amazonian Tree-Ring Chronologies for Climate and Streamflow Reconstruction” e “Dendroclimatologia em Florestas Tropicais Sazonalmente Secas na Bacia do Médio São Francisco”, financiados respectivamente pelo National Science Foundation - NSF e pela Fundação de Amparo à Pesquisa de Minas Gerais - FAPEMIG. As cronologias geradas, além de serem as primeiras contribuições brasileiras no International Tree-Ring Data Bank do NOAA sob os códigos BRA001 e BRA002, representam uma oportunidade ímpar para a ampliação dos estudos para decodificar as informações mais complexas contidas nos anéis de crescimento.

Este trabalho, portanto, foi construído e viabilizado por meio de uma parceria científica internacional entre Universidades de Lavras no Brasil, University of Arkansas nos Estados Unidos, e University of Leeds e Leicester no Reino Unido, sendo toda execução laboratorial desenvolvida durante três visitas à School of Geography em Leeds.

Nesse contexto, o objetivo da tese foi avaliar os isótopos estáveis de carbono presente nos anéis de crescimento de árvores de *Cedrela odorata* da Floresta Amazônica e *Cedrela fissilis* da Caatinga, identificando os padrões de discriminação isotópica intra-anual bem como os sinais climáticos registrados nos anéis, a fim de investigar possíveis respostas fisiológicas que determinam as estratégias de crescimento das árvores do gênero *Cedrela* em dois ambientes climaticamente contrastantes do Brasil. Além disso, por se tratar de uma abordagem incipiente na dendrocronologia Neotropical, o presente estudo visa fortalecer o direcionamento metodológico para o desenvolvimento de trabalhos futuros.

4. REFERÊNCIAS

- ALVES, B. J. R. et al. Emprego de isótopos estáveis para o estudo do carbono e do nitrogênio no sistema solo-planta. **In:** AQUINO, A. M.; ASSIS, R. L. (Eds.) **Processos biológicos no sistema solo-planta**. Brasília, DF: Embrapa Informação Tecnológica, 2006. p. 343-368.
- ANDERSON, W. T.; BERNASCONI, S. M.; MCKENZIE, J. A. Oxygen and carbon isotopic record of climatic variability in tree ring cellulose (*Picea abies*): an example from central Switzerland (1913–1995). **Journal of Geophysical Research**, Greenbelt, v. 103, n. d24, p. 31625-31636, Dec. 1998.
- ANHOLETTO JR, C. R. **Dendroecologia e composição isotópica ($\delta^{13}\text{C}$) dos anéis de crescimento de árvores de *Cedrela Odorata*, *Meliaceae*, na Caatinga e Mata Atlântica do Estado de Sergipe, Brasil**. 2013. 90p. (Mestrado em Ciências Florestais) - Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2013.
- BAKER, J. A. et al. Oxygen isotopes in tree rings show good coherence between species and sites in Bolivia. **Global and Planetary Change**, Utrecht, v. 133, p. 298-308, Oct. 2015.
- BAKER, J. A. et al. What drives interannual variation in tree ring oxygen isotopes in the Amazon? **Geophysical Research Letters**, Indianapolis, v. 43, n. 22, p. 831-840, Nov. 2016.

- BERT, D.; LEAVITT, S. W.; DUPOUEY, J. L. Variations of wood $\delta^{13}\text{C}$ and water use efficiency of *Abies alba* during the last century, **Ecology**, Davis, v. 78, n. 5, p. 1588-1596, Jul. 1997.
- BRIENEN, R.; ZUIDEMA, P. Relating tree growth to rainfall in Bolivian rain forests: a test for six species using tree ring analysis. **Oecologia**, Berlin, v. 146, p. 1-12, Jul. 2005.
- BRIENEN, R.; ZUIDEMA, P.; MARTÍNEZ-RAMOS, M. Attaining the canopy in dry and moist tropical forests: strong differences in tree growth trajectories reflect variation in growing conditions. **Oecologia**, Berlin v. 163, n. 2, p. 485-496, Jun. 2010.
- BRIENEN, R. J.W.; WANEK, W.; HIETZ, P. Stable carbon isotopes in tree rings indicate improved water use efficiency and drought responses of a tropical dry forest tree species. **Trees**, Berlin, v. 25, n. 1, p. 103-113, Feb. 2011.
- BRIENEN, R.J.W. et al. Oxygen isotopes in tree rings are a good proxy for Amazonian precipitation and ENSO variability. **Proceedings of the National Academy of Science**, Washington, v. 109, n. 42, p. 16957-16962, Oct. 2012.
- CARBONE, M. S. et al. 2007. Allocation and residence time of photosynthetic products in a boreal forest using a low-level ^{14}C pulse-chase labeling technique. **Global Change Biology**, Illinois, v. 13, p. 466-477, Feb. 2007.
- CINTRA, B. B. L. et. al. Contrasting controls on tree ring isotope variation for Amazon floodplain and terra firme trees. **Tree physiology**, Victoria, v. 39, n. 5, p. 845-860, 2019.
- DAWSON, T. E.; BROOKS, P. D. Fundamentals of stable isotope chemistry and measurement. In: Unkovich M. et al. (Ed.). **Stable isotope techniques in the study of biological processes and functioning of ecosystems**. Dordrecht: Kluwer Academic Publisher, 2001. p. 1-18.
- DAWSON, T. E.; SIEGWOLF, R. **Stable isotopes as indicators of ecological change**. Academic Press, 2007. 417 p.
- DIETZE, M. C. et al. Nonstructural carbon in woody plants. **Annual Review of Plant Biology**, Palo Alto, v. 65, n. 1, p. 667-687, Apr. 2014.
- DÜNISCH, O.; BAUCH, J.; GASPAROTTO, L. Formation of increment zones and intraannual growth dynamics in the xylem of *Swietenia macrophylla*, *Carapa guianensis*, and *Cedrela odorata* (Meliaceae). **IAWA Journal**, Leiden, v. 23, p. 101-119, 2002.
- DÜNISCH, O.; MONTÓIA, V.R.; BAUCH, J. Dendroecological investigations on *Swietenia macrophylla* King and *Cedrela odorata* L. (Meliaceae) in the central Amazon. **Trees**, Berlin, v. 17, p. 244-250, May 2003.

DÜNISCH, O. Influence of the El Niño southern oscillation on cambial growth of *Cedrela fissilis* Vell. in tropical and subtropical Brazil. **Journal of Applied Botany and Food Quality**, Hamburg, v. 79, n. 1, p. 5 - 11, Apr. 2005.

EDWARDS, T. W. D. et al. Payer $\delta^{13}\text{C}$ response surface resolves humidity and temperature signals in trees. **Geochimica et Cosmochimica Acta**, Canberra, v. 64, n.2, p. 161-167, Jan. 2000.

EPSTEIN, S. et al. Environmental information in the isotopic record in trees. **Philosophical Transactions of the Royal Society**, London, v. 330, n. 1615, p. 427-439, Apr. 1990.

FARQUHAR, G. D.; O'LEARY, M. H.; BERRY, J. A. On the relationship between carbon isotope discrimination and intercellular carbon dioxide concentration in leaves. **Australian Journal of Plant Physiology**, Sidney, v. 9, p. 121-137, Jan. 1982.

FARQUHAR, G. D.; EHLERINGER, J. R.; HUBICK, K. T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. **Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology**, Palo Alto, v. 40, p. 503-537, Jun, 1989.

FATICHI, S.; LEUZINGER, S.; KÖRNER, C. Moving beyond photosynthesis: from carbon source to sink-driven vegetation modeling. **New Phytologist**, Bistol, v. 201, n. 4, p. 1086-1095. Mar. 2014.

FENG, X.; EPSTEIN, S. Carbon isotopes of trees from arid environments and implications for reconstructing atmospheric CO₂ concentration. **Geochimica et Cosmochimica Acta**, Canberra, v. 59, n. 12, p. 2599-2608, Jun. 1995.

FICHTLER, E.; HELLE, G.; WORBES, M. Stable-carbon isotope time series from tropical tree rings indicate a precipitation signal. **Tree-Ring Research**, Tucson, v. 66, p. 35-49, Jan. 2010.

FOROOZAN, Z.; POURTAHMASI, K.; BRÄUNING, A.. Climatic signals in stable carbon isotope ratios of Juniper and Oak tree rings from northern Iran. **Global and Planetary Change**, Utrecht, v. 165, p. 90-99, 2018.

FREYER, H.D.; BELACY, N. $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$ records in Northern Hemispheric trees during the past 500 years: anthropogenic impact and climatic superpositions. **Journal of Geophysical Research: Oceans**, Moss Landing, v. 88, p. 6844-6852, Aug. 1983.

FRITTS, H.C. **Tree rings and climate**. Caldwell, Blackburn Press, 1976. 567p.

GRANATO-SOUZA; D. et al. Tree Rings and Climate in the Eastern Amazon Basin of Brazil. **Climate Dynamics**, Bologna, Fev. 2019.

GEBREKIRSTOS A. et al. Stable carbon isotope ratios in tree rings of co-occurring species from semi-arid tropics in Africa: patterns and climatic signals. **Global and Planetary Change**, Utrecht, v. 66, n. 3, p. 253–260, Apr. 2009.

GESSLER, A. et al. Stable isotopes in tree rings: towards a mechanistic understanding of isotope fractionation and mixing processes from the leaves to the wood. **Tree Physiology**, Victoria, v. 34, n. 8, p. 796–818, Jun. 2014.

HEINRICH, I. et al. Hydroclimatic variation in Far North Queensland since 1860 inferred from tree rings. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Cincinnati, v. 270, n. 1-2, p. 116–127, Dec. 2008.

HELLE, G.; SCHLESER, G.H. Beyond CO₂-fixation by Rubisco—an interpretation of ¹²C-¹³C variations in tree rings from novel intra-seasonal. **Plant, Cell & Environment**, Logan, 27:367–380 Feb. 2004.

HIETZ, P.; WANEK, W.; DÜNISCH, O. Long-term trends in cellulose delta C-13 and water-use efficiency of tropical Cedrela and Swietenia from Brazil. **Tree Physiology**, Victoria, v. 25, p.745–752, Jun. 2005.

HOLZKÄMPER, S. et al. Comparison of stable carbon and oxygen isotopes in Picea glauca tree rings and Sphagnum fuscum moss remains from subarctic Canada. **Quaternary Research**, Cambridge, v. 78, n.2, p. 295-302, Sep. 2012.

JACOBY, G. C. Overview of tree-ring analysis in tropical regions. **Iawa Journal**, Leiden, v. 10, n. 2, p. 99-108, 1989.

JONES, P. D.; MANN, M. E. Climate over past millennia. **Reviews of Geophysics**, Ann Arbor, v. 42, n. 2, May 2004.

KELL, S.G. et al. Rapid mixing between old and new C pools in the canopy of mature forest trees. **Plant, Cell & Environment**, Logan, v. 30, n.8, p. 963–972, Sep. 2007.

KIMAK, A.; LEUENBERGER, M. Are carbohydrate storage strategies of trees traceable by early-latewood carbon isotope differences. **Trees**, Berlin, v. 29, p. 859–870, Feb. 2015.

KITAGAWA, H.; MATSUMOTO, E. Climatic implications of $\delta^{13}\text{C}$ variations in a Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) during the last two millenia. **Geophysical Research Letters**, Stanford, v. 22, n. 16, p. 2155-2158, Aug. 1995.

KOZLOWSKI, T. T. Carbohydrate sources and sinks in woody-plants. **The Botanical Review**, New York, v. 58, n. 2, p. 107–222, Apr. 1992.

LE ROUX, X. et al. Carbon-based models of individual tree growth: a critical appraisal. **Annals of Forest Science**, Champenoux, v. 58, n. 5, p. 469–506, Jul. 2001.

LEUENBERGER, M. **Stable isotopes in tree rings as climate and stress indicators**. Vdf Hochschulverlag AG, Zurich, 1998. 200p.

LI, Z. et al. Influence of earlywood–latewood size and isotope differences on long-term tree-ring $\delta^{13}\text{C}$ trends. **Chemical Geology**, Rostock, v. 216, n. 3, p. 191–201, Mar. 2005.

LOADER N. J. et al. Quantifying uncertainty in isotope dendroclimatology, **The Holocene**, Swansea, v. 23, n. 9, p. 1221-1226, May 2013.

LÓPEZ, L.; VILLALBA, R.; BRAVO, F. Cumulative diameter growth and biological rotation age for seven tree species in the Cerrado biogeographical province of Bolivia. **Forest Ecology and Management**, Eveleigh, v. 292, p. 49-55, Mar. 2013.

MAGALHÃES, A. C. N. Fotossíntese. In: FERRI, M. G., (Ed.). **Fisiologia vegetal**. São Paulo: EPU, 1985. p. 117-168.

MANAGAVE, S. R. et al. Regional differences in the carbon isotopic compositions of teak from two monsoonal regimes of India. **Dendrochronologia**, Birmensdorf, v. 44, p. 203-210, 2017.

MCCARROLL, D.; LOADER, N. J. Stable isotopes in tree rings. **Quaternary Science Reviews**, Swansea, v. 23, n. 7, p. 771-801, Apr. 2004.

MCCARROLL, D. et al. A simple stable carbon isotope method for investigating changes in the use of recent versus old carbon in oak. **Tree physiology**, Victoria, v. 37, n. 8, p. 1021-1027, Aug. 2017.

MCCARROLL, D.; PAWELLEK, F. Stable carbon isotope ratios of *Pinus sylvestris* from northern Finland and the potential for extracting a climate signal from long Fennoscandian chronologies. **The Holocene**, Swansea, v. 11, n. 5, p. 517-526, Jul. 2001.

PALACIO, S. et al. Does carbon storage limit tree growth? **New Phytologist**, Bistol, v. 201, n. 4, p. 1096-1100, Mar. 2014.

PEREIRA, A. L.; BENEDITO, E. Isótopos estáveis em estudos ecológicos: métodos, aplicações e perspectivas. **Revista Biociências**, Taubaté, v. 13, n. 3, p. 16-27, Jan 2007.

PEREIRA, G. A. et al. The climate response of *Cedrela fissilis* annual ring width in the Rio São Francisco basin, Brazil. **Tree-Ring Research**, Tucson, v. 74, n. 2, p. 162-172, Apr. 2018.

PONS, T.L.; HELLE, G. Identification of anatomically non-distinct annual rings in tropical trees using stable isotopes. **Trees**, Berlin, v. 25, n. 1, p. 83-93, Feb. 2011.

POUSSART, P. F.; EVANS, M. N.; SCHRAG, D. P. Resolving seasonality in tropical trees: multi-decade, high-resolution oxygen and carbon isotope records from Indonesia and Thailand. **Earth and Planetary Science Letters**, Missoula, v. 218, n. 3, p. 301-316, Feb. 2004.

RICHARDSON, A. D. et al. Seasonal dynamics and age of stemwood nonstructural carbohydrates in temperate forest trees. **New Phytologist**, Bistol, v. 197, n. 3, p. 850-861, Nov. 2013.

RICHARDSON, A. D. et al. Distribution and mixing of old and new nonstructural carbon in two temperate trees. **New Phytologist**, Bistol, v. 206, n. 2, p. 590-597, 2015.

ROSSMANN, A.; BUTZENLECHNER, M.; SCHMIDT, H. L. Evidence for a non-statistical carbon isotope distribution on natural glucose. **Plant Physiology**, Glasgow, v. 96, n. 2, p. 609-614, Feb. 1991.

SAURER, M.; SIEGWOLF, R. T. W.; SCHWEINGRUBER, F. H. Carbon isotope discrimination indicates improving water-use efficiency of trees in northern Eurasia over the last 100 years. **Global Change Biology**, Illinois, v. 10, n. 12, p. 2109-2120, Oct. 2004.

SCHÖNGART, J. et al. Phenology and stem-growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forests. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 18, n. 4, p. 581-597, Jul. 2002.

SIMARD, S. et al. Carbon and oxygen stable isotopes from tree-rings to identify spruce budworm outbreaks in the boreal forest of Québec. **Chemical Geology**, Rostock, v. 252, n. 1-2, p. 80-87, Jun. 2008.

TCHERKEZ, G. et al. Theoretical considerations about carbon isotope distribution in glucose of C3 plants. **Functional Plant Biology**, Melbourne, v. 31, p. 857-877. Jan. 2004.

TILLMAN, P. K. et al. Stable carbon and oxygen isotopes in Sphagnum fuscum peat from subarctic Canada: Implications for palaeoclimate studies. **Chemical Geology**, Rostock, v. 270, n. 1-4, p. 216-226, Feb. 2010.

TOMAZELLO FILHO, M.; BOTOSSO, P. C.; LISI, S. C. Potencialidade da família Meliaceae para dendrocronologia em regiões tropicais e subtropicais. In: ROIG, F. A. **Dendrocronologia en América Latina**. Mendoza: Universidad Nacional de Cuyo, 2000. p. 381-431.

TREYDTE, K. et al. The climatic significance of $\delta^{13}\text{C}$ in subalpine spruces (Lötschental, Swiss Alps). **Tellus B**, Malden, v. 53, n. 5, p. 593-611, Nov. 2001.

TRUMBORE, S. Carbon respired by terrestrial ecosystems – recent progress and challenges. **Global Change Biology**, Illinois, v. 12, n. 2, p. 141-153, Feb. 2006.

VERHEYDEN, A. et al. Growth rings, growth ring formation and age determination in the mangrove *Rhizophora mucronata*. **Annals of Botany**, Oxford, v. 94, n. 1, p. 59-66, Jul. 2004.

VOLLAND, F.; PUCHA, D.; BRAEUNING, A. Hydro-climatic Variability in Southern Ecuador Reflected by Tree-Ring Oxygen Isotopes. **Erdkunde**, Marburg, v. 70, n. 1, p. 69-82, Mar. 2016.

WILEY, E., HELLIKER, B. A re-evaluation of carbon storage in trees lends greater support for carbon limitation to growth. **New Phytologist**, Bistol, v. 195, n. 2, p. 285–289, Jul. 2012.

WORBES, M. One hundred years of tree-ring research in the tropics—a brief history and outlook to future challenges. **Dendrochronologia**, Birmensdorf, v. 20, n. 1-2, p. 217–231, Dec. 2002.

SEGUNDA PARTE – ARTIGOS

ARTIGO 1 – Sinais climáticos nos isótopos estáveis de carbono dos anéis de crescimento de *Cedrela odorata* L. da Amazônia Oriental, Brasil

Sinais climáticos nos isótopos estáveis de carbono dos anéis de crescimento de *Cedrela odorata* L. da Amazônia Oriental, Brasil

Resumo: Visando melhorar a compreensão do comportamento do ecossistema Amazônico frente às variáveis climáticas, avaliamos de forma intra-anual o registro isotópico de carbono presente nos anéis de crescimento de árvores de *Cedrela odorata* L. na FLOTA do Paru, Amazônia Oriental. Para análise isotópica, foi extraída a celulose de cada anel, sendo este subdividido em três partes iguais dentro de um mesmo ano, no intervalo entre 1970 e 1995. Para cada parte do anel obtivemos o registro isotópico de carbono, o qual analisamos juntamente aos dados climáticos de temperatura e precipitação ao longo da série histórica, visando avaliar possíveis influências. A discriminação isotópica de carbono ($\Delta^{13}\text{C}$) revelou um padrão intra-anual, no qual a $\Delta^{13}\text{C}$ possui valores crescentes do começo para o final do anel, indicando a utilização de reservas no início do crescimento radial. Adicionalmente, foi observado apenas sinais climáticos da estação corrente na $\Delta^{13}\text{C}$, sendo a influência da temperatura média negativa na primeira parte e a influência da precipitação total positiva na terceira parte do anel de crescimento. Dessa forma, concluímos que o início do crescimento ocorre concomitantemente à época de fenofases, sugerindo que as variáveis que afetam a senescência foliar, brotamento e floração são importantes para o acesso de reservas de carbono que formam o lenho e, após essa etapa, o tronco é formado por carbono assimilado na estação corrente, influenciado basicamente pelas chuvas. Por fim, foi demonstrado que a temperatura e a precipitação são propulsoras da composição isotópica do lenho da *C. odorata* na região da FLOTA do Paru, além de confirmar que o desenvolvimento radial ocorre entre os meses de fevereiro e novembro, contemplando inclusive a estação mais seca da região.

Palavras-chave: Dendrocronologia tropical, Discriminação isotópica, Floresta Amazônica, Utilização de recursos.

1. Introdução

O ecossistema amazônico compreende a maior floresta tropical do mundo e é um componente importante do funcionamento do sistema terrestre, desempenhando papel significativo em padrões climáticos e em ciclos biogeoquímicos como o do carbono (Wesselingh et al., 2010; Funatsu et al., 2019). Além disso, este ecossistema é essencial para a prestação de outros serviços fundamentais para o bem-estar humano, tais como no fornecimento de produtos e materiais substanciais, controle e suporte das condições ambientais e provisão de benefícios culturais e estéticos (Leemans, R. e De Groot, 2003). Sua conservação é imprescindível para a manutenção dos padrões de funcionamento globais e, conseqüentemente, para a garantia da prestação destes serviços (Leemans, R. e De Groot, 2003).

A preocupação quanto à conservação da Floresta Amazônica tem crescido nos últimos anos, sobretudo devido ao desmatamento e as suas conseqüências associadas ao seu papel em alterações no clima regional e global (Malhi et al., 2008; Mithcard, 2018). Nas últimas décadas, estudos vem apontando para as mudanças climáticas na região Amazônica, indicando além do aumento da temperatura, a diminuição do período de chuvas (Oyama e Nobre, 2003; Fu et al., 2013; Gloor et al., 2013; Nobre et al., 2016; Arvor et al., 2017; Guimberteau et al., 2017). Em função de sua grande extensão e influência, as alterações previstas nos padrões climáticos amazônicos influenciam ainda os padrões climáticos de outras regiões do continente, afetando o funcionamento dos demais ecossistemas e os serviços por eles prestados (Mithcard, 2018). Dessa forma, entender as respostas destes ambientes às variáveis climáticas é crucial para avaliar o comportamento atual e antecipar as reações futuras da floresta como um todo (Brienen et al., 2015).

Contudo, a escassez espacial e temporal de registros climáticos instrumentais de boa qualidade na região restringe a compreensão da variação natural do ciclo climático, dificultando a percepção de eventos passados e predição da resiliência das árvores frente às mudanças climáticas (Brienen et al., 2015; Granato-Souza et al., 2019). Nesse sentido, a dendrocronologia pode contribuir substancialmente para ampliar o entendimento do paleoclima regional (Briffa et al., 1992; Stahle et al., 2011; Ballesteros-Cánovas et al., 2015; Stahle et al., 2016). O *proxy* climático desenvolvido através da dendrocronologia clássica utiliza a árvore como um sensor

climático ecológico, onde as respostas fisiológicas registradas nos anéis de crescimento são obtidas a partir da mensuração da largura dos anéis (Stahle et al., 2007). No entanto, nos últimos anos, a análise mais complexa das respostas contidas nos anéis a partir da avaliação dos isótopos estáveis vem mostrando grande potencial para o avanço da dendrocronologia, pois além de auxiliar nas reconstruções climáticas com determinação de idade das árvores que não produzem anéis distintos, os isótopos favorecem a percepção quanto à sazonalidade do crescimento e utilização de carbono (Poussart et al., 2004; Ohasi et al., 2009; Fichtler et al., 2010; Managave et al., 2011; Pons e Helle, 2011; Foroozan et al., 2018; Cintra et al., 2019).

O registro isotópico de carbono encontrado nos anéis de crescimento reflete o fracionamento isotópico contra o ^{13}C que ocorre durante a fixação do CO_2 atmosférico através da condutância estomática somada à assimilação fotossintética, de forma que as variáveis climáticas relacionadas à esses dois processos podem aparecer no registro isotópico dos anéis (Farquhar e Sharkey, 1982; McCarroll e Loader, 2004). Além dos sinais climáticos, estudos que avaliam o anel de forma intra-anual mostram que a composição isotópica de carbono também pode variar ao longo do crescimento cambial devido aos processos pós-fotossintéticos, principalmente pelo uso de carbono oriundo de reservas no início do crescimento radial (Gessler et al., 2014; Kimak e Leuenberger, 2015; McCarroll et al., 2017; Cintra et al., 2019). Processos e caminhos relacionados à alocação e ao armazenamento de carbono podem influenciar o impacto da mudança climática no equilíbrio do ecossistema florestal. Como a variação ambiental é onipresente, entender como as mudanças no ambiente influenciam no desenvolvimento dos indivíduos e nas interações entre as espécies é crucial para prever a dinâmica da população e da comunidade (Cardinale et al., 2012; Hart e Marshall, 2013). Contudo, tais processos e respostas ainda continuam mal compreendidos, principalmente nas árvores de florestas tropicais (Le Roux et al., 2001; Trumbore, 2006; Keel et al., 2007; Wiley e Helliker, 2012).

Até o momento, poucos trabalhos investigaram os sinais climáticos presentes no registro isotópico de carbono dos anéis de crescimento de indivíduos arbóreos da Amazônia de forma intra-anual. Visando melhorar nossa compreensão desse sistema extremamente importante para o ciclo global de carbono, o presente estudo teve como objetivos: i) investigar as possíveis diferenças e padrões de composição isotópica entre as partes dos anéis de crescimento; ii)

avaliar a presença de sinais climáticos no registro isotópico ao decorrer do crescimento radial; iii) analisar potenciais estratégias de crescimento e respostas das árvores frente às variáveis climáticas. Partimos da hipótese que a discriminação isotópica de carbono é influenciada pelo clima devido ao condicionamento deste na disponibilidade de recursos essenciais e que existe diferença quanto a esse registro ao longo do crescimento radial proporcionado pela sazonalidade climática da região. Para a condução deste trabalho, foi avaliada a discriminação isotópica de carbono em três diferentes partes dos anéis de crescimento de três árvores de *Cedrela odorata* da região oriental da Amazônia ao longo de uma série histórica de 26 anos, associando sua relação com as variáveis de precipitação e temperatura.

2. Material e métodos

Área de estudo e clima

As amostras da espécie arbórea *Cedrela odorata* utilizadas neste estudo provém de manejo florestal sustentável da concessão florestal da Floresta Estadual do Paru (FLOTA do Paru), a qual abrange 3.6 milhões de hectares pertencentes a cinco municípios do Estado do Pará, Brasil (latitude 1°15' S e longitude 53°04' W). A região de coleta incorpora uma Unidade de Manejo na cidade de Almeirim, próximo às margens do Rio Paru em uma Floresta Ombrófila Densa na Bacia Amazônica Oriental (Figura 1a).

Segundo a classificação climática Köppen, a FLOTA do Paru está inserida na faixa de clima tropical de monção (Am), com precipitação total anual média de 2128 mm e temperatura média anual de 26.5 °C entre os anos 1968 e 1996, período de interesse deste estudo. O climatograma foi desenvolvido com dados de precipitação extraídos da base de dados do BDMEP - Banco de Dados Meteorológicos para Ensino e Pesquisa (INMET), no qual foi utilizada a média ponderada pelo inverso das distâncias de duas estações próximas ao local de coleta (Porto de Moz - 82181 e Monte Alegre - 82814). Já os dados mensais de temperatura média desse estudo foram obtidos no Climate Research Unit (CRU) TS4.00, com gride de 0.5° (Figura 1b).

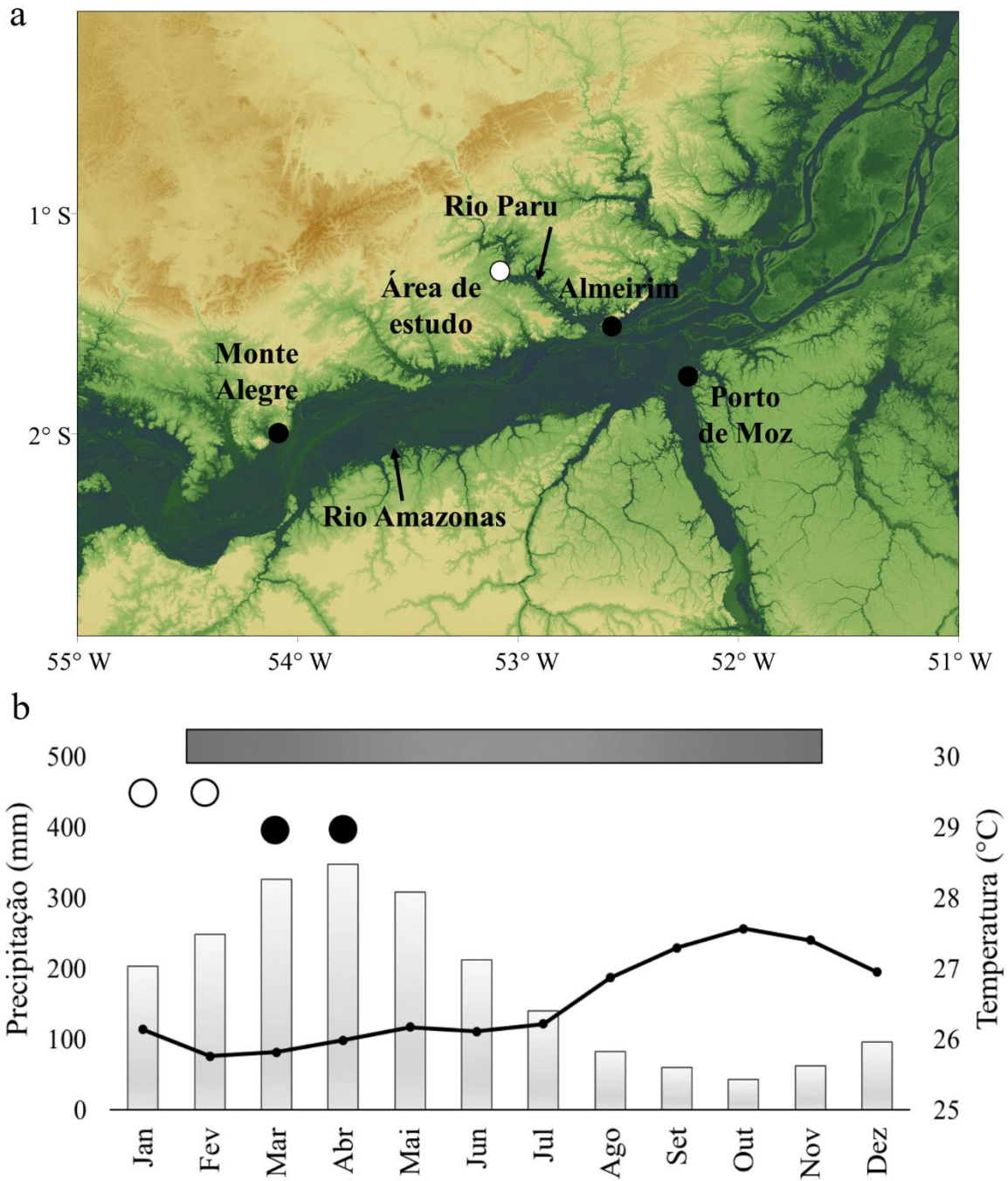


Figura 1 - Área de estudo evidenciando a (a) localização e a (b) caracterização mensal de precipitação e (barras cinza) temperatura média (linha preta) durante o período de 1968 e 1996 na região da FLOTA do Paru. Barra cinza escuro no topo do gráfico mostra o período de crescimento das árvores segundo Granato-Souza et al. (2019). Círculos brancos e pretos mostram, respectivamente, o período estimado de senescência foliar e de floração da *C. odorata* de acordo com SUDAM (1979).

De maneira geral, a espécie *Cedrela odorata* possui extensa distribuição na América Latina, ocorrendo desde o México, passando por países da América Central e do Sul até atingir a Argentina, sendo bastante comum nas florestas ombrófilas (Tomazello Filho et al, 2000; Muellner et al., 2010). É uma espécie de extrema importância comercial e, dentro das espécies arbóreas do domínio Amazônico, está classificada na categoria vulnerável segundo a Lista Vermelha da International Union for Conservation of Nature and Natural Resources (IUCN) (Oliveira et al., 2018).

Por apresentar fenologia foliar decidual, de forma geral, as árvores do gênero *Cedrela* tendem a formar anéis de crescimento distintos. Além disso, devido ao sistema radicular relativamente superficial, essas espécies arbóreas demonstram alta sensibilidade à chuva e a capacidade de retenção de umidade pelo solo, entrando em uma fase de dormência durante a estação sazonalmente seca (Marcati et al, 2006; Brien et al. 2012). Assim, as espécies deste gênero têm demonstrado grande potencial no desenvolvimento da dendrocronologia tropical, o que vem despertando o interesse dos pesquisadores em estudos recentes (Tomazello Filho et al., 2000; Dünisch et al., 2002; Dünisch, et al., 2003; Brien e Zuidema, 2005; Bräuning et al., 2009; Brien et al., 2012; Espinoza et al., 2014; Baker et al, 2017; Pereira et al., 2018; Granato-Souza et al., 2019), inclusive quanto à avaliação do registro isotópico de carbono e oxigênio nos anéis de crescimento (Hietz et al., 2005; Brien et al., 2012; Baker et al., 2015; Cintra et al., 2019).

Na região de estudo, o período de dormência ou redução de crescimento radial provavelmente não ocorre nos meses mais secos e sim entre dezembro e janeiro (Granato-Souza et al., 2019), uma vez que as larguras dos anéis de crescimento da *C. odorata* na região da FLOTA do Paru correlacionam positivamente com precipitação que ocorre entre os meses de fevereiro e novembro. Neste trabalho, não foram observados em campo os períodos das fenofases, no entanto Tomazello Filho et al. (2000) baseado no estudo da SUDAM (1979), afirmam que a senescência foliar da *Cedrela odorata* ocorre em janeiro e fevereiro e que o florescimento ocorre nos meses de março e abril na estação experimental de Curuá-Uma (latitude 2°23' S e longitude 54°24' W), localizada a uma distância de 180 km da FLOTA do Paru (Figura 1b).

Análise isotópica

As árvores de *Cedrela odorata* utilizadas nesse estudo integram a cronologia do Rio Paru desenvolvida previamente por Granato-Souza et al. (2019), sendo a primeira contribuição brasileira no International Tree-Ring Data Bank (NOAA) sob o código BRA001. A partir das 10 amostras mais correlacionadas da cronologia, três árvores foram selecionadas para a análise isotópica. Essa seleção se baseou na similaridade dos anéis de crescimento das amostras, sendo escolhidas aquelas com os padrões mais largos de anéis, visando as árvores com maiores taxas de incremento radial, que provavelmente ocupavam níveis superiores do dossel. Além disso, a idade foi levada em consideração (média de 117 anos) para evitar a utilização dos 50 primeiros anos de vida de todas as árvores, eliminando os possíveis efeitos juvenis que podem estar registrados na composição isotópica da fase inicial do crescimento arbóreo (McCarroll e Loader, 2004; Esper et al., 2010).

A celulose foi extraída segundo a metodologia descrita por Wieloch et al. (2011) e Kagawa et al. (2015). Essa extração se deu a partir das secções transversais da amostra total que contemplava os 26 anéis entre os anos de 1970 e 1995 (Figura 2a). As secções foram inseridas em recipientes perfurados de politetrafluoretileno (PTFE) de forma que houvesse espaço suficiente ao redor da amostra para a ação dos reagentes. Após a extração da celulose e obtenção de uma solução aquosa de pH neutro, as amostras foram retiradas dos recipientes de PTFE e colocadas em lâminas de vidro (Figura 2b). Sob um estereomicroscópio, os anéis foram seccionados com bisturi em três partes iguais: primeira, segunda e terceira parte do anel no sentido da trajetória de crescimento (Figura 2c) e armazenados em Eppendorfs com 1 a 2 ml de água destilada.

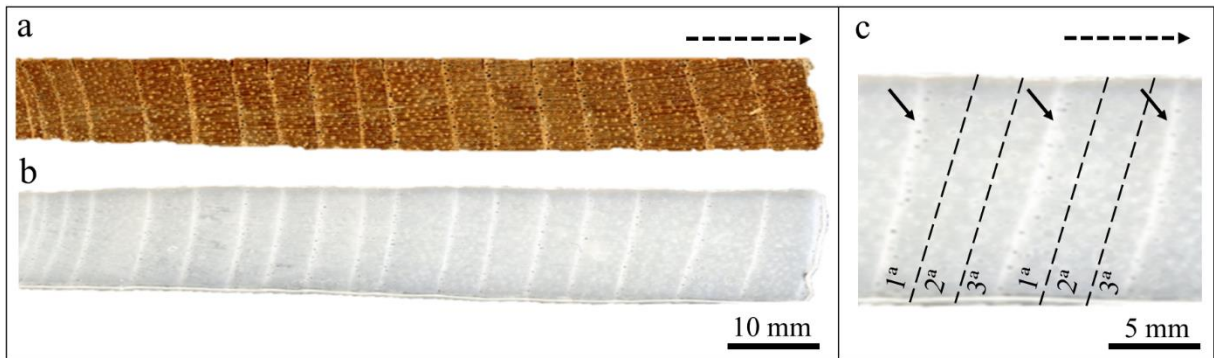


Figura 2. Imagem de uma amostra (a) antes e (b) depois da extração de celulose e (c) representação dos cortes intra-anuais. Seta pontilhada representa o sentido de crescimento da árvore; setas pretas (c) mostram os parênquimas marginais visíveis mesmo após a extração de celulose (limite entre anéis); linhas pontilhadas representam os cortes intra-anuais para obtenção da primeira, segunda e terceira parte do anel.

Em seguida, a solução contendo cada parte do anel imersa em água destilada foi homogeneizada em agitador mecânico e liofilizada (Laumer et al., 2009). Para a avaliação da composição isotópica, cerca de 1 mg de celulose totalmente seca foi pesada em cápsula de estanho para a determinação da composição isotópica de ^{13}C ($\delta^{13}\text{C}_{\text{cell}}$) por espectrometria de massa de razão isotópica (IRMS). A análise foi feita seguindo os protocolos de Leicester Environmental Stable Isotope Laboratory em um espectrômetro de massa (Sercon Hydra 20-20) acoplado a um analisador elementar. A $\delta^{13}\text{C}_{\text{cell}}$ expressa em ‰ foi obtida através da relação da composição da amostra e da composição padrão V-PDB.

Por fim, a partir dos resultados da $\delta^{13}\text{C}_{\text{cell}}$ de cada parte do anel foi calculada a discriminação isotópica. Segundo Farquhar et al. (1989), a composição isotópica de carbono das plantas é esgotada em relação à sua fonte (CO_2 atmosférico) devido ao fracionamento isotópico que ocorre durante as fases de difusão e carboxilação e essa discriminação isotópica de carbono 13 ($\Delta^{13}\text{C}$) pode ser descrita como:

$$\Delta^{13}\text{C} (\text{‰}) = (\delta^{13}\text{C}_a - \delta^{13}\text{C}_{\text{cell}}) / (1 + \delta^{13}\text{C}_{\text{cell}} / 1000)$$

Onde $\delta^{13}\text{C}_a$ e $\delta^{13}\text{C}_{\text{cell}}$ representam a composição isotópica de ^{13}C do CO_2 atmosférico e da celulose obtida da amostra, respectivamente. De acordo com Brienen et al. (2011), a $\delta^{13}\text{C}_a$

deve ser levada em consideração pois, com o aumento da emissão de combustíveis fósseis na atmosfera, houve uma tendência de empobrecimento da mesma ao decorrer dos anos. Para esse estudo foram utilizados os valores de $\delta^{13}\text{C}$ descritos no trabalho de McCarroll e Loader (2004).

De forma a avaliar os padrões intra-anuais de discriminação, foi calculado o incremento e decremento de $\Delta^{13}\text{C}$ através da primeira diferença. Assim como descrito por Foroozan et al. (2018), as primeiras diferenças consistem de um método comum para a criação de séries temporais desassociadas e potencialmente estacionárias, removendo as alterações na média de uma série temporal. As séries diferenciadas representam a mudança entre observações consecutivas na série original e, no presente estudo, o cálculo se deu a partir da diferença entre a $\Delta^{13}\text{C}$ de cada parte do anel de crescimento com a $\Delta^{13}\text{C}$ da parte precedente.

Análise de dados

Para avaliar a presença de sinal climático no registro isotópico dos anéis de crescimento das árvores de *Cedrela odorata*, os dados de $\Delta^{13}\text{C}$ das partes dos anéis foram associados às informações meteorológicas de precipitação total mensal e temperatura média mensal da região de estudo. A escolha pela utilização da temperatura mensal média foi baseada na correlação significativamente positiva desta variável com as temperaturas máximas e mínimas ($r = 0.978$ e 0.859 , respectivamente) durante o período de 1968 a 1996.

Como as árvores do gênero *Cedrela* possuem fenologia foliar decidual e respondem à sazonalidade climática, a avaliação inicial se deu a partir do agrupamento dos dados meteorológicos em estações de crescimento previamente definidas no trabalho de Granato-Souza et al. (2019), onde a estação de crescimento atual, chamada de estação úmida, varia entre os meses de fevereiro e novembro e a estação de dormência, chamada de seca, ocorre entre os meses de dezembro e janeiro. A partir dos resultados das estações atuais e prévias do crescimento, a $\Delta^{13}\text{C}$ de cada parte do anel foi avaliada de forma mensal.

Para lidar com a dependência temporal entre as observações dentro da mesma árvore, foram adotados modelos de mínimos quadrados generalizados (GLS) e modelos de efeitos mistos lineares. Estruturas de correlação (autorregressivo da ordem 1, média móvel autorregressiva ou simetria composta) foram adicionadas aos modelos para considerar a

correlação temporal dentro de cada indivíduo e, quando necessário, um modelo misto de inclinação aleatória (inclinação aleatória do ano dentro da árvore individual) foi usado no lugar da GLS. Para verificar a presença de autocorrelação temporal nos resíduos dos modelos a priori e a posteriori da inclusão de estruturas de correlação, foi aplicado Autocorrelação e funções de autocorrelação parcial, escolhendo assim a correlação que demonstrou ausência de autocorrelação temporal. Variáveis explicativas com correlação de Pearson $> |0,6|$ não foram permitidas no mesmo modelo (Dormann et al. 2012) e a presença de fator de inflação de variância (VIF) > 4 foi verificada para lidar com a multicolinearidade. A seleção do modelo foi baseada no Critério de Informação de Akaike de segunda ordem (AICc), onde o melhor modelo é indicado pelo menor valor do AICc (Burnham e Anderson 2002). A abordagem de inferência multi-modelo foi adotada para lidar com as melhores variáveis nos melhores modelos, e a escolha se deu a partir da média condicional dos modelos com $\Delta AICc \leq 2$. Como algumas variáveis não estão contidas no mesmo número de modelos, a importância relativa das variáveis não foi discutida. Os modelos foram ajustados através da máxima verossimilhança e a normalidade dos resíduos foi confirmada pela análise dos resíduos.

O ajuste dos modelos foi realizado no pacote *nlme* baseado em Pinheiro et al. (2018). Já para a seleção dos modelos e determinação da média do modelo foi empregado o pacote *MuMIn* (Bartón 2009). Por fim, visando testar a presença de autocorrelação temporal, foi utilizado o pacote de previsão descrito por Hyndman et al. (2018). Todas as análises foram realizadas no R versão 3.5.1 (R Core Team, 2018) com nível de significância de 0.05.

3. Resultados

O valor bruto discriminação isotópica ($\Delta^{13}C$) intra-anual para as três árvores analisadas (AF1, AF2 e AF3) apresentou a tendência de aumento da discriminação ao decorrer do crescimento radial durante o período de 1970 a 1995 (Figura 3a). Esse padrão é realçado com a remoção das tendências de longo prazo a partir do cálculo da primeira diferença (Figura 3b), no qual os valores entre árvores aparecem de forma mais sincronizada, indicando a força do padrão de discriminação intra-anual (Foroozan et al., 2018). A sincronização entre árvores

aumenta após o cálculo da primeira diferença (Tabela 1), partindo de uma correlação média do valor bruto de $\Delta^{13}\text{C}$ foi de $r = 0.214$ e a correlação média das primeiras diferenças de $r = 0.572$.

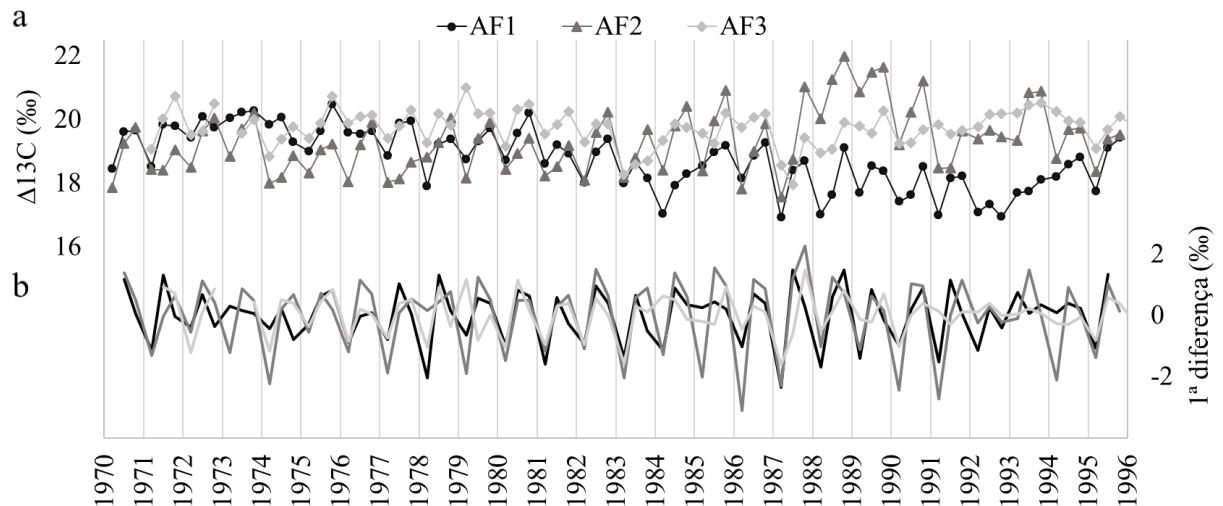


Figura 3. Padrão de discriminação isotópica intra-anual de três árvores de *C. odorata* (AF1, AF2 e AF3) entre os anos de 1970 e 1996, evidenciando (a) o valor de bruto da discriminação isotópica ($\Delta^{13}\text{C}$) e (b) os valores de incremento e decremento realçado pelo cálculo das primeiras diferenças.

Tabela 1. Coeficiente de correlação entre os três indivíduos de *C. odorata* (AF1, AF2 e AF3) quanto ao valor bruto de discriminação isotópica ($\Delta^{13}\text{C}$) e primeiras diferenças entre as partes dos anéis.

Coeficiente de Correlação	$\Delta^{13}\text{C}$	1ª diferença
AF1 x AF2	-0.036	0.658**
AF1 x AF3	0.349**	0.540**
AF2 x AF3	0.256*	0.519**

* Nível de significância $p < 0.05$ e ** Nível de significância $p < 0.01$

Neste trabalho não foi observada correlações significativas entre o registro isotópico e os dados de largura do anel e cronologia. Esse fato também é observado por outros autores e pode estar associado à complexidade das informações isotópicas que contém, além de sinais ambientais e fisiológicos, características intrínsecas de cada indivíduo (McCarroll e Loader, 2004; Dawson e Siegwolf, 2007; Holzkämper e Kuhry, 2009; Ferrio et al., 2015).

A partir da análise das estações de crescimento, foi possível notar sinais climáticos apenas na estação de crescimento atual que ocorre entre os meses de fevereiro e novembro do ano corrente (Granato-Souza, et al. 2019). De acordo com os modelos gerados neste trabalho,

foi observado influência significativa tanto da temperatura média quanto da precipitação total com a discriminação isotópica, indicando que essas duas variáveis climáticas agem como propulsoras da $\Delta^{13}\text{C}$. Além disso, esse registro ambiental foi observado em diferentes etapas do crescimento radial. A primeira parte do anel, associada ao início do crescimento, apresentou correlação significativa e negativa ($p < 0.05$) com a temperatura média da estação de crescimento corrente (úmida), já a terceira parte do anel revelou sofrer influência significativamente positiva ($p < 0.05$) da precipitação total da mesma estação (Figura 4). A nível de estações de crescimento, a $\Delta^{13}\text{C}$ da segunda parte do anel não foi explicada por nenhuma variável climática avaliada neste estudo.

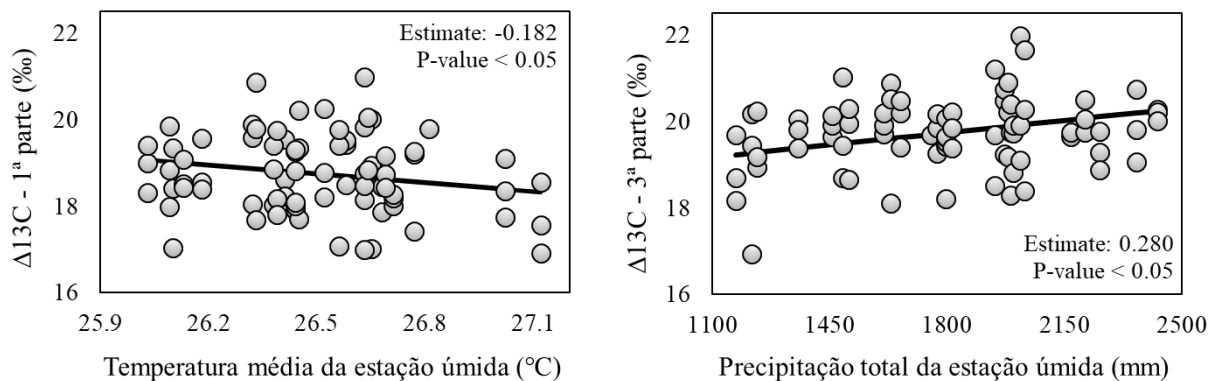


Figura 4. Relação entre a discriminação isotópica e variáveis significativamente influentes selecionados a partir da avaliação das diferentes estações, evidenciando o sinal climático presente apenas na estação de crescimento corrente, com (a) efeito negativo da temperatura média sob a $\Delta^{13}\text{C}$ da primeira parte do anel e (b) efeito positivo da precipitação sob a $\Delta^{13}\text{C}$ da terceira parte do anel de crescimento da *C. odorata* na Amazônia.

Ao avaliar os sinais climáticos na discriminação isotópica das partes dos anéis da *C. odorata* durante os meses que contemplam a fase de crescimento corrente, nossos resultados sugerem diferenças quanto à época de influência de cada variável ambiental. Na Figura 5 está evidenciado o tamanho e sentido do efeito das variáveis climáticas mensais na $\Delta^{13}\text{C}$ de cada parte do anel sob a perspectiva dos melhores modelos selecionados neste trabalho. O registro da temperatura média apareceu apenas na discriminação isotópica do início do anel (primeira parte), apresentando relação significativamente negativa com a temperatura média dos meses

de fevereiro e março ($p < 0.05$ para ambos os meses). Já o sinal da precipitação foi observado na $\Delta^{13}\text{C}$ ao longo de todo o anel (primeira, segunda e terceira parte), porém com sentido e épocas distintas. A $\Delta^{13}\text{C}$ da primeira parte do anel apresentou relação significativamente negativa com a precipitação do mês de abril ($p < 0.05$) e positiva com o mês de maio ($p < 0.05$). A $\Delta^{13}\text{C}$ da segunda parte do anel mostrou ser positivamente influenciada pela chuva de novembro ($p < 0.05$) e a $\Delta^{13}\text{C}$ da terceira parte pelas chuvas de maio e novembro ($p < 0.001$ e $p < 0.05$, respectivamente), também de maneira positiva.

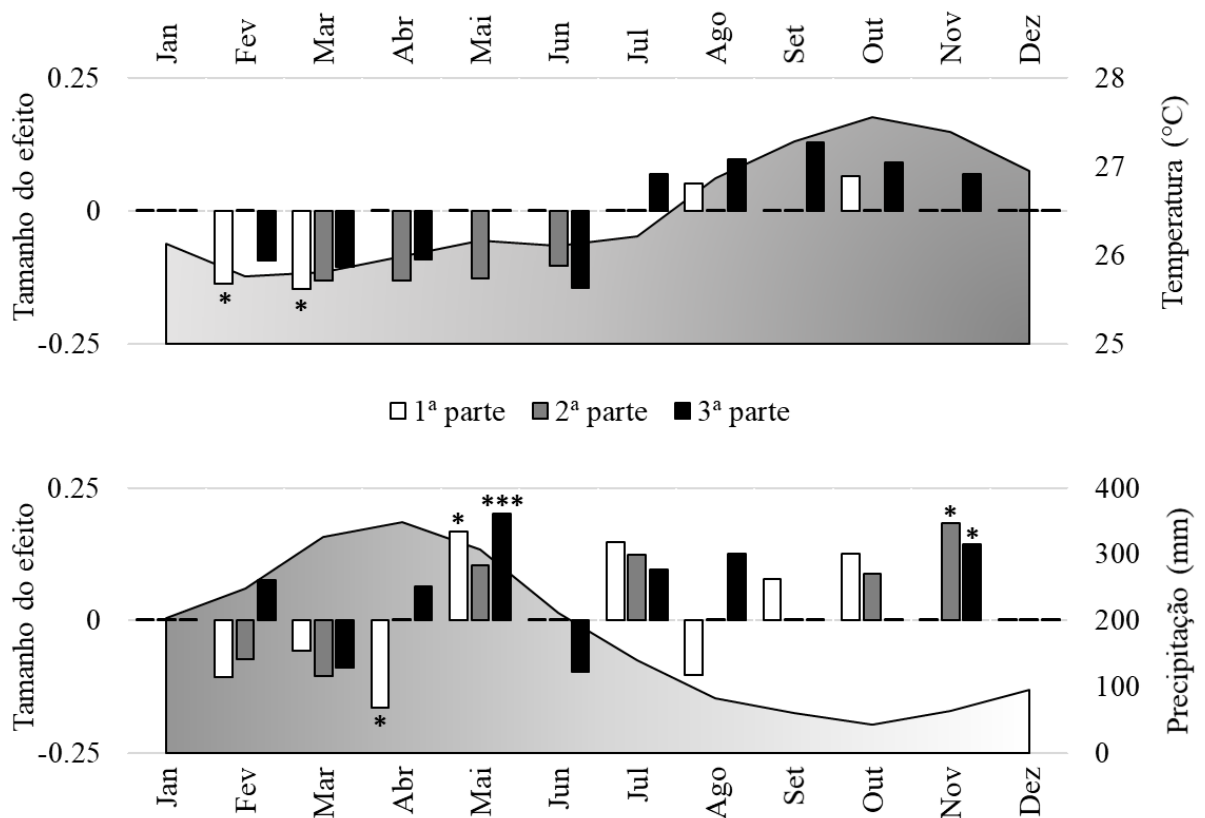


Figura 5. Sinais climáticos associados à discriminação isotópica de carbono ($\Delta^{13}\text{C}$) nas diferentes partes dos anéis de *C. odorata* entre os anos de 1970 a 1995, evidenciando a influência mensal da (a) temperatura média e (b) precipitação total. Área cinza mostra os valores mensais de cada variável climática (a - temperatura em $^{\circ}\text{C}$ e b - precipitação em mm). Barras brancas, cinzas e pretas representam a dimensão e orientação do efeito das variáveis climáticas na $\Delta^{13}\text{C}$ sob a perspectiva dos modelos selecionados para a primeira, segunda e terceira parte do anel, respectivamente. Linhas pretas revelam as relações entre sinal climático e $\Delta^{13}\text{C}$ não selecionadas pelos modelos. * e *** indicam correlações a nível de $p < 0.05$ e $p < 0.001$, respectivamente.

4. Discussão e conclusão

Nossos resultados corroboraram as duas hipóteses propostas inicialmente. A primeira delas foi confirmada pelas diferenças na discriminação isotópica de carbono ($\Delta^{13}\text{C}$) intra-anual nos anéis de crescimento da *Cedrela odorata*, representado pelas partes dos anéis. Foi observado um padrão de discriminação intra-anual, revelando menor $\Delta^{13}\text{C}$ (maior teor de ^{13}C) na fase inicial e maior $\Delta^{13}\text{C}$ (menor teor de ^{13}C) na etapa final do crescimento do anel (Figura 3). Este padrão dentro dos anéis também é relatado em alguns estudos de clima temperado, nos quais os autores associam a maior concentração de carbono pesado no lenho inicial com a utilização do carbono não estrutural (NSC) durante a primeira fase de crescimento radial, uma vez que as fontes oriundas dessas reservas são isotopicamente mais enriquecidas (Rossmann et al., 1991; Tcherkez et al., 2004; Gessler et al., 2014; Kimak e Leuenberger, 2015). Parte desses estudos revelam que os sinais isotópicos passam de um ano para outro devido ao uso de NSC assimilado na estação prévia, já os trabalhos que não encontram tal sinal associam a primeira etapa de crescimento ao uso de um mix de reservas antigas, as quais não carregam sinal de um ano a outro e podem estar associadas aos indivíduos mais maduros (Leavitt e Long, 1991; Rossmann et al., 1991; Poussart et al., 2004; Helle e Schleser, 2004; Tcherkez et al., 2004; Carbone et al., 2013; Gessler et al., 2014; Richardson et al., 2015; Kimak e Leuenberger, 2015; McCarroll et al., 2017).

A controvérsia entre padrão intra-anual do registro isotópico e utilização de reservas também é relatada para as árvores de *C. odorata* de diferentes regiões da Amazônia. Cintra et al. (2019), ao avaliar indivíduos de dois ambientes úmidos da Amazônia, encontraram o mesmo padrão do nosso estudo apenas em um ambiente com sazonalidade climática mais marcante, sugerindo que o padrão intra-anual da composição isotópica não está relacionada à espécie, mas às condições de crescimento e disponibilidade de recursos. Adicionalmente, Dünisch e Puls (2003) afirmam que o amido assimilado pela *C. odorata* da Amazônia no ano anterior ao crescimento é o propulsor do desenvolvimento radial em indivíduos jovens (sete anos de idade), porém os nossos resultados demonstram que o carbono da primeira parte do anel não está associado diretamente às estações prévias, uma vez que não foi verificado sinal ambiental anterior à estação corrente no registro isotópico da primeira parte do anel. Em contrapartida, foi

observado correlações significativas entre sinais climáticos da estação de crescimento atual (ano corrente) e $\Delta^{13}\text{C}$ ao longo de todo anel, tanto a nível de estações quanto mensalmente (Figuras 4 e 5, respectivamente), corroborando assim com nossa segunda hipótese.

Segundo Farquhar e Sharkey (1982), a $\Delta^{13}\text{C}$ reflete o balanço entre a condutância estomática e a taxa fotossintética que ocorre durante a assimilação do carbono oriundo do CO_2 atmosférico. Em ambientes de alto estresse hídrico, a condução estomática tende a ser o fator de maior controle no fracionamento isotópico, apresentando assim maiores correlações da $\Delta^{13}\text{C}$ com a precipitação e umidade relativa do ar. Já ambientes onde a disponibilidade de água não é limitante, a $\Delta^{13}\text{C}$ sofre maior influência da taxa fotossintética, a qual é controlada pela temperatura e irradiação solar (McCarroll e Loader 2004). De forma geral, a sazonalidade das chuvas é o fator climático que mais influencia no desenvolvimento e, conseqüentemente, é o sinal mais forte presente nos isótopos dos anéis de crescimento das árvores da região amazônica (Brienen et al., 2012, Baker et al., 2016, Cintra et al., 2019). No entanto, nossa área de estudo está localizada em um ambiente onde raramente chove menos que 60 mm nos meses mais secos e o crescimento ocorre ao longo de quase todo o ano (Figura 1b), contemplando inclusive o período de maior escassez hídrica na região da FLOTA do Paru (Granato-Souza et al., 2019)

Os sinais climáticos encontrados no início da fase de crescimento apontam que a $\Delta^{13}\text{C}$ da primeira parte do anel sofre influência negativa das temperaturas de fevereiro e março (Figura 5a) e da precipitação de abril (Figura 5b), meses que coincidem com as fenofases estimadas (SUDAM, 1979) (Figura 1b). Para a *C. odorata*, as etapas senescência foliar, brotamento e floração são negativamente influenciadas pela precipitação e temperatura, tanto no mês que antecede cada fenofase quanto no mês de ocorrência do evento (Lobão, 2011). Além disso, é descrito que o crescimento radial das espécies do gênero *Cedrela* (*C. fissilis* e *C. odorata*) é afetado de forma negativa durante o brotamento e a floração (Lobão, 2011). Somado aos menores valores de $\Delta^{13}\text{C}$ observados na primeira parte do anel, esses resultados reforçam que o início do desenvolvimento radial ocorra com fotoassimilado oriundo de reservas antigas, no qual o acesso é influenciado pelas variáveis climáticas ligadas aos demais eventos que ocorrem de forma simultânea ao crescimento do tronco. De acordo com a dinâmica “*Last in, first out*” proposta por Lacoïnte et al. (1993) e confirmada por Carbone et al. (2013), as reservas mais recentes são mais acessíveis e, portanto, as primeiras a serem utilizadas. Considerando em

nosso estudo que o crescimento radial ocorre concomitantemente ao período estimado das fenofases, possivelmente o NSC jovem é alocado no desenvolvimento de folhas novas e floração, condicionando o uso de reservas mais antigas para o início da formação do anel.

Adicionalmente, verificamos que a $\Delta^{13}\text{C}$ da primeira e terceira partes do anel possuem relação positiva com a precipitação do mês de maio, logo após o pico de chuva de abril. Já a precipitação de novembro se mostrou propulsora de maior $\Delta^{13}\text{C}$ na segunda e terceira parte do anel (Figura 5b), indicando que o crescimento ocorre até o mês de novembro, fato que corrobora a cronologia desenvolvida previamente por Granato-Souza et al (2019). A influência positiva da precipitação na $\Delta^{13}\text{C}$ é condizente com outros trabalhos, uma vez que a maior disponibilidade hídrica possibilita que os estômatos fiquem mais abertos, discriminando com maior intensidade o carbono pesado (Farquhar e Sharkey, 1982; Gebrekirstos et al., 2009; Fichtler et al., 2010; Brienen et al., 2012; Woodborne et al., 2015; Cintra et al., 2019).

No entanto, alguns resultados apontam possíveis problemas metodológicos do presente estudo pois, buscando uma resposta macro que compreendesse o maior número de anéis de indivíduos diferentes, cada anel foi seccionado apenas em três partes. Dessa forma, o sinal positivo da precipitação de maio na $\Delta^{13}\text{C}$ da primeira parte indica que a divisão do anel em três partes iguais não capta com rigor as diferentes fases de crescimento, revelando apenas uma tendência das variáveis climáticas atuantes em diferentes etapas, indicando as possíveis estratégias de crescimento dessas árvores no início e final da formação do tronco. Além disso, o tamanho do efeito do sinal climático na parte intermediária revela que esta sofre influência da primeira e terceira partes. Portanto, recomendamos critério na avaliação isotópica dos anéis de crescimento da *C. odorata*, por se tratar de um registro bastante complexo e que sofre influências intra-anuais distintas.

Por fim, nosso trabalho não avaliou o comportamento dos indivíduos separadamente, porém é importante ressaltar a maior sincronização da $\Delta^{13}\text{C}$ bruta entre árvores observada até o ano de 1987 (Figura 3). Tal diferenciação de comportamento pode estar associada às respostas intrínsecas de cada indivíduo frente às condições climáticas, pois dentro do intervalo de interesse (entre 1968 e 1996), o ano de 1987 apresentou a maior temperatura média, precipitação total cerca de 20% abaixo da média e maior número de dias sem chuva, sendo a estação de 1987/1988 registrado pelo Centro de Previsão de Tempo e Estudos Climáticos

(INPE, 2019) como um período de forte ocorrência do El Niño (Silva et al., 2018). A alteração na sincronia da $\Delta^{13}\text{C}$ entre árvores após o evento de estresse revela a distinção nas respostas dos indivíduos frente às variações da temperatura e precipitação associadas ao El Niño. Considerando que o funcionamento da comunidade é resultado da interação entre a variabilidade ambiental e a variabilidade das populações, as atuais mudanças climáticas, que indicam aumento da temperatura e diminuição do período de chuvas, podem interferir no comportamento da comunidade como um todo, colocando em risco a prestação de serviços ecossistêmicos (Oyama e Nobre, 2003; Cardinale et al., 2012; Gloor et al., 2013; Nobre et al., 2016; Arvor et al., 2017; Guimberteau et al., 2017; Esquivel-Muelbert et al., 2019).

5. Referências

- Arvor, D., Funatsu, B., Michot, V., Dubreuil, V., 2017. Monitoring rainfall patterns in the southern Amazon with PERSIANN-CDR data: Long-term characteristics and trends *Remote Sens* 9, 889.
- Baker, J. C. A., Gloor, M., Spracklen, D. V., Arnold, S. R., Tindall, J. C., Clerici, S. J., Leng, M. J., Brienen, R. J. W., 2016. What drives interannual variation in tree ring oxygen isotopes in the Amazon? *Geophys Res Lett* 43, 11831–11840.
- Baker, J. C. A., Santos, G. M., Gloor, M., Brienen, R. J. W., 2017. Does *Cedrela* always form annual rings? Testing ring periodicity across South America using radiocarbon dating. *Trees Struct Funct* 31, 1999–2009
- Ballesteros-Cánovas, J. A., Stoffel, M., St George, S., Hirschboeck, K., 2015. A review of flood records from tree rings. *Prog Phys Geog* 39, 794-816.
- Barton, K., 2009. MuMIn: multi-model inference. R package version 1. 0. 0. Data, <http://r-forge.r-project.org/projects/mumin/>.
- Bräuning, A., Volland-Voigt, F., Burchardt, I., Ganzhi, O., Naus, T., Peters, T., 2009. Climatic control of radial growth of *Cedrela montana* in a humid mountain rainforest in southern Ecuador. *Erdkunde* 63, 337-345.
- Brienen, R. J. W., Zuidema, P., 2005. Relating tree growth to rainfall in Bolivian rain forests: a test for six species using tree ring analysis. *Oecologia* 146, 1-12.

- Brienen, R. J. W., Wanek, W., Hietz, P., 2011. Stable carbon isotopes in tree rings indicate improved water use efficiency and drought responses of a tropical dry forest tree species. *Trees* 25, 103-113.
- Brienen, R. J. W., Helle, G., Pons, T. L., Guyot, J-L., Gloor, M., 2012. Oxygen isotopes in tree rings are a good proxy for Amazon precipitation and El Nino-Southern Oscillation variability. *Proc Natl Acad Sci USA* 109, 16957–16962.
- Brienen, R. J., Phillips, O. L., Feldpausch, T. R., Gloor, E., Baker, T. R., Lloyd, J., ... Martinez, R. V., 2015. Long-term decline of the Amazon carbon sink. *Nature* 519, 344.
- Briffa, K. R., Jones, P. D., Bartholin, T. S., Eckstein, D., Schweingruber, F. H., Karlen, W., Zetterberg, P. Eronen, M., 1992. Fennoscandian summers from AD 500: temperature changes on short and long timescales. *Clim Dynam* 7, 111-119.
- Burnham, K. P., Anderson, D. R., 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer, New York, 485 pp.
- Carbone, M. S., Czimczik, C. I., Keenan, T. F., Murakami, P. F., Pederson, N., Schaberg, P. G., Xu, X., Richardson, A. D., 2013. Age, allocation and availability of nonstructural carbon in mature red maple trees. *New Phytol* 200, 1145-1155.
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardle, D. A., Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M., Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S., Naeem, S., 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486, 59-67.
- Cintra, B. B. L., Gloor, M., Boom, A., Schöngart, J., Locosselli, G. M., Brienen, R., 2019. Contrasting controls on tree ring isotope variation for Amazon floodplain and terra firme trees. *Tree Physiol* 39, 845-860.
- Dawson, T. E., Siegwolf, R., 2007. Stable isotopes as indicators of ecological change. Academic Press, California, 417 pp.
- Dormann, C. F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., García, J. R. M., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P. J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P. E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A. K., Zurell, D., Lautenbach, S., 2012. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 35, 1–20.
- Dünisch, O., Bauch, J., Gasparotto, L., 2002. Formation of increment zones and intraannual growth dynamics in the xylem of *Swietenia macrophylla*, *Carapa guianensis*, and *Cedrela odorata* (Meliaceae). *Iawa J* 23, 101-119.

- 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.
- Dünisch O, Puls, J., 2003. Changes in content of reserve materials in an evergreen, a semi-deciduous, and a deciduous Meliaceae species from the Amazon. *J Appl Bot* 77, 10–16.
- Esper, J., Frank, D. C., Battipaglia, G., Büntgen, U., Holert, C., Treydte, K., Siegwolf, T. W., Saurer, M., 2010. Low-frequency noise in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ tree ring data: a case study of *Pinus uncinata* in the Spanish Pyrenees. *Glob. Biogeochem. Cycles* 24.
- Espinoza, M. J. P., Guillen, G. J. I., Morales, M. S., Arisméndiz, R. R., 2014. Potencialidad de *Cedrela odorata* (Meliaceae) para estudios dendrocronológicos en la selva central del Perú. *Rev Biol Trop* 62, 783-793.
- Esquivel-Muelbert, A., Baker, T. R., Dexter, K. G., Lewis, S. L., Brienen, R. J., Feldpausch, T. R., ... , Higuchi, N., 2019. Compositional response of Amazon forests to climate change. *Global Change Biol* 25, 39-56.
- Farquhar, G. D., Sharkey, T. D., 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annu Rev Plant Physiol* 33, 317–345.
- Farquhar, G. D., Ehleringer, J. R., Hubick, K. T., 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annu Rev Plant Phys* 40, 503-537.
- Ferrio, J. P., Díez-Herrero, A., Tarrés, D., Ballesteros-Cánovas, J. A., Aguilera, M., Bodoque, J. M., 2015. Using stable isotopes of oxygen from tree-rings to study the origin of past flood events: first results from the Iberian Peninsula. *Quaternaire* 26, 67-80.
- Fichtler, E., Helle, G., Worbes, M., 2010. Stable-carbon isotope time series from tropical tree rings indicate a precipitation signal. *Tree Ring Res* 66, 35–49.
- Foroozan, Z., Pourtahmasi, K., Bräuning, A., 2018. Climatic signals in stable carbon isotope ratios of Juniper and Oak tree rings from northern Iran. *Global Planet Change* 165, 90-99.
- Fu, R., Yin, L., Li, W., Arias, P. A., Dickinson, R. E., Huang, L, Fernandes, K., Liebmann, B., Fisher, R., Mynemi, R. B., 2013. Increased dry-season length over southern Amazonia in recent decades and its implication for future climate projection. *Proc Natl Acad Sci* 110, 18110-18115.
- Funatsu, B. M., Dubreuil, V., Racapé, A., Debortoli, N. S., Nasuti, S., Le Tourneau, F. M., 2019. Perceptions of climate and climate change by Amazonian communities. *Global Environ Change* 57, 101923.

- Gebrekirstos, A., Worbes, M., Teketay, D., Fetene, M., Mitlöhner, R., 2009. Stable carbon isotope ratios in tree rings of co-occurring species from semi-arid tropics in Africa: patterns and climatic signals. *Glob Planet Change* 66, 253–260.
- Gessler, A., Ferrio, J. P., Hommel, R., Treydte, K., Werner, R. A., Monson, R. K., 2014. Stable isotopes in tree rings: towards a mechanistic understanding of isotope fractionation and mixing processes from the leaves to the wood. *Tree Physiol* 34, 796-818.
- Gloor, M. R. J. W., Brienen, R. J., Galbraith, D., Feldpausch, T. R., Schöngart, J., Guyot, J. L., Espinoza, J.C., Lloyd, J., Phillips, O. L., 2013. Intensification of the Amazon hydrological cycle over the last two decades. *Geophys Res Lett* 40, 1729-1733.
- Granato-Souza, D., Sthale, D.W., Barbosa, A.C., Torbenson, M.A.C., Pereira, G.A., Schongart, J., Barbosa, J.P., Griffin, D., 2019. Tree rings and rainfall in the equatorial Amazon. *Clim Dynam* 52, 1-13.
- Guimberteau, M., Ciais, P., Ducharne, A., Boisier, J. P., Aguiar, A. P. D., Biemans, H., de Deuwaerder, H., Galbraith, D., Krujic, B., Langerwisch, F., Poveda, G., Ramming, A., Rodriguez, D. A., Tejada, G., Thonicke, K., von Randow, C., von Randow, R. C. S., Zhang, K., Veerbeck, H., 2017. Impacts of future deforestation and climate change on the hydrology of the Amazon Basin: a multi-model analysis with a new set of land-cover change scenarios. *Hydrol Earth Syst Sci* 21, 1455-1475.
- Hart, S., Marshall, D. J., 2013. Environmental stress, facilitation, competition, and coexistence. *Ecology* 94, 2719-2731.
- Helle, G., Schleser, G. H., 2004. Beyond CO₂-fixation by Rubisco—an interpretation of ¹³C/¹²C variations in tree rings from novel intra-seasonal studies on broad-leaf trees. *Plant Cell Environ* 27, 367-380.
- Hietz, P., Wanek, W., Dünisch, O., 2005. Long-term trends in cellulose delta C-13 and water-use efficiency of tropical *Cedrela* and *Swietenia* from Brazil. *Tree Physiol* 25, 745–752.
- Holzkämper, S., Kuhry, P., 2009. Stable isotopes in tree rings from the Russian Arctic—a proxy for winter precipitation? *PAGES Newsletter* 17, 14-15.
- Hyndman, R., Athanasopoulos, G., Bergmeir, C., Caceres, G., Chhay, L., O'Hara-Wild, M., Petropoulos, F., Razbash, S., Wang, E., Yasmeeen, F., 2019. Package forecast: Forecasting functions for time series and linear models. R package version 8.5. Data. <http://pkg.robjhyndman.com/forecast>.
- INPE, 2019. CPTEC - Centro de Previsão de Tempo e Estudos Climáticos. Data. <http://enos.cptec.inpe.br/>

- Kagawa, A., Sano, M., Nakatsuka, T., Ikeda, T., Kubo, S., 2015. An optimized method for stable isotope analysis of tree rings by extracting cellulose directly from cross-sectional laths. *Chem Geol* 393, 16-25.
- Keel, S. G., Siegwolf, R. T., Jäggi, M., Körner, C., 2007. Rapid mixing between old and new C pools in the canopy of mature forest trees. *Plant Cell Environ* 30, 963-972.
- Kimak, A., Leuenberger, M., 2015. Are carbohydrate storage strategies of trees traceable by early–latewood carbon isotope differences? *Trees* 29, 859-870.
- Lacointe, A., Kajji, A., Daudet, F. A., Archer, P., Frossard, J. S., 1993. Mobilization of carbon reserves in young walnut trees. *Acta Bot Gallica* 140, 435–441.
- Laumer, W., Andreu, L., Helle, G., Schleser, G. H, Wieloch, T., Wissel, H., 2009. A novel approach for the homogenization of cellulose to use micro-amounts for stable isotope analyses. *Rapid Commun Mass Spectrom* 23, 1934–1940.
- Leavitt, S. W., Long, A., 1991. Seasonal stable-carbon isotope variability in the tree rings: possible paleoenvironmental signals. *Chem Geol* 87, 59-70.
- Leemans, R., De Groot, R. S., 2003. *Millennium Ecosystem Assessment: Ecosystems and human well-being: a framework for assessment*. Island press, 245 pp.
- Le Roux, X., Lacointe, A., Escobar-Gutiérrez, A., Le Dizès, S., 2001. Carbon-based models of individual tree growth: a critical appraisal. *Ann For Sci* 58, 469-506.
- Lobão, M. S., 2011. *Dendrocronologia, fenologia, atividade cambial e qualidade do lenho de árvores de Cedrela odorata L., Cedrela fissilis Vell. e Schizolobium parahyba var. amazonicum Hub. ex Ducke, no estado do Acre, Brasil*. Thesis, Universidade de São Paulo.
- Malhi, Y., Roberts, J. T., Betts, R. A., Killeen, T. J., Li, W., Nobre, C. A., 2008. Climate change, deforestation, and the fate of the Amazon. *Science* 319, 169-172.
- Managave, S. R., Sheshshayee, M. S., Bhattacharyya, A., Ramesh, R., 2011. Intra-annual variations of teak cellulose $\delta^{18}\text{O}$ in Kerala, India: implications to the reconstruction of past summer and winter monsoon rains. *Clim Dyn* 37, 555–567.
- Marcati, C. R., Angyalossy, V., Evert, R. F., 2006. Seasonal variation in wood formation of *Cedrela fissilis* (Meliaceae). *Iawa J* 27, 199-211.
- McCarroll, D., Loader, N. J., 2004. Stable isotopes in tree rings. *Quaternary Sci Rev* 23, 771-801.

- McCarroll, D., Whitney, M., Young, G. H., Loader, N. J., Gagen, M. H., 2017. A simple stable carbon isotope method for investigating changes in the use of recent versus old carbon in oak. *Tree Physiol* 37, 1021-1027.
- Mitchard, E. T. A., 2018. The tropical forest carbon cycle and climate change. *Nature*, 559, 527.
- Muellner, A. N., Pennington, T. D., Koecke, A. V., Renner, S. S., 2010. Biogeography of *Cedrela* (Meliaceae, Sapindales) in central and South America. *Am J Bot* 97, 511-518.
- Nobre, C. A., Sampaio, G., Borma, L. S., Castilla-Rubio, J. C., Silva, J. S., Cardoso, M., 2016. Land-use and climate change risks in the Amazon and the need of a novel sustainable development paradigm. *P Natl Acad Sci USA* 113, 10759-10768.
- Ohashi S., Okada N., Nobuchi T., Siripatanadilok S., Veenin T., 2009. Detecting invisible growth rings of trees in seasonally dry forests in Thailand: isotopic and wood anatomical approaches. *Trees Struct Funct* 23, 813–822.
- Oliveira, L. C., Cupertino-Eisenlohr, M., Bispo, R. A., Silva, D. R., Oliveira-Filho, A. T., Eisenlohr, P. V., 2018. Composição, riqueza e categorias de ameaça das espécies arbóreas da Amazônia. *Ver Cien Agroambientais* 15, 224-237.
- Oyama, M. D., Nobre, C. A., 2003. A new climate-vegetation equilibrium state for Tropical South America. *Geophys Res Lett* 30, 2199.
- Pereira, G. D. A., Barbosa, A. C. M. C., Torbenson, M. C. A., Stahle, D. W., Granato-Souza, D., Santos, R. M. D., Barbosa, J. P. D., 2018. The climate response of *Cedrela fissilis* annual ring width in the Rio São Francisco basin, Brazil. *Tree-ring Res.* 74, 162-171.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., Team, R. C., 2012. nlme: Linear and nonlinear mixed effects models. R package version, 3.0. Data <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>.
- Pons, T. L., Helle, G., 2011. Identification of anatomically non-distinct annual rings in tropical trees using stable isotopes. *Trees Struct Funct* 25, 83–93.
- Poussart, P. F., Evans, M. N., Schrag, D. P., 2004. Resolving seasonality in tropical trees: multi-decade, high-resolution oxygen and carbon isotope records from Indonesia and Thailand. *Earth Planet Sci Lett* 218, 301–316.
- R Core Team, 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Data. <https://www.R-project.org/>.

- Richardson, A. D., Carbone, M. S., Huggett, B. A., Furze, M. E., Czimeczik, C. I., Walker, J. C., Xu, X., Sxhaberg., P. G., Murakami, P., 2015. Distribution and mixing of old and new nonstructural carbon in two temperate trees. *New Phytol* 206, 590-597.
- Rossmann, A., Butzenlechner, M., Schmidt, H. L., 1991. Evidence for a nonstatistical carbon isotope distribution in natural glucose. *Plant Physiol* 96, 609-614.
- Stahle, D.W.; Fye, F.K.; Cook, E.R., 2007. Tree-ring reconstructed megadroughts over North America since AD 1300. *Climatic Change* 83, 133-149.
- Stahle, D. W., Diaz, J. V., Burnette, D. J., Paredes, J. C., Heim, R. R., Fye, F. K., Soto, R. A., Therrell, M. D., Cleaveland, M. K., Stahle, D. K., 2011. Atlantic and Pacific influences on Mesoamerican climate over the past millennium. *Geophys Res Lett* 38, L05703.
- Stahle, D. W., Cook, E. R., Burnette, D. J., Villanueva, J., Cerano, J., Burns, J. N., Griffin, D., Cook, B. I., Acuña, R., Toberson, M. C. A., Szejner, P., Howard., I. M., 2016. The Mexican Drought Atlas: Tree-ring reconstructions of the soil moisture balance during the late pre-Hispanic, colonial, and modern eras. *Quaternary Sci Ver* 149, 34-60.
- Silva, S. S., Fearnside, P. M., de Alencastro Graça, P. M. L., Brown, I. F., Alencar, A., Melo, A. W. F., 2018. Dynamics of forest fires in the southwestern Amazon. *Forest Ecol Manag* 424, 312-322.
- SUDAM, 1979. Pesquisa e informações sobre espécies florestais da Amazônia. Superintendência De Desenvolvimento Da Amazônia, Belém, 1979, 111 pp.
- Tcherkez, G., Farquhar, G., Badeck, F., Ghashghaie, J., 2004. Theoretical considerations about carbon isotope distribution in glucose of C3 plants. *Funct Plant Biol* 31, 857-877.
- Tomazello Filho, M.; Botosso, P. C.; Lisi, S. C. (Ed), 2000. Potencialidade da família Meliaceae para dendrocronologia em regiões tropicais e subtropicais. In: ROIG, F. A. (Eds), *Dendrocronologia en América Latina*. Mendoza: Universidad Nacional de Cuyo, pp. 381-431.
- Trumbore, S., 2006. Carbon respired by terrestrial ecosystems—recent progress and challenges. *Global Change Biol* 12, 141-153.
- Wesselingh F. P., Hoorn C., Kroonenberg S. B., Antonelli A., Lundberg J. G., Vonhof H.B., Hooghiemstra H. (Ed.), 2010. On the origin of Amazonian landscapes and biodiversity: a synthesis. In: Hoorn, C., Wesselingh, F.P. (Eds), *Amazonia, Landscape and Species Evolution*. Oxford, Blackwell Publishing, pp. 421–431.
- Wieloch, T., Helle, G., Heinrich, I., Voigt, M., Schyma, P., 2011. A novel device for batch-wise isolation of α -cellulose from small-amount wholewood samples. *Dendrochronologia* 29, 115-117.

Wiley, E., Helliker, B., 2012. A re-evaluation of carbon storage in trees lends greater support for carbon limitation to growth. *New Phytol* 195, 285-289.

Woodborne, S., Hall, G., Robertson, I., Patrut, A., Rouault, M., Loader, N. J., Hofmeyr, M., 2015. A 1000-year carbon isotope rainfall proxy record from South African baobab trees (*Adansonia digitata* L.). *Plos One* 10, 1-18.

ARTIGO 2 - Utilização de recursos em Floresta Tropical Sazonalmente Seca: uma abordagem com isótopos estáveis de carbono de anéis de crescimento

Utilização de recursos em Floresta Tropical Sazonalmente Seca: uma abordagem com isótopos estáveis de carbono de anéis de crescimento

Resumo: Diante das recentes modificações climáticas, cenários futuros apontam para alterações no regime hídrico em Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSSs), que estão diretamente associadas a estresses ecológicos atrelados a escassez hídrica. Dessa forma, compreender a relação das árvores da FTSS com variáveis climáticas, bem como ampliar o conhecimento sobre estratégias de utilização de recursos e crescimento são de extrema importância para sua conservação e para a predição do comportamento futuro. Visando ampliar a escala temporal da relação entre crescimento e clima nas FTSSs, o presente estudo objetivou avaliar a influência climática ao decorrer do desenvolvimento radial de indivíduos arbóreos de *Cedrela fissilis* Vell. a partir da análise dos isótopos estáveis de carbono registrados na celulose dos anéis de crescimento. Com intuito de abranger diferentes etapas do crescimento, cada anel foi seccionado em três partes iguais durante o período de 1970 a 1995, do qual obtivemos a discriminação isotópica de carbono ($\Delta^{13}\text{C}$) para ser analisada junto aos dados de temperatura e precipitação da série histórica, visando avaliar as possíveis influências. Não foi observado padrão de $\Delta^{13}\text{C}$ intra-anual, porém existe elevada autocorrelação entre as partes dos anéis dentro de cada indivíduo. Quanto às estações de crescimento, os sinais climáticos encontrados na fase inicial, representado pela $\Delta^{13}\text{C}$ da primeira parte, estão positivamente associados à precipitação da estação úmida anterior. Já a fase final ($\Delta^{13}\text{C}$ da terceira parte) revelou sinais de precipitação da estação úmida e seca anterior ao crescimento, sendo esse mesmo sinal captado pela média entre as partes dos anéis. Dessa forma, concluímos que o carbono assimilado no ano anterior ao crescimento corrente se mostra como a principal fonte para o crescimento do tronco, sendo influenciado diretamente pelas chuvas.

Palavras-chave: *Cedrela fissilis* Vell, Dendrocronologia tropical, Discriminação isotópica, Estratégias de crescimento.

1. Introdução

A diversidade biológica e de funcionamento encontradas nos diferentes tipos vegetacionais existentes na região tropical é oriunda da complexidade de relações entre atributos ambientais (clima, solo, topografia) e mecanismos de interação, que variam no espaço e no tempo nas diferentes escalas espaciais e temporais (Siefert et al., 2012; Gillman et al., 2015; Bueno et al. 2016; DRYFLOR, 2016; Arruda et al. 2017; Neves et al. 2017; van der Sande et al. 2017). Contudo, enquanto variações espaciais na vegetação tropical já foram exploradas em diversos trabalhos, o conhecimento a respeito do seu comportamento ao longo do tempo ainda permanece incipiente, apesar de sua importância para a compreensão dos processos históricos de formação da biodiversidade tropical, bem como para previsões de possíveis respostas a modificações pontuais (como intervenções) e amplas (mudanças climáticas) (Lewis et al., 2009; Pan et al., 2011; Pan et al., 2013; Niu et al. 2014; Allen et al., 2017; Brien et al., 2014; Poorter et al., 2017; Mitchard, 2018).

A maioria dos trabalhos sob a perspectiva temporal foi realizada com base em monitoramento de parcelas permanentes de inventário florestal em períodos relativamente curtos, com estudos mais antigos abrangendo não mais que meio século e concentrados principalmente em Florestas Tropicais úmidas (Lewis et al., 2009; Poorter et al., 2017; van der Sande et al., 2017). Assim, a partir do desenvolvimento recente da dendrocronologia na região dos trópicos, a avaliação dos anéis de crescimento das árvores tem auxiliado como ferramenta complementar na expansão da profundidade de análise de padrões temporais em florestas tropicais, identificando padrões de crescimento dos indivíduos em períodos de tempo com duração superior aos atualmente possíveis pelo monitoramento de parcelas permanentes de inventário florestal. Ademais, os estudos dendrocronológicos, ao resgatarem informações da história de vida das árvores, fornecem o *proxy* climático e ampliam o conhecimento sobre os processos fisiológicos das árvores quanto à utilização de recursos (Worbes, 2002; Brien et al., 2005, Zuidema, 2005, Hietz et al., 2005; Brien et al., 2010a; Brien et al., 2011; Schleser et al., 2015; Schöngart et al., 2017; Barbosa et al., 2018; Cintra et al., 2019).

Dentre os diversos tipos vegetacionais tropicais, as Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS) se destacam pela baixa concentração de estudos temporais nas diferentes

perspectivas (Allen et al., 2017; Pereira et al., 2018). Estas florestas estão associadas a contextos de baixa precipitação total anual concentrada em um período curto (elevada estacionalidade), elevadas temperaturas e solos férteis, sendo fisionomicamente caracterizada por grande representatividade de espécies que perdem as folhas durante a longa estação seca característica destes ambientes (Pennington et al., 2009; DRYFLOR, 2016). A elevada dureza ambiental encontrada nas FTSS fez com que elas fossem negligenciadas por muito tempo pela comunidade científica e pelas políticas de conservação, sendo muitas vezes considerado um ambiente pobre derivado das formações vegetais tropicais de maior umidade (Särkinen et al., 2011; Sunderland et al., 2015; DRYFLOR, 2016). Na última década, os estudos com FTSS se tornaram mais frequentes, principalmente quanto à caracterização de sua biodiversidade e variações espaciais, com os trabalhos temporais de maior duração sendo raros e/ou desenvolvidos em pequenos intervalos de tempo (Santos et al., 2012; DRYFLOR, 2016; Moro et al., 2016; Prado Júnior et al., 2016; Santos et al., 2017; Reis et al., 2017).

Nesse sentido, associada à escassez espacial e temporal de dados meteorológicos instrumentais, o desenvolvimento recente de cronologias a partir das larguras dos anéis de crescimento das árvores de *Cedrela fissilis* aparece como uma forma promissora para a construção de conhecimento a respeito dos padrões ecológicos temporais e como *proxy* climático na região das FTSSs (Barbosa et al., 2018; Pereira et al., 2018; Pereira et al., in preparation). A partir de análises mais aprofundadas desses anéis de crescimento combinada à avaliação isotópica de carbono e oxigênio é possível extrair informações complexas, que auxiliam nas reconstruções paleoclimáticas e podem aprimorar o entendimento quanto às respostas das árvores diante das variações climáticas e suas estratégias de utilização de recursos (Brienen et al., 2011; Brienen et al., 2012; Baker et al., 2015; Baker et al., 2016; MCCarroll et al., 2017; Managave et al., 2017; Foroozan et al., 2018; Cintra et al., 2019).

Particularmente, a discriminação isotópica de carbono registrada nos anéis de crescimento das árvores reflete o fracionamento aditivo do ^{13}C oriundo do CO_2 atmosférico durante a condutância estomática e a assimilação fotossintética (Farquahar et al. 1982). Em ambientes secos essa discriminação está mais associada ao controle estomático, sendo o registro isotópico representando os níveis de seca (Gebrekirstos et al. 2009; Fichtler et al. 2010; Brienen et al. 2011). Além disso, esse registro isotópico de carbono tem sido importante na compreensão

de processos pós-fotossintéticos, principalmente quanto ao uso de reservas de carbono (Helle e Scheleser, 2004; Li et al., 2005; Richardson et al., 2013; Richardson et al, 2015; McCarroll et al., 2017).

Visto que a sobrevivência de uma floresta requer tolerância a diversos tipos de estresses ambientais, como forma evolutiva de coordenar o uso de suprimento limitado em condições adversas, as árvores utilizam, além da assimilação direta, uma fonte alternativa de carbono oriunda de reservas que pode ser acessada quando necessário (Dietze et al., 2014). Entretanto, os processos e caminhos relacionados à assimilação, alocação e ao armazenamento de carbono podem influenciar o impacto da mudança climática no equilíbrio do ecossistema florestal, porém esses processos ainda continuam mal compreendidos, principalmente nas florestas tropicais (Le Roux et al., 2001; Trumbore, 2006; Keel et al., 2007; Wiley e Helliker, 2012). Nas FTSSs em especial, a escassez de estudos quanto ao comportamento das árvores sob estresse climático é preocupante e não é condizente com a sua importância atual para biodiversidade tropical e potencial em cenários de alterações climáticas. Frente às atuais mudanças climáticas, Santos et al. (2014) afirmam que, com dados ecofisiológicos disponíveis, algumas espécies da Caatinga (principal núcleo de FTSS em extensão) não estão preparadas para períodos de seca extrema, alertando quanto à necessidade de novos estudos que contribuam para o desenvolvimento de políticas ambientais conservacionistas, a fim de proteger ao máximo essas formações florestais.

Nesse contexto, nosso trabalho teve dois principais objetivos: i) avaliar a existência de sinais climáticos no registro isotópico de carbono de indivíduos arbóreos em Florestas Tropicais Sazonalmente Secas ao longo de diferentes fases de crescimento radial; ii) Avaliar a existência de diferenças quanto ao registro isotópico e sinais climáticos considerando o particionamento entre três fases internas. Partimos das hipóteses que: i) em função da importância do clima na disponibilidade hídrica da FTSS, a discriminação isotópica é significativamente condicionada pela chuva, existindo assim sinal climático na discriminação; ii) as partes do anel apresentam resultados distintos em função da estacionalidade climática anual marcante das FTSS. Para testar estas hipóteses, avaliamos o registro isotópico intra-anualmente (três subdivisões) dos anéis de crescimento de indivíduos *Cedrela fissilis* ao longo de uma série temporal de 26 anos no domínio das Caatingas. A espécie de estudo é ecologicamente importante tanto para a região

biogeográfica quanto para as FTSSs, pois faz parte de um gênero amplamente distribuído nas florestas neotropicais, o qual tem sido aplicado em diversos estudos dendrocronológicos (Muellner et al. 2010; DRYFLOR, 2016; Barbosa et al., 2018; Pereira et al., 2018). Nosso estudo é pioneiro em FTSSs e visa fortalecer o conhecimento quanto a relação das árvores entre utilização de recursos e fatores climáticos nestas formações, identificando padrões ecológicos a serem explorados em ampla escala e contribuindo no direcionamento metodológico para estudos futuros.

2. Material e métodos

Área de estudo e espécie

A área de estudo está localizada em um fragmento de Floresta Tropical Sazonalmente Seca (FTSS) no município de Itacarambi, extremo norte do Estado de Minas Gerais, inserido no Polígono das Secas brasileiro (15.01°S latitude e 44.07°W longitude). A região se encontra no extremo sul do domínio fitogeográfico das Caatingas (Figura 1a), em uma zona de transição deste domínio com o domínio dos Cerrados e próximo ao domínio Atlântico, localizado a leste (Santos et al. 2012; Moro et al. 2016). O fragmento pode ser fisionomicamente classificado como uma Floresta Estacional Decidual do domínio das Caatingas, podendo ser englobado dentro da chamada “Caatinga arbórea”, estando localmente situado em uma área caracterizada por afloramento calcário às margens do Rio São Francisco (Figura 1b) (Santos et al., 2012). O clima na região é classificado como Aw/As de Köppen (clima tropical de savana), com a normal climatológica tendo sido desenvolvida com dados mensais de precipitação total e temperatura média entre os anos de 1968 e 1996, período de interesse do presente estudo (Figura 1c).

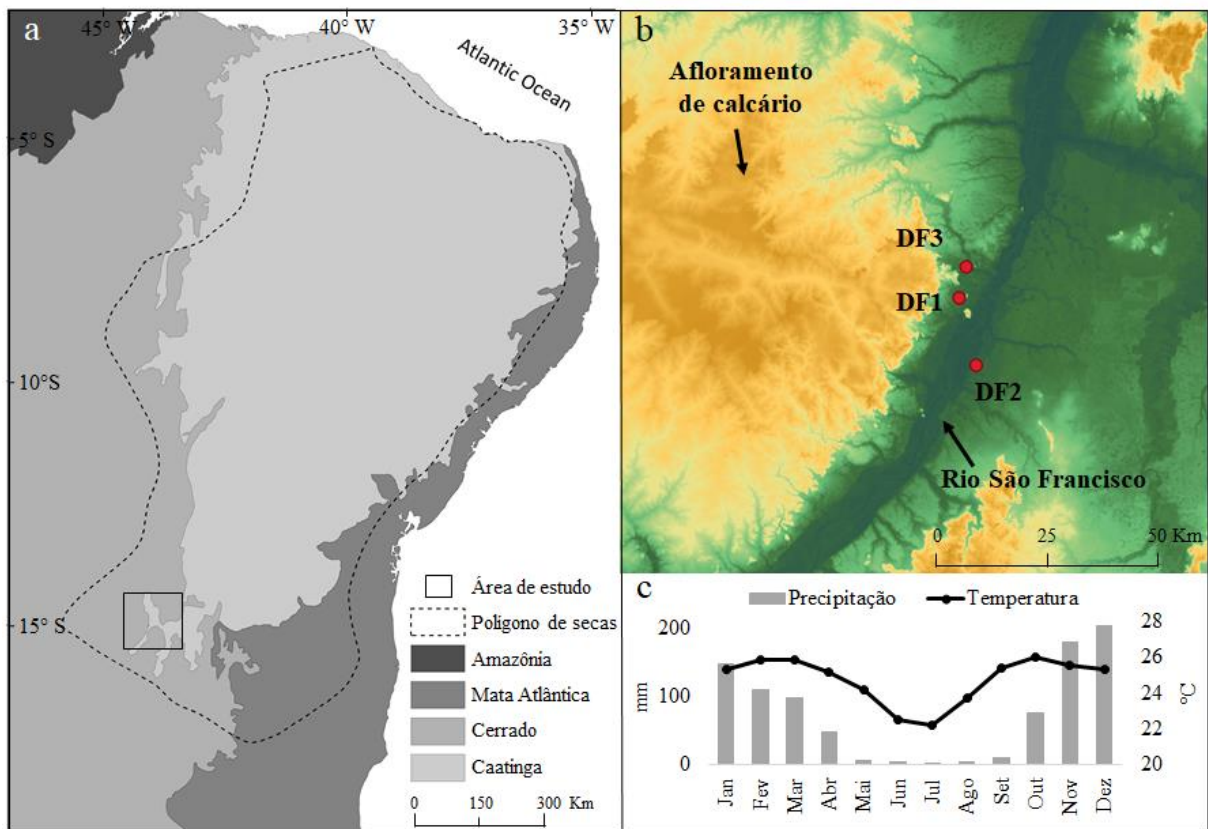


Figura 1. Área de estudo. (a) Localização na região ecotonal entre os domínios da Caatinga e Cerrado, (b) localização das árvores de estudo próximo ao Rio São Francisco e (c) climograma destacando a precipitação total e temperatura mensais entre os anos de 1968 e 1996.

Para testar as hipóteses apresentadas, foi escolhida a espécie *Cedrela fissilis* Vell., cujo gênero têm demonstrado grande potencial para o desenvolvimento da dendrocronologia na região Neotropical (Tomazello Filho et al., 2000; Hietz et al., 2005; Brienen et al., 2011; Brienen et al., 2012; Baker et al., 2015; Pereira et al., 2018; Cintra et al., 2019; Granato-Souza et al., 2019;). Devido à sua fenologia foliar decidual, espécies do gênero *Cedrela* tendem a formar anéis distintos e ter um sistema radicular caracterizado por raízes consideravelmente superficiais, com os indivíduos podendo demonstrar alta sensibilidade à precipitação e umidade do solo e assim entrar em uma fase de dormência durante a estação seca (Marcati et al., 2006; Brienen et al., 2012).

Análise isotópica

As árvores avaliadas neste estudo fazem parte da coleção do Laboratório de Dendrocronologia da Universidade Federal de Lavras e integram a cronologia desenvolvida previamente por Pereira et al. (2018) e que está inserida no International Tree-Ring Data Bank (NOAA) sob o código BRA002. Adicionalmente, a qualidade da datação da cronologia foi confirmada por Hammerschlag et al. (2019) utilizando radiocarbono. Para a análise isotópica, foram escolhidas três árvores dentre as 10 mais correlacionadas quanto à cronologia do banco de dados. Tal seleção levou em consideração a visibilidade e largura dos anéis, bem como idade dos indivíduos para evitar o efeito juvenil descrito por McCarroll e Loader (2004), com as árvores utilizadas possuindo mais de 100 anos de idade (113 anos em média).

Com base em Wieloch et al. (2011) e Kagawa et al. (2015), a extração de celulose dos anéis de crescimento das três árvores entre os anos de 1970 e 1995 foi feita a partir de secções transversais com dimensões de 1 mm de espessura e 10 mm de largura (Figura 2a). Após a extração da celulose, com auxílio do estereomicroscópio para visualização da delimitação dos anéis, cada anel foi cortado em três partes iguais no sentido da trajetória de crescimento, obtendo assim três subdivisões intra-anuais (Figura 2b).

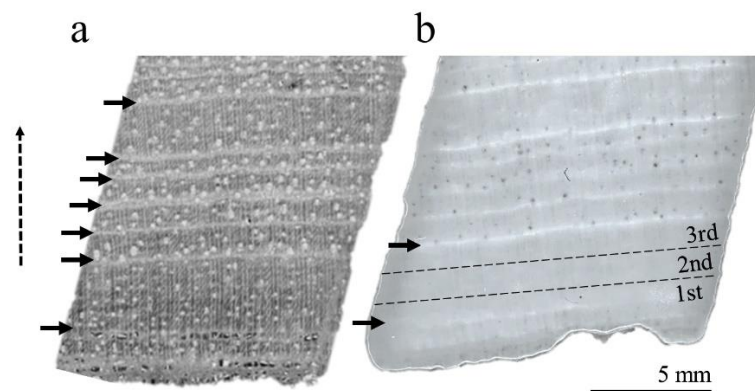


Figura 2: Amostra (a) antes e (b) depois da extração de celulose com a representação dos cortes intra- anuais. A seta pontilhada indica a direção de crescimento da árvore. Setas pretas evidenciam o parênquima marginal que delimita os anéis e as linhas pontilhadas mostram os cortes para a obtenção da primeira, segunda e terceira parte do anel.

Após o seccionamento, cada parte do anel foi transferida para um Eppendorf contendo 1-2 mL de água destilada e homogeneizada em agitador mecânico para que em seguida fosse congelada e liofilizada. Por fim, cerca de 1 mg de celulose foi pesada e empacotada em cápsulas de estanho para a análise isotópica. A composição isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$), expressa em ‰ foi mensurada em espectrômetro de massa com razão isotópica gasosa (Sercon Hydra 20-20) acoplado a um analisador elementar para ^{13}C , seguindo os protocolos de Leicester Environmental Stable Isotope Laboratory. Os valores de $\delta^{13}\text{C}$ de cada amostra foi calculado em relação à razão $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ do padrão V-PDB, seguindo a equação:

$$\delta^{13}\text{C} (\text{‰}) = [(^{13}\text{C} / ^{12}\text{C})_{\text{sample}} / (^{13}\text{C} / ^{12}\text{C})_{\text{standard}} - 1] * 1000$$

A partir da $\delta^{13}\text{C}$ de cada parte do anel, a magnitude da discriminação isotópica de carbono ($\Delta^{13}\text{C}$) foi calculada como:

$$\Delta^{13}\text{C} (\text{‰}) = (\delta^{13}\text{C}_{\text{Ca}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{cellulose}}) / (1 + \delta^{13}\text{C}_{\text{cellulose}} / 1000)$$

onde $\delta^{13}\text{C}_{\text{cellulose}}$ e $\delta^{13}\text{C}_{\text{Ca}}$ representa a composição isotópica de ^{13}C da celulose de cada parte do anel e do CO_2 atmosférico. A variação do $\delta^{13}\text{C}_{\text{Ca}}$ deve ser levada em conta devido ao empobrecimento do ar (menores valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{Ca}}$) relacionado ao aumento da emissão de CO_2 de origem fóssil na atmosfera durante as últimas décadas, desde o período de industrialização (McCarroll e Loader, 2004; Brienen et al., 2011). Os dados de $\delta^{13}\text{C}_{\text{Ca}}$ entre os anos de 1970 e 1995 usados neste estudo seguiram os valores descritos por McCarroll e Loader (2004).

Análise de dados

Para avaliar a relação entre a discriminação isotópica de carbono ($\Delta^{13}\text{C}$) e variáveis climáticas, analisamos em conjunto dados meteorológicos e a $\Delta^{13}\text{C}$ de cada parte do anel, bem como com a média entre partes. Buscando investigar a resposta da *C. fissilis* à chuva, foi interpolado pelo inverso da distância os dados de precipitação mensais de duas estações próximas ao local de coleta (Manga - Code: 1443001 e Capitânia - Code: 1444001),

viabilizados pela Agência Nacional das Águas (ANA). Como essas estações não fornecem dados de temperatura, as temperaturas máximas, médias e mínimas foram obtidas na base de dados do Climate Research Unit (CRU - TS4.02) com gride de 0.5°.

Os dados climáticos foram agrupados considerando a sazonalidade típica das Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS), as quais são delimitadas por uma estação de crescimento (Pennington et al., 2009). Baseado em Pereira et al. (2018) em seu estudo para *C. fissilis* em FTSS, consideramos a estação de crescimento (Úmida) entre outubro do ano anterior (Out-1) e abril do ano corrente (Abr) e a estação de dormência (Seca) entre os meses de maio (Mai) e setembro (Set).

Para avaliar os efeitos das variáveis climáticas na $\Delta^{13}\text{C}$ foram ajustados modelos lineares usando mínimos quadrados generalizados (GLS) por máxima verossimilhança. A GLS foi escolhida para lidar com a dependência temporal entre as observações dentro da mesma árvore ao longo do tempo. As funções de autocorrelação e autocorrelação parcial foram usadas para verificar a presença de autocorrelação temporal nos resíduos do GLS. A autocorrelação temporal foi encontrada em todos os modelos globais. Dessa forma, estruturas de correlação (simetria composta, autoregressiva de ordem 1 ou média móvel autorregressiva) foram adicionadas ao GLS para contabilizar a dependência temporal dentro de cada indivíduo, assim foi escolhido aquele que isentou a autocorrelação temporal no modelo global de cada resposta. Para lidar com multicolinearidade, variáveis explicativas com correlação de Pearson $> |0,6|$ não foram permitidas no mesmo modelo (Dormann et al., 2012), além da verificação da presença do fator de inflação da variância (VIF) > 4 . A seleção do modelo foi baseada no Critério de Informação de Akaike de segunda ordem (AICc), onde o melhor modelo é indicado pelo menor valor do AICc (Burnham e Anderson 2002). Foram calculados modelos com $\Delta\text{AICc} \leq 2$ e utilizado o resultado da média condicional. A importância relativa de cada variável explicativa foi obtida com base nos pesos de Akaike, porém eles não serão discutidos, uma vez que algumas variáveis não estão contidas no mesmo número de modelos. O número de variáveis fixas nos modelos derivados do modelo global foi limitado para garantir pelo menos 10 observações por grau de liberdade. A normalidade dos resíduos e a homogeneidade da variância foram confirmadas pela análise dos resíduos.

Todas as análises foram realizadas no R versão 3.5.1 (R Core Team, 2018) com nível de significância de 0.05. O ajuste dos modelos se deu com pacote nlme baseado em Pinheiro et al. (2018). Já para a seleção dos modelos e determinação da média do modelo, foi empregado o pacote *MuMin* (Bartón, 2009). Por fim, visando testar a presença de autocorrelação temporal, foi utilizado o pacote de previsão descrito por Hyndman et al. (2018).

3. Resultados

Na Figura 3 é possível observar o padrão de discriminação isotópica de carbono ($\Delta^{13}\text{C}$) das três árvores utilizadas nesse estudo, bem como a média entre elas. De forma geral, a discriminação isotópica média da *Cedrela fissilis* da STDF ficou próximo de 18‰ e não foi possível observar um padrão intra-anual nítido de discriminação como relatado em outros estudos (Poussart et al., 2004; Helle; Schleser, 2004; Tcherkez et al., 2004; Gessler et al., 2014; Kimak; Leuenberger, 2015; McCarroll et al., 2017; Managave et al., 2017; Cintra et al., 2019). No entanto, é possível perceber os menores valores de discriminação nas três árvores em épocas específicas (próximo de 1975 e após 1994), períodos descritos por Pereira et al (2018) como de extrema seca na região, influenciados pelos eventos de El-Niño.

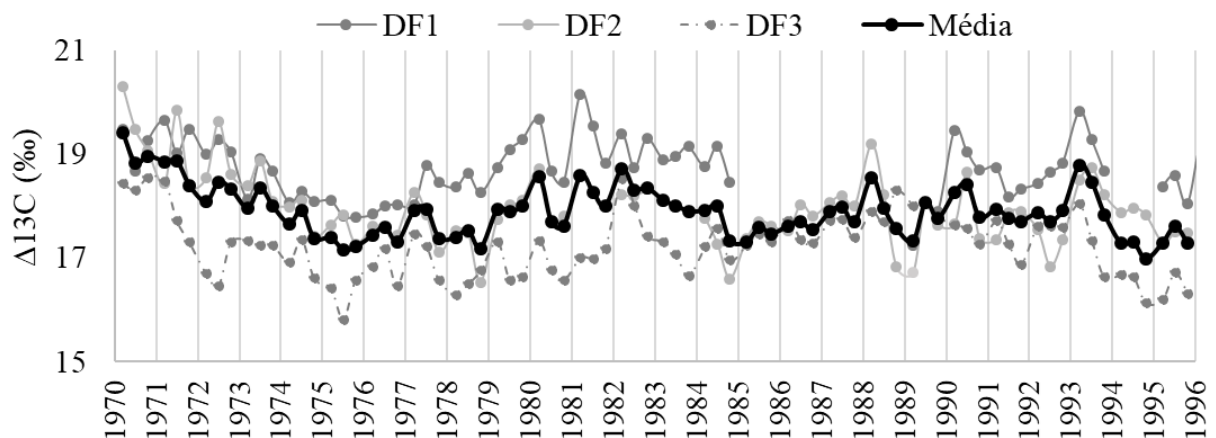


Figura 3: Padrões intra-anuais de $\Delta^{13}\text{C}$ de três árvores de *Cedrela fissilis* (DF1, DF2 e DF3) e média entre árvores durante o período de 1970 a 1995.

De forma geral, as árvores apresentaram boa sincronia entre si quanto à discriminação isotópica, com correlação média de 0.408. Além disso, ao calcular a correlação dentro de cada árvore, todas apresentaram mesmo comportamento, no qual a $\Delta^{13}\text{C}$ da primeira parte do anel correlacionou com a $\Delta^{13}\text{C}$ da segunda e terceira partes do ano corrente bem como a $\Delta^{13}\text{C}$ da terceira parte do ano anterior. A segunda e a terceira parte do anel também apresentaram correlações significativas entre si, indicando assim que há expressiva autocorrelação do registro isotópico intra-anual nos anéis de crescimento da *C. fissilis* nas FTSS (Tabela 1).

Tabela 1. Coeficiente de correlação da $\Delta^{13}\text{C}$ entre árvores e entre partes dos anéis por indivíduo (autocorrelação)

	Correlação entre árvores			Correlação entre partes dos anéis			
	DF1	DF2	DF3	1 ^a - 2 ^a	1 ^a - 3 ^a	2 ^a - 3 ^a	1 ^a - p3 ^a
DF1	1			0.690**	0.635**	0.674**	0.514*
DF2	0.542**	1		0.577**	0.454*	0.716**	0.592**
DF3	0.360**	0.323**	1	0.814**	0.644**	0.675**	0.715**

* Indica correlação a nível de $p < 0.05$; ** Indica correlação a nível de $p < 0.01$

Não foram observadas correlações significativas entre a discriminação isotópica e a largura dos anéis, bem como com a cronologia desenvolvida previamente por Pereira et al. (2018), uma vez que as informações isotópicas são muito mais complexas do que a largura do anel, contendo além de respostas ambientais e fisiológicas, características intrínsecas de cada árvore (McCarroll e Loader, 2004; Dawson e Siegwolf, 2007; Holzkämper e Kuhry, 2009; Ferrio et al., 2015).

Ao avaliar os sinais ambientais das diferentes estações de crescimento, a precipitação foi verificada como propulsora da discriminação isotópica, sendo um fator importante para o registro da discriminação isotópica das partes dos anéis, porém com diferentes estações de influência (Figura 4). A discriminação isotópica do início do crescimento radial, representado pela primeira parte do anel, foi significativamente explicada pela precipitação total da estação úmida anterior de forma positiva ($p < 0.001$). Por outro lado, tanto a terceira parte do anel como a média entre as três partes sofreram essa influência da chuva tanto da estação úmida quanto da

estação seca anterior ao período de crescimento definido por Pereira et al. (2018) ($p < 0.01$ e 0.05 , respectivamente). A discriminação isotópica da segunda parte do anel não foi explicada por nenhuma variável climática em nível de estações de crescimento. Além disso, não houve nenhuma correlação significativa do registro isotópico com as temperaturas médias, máximas e mínimas, em nível de estações de crescimento, reforçando a importância da chuva no desenvolvimento da *C. fissilis* em FTSSs.

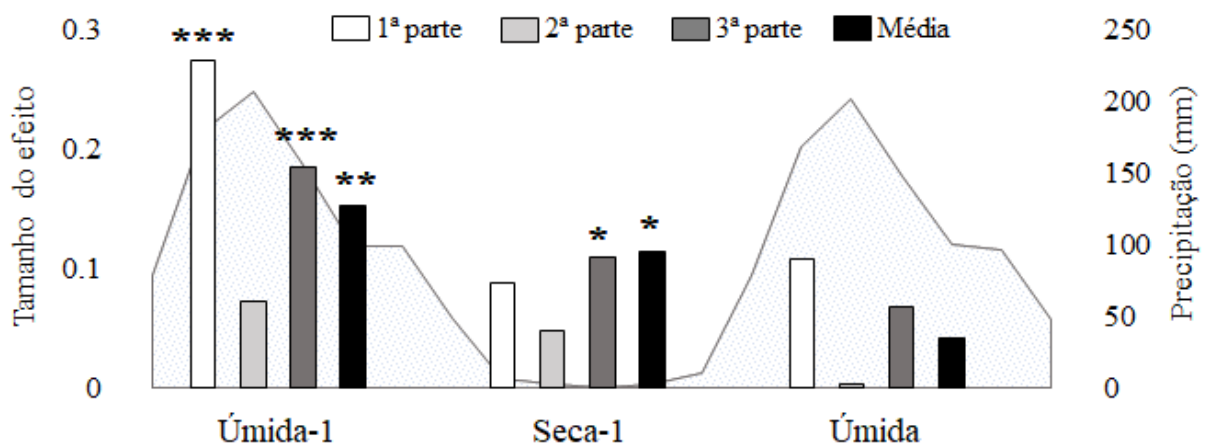


Figura 4: Influência do total de chuva de três estações (Úmida-1, Seca-1 e Úmida) sob a discriminação isotópica de carbono ($\Delta^{13}\text{C}$) nas diferentes partes e média entre partes dos anéis de crescimento da *C. fissilis* durante o período de 1970 a 1995. Área ao fundo mostra o total da precipitação mensal. Barras brancas, cinza claro, cinza escuro e pretas representam a dimensão e orientação do efeito das chuvas na $\Delta^{13}\text{C}$ sob a perspectiva dos modelos selecionados para a primeira parte, segunda parte, terceira parte e média entre partes dos anéis, respectivamente. *, ** e *** indicam correlações a nível de $p < 0.05$ e $p < 0.01$ e < 0.001 , respectivamente.

4. Discussão e conclusão

Nossos resultados corroboram a primeira hipótese, pois há sinais climáticos no registro isotópico dos anéis de crescimento da *Cedrela fissilis* de Floresta Tropical Sazonalmente Seca (FTSS). Já a segunda hipótese foi corroborada parcialmente, uma vez que não foi observado padrão intra-anual (Figura 3) e diferenças significativas de discriminação isotópica dentro dos anéis (Tabela 1). Porém, os traços da precipitação apareceram em diferentes épocas de influência (Figura 4). A presença de sinal climático na discriminação isotópica de carbono ($\Delta^{13}\text{C}$) presente nos anéis de crescimento das árvores está relacionada ao reflexo do balanço

entre a condutância estomática e a taxa fotossintética que ocorre durante a assimilação do carbono (Farquhar et al., 1982). Dessa forma, fatores climáticos que controlam a difusão do CO₂ atmosférico pelos estômatos, bem como a assimilação do carbono pelas folhas durante a carboxilação, podem aparecer na composição isotópica dos anéis (Foroozan, et al., 2018). Em ambientes mais limitados quanto à disponibilidade de água, a condução estomática tende a ser o fator de maior controle no fracionamento isotópico, apresentando assim maiores correlações da $\Delta^{13}\text{C}$ com a precipitação e umidade relativa do ar. Já em ambientes onde o estresse hídrico não é tão intenso, o controle dominante da $\Delta^{13}\text{C}$ possivelmente é a taxa fotossintética, a qual é controlada por temperatura e radiação solar (McCarroll e Loader, 2004). Assim, por ser um ambiente notavelmente controlado pelo acesso à água, as FTSSs teriam sua discriminação isotópica controlada por variáveis associadas à disponibilidade hídrica, o que explica a associação da $\Delta^{13}\text{C}$ apenas com a precipitação e não com as variáveis de temperatura (Pennington et al., 2000; DRYFLOR, 2016; Allen et al., 2017).

A relação positiva entre a precipitação e a $\Delta^{13}\text{C}$ observada no nosso trabalho condiz com outros estudos, uma vez que a maior disponibilidade de água possibilita que os estômatos permaneçam abertos por mais tempo, fracionando contra o ^{13}C em maior intensidade (Farquhar e Sharkey, 1982; Gebrekirstos et al., 2009; Fichtler et al., 2010; Brienens et al., 2012; Woodborne et al., 2015; Cintra et al., 2019). Além disso, como as árvores do gênero *Cedrela* são caracterizadas por um sistema radicular relativamente superficial sendo incapaz de acessar água subterrânea, a principal fonte hídrica associada ao desenvolvimento da planta provém da chuva, reforçando a presença do sinal climático da precipitação no registro isotópico (Cintron, 1990; Saurer et al., 1995; Brienens et al., 2012; Foroozan et al., 2018).

No entanto, a época de influência da chuva encontrada no registro isotópico dos anéis indica que a *C. fissilis* na FTSS utiliza suprimento armazenado no ano anterior ao crescimento, através de um caminho indireto para a formação de carboidratos (Kimak e Leuenberger, 2015). Diversos estudos relatam a utilização de fotoassimilado oriundo de reservas, principalmente no início da formação dos anéis (Leuenberger, 1998; Helle e Schleser, 2004; Li et al., 2005; Richardson et al., 2013; Richardson et al., 2015; McCarroll et al., 2017; Cintra et al., 2019). Dünisch e Puls (2003), Brienens e Zuidema (2005) e Lobão (2011) afirmam ainda que o início do crescimento radial das árvores do gênero *Cedrela* ocorre com carbono assimilado na estação

de crescimento prévia. No entanto, ao avaliar a força do sinal climático no registro isotópico, nossa análise sugere que durante o crescimento da *C. fissilis* em um ambiente sazonalmente seco predomina o uso de recursos assimilados tanto na estação úmida quanto na estação seca anterior à estação corrente. Apesar da deciduidade ocorrer durante a estação seca, a partir de observações em campo na região das FTSS, a *C. fissilis* inicia a senescência das folhas em junho e retoma a folhagem no final de setembro, antes do início das chuvas. Dessa forma, mesmo depois de cessar o crescimento radial no mês de abril (Pereira et al., 2018), provavelmente as folhas continuam fazendo fotossíntese e armazenando carbono até a senescência total, explicando a presença do sinal climático da estação seca prévia no registro isotópico.

Assim como relatado em outros estudos, a importância da chuva no desenvolvimento e manutenção dos indivíduos arbóreos das FTSSs foi confirmada pelos nossos resultados (Worbes 1999; Brienen et al. 2010b; Locosselli et al. 2016; Pereira et al. 2018), pois os indivíduos demonstram grande dependência do recurso assimilado no ano anterior ao início do crescimento, sendo a composição isotópica deste fotoassimilado influenciada diretamente pela precipitação. Na cronologia desenvolvida previamente para nossa região de estudo, Pereira et al. (2018) afirmam que entre os anos de 1961 e 1993 a largura dos anéis das árvores de *C. fissilis* sofreram influência positiva da chuva das estações úmida e seca anterior ao crescimento, além da estação úmida corrente. Esse fato somado à falta de padrão intra-anual e às diferenças significativas entre as partes dos anéis quanto ao registro isotópico do presente estudo reforça que a restritividade de condições e a disponibilidade de recursos determinados pelo clima recente é o fator determinante na alocação e utilização do carbono durante o desenvolvimento da *C. fissilis* em uma FTSS. Dessa forma, é de suma importância compreender a relação das plantas desses ambientes sazonalmente secos com a precipitação, bem como suas estratégias de utilização de recursos e crescimento frente às recentes mudanças climáticas, uma vez que cenários futuros apontam para modificações no sentido de redução das chuvas e umidade do solo nas florestas secas (Bates et al., 2008; Brienen et al., 2010b).

Em relação ao particionamento do anel, demonstramos que existe grande autocorrelação da $\Delta^{13}\text{C}$ entre as partes dos anéis (Tabela 1) e todos os sinais climáticos intra-anuais podem ser captados pela média da $\Delta^{13}\text{C}$ entre as três partes (Figura 4). Alguns autores, ao avaliarem a discriminação isotópica de espécies de clima temperado, sugerem a utilização do material

proveniente do lenho tardio para reconstruções paleoclimáticas, pois os sinais ambientais correntes são registrados na fase final do crescimento anual (Switsur et al., 1995; McCarroll e Loader, 2004; Gagen et al., 2007; Etien et al., 2008; McCarroll et al., 2017). Por outro lado, essa recomendação ainda é contraditória, uma vez que outros estudos orientam a avaliação do anel como um todo, sem diferenciação entre lenho inicial e tardio (Weigl et al., 2008; McCarroll et al., 2017). Nosso estudo não dividiu o anel em fases do crescimento, uma vez que a divisão de lenho inicial e lenho tardio da *C. fissilis* não se dá de forma visual e prática como em espécies de clima temperado, mas sim pelo tamanho dos vasos (Marcati et al., 2006). No entanto, conforme os resultados encontrados, recomenda-se cuidado quanto à utilização do registro isotópico de carbono dos anéis crescimento de *Cedrela fissilis* de FTSSs para reconstrução paleoclimática, pois apesar da média representar bem o sinal das partes dos anéis, o isótopo de carbono se mostrou mais relacionado à chuva do ano anterior ao crescimento.

Adicionalmente, nosso trabalho avaliou a influência do clima apenas em macroescala espacial (todos os indivíduos e seus micro-habitats) e temporal (estações de crescimento). Segundo Seifert et al. (2012) e Souza et al. (2019), os efeitos das variáveis ambientais nos padrões ecológicos da vegetação são fortemente condicionados por variações de escala, principalmente em ambientes restritivos como as FTSSs. Nesse sentido, as variáveis climáticas (precipitação, temperatura e sazonalidade) são influentes em escalas mais amplas e essenciais para os padrões macroecológicos, enquanto variáveis edáficas e topográficas determinam padrões ecológicos principalmente nas escalas menores (Vleminckx et al., 2015; Krishnadas et al., 2016). No presente estudo, os micro-habitats de cada indivíduo não foram caracterizados previamente quanto às condições edáficas e topográficas (Figura 1b), o que não permitiu analisar a influência climática na $\Delta^{13}\text{C}$ em escalas menores devido à dificuldade da interpretação das respostas intrínsecas de cada árvore atreladas à disponibilidade de recursos em microescala. Dessa forma, para o desenvolvimento de estudos futuros nas FTSSs, recomendamos uma análise minuciosa das condições de crescimento e caracterização do habitat de cada indivíduo.

Assim, neste trabalho, identificamos que a precipitação influencia significativamente a discriminação isotópica do carbono na *Cedrela fissilis* em FTSS, o que está de acordo com a assumida importância desta variável para os padrões ecológicos destas formações florestais.

Contudo, existe uma complexidade adicional nesta influencia dentro de uma mesma estação de crescimento, já que existem diferenças dentro dos anéis quanto a estação de origem da precipitação influente na discriminação. Estes resultados ressaltam a complexidade da relação entre variáveis ambientais e padrões temporais, demonstrando a necessidade de construção de conhecimento, principalmente nas FTSS em que este tipo de estudo ainda é escasso. A partir dos resultados encontrados, nosso estudo levanta questionamentos adicionais a respeito do funcionamento destas florestas, principalmente em relação às mudanças climáticas que apontam para aumento da aridez e descontrole dos padrões de estacionalidade (Stocker, 2014; Allen et al. 2017). Nestes cenários, o comportamento dos indivíduos, populações e comunidades de FTSS podem ser alterados em resposta a tais modificações, com consequências imprevisíveis para o seu funcionamento e conservação, o que ressalta a importância de trabalhos como este para a obtenção de bases teóricas e práticas para futuras intervenções e ações de proteção.

5. Referências

- Allen, K., Dupuy, J. M., Gei, M. G., Hulshof, C., Medvigy, D., Pizano, C., Salgado-Negret, B., Smith, C. M., Trierweiler, A., Van Bloem, S. J., Waring, B. G., Xu, X., Powers, J. S., 2017. Will seasonally dry tropical forests be sensitive or resistant to future changes in rainfall regimes? *Environ. Res. Lett.* 12, 023001.
- Arruda, D. M., Fernandes-Filho, E. I., Solar, R. R., Schaefer, C. E., 2017. Combining climatic and soil properties better predicts covers of Brazilian biomes. *The Science of Nature* 104, 32.
- Barbosa, A. C. M., Pereira, G. A., Granato-Souza, D., Santos, R. M., Fontes, M. A. L., 2018. Tree rings and growth trajectories of tree species from seasonally dry tropical forest. *Aust. J. Bot* 66, 414-427.
- Barton, K., 2009. MuMIn: multi-model inference. R package version 1. 0. 0. Data, <http://r-forge.r-project.org/projects/mumin/>.
- Baker, J. C., Hunt, S. F., Clerici, S. J., Newton, R. J., Bottrell, S. H., Leng, M. J., Heaton, T. H. E., Helle, G., Argollo, J., Gloor, M., Brienen, R. J. W., 2015. Oxygen isotopes in tree rings show good coherence between species and sites in Bolivia. *Glob. Planet. Change* 133, 298-308.

- Baker, J. C. A., Gloor, M., Spracklen, D. V., Arnold, S. R., Tindall, J. C., Clerici, S. J., Leng, M. J., Brien, R. J. W., 2016. What drives interannual variation in tree ring oxygen isotopes in the Amazon? *Geophys Res Lett* 43, 11831–11840.
- Banda, K., A. Delgado-Salinas, K. G. Dexter, R. Linares-Palomino, A. Oliveira-Filho, D. Prado, M. Pullan, et al., 2016. Plant Diversity Patterns in Neotropical Dry Forests and Their Conservation Implications. *Science* 353, 1383–87.
- Bates, B. C., Kundzewicz, Z. W., Wu, S., Palutikof, J. P. 2008. *Climate Change and Water*. Technical Paper of the Intergovernmental Panel on Climate Change, IPCC Secretariat, Geneva, 210 pp.
- Brien, R. J. W., Zuidema, P., 2005. Relating tree growth to rainfall in Bolivian rain forests: a test for six species using tree ring analysis. *Oecologia* 146, 1-12.
- Brien, R. J., Zuidema, P. A., Martínez-Ramos, M., 2010a. Attaining the canopy in dry and moist tropical forests: strong differences in tree growth trajectories reflect variation in growing conditions. *Oecologia*, 16, 485-496.
- Brien, R. J. W., E. Lebrija-Trejos, P. A. Zuidema, M. Martínez-Ramos, 2010b. Climate-Growth Analysis for a Mexican Dry Forest Tree Shows Strong Impact of Sea Surface Temperatures and Predicts Future Growth Declines. *Global Change Biol.* 16, 2001–2012.
- Brien, R. J. W., Wanek, W., Hietz, P., 2011. Stable carbon isotopes in tree rings indicate improved water use efficiency and drought responses of a tropical dry forest tree species. *Trees* 25, 103-113.
- Brien, R. J., Helle, G., Pons, T. L., Guyot, J. L., Gloor, M., 2012. Oxygen isotopes in tree rings are a good proxy for Amazon precipitation and El Niño-Southern Oscillation variability. *P. Natl. Acad. Sci. USA* 109, 16957-16962.
- Brien, R. J. W., Phillips, O. L., Feldpausch, T. R., Gloor, E., Baker, T. R., Lloyd, J., Lopez-Gonzalez, G., Monteagudo-Mendoza, A., Malhi, Y., Lewis, S. L.,, Zagt, R. J., 2015. Long-term decline of the Amazon carbon sink. *Nature* 519, 344.
- Bueno, M. L., Dexter, K. G., Pennington, R. T., Pontara, V., Neves, D. M., Ratter, J. A., Oliveira-Filho, A. T., 2018. The environmental triangle of the Cerrado Domain: Ecological factors driving shifts in tree species composition between forests and savannas. *J. Ecol.* 106, 2109-2120.
- Burnham, K. P., Anderson, D. R., 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer, New York, 485 pp.

- Cintra, B. B. L., Gloor, M., Boom, A., Schöngart, J., Locosselli, G. M., Brienen, R., 2019. Contrasting controls on tree ring isotope variation for Amazon floodplain and terra firme trees. *Tree Physiol.* 39, 845-860.
- Cintron, B. B., 1990. *Cedrela odorata* L. Cedro hembra, Spanish cedar. In: Burns, R. M., Honkala, B. H., (Eds), *Silvics of North America*, United States Department of Agriculture, Washington, pp. 250-257.
- Dawson, T. E., Siegwolf, R., 2007. *Stable isotopes as indicators of ecological change*. Academic Press. 417 pp.
- Dietze, M. C., Sala, A., Carbone, M. S., Czimczik, C. I., Mantooth, J. A., Richardson, A. D., Vargas, R., 2014. Nonstructural carbon in woody plants. *Ann. Rev. Plant Biol.* 65, 667-687.
- Dormann, C. F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., García, J. R. M., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P. J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P. E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A. K., Zurell, D., Lautenbach, S., 2012. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 35, 1–20.
- DRYFLOR, et al., 2016. Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science* 353, 1383-1387.
- Dünisch O, Puls, J., 2003. Changes in content of reserve materials in an evergreen, a semi-deciduous, and a deciduous Meliaceae species from the Amazon. *J. Appl. Bot.* 77, 10–16.
- Etien, N., Daux, V., Masson-Delmotte, V., Stievenard, M., Bernard, V., Durost, S., Guillemin, M. T., Mestre, O., Pierre, M., 2008. A bi-proxy reconstruction of Fontainebleau (France) growing season temperature from AD 1596 to 2000. *Clim. Past.* 4, 91-106.
- Farquhar, G. D., Sharkey, T. D., 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annu Rev Plant Physiol* 33, 317–345.
- Farquhar, G. D., O’Leary, M. H., Berry, J. A., 1982. On the relationship between carbon isotope discrimination and intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Aust. J. Plant Physiol.* 9, 121–137.
- Ferrio, J. P., Díez-Herrero, A., Tarrés, D., Ballesteros-Cánovas, J. A., Aguilera, M., Bodoque, J. M., 2015. Using stable isotopes of oxygen from tree-rings to study the origin of past flood events: first results from the Iberian Peninsula. *Quaternaire* 26, 67-80.
- Fichtler, E., Helle, G., Worbes, M., 2010. Stable-carbon isotope time series from tropical tree rings indicate a precipitation signal. *Tree-Ring Res.* 66, 35–49.

- Foroozan, Z., Pourtahmasi, K., Bräuning, A., 2018. Climatic signals in stable carbon isotope ratios of Juniper and Oak tree rings from northern Iran. *Global and Planet. Change* 165, 90-99.
- Gagen, M., McCarroll, D., Loader, N. J., Robertson, I., Jalkanen, R., Anchukaitis, K. J., 2007. Exorcising thesegment length curse': summer temperature reconstruction since AD 1640 using non-detrended stable carbon isotope ratios from pine trees in northern Finland. *Holocene* 17, 435-446.
- Gebrekirstos, A., Worbes, M., Teketay, D., Fetene, M., Mitlöhner, R., 2009. Stable carbon isotope ratios in tree rings of co-occurring species from semi-arid tropics in Africa: patterns and climatic signals. *Glob. Planet. Change* 66, 253–260.
- Gessler, A., Ferrio, J. P., Hommel, R., Treydte, K., Werner, R. A., Monson, R. K., 2014. Stable isotopes in tree rings: towards a mechanistic understanding of isotope fractionation and mixing processes from the leaves to the wood. *Tree Physiol.* 34, 796-818.
- Gillman, L. N., Wright, S. D., Cusens, J., McBride, P. D., Malhi, Y., Whittaker, R. J., 2015. Latitude, productivity and species richness. *Global Ecol. Biogeor.*, 24, 107-117.
- Granato-Souza, D., Sthale, D.W., Barbosa, A.C., Torbenson, M.A.C., Pereira, G.A., Schongart, J., Barbosa, J.P., Griffin, D., 2019. Tree rings and rainfall in the equatorial Amazon. *Clim. Dynam.* 1-13.
- Helle, G., Schleser, G. H., 2004. Beyond CO₂-fixation by Rubisco—an interpretation of ¹³C/¹²C variations in tree rings from novel intra-seasonal studies on broad-leaf trees. *Plant Cell Environ.* 27, 367-380.
- Hietz, P., Wanek, W., Dünisch, O., 2005. Long-term trends in cellulose delta C-13 and water-use efficiency of tropical Cedrela and Swietenia from Brazil. *Tree Physiol.* 25, 745–752.
- Hammerschlag, I., Macario, K. D., Barbosa, A. C., de Assis Pereira, G., Farrapo, C. L., Cruz, F., 2019. Annually verified growth of Cedrela fissilis from central Brazil. *Radiocarbon*, 1-11.
- Holzkämper, S., Kuhry, P., 2009. Stable isotopes in tree rings from the Russian Arctic—a proxy for winter precipitation? *PAGES Newsletter* 17, 14-15.
- Hyndman, R., Athanasopoulos, G., Bergmeir, C., Caceres, G., Chhay, L., O'Hara-Wild, M., Petropoulos, F., Razbash, S., Wang, E., Yasmeeen, F., 2019. Package forecast: Forecasting functions for time series and linear models. R package version 8.5. Data. <http://pkg.robjhyndman.com/forecast>.
- Stocker, T. (Ed.), 2014. *Climate change 2013: the physical science basis: Working Group I contribution to the Fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, London, 1538 pp..

- Kagawa, A., Sano, M., Nakatsuka, T., Ikeda, T., Kubo, S., 2015. An optimized method for stable isotope analysis of tree rings by extracting cellulose directly from cross-sectional laths. *Chem. Geol.* 393, 16-25.
- Keel, S. G., Siegwolf, R. T., Jäggi, M., Körner, C., 2007. Rapid mixing between old and new C pools in the canopy of mature forest trees. *Plant Cell Environ.* 30, 963-972.
- Kimak, A., Leuenberger, M., 2015. Are carbohydrate storage strategies of trees traceable by early–latewood carbon isotope differences? *Trees* 29, 859-870.
- Krishnadas, M., Kumar, A., Comita, L. S., 2016. Environmental gradients structure tropical tree assemblages at the regional scale. *J. Veg. Sci.* 27, 1117-1128.
- Le Roux, X., Lacoïnte, A., Escobar-Gutiérrez, A., Le Dizès, S., 2001. Carbon-based models of individual tree growth: a critical appraisal. *Ann For Sci* 58, 469-506.
- Leuenberger, M., 1998. Stable isotopes in tree rings as climate and stress indicators. Vdf Hochschulverlag AG, Zurich, 200 pp.
- Lewis, S. L., Lloyd, J., Sitch, S., Mitchard, E. T., Laurance, W. F., 2009. Changing ecology of tropical forests: evidence and drivers. *Ann. Rev. Ecol Evol. and Syst.* 40, 529-549.
- Li, Z. H., Leavitt, S. W., Mora, C. I., Liu, R. M., 2005. Influence of earlywood–latewood size and isotope differences on long-term tree-ring $\delta^{13}\text{C}$ trends. *Chem. Geol.* 216, 191-201.
- Lobão, M. S., 2011. Dendrocronologia, fenologia, atividade cambial e qualidade do lenho de árvores de *Cedrela odorata* L., *Cedrela fissilis* Vell. e *Schizolobium parahyba* var. *amazonicum* Hub. ex Ducke, no estado do Acre, Brasil. Thesis, Universidade de São Paulo.
- Locosselli G. M., J. Schongart, G. Ceccantini, 2016. Climate/growth Relations and Teleconnections for a *Hymenaea Courbaril* (Leguminosae) Population Inhabiting the Dry Forest on Karst. *Trees* 30, 1127–1136.
- Managave, S. R., Shimla, P., Borgaonkar, H. P., Bhattacharyya, A., Ramesh, R., 2017. Regional differences in the carbon isotopic compositions of teak from two monsoonal regimes of India. *Dendrochronologia* 44, 203-210.
- Marcati, C. R., Angyalossy, V., Evert, R. F., 2006. Seasonal variation in wood formation of *Cedrela fissilis* (Meliaceae). *Iawa J.* 27, 199-211.
- McCarroll, D., Loader, N. J., 2004. Stable isotopes in tree rings. *Quaternary Sci. Rev.* 23, 771-801.

- McCarroll, D., Whitney, M., Young, G. H., Loader, N. J., Gagen, M. H., 2017. A simple stable carbon isotope method for investigating changes in the use of recent versus old carbon in oak. *Tree Physiol.* 37, 1021-1027.
- Moro, M. F., Lughadha, E. N., de Araújo, F. S., Martins, F. R., 2016. A phytogeographical metaanalysis of the semiarid Caatinga domain in Brazil. *Botan. Rev.* 82, 91-148.
- Mitchard, E. T., 2018. The tropical forest carbon cycle and climate change. *Nature*, 559, 527.
- Muellner, A. N., Pennington, T. D., Koecke, A. V., Renner, S. S., 2010. Biogeography of *Cedrela* (Meliaceae, Sapindales) in central and South America. *Am. J. Bot.* 97, 511-518.
- Neves, D. M., Dexter, K. G., Pennington, R. T., Valente, A. S., Bueno, M. L., Eisenlohr, P. V., Fontes, M. A. L., Miranda, P. L. S., Moreira, S. N., Rezende, V. L., Saiter, F. Z., Oliveira-Filho, A. T., 2017. Dissecting a biodiversity hotspot: The importance of environmentally marginal habitats in the Atlantic Forest Domain of South America. *Divers. Distrib.* 23, 898-909.
- Niu, S., Luo, Y., Li, D., Cao, S., Xia, J., Li, J., Smith, M. D., 2014. Plant growth and mortality under climatic extremes: an overview. *Environ. Exp. Bot.* 98, 13-19.
- Pan, Y., Birdsey, R. A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P. E., Kurz, W. A., Phillips, O. L., Shvidenko, A., Lewis, S. L., Canadell, J. G., Ciais, P., Jackson, R. B., Pacala, S. W., McGuire, A. D., Piao, S., Rautiainen, A., Stich, S., Hayes, D., 2011. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science* 333, 988-993.
- Pan, Y., Birdsey, R. A., Phillips, O. L., Jackson, R. B., 2013. The structure, distribution, and biomass of the world's forests. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 44, 593-622.
- Pennington, R. T., Prado, D. E., Pendry, C.A., 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *J. Biogeogr.* 27, 261-273.
- Pennington, R. T., Lavin, M., Oliveira-Filho, A. T., 2009. Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: perspectives from seasonally dry tropical forests. *Ann. Ver. Ecol. Evol. Syst.* 40, 437-457.
- Pereira, G. D. A., Barbosa, A. C. M. C., Torbenson, M. C. A., Stahle, D. W., Granato-Souza, D., Santos, R. M. D., Barbosa, J. P. D., 2018. The climate response of *Cedrela fissilis* annual ring width in the Rio São Francisco basin, Brazil. *Tree-ring Res.* 74, 162-171.
- Pereira, G. D., Barbora, A. C. M. C., Stahle, D. W., Toberson, M. C. A., Granato-Souza, D., Viola, M. R., (in preparation). A tree-ring reconstruction of the São Francisco River streamflow in tropical South America.

- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., Team, R. C., 2012. nlme: Linear and nonlinear mixed effects models. R package version, 3.0. .Data <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>.
- Poorter, L., van der Sande, M. T., Arets, E. J., Ascarrunz, N., Enquist, B. J., Finegan, B., Licona, J. C., Martinez-Ramos, M., Mazzei, L., Meave, J. A., Muñoz, R., Nyctch, C. J., Oliveira, A. A., Perez-Garcia, E. A., Prado-Junior, J., Rodriguez-Velazques, J., Ruschel, A. R., Salgado-Negret, B., Schiavini, I., Swenson, N. G., Tenorio, E. A., Thompson, J., Toledo, M., Uriartem M., van der Hout, P., Zimmerman, J. K., Peña-Claros, M., 2017. Biodiversity and climate determine the functioning of Neotropical forests. *Global Ecol. Biogeogr.* 26, 1423-1434.
- Poussart, P. F., Evans, M. N., Schrag, D. P., 2004. Resolving seasonality in tropical trees: multi-decade, high-resolution oxygen and carbon isotope records from Indonesia and Thailand. *Earth Planet. Sci. Lett.* 218, 301-316.
- Prado-Junior, J. A., Schiavini, I., Vale, V. S., Arantes, C. S., van der Sande, M. T., Lohbeck, M., Poorter, L., 2016. Conservative species drive biomass productivity in tropical dry forests. *J. Ecol.* 104, 817-827.
- R Core Team, 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Data. <https://www.R-project.org/>.
- Reis, G. H., Terra, M. D. C. N. S., Tng, D. Y. P., Apgaua, D. M. G., Coelho, P. A., dos Santos, R. M., Nunes, Y. R. F., 2017. Temporal vegetation changes in a seasonally dry tropical forest enclave in an ecotonal region between savanna and semiarid zones of Brazil. *Aust. J. Bot.* 65, 85-93.
- Richardson, A. D., Carbone, M. S., Keenan, T. F., Czimeczik, C. I., Hollinger, D. Y., Murakami, P., Schaberg, P. G., Xu, X., 2013. Seasonal dynamics and age of stemwood nonstructural carbohydrates in temperate forest trees. *New Phytol.* 197, 850-861.
- Richardson, A. D., Carbone, M. S., Huggett, B. A., Furze, M. E., Czimeczik, C. I., Walker, J. C., Xu, X., Sxhaberg., P. G., Murakami, P., 2015. Distribution and mixing of old and new nonstructural carbon in two temperate trees. *New Phytol.* 206, 590-597.
- Santos, R. M., Oliveira-Filho, A. T., Eisenlohr, P. V., Queiroz, L. P., Cardoso, D. B., Rodal, M. J., 2012. Identity and relationships of the Arboreal Caatinga among other floristic units of seasonally dry tropical forests (SDTFs) of north-eastern and Central Brazil. *Ecol. Evol.* 2, 409-428.
- Santos, M. G., Oliveira, M. T., Figueiredo, K. V., Falcao, H. M., Arruda, E. C., Almeida-Cortez, J., Sampaio, E. V. S. B., Ometto, J. P. H. B. m Menezes, R. S. C., Oliveira, A. F. M., Pompelli, M. F., Antonino, A. C. D., 2014. Caatinga, the Brazilian dry tropical forest: can it tolerate climate changes? *Theo. Exp. Plant Phys.* 26, 83-99.

Santos, P. F., Garcia, P. O., Santos, R. M., Morel, J. D., Benício, M. H., Apgaua, D. M., Tng, D. Y., 2017. Temporal changes in tree community structure and richness in a seasonally dry tropical forest in Minas Gerais, southeastern Brazil. *Bosque*, 38, 537-545.

van der Sande, M. T., Poorter, L., Kooistra, L., Balvanera, P., Thonicke, K., Thompson, J., Arets, E. J. M. M., Alaniz, N. G., Jones, L., Mora, F., Mwampamba, T. H., Parr, T., Peña-Claros, M., 2017. Biodiversity in species, traits, and structure determines carbon stocks and uptake in tropical forests. *Biotropica* 49, 593-603.

Särkinen, T., Iganci, J. R., Linares-Palomino, R., Simon, M. F., Prado, D. E., 2011. Forgotten forests-issues and prospects in biome mapping using Seasonally Dry Tropical Forests as a case study. *BMC Ecol.*, 11, 27.

Saurer, M., Siegenthaler, U., Schweingruber, F., 1995. The climate-carbon isotope relationship in tree rings and the significance of site conditions. *Tellus B* 47, 320-330.

Schleser, G. H., Anhuf, D., Helle, G., Vos, H., 2015. A remarkable relationship of the stable carbon isotopic compositions of wood and cellulose in tree-rings of the tropical species *Cariniana micrantha* (Ducke) from Brazil. *Chem. Geol.* 401, 59-66.

Schöngart, J., Bräuning, A., Barbosa, A. C. M. C., Lisi, C. S., de Oliveira, J. M., 2017. Dendroecological studies in the neotropics: history, status and future challenges. In: Amoroso, M. M., Daniels, L. D., Baker, P. J., Camarero, J. J. (Eds), *Dendroecology*. Springer, Cham, pp. 35-73.

Siefert, A., Ravenscroft, C., Althoff, D., Alvarez-Yépez, J. C., Carter, B. E., Glennon K. L., Heberling, J. M., Jo, I. S., Pontes, A., Sauer, A., Willis, A., Fridley, J. D., 2012. Scale dependence of vegetation–environment relationships: a meta-analysis of multivariate data. *J. Veg. Sci.* 23,942-951.

Souza, C. R., Morel, J. D., Santos, A. B. M., Silva, W. B., Maia, V. A., Coelho, P. A., Rezende, V. L., Santos, R. M., 2019. Small-scale edaphic heterogeneity as a floristic–structural complexity driver in Seasonally Dry Tropical Forests tree communities. *J. For. Res.*, 1-11.

Sunderland, T., Apgaua, D., Baldauf, C., Blackie, R., Colfer, C., Cunningham, A. B., Dexter, K., Djoudi, H., Gautier, D., Gumbo, D., Ickowitz, A., Kassa, H., Parthasarathy, N., Pennington, R.T., Paumgarten, F., Pulla, S., Sola, P., Tng, D., Waeber, P., Wilmé, L., 2015. Global dry forests: a prologue. *Int. For. Rev.* 17, 1-9.

Switsur, V. R., Waterhouse, J. S., Field, E. M., Carter, A. H. C., Loader, N. J., 1995. Stable isotope studies in tree rings from oak — techniques and some preliminary results. In: B. Frenzel, B. Stauffer, M.M. Weiss (Eds.), *Problems of stable isotopes in tree-rings, lake sediments and peat-bogs as climatic evidence for the holocene*. *Paläoklimaforschung*, Strasbourg, pp. 129-140

- Tcherkez, G., Farquhar, G., Badeck, F., Ghashghaie, J., 2004. Theoretical considerations about carbon isotope distribution in glucose of C3 plants. *Funct. Plant. Biol.* 31, 857-877.
- Tomazello Filho, M., Botosso, P. C., Lisi, C. S., 2000. Potencialidade da família Meliaceae para dendrocronologia em regiões tropicais e subtropicais. In: Roing, F. A. (Eds.), *Dendrocronologia em América Latina*. EDIUNC: Mendoza, 381-431.
- Trumbore, S., 2006. Carbon respired by terrestrial ecosystems—recent progress and challenges. *Global Change Biol.* 12, 141-153.
- Vleminckx, J., Drouet, T., Amani, C., Lisingo, J., Lejoly, J., Hardy, O. J., 2015. Impact of fine-scale edaphic heterogeneity on tree species assembly in a central African rainforest. *J. Veg. Sci.* 26, 134-144.
- Weigl, M., Grabner, M., Helle, G., Schleser, G. H., Wimmer, R., 2008. Characteristics of radial growth and stable isotopes in a single oak tree to be used in climate studies. *Sci. Total Environ.* 393, 154-161.
- Wieloch, T., Helle, G., Heinrich, I., Voigt, M., Schyma, P., 2011. A novel device for batch-wise isolation of α -cellulose from small-amount wholewood samples. - *Dendrochronologia* 29, 115-117.
- Wiley, E., Helliker, B., 2012. A re-evaluation of carbon storage in trees lends greater support for carbon limitation to growth. *New Phytol.* 195, 285-289.
- Woodborne, S., Hall, G., Robertson, I., Patrut, A., Rouault, M., Loader, N. J., Hofmeyr, M., 2015. A 1000-year carbon isotope rainfall proxy record from South African baobab trees (*Adansonia digitata* L.). *Plos One* 10, 1-18.
- 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.