



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SERGIPE
PRÓ-REITORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO E PESQUISA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO
MESTRADO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

ECOLOGIA DA MADEIRA E ASPECTOS ECOFISIOLÓGICOS FOLIARES
DE QUATRO ESPÉCIES DE FLORESTAS TROPICAIS SECAS NO
ESTADO DE SERGIPE

JOSÉ ROBERTO VIEIRA ARAGÃO

MESTRADO ACADÊMICO



PPEC

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO
EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO**

São Cristóvão
Sergipe – Brasil
2017

JOSÉ ROBERTO VIEIRA ARAGÃO

**ECOLOGIA DA MADEIRA E ASPECTOS ECOFISIOLÓGICOS
FOLIARES DE QUATRO ESPÉCIES DE FLORESTAS TROPICAIS
SECAS NO ESTADO DE SERGIPE**

Dissertação apresentada ao Programa de
Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da
Universidade Federal de Sergipe, como
requisito para obtenção do título de Mestre em
Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Claudio Sergio Lisi

São Cristóvão
Sergipe – Brasil
2017

Aragão, José Roberto Vieira.
A659e Ecologia da madeira e aspectos ecofisiológicos foliares de quatro espécies de florestas tropicais secas no Estado de Sergipe / José Roberto Vieira Aragão; orientador Claudio Sergio Lisi. – São Cristóvão, 2017.
82 f.: il.

Dissertação (mestrado em Ecologia e Conservação)– Universidade Federal de Sergipe, 2016.

1. Madeira - Anatomia. 2. Florestas tropicais. 3. Fisiologia. 4. Climatologia. I. Lisi, Claudio Sergio, orient. II. Título.

CDU 630*81(813.7)

TERMO DE APROVAÇÃO

ECOLOGIA DA MADEIRA E ASPECTOS ECOFISIOLÓGICOS FOLIARES DE QUATRO ESPÉCIES DE FLORESTAS TROPICAIS SECAS NO ESTADO DE SERGIPE

por

JOSÉ ROBERTO VIEIRA ARAGÃO

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal de Sergipe, como parte dos requisitos exigidos para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

APROVADA pela banca examinadora composta por



PROF. DR. CLAUDIO SERGIO LISI

Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da
Universidade Federal de Sergipe



PROF. DR. JOCHEN SCHÖNGART

Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia



PROF. DR. ALEXANDRE DE SIQUEIRA PINTO

Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da
Universidade Federal de Sergipe

São Cristóvão/SE, 15 de fevereiro de 2017.

Agradecimentos

Primeiramente a Deus, por ter me concedido a vida e muita saúde.

Agradeço, a minha avó Maria Moreninha de Matos, por ter sempre me apoiado e direcionado a um caminho prospero de todas as maneiras que pôde; à minha mãe Roseli que me auxiliou nas mais diversas empreitadas, e que auxilia até hoje da maneira que pode; ao meu pai Renares que apesar da distância sempre contribuiu para que eu sempre seguisse em frente e alcançasse meu objetivo; aos meus irmãos Renares Júnior e Maria Kelly, que descontraíram diversos momentos de tensão no decorrer do curso; ao primos Diego, Dione, Daniel, Denisson, Elmar, Renata, Matheus e Maria Eduarda, que estiveram em momentos importantes desta caminhada; aos tios Maria de Deus, Marcílio, Andrea, que apoiaram e se fizeram presentes em momentos difíceis ao decorrer do curso. Agradeço também a todos dos outros demais parentes que, de alguma maneira, contribuíram direta ou indiretamente na minha formação.

Agradeço especialmente a minha namorada, amiga e companheira de todas as horas, Karolyne, pela atenção especial que sempre teve comigo, pelo apoio e incentivo que nunca me deixou fraquejar, pelo companheirismo e compreensão da minha ausência em férias, feriados e finais de semana que estive me dedicando a treinamento ou trabalho, seja ele de campo, laboratório ou escrito, ao seu otimismo e confiança no sucesso da minha caminhada, aos risos e momentos felizes que tornaram tudo mais agradável durante o caminho, e à motivação que se materializou nela, o que tornou o objetivo alcançável.

Agradeço ao meu excelentíssimo orientador, Claudio Sergio Lisi, e à minha excelentíssima coorientadora Elizamar Ciríaco da Silva pela oportunidade dada em seus laboratórios, pela contribuição acadêmica e moral durante os anos de orientação, pela oportunidade de aperfeiçoamento intelectual, pela franqueza da conversa e da amizade construída em cima do trabalho realizado, bem como pelo café e guloseimas da hora do lanche, os quais sempre farão parte da minha memória.

Agradeço aos professores solícitos, Aauto, Leandro, Alexandre Liparini, Alexandre Siqueira, Leandro, Gustavo, Renato, Sidney e Mario que contribuíram para uma excelente formação profissional de Mestre em Ecologia e Conservação.

Agradeço aos amigos, de longa data, Leomax, Kleyber, Frank, André, Lázaro; aos de laboratório, Leonardo, Ana Cláudia, Nyanne, Francisco, Helberson, Clayane, Marques, Júlia, Ítallo e Mariana; aos de curso, Camila, Meggie, Isaac, Arivania, Philippe e Ranna; ao Capitão James pela orientação botânica em campo, ao Sr. Paulo Chaves pela disponibilização de sua propriedade rural para a pesquisa, a Juliana (Jú) pelas socorridas nos momentos de sufoco, e a todos os demais que dividiram parte da caminhada e contribuíram de alguma forma para que o caminho não fosse tão longo.

*“(...) This is the time for yourself to be free
You gotta follow your heart
This is the time in your life
And It's never too late
To see the light in the dark
You gotta follow your heart.”*

Follow your heart
Scorpions

RESUMO GERAL

As mudanças climáticas globais geram consequências severas em diversos níveis tróficos, em especial às espécies vegetais arbóreas. Em regiões de Florestas Tropicais Secas (FTS) estes impactos são extremos e ainda pouco estudados. Este trabalho avaliou como as condições ambientais (locais, regionais e globais), iminentes as mudanças do clima, influenciaram na dendroecologia, anatomia da madeira e ecofisiologia foliar de quatro espécies arbóreas ocorrentes na FTS de dois locais em Sergipe, no Monumento Natural Grota do Angico, e em um remanescente de FTS na Fazenda São Pedro, município de Porto da Folha, Sergipe. Foram coletadas aleatoriamente amostras de madeiras e folhas de seis indivíduos de cada espécie, *Aspidosperma pyrifolium*, *Ziziphus joazeiro*, *Tabebuia aurea* e *Libidibia ferrea*. Para cada indivíduo foram coletadas três amostras de madeira, duas destinadas a dendroecologia e uma a anatomia da madeira. Folhas, das mesmas plantas foram coletadas nos dois locais, nos períodos seco e chuvoso, e destinadas às análises ecofisiológicas. Dados de coleções sobre a distribuição das espécies (projeto SpeciesLink) foram utilizados na construção de modelos de nicho ecológico (MNE). Dados climáticos históricos foram obtidos das plataformas do INMET, AGRITEMPO, estações estaduais, do projeto WoldrClim, e do NOAA. Os resultados das análises dendroecológicas mostraram formação de anéis de crescimento anuais nas quatro espécies, que as cronologias de todos os táxons possuem relação significativa com eventos de chuva em ambos os locais, e alguns táxons tiveram as cronologias relacionadas com a temperatura da superfície do Oceano Atlântico (TSA) e eventos de ENOS, indicando diminuição no crescimento das plantas acompanhando menores volumes de chuvas na última década. O MNE mostrou diferentes respostas do nicho das espécies às variáveis ambientais (precipitação e temperatura) nas FTS, com correlações significativas com os dados anatômicos e fisiológicos, e mostraram a ocorrência de grupos funcionais distintos entre os táxons, se alteram em função das mudanças no clima. O presente estudo confirmou que, as quatro espécies no FTS possuem potencial dendroecológico de resposta ao clima, bem como que MNE's em consonância com a análise de traços funcionais (anatômicos e fisiológicos) podem ser uma solução viável para avaliação das respostas destes táxons a ambientes xéricos, além de servir como diagnósticos das mudanças climáticas globais futuras, vista sua alta correlação com as modificações funcionais das espécies aqui avaliadas.

Palavras-chave: Anéis de crescimento, anatomia ecológica, ecofisiologia foliar, florestas secas, mudanças ambientais.

GENERAL ABSTRACT

Global climate change has severe consequences at various trophic levels, especially tree plant species. In regions of Tropical Dry Forests (TDF) these impacts are extreme and still little studied. This work evaluated how environmental conditions (local, regional and global), imminent climate changes, influenced the dendroecology, wood anatomy and foliar ecophysiology of four tree species occurring in the TDF of two sites, Sergipe, Grota do Angico Natural Monument, and in a remnant of TDF in Fazenda São Pedro, municipality of Porto da Folha, Sergipe. Samples of wood and leaves of six individuals of each species, *Aspidosperma pyrifolium*, *Ziziphus joazeiro*, *Tabebuia aurea* and *Libidibia ferrea* were randomly collected. For each individual, three wood samples were collected, two for dendroecology and one for the anatomy of the wood. Leaves, of the same plants were collected at both sites, in the dry and rainy periods, and intended for the ecophysiological analyzes. Collection data on species distribution (SpeciesLink project) were used in the construction of ecological niche models (ENM). Historical climate datas were obtained from INMET, AGRITEMPO, state data, the WoldClim project, and the NOAA. The results of the dendroecological analyzes showed the formation of annual growth rings in the four species, that the chronologies of all the taxa have a significant relation with rainfall events in both sites, and some taxa had the chronologies related to the surface temperature of the Atlantic Ocean (TSA) and ENSO events, indicating a decrease in plant growth accompanied by lower rainfall volumes in the last decade. The ENM showed different responses of the species niche to the environmental variables (precipitation and temperature) in the TDF, with significant correlations with the anatomical and physiological data, and showed the occurrence of distinct functional groups among the taxa, changing as a function of the changes in the climate. The present study confirmed that the four TDF species have dendroecological potential for climate response, and that ENM's in line with functional (anatomical and physiological) traits analysis may be a viable solution to evaluate the responses of these taxa To xeric environments, in addition to serving as diagnoses of future global climate change, given its high correlation with the functional modifications of the species evaluated here.

Keywords: Tree-rings, ecological anatomy, foliar ecophysiology, dry forests, environmental changes.

Lista de Figuras

Artigo 1 - **Figura 1.** Localização das áreas de estudo na Unidade de Conservação Monumento Natural Grotta do Angico (estrela clara), municípios de Canindé do São Francisco e Poço Redondo, e um fragmento de Floresta Tropical Seca (estrela escura), município de Porto da Folha, Sergipe, Brasil.. **24.**

Figura 2. Precipitação mensal média (com desvio padrão) entre 1964 e 2015, e temperatura média local entre 2010 e 2015, registradas na Unidade de Conservação Monumento Natural Grotta do Angico, municípios de Canindé do São Francisco e Poço Redondo **(a)**, e um fragmento de Floresta Tropical Seca, município de Porto da Folha **(b)**, Sergipe, Brasil (fontes: <http://www.inmet.gov.br> e <http://www.agritempo.gov.br>)..... **25.**

Figura 3. Imagens macro e microscópicas transversais do lenho das quatro espécies estudadas, com indicação dos limites de anéis verdadeiros (setas escuras) e falsos anéis (setas brancas). **(a) e (b):** *A. pyrifolium*; **(c) e (d):** *Z. joazeiro*; **(e) e (f):** *T. aurea*; **(g) e (h):** *L. ferrea*; barras: 1.5 mm para **(a)**, **(c)**, **(e)**, **(g)** e de 400 µm para **(b)**, **(d)**, **(f)** e **(h)**..... **28.**

Figura 4. Relação entre a cronologia standard de *A. pyrifolium* do local 1 **(a1)** e 2 **(a2)**, *Z. joazeiro* do local 1 **(b1)** e 2 **(b2)**, *T. aurea* do local 1 **(c1)** e 2 **(c2)**, *L. ferrea* do local 1 **(d1)** e 2 **(d2)**, e a precipitação total anual da estação meteorológica de Poço Redondo/local 1 (Sergipe, Brasil), e de Porto da Folha/local 2 (Sergipe, Brasil), no período entre 1964 e 2015..... **30.**

Figura 5. Relação entre o incremento médio dos anéis de crescimento (linha escura em A1 e B1, e tracejada em A2 e B2), a precipitação média mensal (barras em A1 e B1) e variações mensais históricas de temperatura ocasionada por ENOS para as coordenadas 5°N-5°S e 120°-170°W entre os anos de 1965 e 2015 (http://www.cpc.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ONI_change.shtml) (barras em A2 e B2), para *Z. joazeiro* no local 1 **(A1)** e **(A2)**, e *T. aurea* no local 2 **(B1)** e **(B2)**..... **35.**

Artigo 2 - **Figura.1:** Localização das áreas de estudo na Unidade de Conservação Monumento Natural Grotta do Angico, municípios de Canindé do São Francisco e Poço Redondo, e um fragmento de Floresta Tropical Seca, município de Porto da Folha, Sergipe, Brasil..... **53.**

Figura 2: Seções histológicas da madeira das quatro espécies coletados na Unidade de Conservação Monumento Natural Grotta do Angico, municípios de Canindé do São Francisco e Poço Redondo e no Fragmento de Floresta Tropical Seca, município de Porto da Folha, Sergipe, Brasil. Na vertical: **A:** *A. pyrifolium*; **B:** *Z. joazeiro*; **C:** *T. aurea*; **D:** *L. ferrea*; Na horizontal: **(a)** plano transversal, barra = 500 µm; **(b)** plano longitudinal tangencial, barra = 200 µm; **(c)** macerado, barra = 200 µm..... **61.**

Figura 3: Modelos de nicho ecológico (MNE), sob o método de máxima entropia (Maxent), de quatro espécies arbóreas de Florestas Tropicais Secas (FTS), para o presente, 2020 e 2080. Na vertical: **A:** *A. pyrifolium*; **B:** *Z. joazeiro*; **C:** *T. aurea*; **D:** *L. ferrea*; Na horizontal: **(a)** MNE para o presente; **(b)** MNE para 2020; **(c)** MNE para o 2080..... **63.**

Figura 4: Análise de componentes principais (PCA) e de agrupamento (Cluster) para os caracteres anatômicos da madeira e fisiológico foliares de quatro espécies arbóreas de Florestas Tropicais Secas (FTS), em relação a 6 variáveis ambientais de temperatura e precipitação na Unidade de Conservação Monumento Natural Grotta do Angico, municípios de Canindé do São Francisco e Poço Redondo **(L1)** e do Fragmento de Floresta Tropical Seca, município de Porto da Folha **(L2)**. **(a1):** PCA (sob matriz de correlação entre os grupos) entre os caracteres anatômicos da madeira e as 6 variáveis ambientais de temperatura e precipitação; **(a2):** Cluster (em grupos pareados sob a distância de Manhattan) entre os caracteres anatômicos da madeira e as 6 variáveis ambientais de temperatura e precipitação; **(b1):** PCA (sob matriz de correlação entre os grupos) entre os caracteres fisiológico foliares e as 6 variáveis ambientais de temperatura e precipitação; **(b2):** Cluster (em grupos pareados sob a distância de

Manhattan) entre os caracteres fisiológico foliares e as 6 variáveis ambientais de temperatura e precipitação; +: *A.pyrifolium*; □: *Z. joazeiro*; Δ: *T. aurea*; ○: *L. ferrea* **Coph.corr**: coeficiente de correlação cofonético..... 65.

Figura 5: Análise de correlações de Pearson para os caracteres anatômicos da madeira de quatro espécies arbóreas de Florestas Tropicais Secas (FTS), em relação a 6 variáveis ambientais de temperatura e precipitação na Unidade de Conservação Monumento Natural Grota do Angico, municípios de Canindé do São Francisco e Poço Redondo e do Fragmento de Floresta Tropical Seca, município de Porto da Folha. **(a):** valores de correlação entre as variáveis ambientais e os elementos anatômicos de *A.pyrifolium*; **(b):** valores de correlação entre as variáveis ambientais e os elementos anatômicos de *Z. joazeiro*; **(c):** valores de correlação entre as variáveis ambientais e os elementos anatômicos de *T. aurea*; **(d):** valores de correlação entre as variáveis ambientais e os elementos anatômicos de *L. ferrea*; **(1):** elementos anatômicos ligados à condução de água na madeira; **(2):** elementos anatômicos ligados ao armazenamento de substâncias na madeira; **(3):** elementos anatômicos ligados à sustentação da madeira; * = valores com relação significativa a $p < 0.05$ 68.

Figura 6: Análise de correlações de Pearson para os caracteres fisiológicos foliares de quatro espécies arbóreas de Florestas Tropicais Secas (FTS), em relação a 6 variáveis ambientais de temperatura e precipitação na Unidade de Conservação Monumento Natural Grota do Angico, municípios de Canindé do São Francisco e Poço Redondo e do Fragmento de Floresta Tropical Seca, município de Porto da Folha. **(a):** valores de correlação entre as variáveis ambientais e os dados fisiológicos foliares de *A.pyrifolium*; **(b):** valores de correlação entre as variáveis ambientais e os dados fisiológicos foliares de *Z. joazeiro*; **(c):** valores de correlação entre as variáveis ambientais e os dados fisiológicos foliares de *T. aurea*; **(d):** valores de correlação entre as variáveis ambientais e os dados fisiológicos foliares de *L. férrea*; * = valores com relação significativa a $p < 0.05$ 70.

Lista de Tabelas

Artigo 1 - **Tabela 1:** Correlações de Pearson, considerando Janeiro do ano anterior até Dezembro do ano em curso entre: a precipitação anual em Poço Redondo, além da precipitação anual em Porto da Folha, e a temperatura da superfície do Oceano Atlântico entre o Equador -20S e 10E-30W (TSA/PREC-L1 e TSA/PREC-L2); cronologia dos anéis de crescimento e a temperatura da superfície do Oceano Atlântico entre o Equador -20S e 10E-30W no período entre 1964 e 2015 (TSA/PREC-L1 e TSA/PREC-L2); cronologia dos anéis de crescimento e a precipitação anual de Poço Redondo (PREC-CRO-L1), e Porto da Folha (PREC-CRO-L2)..... **32.**

Tabela 2: A análise de regressão múltipla e GLM entre a cronologia (variável dependente) e a precipitação média histórica de Janeiro a Julho (JAN-JUL), Janeiro a Março (JAN-MAR), Abril a Julho (ABR-JUL) e Dezembro (DEC), para as quatro espécies avaliadas..... **33.**

Tabela 3: A análise de regressão múltipla, GLM e correlações de Pearson entre a cronologia (variável dependente) de *Z. joazeiro* no local 1, e *L. ferrea* no local 1, e anomalias na TSA para as coordenadas espaciais entre o Equador -20S e 10E-30W dentre os anos de 1965 e 2015, para os períodos de Maio-Julho, Abril-Julho e o mês de Novembro..... **34.**

Tabela 4: A análise de regressão múltipla, GLM e correlações de Pearson entre a cronologia (variável dependente) de *Z. joazeiro* no local 1, e *T. aurea* no local 2, e eventos de ENOS (moderado, severo e muito severo) para as coordenadas 5°N-5°S e 120°-170°W entre os anos de 1965 e 2015, para os meses de Janeiro, Fevereiro e Março..... **35.**

Artigo 2 - **Tabela 1:** Valores médios dos elementos anatômicos da madeira e fisiológicos foliares de *A. pyrifolium*, *Z. joazeiro*, *T. aurea* e *L. ferrea*, coletados na Unidade de Conservação Monumento Natural Grota do Angico, municípios de Canindé do São Francisco e Poço Redondo (**L1**) e no Fragmento de Floresta Tropical Seca, município de Porto da Folha (**L2**), Sergipe, Brasil. \pm : desvio padrão..... **59.**

Tabela 2: Teste t entre os valores dos elementos anatômicos da madeira de *A. pyrifolium*, *Z. joazeiro*, *T. aurea* e *L. ferrea*, coletados na Unidade de Conservação Monumento Natural Grota do Angico, municípios de Canindé do São Francisco e Poço Redondo (**L1**) e no Fragmento de Floresta Tropical Seca, município de Porto da Folha (**L2**), Sergipe, Brasil, sob a significância de $p < 0.05$. *: valores significativos..... **62.**

Tabela 3: Valores de percentual de contribuição (**P. C.**) e importância de permutação (**P. I.**) das 3 variáveis ambientais mais explicativas nos Modelos de Nicho Ecológico (MNE) de quatro espécies arbóreas de Florestas Tropicais Secas (FTS) do Nordeste brasileiro, para o presente, 2020 e 2080... **64.**

Tabela 4: Valores ponderados por análise de componentes principais (PCA) para dados anatômicos da madeira e fisiológicos foliares de quatro espécies arbóreas de Florestas Tropicais Secas (FTS) em relação à variáveis ambientais do Nordeste brasileiro. **Dados anatômicos da madeira: (PC1):** eixo 1, de acúmulo – melhor uso; **(PC2):** eixo 2, de resistência – evasão. **Dados fisiológicos foliares: (PC1):** eixo 1, de resistência – evasão; **(PC2):** eixo 2, de osmorregulador – osmoprotetor..... **66.**

Tabela 5: Modelos lineares generalizados (GLM) entre os dados anatômicos da madeira e fisiológicos foliares de quatro espécies arbóreas de Florestas Tropicais Secas (FTS) e variáveis ambientais do Nordeste brasileiro. * = valores significativos a $p < 0.05$ **67.**

SUMÁRIO

Resumo geral	vii
General abstract	viii
Lista de Figuras.....	ix
Lista de Tabelas.....	xi
 Introdução geral	 13
Referências.....	15
 Artigo 1: Potencial dendroecológico de Florestas Tropicais Secas: quais as relações dos remanescentes arbóreos do Estado de Sergipe com a precipitação, TSA e ENOS?	 20
 Resumo	 20
Introdução	21
Material e métodos	24
Resultados	27
Discussão	36
Referências.....	40
 Artigo 2: Efeito das mudanças climáticas sobre o nicho ecológico de árvores das Florestas Tropicais Secas no Nordeste brasileiro: uma perspectiva da anatomia da madeira e fisiologia foliar.	 50
 Resumo	 50
Introdução	51
Material e métodos	52
Resultados	58
Discussão	70
Observações finais	73
Referências.....	74
 Considerações Finais.....	 82

Introdução geral

O aquecimento global ocasionado pela alta concentração de dióxido de carbono (CO₂) e outros gases na atmosfera é um dos temas mais abordados no século XXI, suas consequências são severas em diversos níveis tróficos, em especial às espécies vegetais arbóreas (HUANG; HAACK; ZHANG, 2011; RIVETTI et al., 2014; KWON et al., 2016; BERTRAND et al., 2016). As florestas são potenciais prestadores de serviços ecossistêmicos por atuarem como sumidouros de carbono (C), em particular as florestas tropicais e regiões de floresta em regeneração, como as Florestas Tropicais Secas (FTS), que ocorrem em áreas consideradas vulneráveis às alterações no clima (PAN et al., 2011). De acordo com os modelos atuais de mudanças climáticas globais, os índices de temperatura irão aumentar a evapotranspiração de maneira progressiva nas FTS, de modo a reduzir a quantidade de água no solo, e desencadear um processo de substituição da vegetação característica destas regiões por outra de ambientes mais secos (NOBRE et al., 2007).

Em todo o Nordeste brasileiro, está prevista uma diminuição gradativa das chuvas de até 100% do volume atual, entre os períodos de 2011 e 2100, o que acarretará sérios problemas à região (SALATI et al., 2007). Um dos efeitos do aumento na intensidade das secas é a perda de eficiência no uso da água destes ecossistemas, que consequentemente acarretará danos à biodiversidade (CHAPIN III et al., 2000; YANG et al., 2016). Tal prejuízo contribui para a substituição de espécies, reduz os serviços prestados pelo ambiente, e sob a iminência das mudanças climáticas torna os táxons vulneráveis às variações (CORLETT, 2016; OLIVER et al., 2015; BERTRAND et al., 2016).

Em espécies arbóreas de FTS as pressões ambientais podem ser observadas na delimitação final do crescimento vegetativo pelos anéis de crescimento (COOK; KAIRIUKSTIS, 1990; HUGHES, 2002; MATTOS; BOTOSSO, 2004; HUGHES; SWETNAM; DIAZ, 2011; BOTOSSO, 2011), bem como em alterações nos traços funcionais dos táxons, que podem ser observados na estrutura anatômica da madeira e na fisiologia foliar, e que atuam diretamente no metabolismo e sobrevivência destas espécies (SPERRY; MEINZER; MCCULLOH, 2008; MCDOWELL et al., 2008; MCCULLOH et al., 2010, 2011; SILVA et al., 2014; REICH, 2014; BLACKMAN et al., 2014).

Nas últimas duas décadas os estudos dendroecológicos têm contribuído de maneira irrestrita para o entendimento das variações ambientais, e frente às mudanças climáticas globais, têm auxiliado na avaliação dos *trade-off's* enfrentados pelas árvores dentro das

populações, bem como na compreensão da dinâmica florestal (ZUIDEMA; ROEL; SCHÖNGART, 2012; ZUIDEMA et al., 2013; ZUIDEMA; FRANK, 2015). Variações anatômicas extremas também são evidências de *trade-offs* entre a tensão mecânica da madeira e a arquitetura hidráulica, que denotam a relação inversa entre elas, o caráter funcional das espécies e as adaptações sofridas para sobreviver em ambientes extremos (CHRISTENSEN-DALSGAARD et al., 2007; GLEASON et al., 2016). Os mecanismos fisiológicos foliares também são fundamentais para suportar eventos extremos (seca e altas temperaturas), e a partir do acúmulo de solutos orgânicos, as espécies arbóreas de ambientes xéricos são capazes de realizar a osmorregulação do tecido paliçádico (PIMENTEL, 2004), reduzir o potencial hídrico das células e atravessar o período de estresse (CHAVES FILHO; STACCIARINI-SERAPHIN, 2001; CÓRDOVA-TÉLLEZ et al., 2012).

O estudo de nicho ecológico é outra ferramenta de análise das pressões ambientais sobre as espécies arbóreas, que permite avaliar o espaço n-dimensional que uma espécie necessita para manter os níveis de sua população estáveis, onde o delineamento das condições ideais para cada táxon permite inferir sua provável distribuição de acordo com as alterações nos recursos através do método de máxima entropia (Maxent) (GRINNELL, 1917; PHILLIPS; ANDERSON; SCHAPIRE, 2006). Este método Maxent têm se mostrado de extrema utilidade na tomada de decisão, principalmente se comparado a outras metodologias, e tem sido amplamente utilizado para modelagem de nicho de espécies animais e vegetais, como as espécies arbóreas, o que ressalta a importância de seu uso e a confiabilidade de seus resultados (WARREN; SEIFERT, 2011; FOURCADE et al., 2014; RODRIGUES et al., 2015; VAZ; NABOUT, 2016).

Nos últimos anos, apesar dos avanços nas pesquisas dendroecológicas realizadas em FTS na África (TROUET; COPPIN; BEECKMAN, 2006; TROUET et al., 2012; GROENENDIJK et al., 2014; DE RIDDER et al., 2014; GROENENDIJK et al., 2015), na América do Sul (BRIENEN et al., 2009, 2010; LEBRIJA-TREJOS et al., 2011; LÓPEZ; VILLALBA, 2016; MENDIVELSO et al., 2016) e no Brasil (MATTOS et al., 2015; PAGOTTO et al., 2015), ainda são escassos os estudos para esta vegetação, principalmente no Estado de Sergipe. Esta tendência é acompanhada também pelas pesquisas anatômicas da madeira (ARNOLD; MAUSETH, 1999; ROQUE; TOMAZELLO FILHO; DIAS, 2007; MCCULLOH et al., 2010, 2011; GLEASON et al., 2016), e de fisiologia foliar (BIRDSEY; HOM, 2000; GEßLER et al., 2005; ENNAJEH; VADEL; KHEMIRA, 2009; LEMOS et al., 2011; ZHANG et al., 2012; AKINCI; LÖSEL, 2012; MEDEIROS et al., 2012; SANTOS et

al., 2014), que apesar de amplamente difundidas, ainda mostra pequeno esforço nas FTS. É válido ressaltar também que, na literatura, nenhuma das análises anteriores teve seus resultados intercalados à modelagem de nicho ecológico (MNE), motivando a execução desta pesquisa.

Desta forma o presente trabalho objetivou uma avaliação interdisciplinar de quatro espécies ocorrentes na FTS, no nordeste brasileiro. Verificando o potencial uso dos anéis de crescimento dessas espécies arbóreas na FTS, especificamente, em duas localidades no estado de Sergipe, a fim de aferir as influências climáticas locais e regionais sobre o crescimento das espécies, a partir do cruzamento de dados pluviométricos locais, da temperatura da superfície do Oceano Atlântico Sul (TSA) e de eventos de ENOS nas últimas décadas com as cronologias dos táxons estudados. Bem como avaliar a relação entre modelos de nicho ecológico (MNE) sob o método de máxima entropia (Maxent), para a atualidade e o futuro (2020 e 2080), e as características anatômicas da madeira e aspectos da fisiologia foliar de quatro espécies de Florestas Tropicais Secas como traços funcionais, a fim de ponderar a influência das mudanças climáticas globais sobre os nichos das espécies em função de sua biologia e possível distribuição futura.

Referências

- AKINCI, Ş.; LÖSEL, D. M. Plant water-stress response mechanisms. **Water Stress**, p. 15–42, 2012.
- ARNOLD, D. H.; MAUSETH, J. D. Effects of environmental factors on development of wood. **American Journal of Botany**, v. 86, n. 3, p. 367–371, 1999.
- BERTRAND, R. et al. Ecological constraints increase the climatic debt in forests. **Nature Communications**, v. 7, p. 1–10, 26 ago. 2016.
- BIRDSEY, R. A. M. R. A.; HOM, J. Tree Health and Physiology in a Changing Environment. **Responses of Northern U.S. Forests to Environmental Change**, n. 139, p. 229–274, 2000.
- BLACKMAN, C. J. et al. Leaf hydraulic vulnerability to drought is linked to site water availability across a broad range of species and climates. **Annals of Botany**, v. 114, n. 3, p. 435–440, 1 set. 2014.
- BOTOSSO, P. C. **Identificação macroscópica de madeiras: guia prático e noções básicas para o seu reconhecimento**. [s.l.] Embrapa Florestas, 2011. v. 194
- BRIENEN, R. J. W. et al. The Potential of Tree Rings for the Study of Forest Succession in Southern Mexico. **Biotropica**, v. 41, n. 2, p. 186–195, mar. 2009.
- BRIENEN, R. J. W. et al. Climate-growth analysis for a Mexican dry forest tree shows strong impact of sea surface temperatures and predicts future growth declines: CLIMATE-GROWTH ANALYSIS OF A DRY FOREST TREE. **Global Change Biology**, v. 16, n. 7, p. 2001–2012, 1 jun. 2010.

- CHAPIN III, F. S. et al. Consequences of changing biodiversity. **Nature**, v. 405, n. 6783, p. 234–242, 2000.
- CHAVES FILHO, J. T.; STACCIARINI-SERAPHIN, E. Alteração no potencial osmótico e teor de carboidratos solúveis em plantas jovens de lobeira (*Solanum lycocarpum* St.-Hil.) em resposta ao estresse hídrico. **Revista brasileira de Botânica**, v. 24, n. 2, p. 199–204, 2001.
- CHRISTENSEN-DALSGAARD, K. K. et al. Changes in vessel anatomy in response to mechanical loading in six species of tropical trees. **New Phytologist**, v. 176, n. 3, p. 610–622, nov. 2007.
- COOK, E. R.; KAIRIUKSTIS, L. A. (EDS.). **Methods of Dendrochronology**. Dordrecht: Springer Netherlands, 1990.
- CÓRDOVA-TÉLLEZ, L. et al. Changes in carbohydrate concentration in leaves, pods and seeds of dry bean plants under drought stress. **Interciencia**, v. 37, n. 3, p. 168–175, 2012.
- CORLETT, R. T. The Impacts of Droughts in Tropical Forests. **Trends in Plant Science**, v. 21, n. 7, p. 584–593, jul. 2016.
- DE RIDDER, M. et al. Dendrochronological Potential in a Semi-Deciduous Rainforest: The Case of *Pericopsis elata* in Central Africa. **Forests**, v. 5, n. 12, p. 3087–3106, 12 dez. 2014.
- ENNAJEH, M.; VADEL, A. M.; KHEMIRA, H. Osmoregulation and osmoprotection in the leaf cells of two olive cultivars subjected to severe water deficit. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 31, n. 4, p. 711–721, jul. 2009.
- FOURCADE, Y. et al. Mapping Species Distributions with MAXENT Using a Geographically Biased Sample of Presence Data: A Performance Assessment of Methods for Correcting Sampling Bias. **PLoS ONE**, v. 9, n. 5, p. 1–13, 12 maio 2014.
- GEßLER, A. et al. Ecophysiology of selected tree species in different plant communities at the periphery of the Atlantic Forest of SE—Brazil III. Three legume trees in a semi-deciduous dry forest. **Trees**, v. 19, n. 5, p. 523–530, set. 2005.
- GLEASON, S. M. et al. Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. **New Phytologist**, v. 209, n. 1, p. 123–136, jan. 2016.
- GRINNELL, J. The niche-relationships of the California thrasher. v. 34, n. 4, p. 427–433, 1917.
- GROENENDIJK, P. et al. Potential of tree-ring analysis in a wet tropical forest: A case study on 22 commercial tree species in Central Africa. **Forest Ecology and Management**, v. 323, p. 65–78, jul. 2014.
- GROENENDIJK, P. et al. No evidence for consistent long-term growth stimulation of 13 tropical tree species: results from tree-ring analysis. **Global Change Biology**, v. 21, n. 10, p. 3762–3776, out. 2015.
- HUANG, D.; HAACK, R. A.; ZHANG, R. Does Global Warming Increase Establishment Rates of Invasive Alien Species? A Centurial Time Series Analysis. **PLoS ONE**, v. 6, n. 9, p. 1–5, 8 set. 2011.
- HUGHES, M. K. Dendrochronology in climatology—the state of the art. **Dendrochronologia**, v. 20, n. 1, p. 95–116, 2002.

HUGHES, M. K.; SWETNAM, T. W.; DIAZ, H. F. (EDS.). **Dendroclimatology**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2011. v. 11

KWON, T.-S. et al. Modelling Vulnerability and Range Shifts in Ant Communities Responding to Future Global Warming in Temperate Forests. **PLOS ONE**, v. 11, n. 8, p. 1–14, 9 ago. 2016.

LEBRIJA-TREJOS, E. et al. Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. **Journal of Tropical Ecology**, v. 27, n. 5, p. 477–489, set. 2011.

LEMONS, J. M. et al. Physiological and Biochemical Responses of Wheat Subjected to Water Deficit Stress at Different Phenological Stages of Development. **J Agric Sci Technol B**, v. 1, p. 22–30, 2011.

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

MATTOS, P. P. et al. CLIMATE-TREE GROWTH RELATIONSHIPS OF *Mimosa tenuiflora* IN SEASONALLY DRY TROPICAL FOREST, BRAZIL. **CERNE**, v. 21, n. 1, p. 141–149, mar. 2015.

MATTOS, P. P.; BOTOSSO, P. C. Dendroecologia. **Embrapa Florestas-Documentos (INFOTECA-E)**, 2004.

MCCULLOH, K. et al. Moving water well: comparing hydraulic efficiency in twigs and trunks of coniferous, ring-porous, and diffuse-porous saplings from temperate and tropical forests. **New Phytologist**, v. 186, n. 2, p. 439–450, abr. 2010.

MCCULLOH, K. A. et al. Comparative hydraulic architecture of tropical tree species representing a range of successional stages and wood density. **Oecologia**, v. 167, n. 1, p. 27–37, set. 2011.

MCDOWELL, N. et al. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? **New Phytologist**, v. 178, n. 4, p. 719–739, jun. 2008.

MEDEIROS, D. B. et al. Physiological and biochemical responses to drought stress in Barbados cherry. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 24, n. 3, p. 181–192, 2012.

MENDIVELSO, H. A. et al. Climatic influences on leaf phenology, xylogenesis and radial stem changes at hourly to monthly scales in two tropical dry forests. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 216, p. 20–36, jan. 2016.

NOBRE, C. A. et al. Mudanças Climáticas e possíveis alterações nos Biomas da América do Sul. **Relatório**, n. 6^a, p. 29, 2007.

OLIVER, T. H. et al. Declining resilience of ecosystem functions under biodiversity loss. **Nature Communications**, v. 6, p. 1–8, 8 dez. 2015.

PAGOTTO, M. A. et al. Influence of regional rainfall and Atlantic sea surface temperature on tree-ring growth of *Poincianella pyramidalis*, semiarid forest from Brazil. **Dendrochronologia**, v. 35, p. 14–23, out. 2015.

PAN, Y. et al. A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. **Science**, v. 333, n. 6045, p. 988–993, 19 ago. 2011.

- PHILLIPS, S. J.; ANDERSON, R. P.; SCHAPIRE, R. E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. **Ecological Modelling**, v. 190, n. 3–4, p. 231–259, jan. 2006.
- PIMENTEL, C. A relação da planta com a água. **Seropédica, RJ: Edur**, n. 1^a ed., p. 191, 2004.
- REICH, P. B. The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: a traits manifesto. **Journal of Ecology**, v. 102, n. 2, p. 275–301, mar. 2014.
- RIVETTI, I. et al. Global Warming and Mass Mortalities of Benthic Invertebrates in the Mediterranean Sea. **PLoS ONE**, v. 9, n. 12, p. 1–22, 23 dez. 2014.
- RODRIGUES, P. et al. Climate change effects on the geographic distribution of specialist tree species of the Brazilian tropical dry forests. **Brazilian Journal of Biology**, v. 75, n. 3, p. 679–684, ago. 2015.
- ROQUE, R. M.; TOMAZELLO FILHO, M.; DIAS, C. T. DOS S. Variações na estrutura da anatomia do lenho de árvores de *Gmelina arborea* Roxb.(Verbenaceae) de clima tropical seco e úmido na Costa Rica Wood anatomical variation of *Gmelina arborea* Roxb.(Verbenaceae) trees from dry and wet tropical climatic in Costa Rica. **Scientia Forestalis**, v. 75, p. 65–75, set. 2007.
- SALATI, E. et al. Tendências de Variações Climáticas para o Brasil no Século XX e Balanços Hídricos para Cenários Climáticos para o Século XXI. **Relatório**, n. 4^a, 2007.
- SANTOS, M. G. et al. Caatinga, the Brazilian dry tropical forest: can it tolerate climate changes? **Theoretical and Experimental Plant Physiology**, v. 26, n. 1, p. 83–99, mar. 2014.
- SILVA, Á. M. L. et al. Plant functional groups of species in semiarid ecosystems in Brazil: wood basic density and SLA as an ecological indicator. **Brazilian Journal of Botany**, v. 37, n. 3, p. 229–237, set. 2014.
- SPERRY, J. S.; MEINZER, F. C.; MCCULLOH, K. A. Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. **Plant, Cell & Environment**, v. 31, n. 5, p. 632–645, maio 2008.
- TROUET, V. et al. Cambial Growth Season of Brevi-Deciduous *Brachystegia spiciformis* Trees from South Central Africa Restricted to Less than Four Months. **PLoS ONE**, v. 7, n. 10, p. e47364, 10 out. 2012.
- TROUET, V.; COPPIN, P.; BEECKMAN, H. Annual Growth Ring Patterns in *Brachystegia spiciformis* Reveal Influence of Precipitation on Tree Growth1: Annual Ring Formation in *Brachystegia* Trees. **Biotropica**, v. 38, n. 3, p. 375–382, maio 2006.
- VAZ, Ú. L.; NABOUT, J. C. Using ecological niche models to predict the impact of global climate change on the geographical distribution and productivity of *Euterpe oleracea* Mart. (Arecaceae) in the Amazon. **Acta Botanica Brasilica**, v. 30, n. 2, p. 290–295, jun. 2016.
- WARREN, D. L.; SEIFERT, S. N. Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. **Ecological Applications**, v. 21, n. 2, p. 335–342, 2011.
- YANG, Y. et al. Contrasting responses of water use efficiency to drought across global terrestrial ecosystems. **Scientific Reports**, v. 6, p. 1–8, 17 mar. 2016.

ZHANG, Q.-B. et al. On the vulnerability of oasis forest to changing environmental conditions: perspectives from tree rings. **Landscape Ecology**, v. 27, n. 3, p. 343–353, mar. 2012.

ZUIDEMA, P. A. et al. Tropical forests and global change: filling knowledge gaps. **Trends in Plant Science**, v. 18, n. 8, p. 413–419, ago. 2013.

ZUIDEMA, P. A.; FRANK, D. Forests: Tree rings track climate trade-offs. **Nature**, v. 523, n. 7562, p. 531–531, 30 jul. 2015.

ZUIDEMA, P. A.; ROEL, J. W. B.; SCHÖNGART, J. Tropical forest warming: looking backwards for more insights. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 27, n. 4, p. 192–193, abr. 2012.

Artigo 1

A ser submetido ao periódico Dendrochronologia

Potencial dendroecológico de Florestas Tropicais Secas: quais as relações dos remanescentes arbóreos do Estado de Sergipe com a precipitação, TSA e ENOS?

Dendroecological potential of tropical dry forests: what are the relationships of the arboreal remnants of the State of Sergipe with precipitation, TSA and ENSO?.

José Roberto Vieira Aragão^{a,*}, Claudio Sergio Lisi^b

^aMSc Ecologia e Conservação (PPEC/UFS), Universidade Federal de Sergipe, Av. Marechal Rondon s/n, Rosa Elze, São Cristovão, Sergipe 49100-000, Brazil

^bDepartamento de Biologia, CCBS, Universidade Federal de Sergipe, Av. Marechal Rondon s/n, Rosa Elze, São Cristovão, Sergipe 49100-000, Brazil

*craniusru@gmail.com

RESUMO

As mudanças climáticas globais geram consequências severas em diversos níveis tróficos, em especial às espécies vegetais arbóreas. Em regiões de Florestas Tropicais Secas (FTS) estes impactos são extremos e ainda pouco estudados. Este trabalho avaliou como as condições ambientais (locais, regionais e globais), influenciaram na dendroecologia de quatro espécies arbóreas ocorrentes na FTS de dois locais em Sergipe. O trabalho foi realizado numa Unidade de Conservação (9°41'S 38°31'W), e em um remanescente florestal (10°02.266'S 37°24.965'W) de Sergipe, Brasil. Foram coletadas aleatoriamente amostras de madeira de *Aspidosperma pyrifolium*, *Ziziphus joazeiro*, *Tabebuia aurea* e *Libidibia ferrea*, que passaram por procedimentos dendrocronológicos de preparação das amostras, mensuração dos anéis de crescimento, datação-cruzada (COFECHA) e construção das cronologias (ARSTAN). As cronologias dos táxons foram correlacionadas com dados ambientais (precipitação local, TSA e ENOS) através de correlações de Pearson, onde os valores significativos resultantes foram submetidos às regressões multivariadas e GLM's (Past. 3.14 e R 3.2.1.). Os resultados mostraram anéis de crescimento anuais nas quatro espécies, com séries cronológicas de alta intercorrelação (de até 0.958) e sensibilidade (de até 0.565). Foram observadas também relações significativas das cronologias de todos os táxons com eventos de chuva nos dois locais (de até 0.565), algumas relações com a temperatura da superfície do Oceano Atlântico (TSA) (de até -0.46) e com eventos de ENOS (de até -0.77), além de indicações de diminuição no crescimento das plantas acompanhando menores volumes de chuvas durante a última década. O presente estudo confirmou que as quatro espécies de FTS possuem potencial dendroecológico podendo ser estudadas no futuro para ampliação de informações climáticas da região.

Palavras-chave: Anéis de crescimento, sazonalidade hídrica, florestas secas, mudanças ambientais, xilema secundário.

Introdução

Mudanças climáticas globais são um tema atual e suas consequências são severas em diversos níveis tróficos, em especial às espécies vegetais arbóreas (Huang et al., 2011; Rivetti et al., 2014; Bertrand et al., 2016; Kwon et al., 2016). As pressões ambientais podem ser observadas nos anéis de crescimento dessas espécies (Cook and Kairiukstis, 1990; Hughes, 2002; Mattos and Botosso, 2004; Hughes et al., 2011; Botosso, 2011). O estudo dendrocronológico é uma forma de avaliar o crescimento arbóreo, e a dendroecologia, está diretamente voltada a explicar variações ambientais pelos anéis de crescimento das espécies lenhosas (Cook and Kairiukstis, 1990; Hughes et al., 2011; Gonçalves, 2007; Hughes, 2002). Este possui um preciso caráter explicativo do clima em longa escala de tempo, permitindo modelar e reconstruir as variações climáticas de épocas passadas (Cook and Kairiukstis, 1990; Hughes, 2002; Dünisch et al., 2003; Mattos and Botosso, 2004; Villagra et al., 2005; Rozendaal and Zuidema, 2011; Hughes et al., 2011). É originário de regiões temperadas, onde o crescimento arbóreo é ordenado e regular, no entanto, tem sido desenvolvido intensivamente em regiões tropicais (Spathelf et al., 2000; Grau et al., 2003; Dünisch et al., 2003; Mattos and Botosso, 2004; Villagra et al., 2005; Gonçalves, 2007; Bravo et al., 2008; Liberato et al., 2010; Rozendaal and Zuidema, 2011; Locosselli et al., 2013).

Os estudos dendrocronológicos utilizam técnicas para estimar a produtividade e o potencial de rendimento florestal em diversos ambientes, que permitem a investigação de possíveis alterações na produtividade sob uma variedade de cenários futuros de mudanças climáticas (Cook and Kairiukstis, 1990; Hughes, 2002; Villagra et al., 2005; Hughes et al., 2011), como também a identificação de influências intrínsecas ao local pesquisado (Cook and Kairiukstis, 1990; Bravo et al., 2008; Hughes et al., 2011). A identificação de padrões locais possibilita a extrapolação para outras regiões com a mesma dinâmica, contribuindo na precisão das análises (Grau et al., 2003; Bravo et al., 2008; Rozendaal and Zuidema, 2011; Soliz-Gamboa et al., 2011). As influências regionais e globais também são fundamentais para o entendimento da variação *in locu* das camadas de crescimento arbóreo, e por conta disso tem seu uso amplamente difundido (Cook and Kairiukstis, 1990; Spathelf et al., 2000; Villagra et al., 2005; Liberato et al., 2010; Hughes et al., 2011; Rozendaal and Zuidema, 2011; Locosselli et al., 2013; López and Villalba, 2016). Além das oscilações de precipitação dos locais de pesquisa, os estudos dendroecológicos são apoiados pelas variações na temperatura da superfície oceânica (Schongart et al., 2006; Chen et al., 2015; Patskoski et al.,

2015), eventos já conhecidos e periódicos como os El Niño Oscilação Sul (ENOS) (Rigozo et al., 2004; Rodríguez et al., 2005; Fowler et al., 2007; Gergis and Fowler, 2009; Fowler et al., 2012; Spann et al., 2016; Chowdhury et al., 2016), bem como respostas intrínsecas às espécies, em relação ao carbono assimilado ou alterações fisiológicas extremas dentro das populações (Worbes and Raschke, 2012; Schippers et al., 2015; Steppe et al., 2015; Wagner et al., 2016; Corlett, 2016).

Nas últimas duas décadas os estudos dendroecológicos têm contribuído para o entendimento das variações ambientais, e frente às mudanças climáticas globais, auxiliado na avaliação dos *trade-offs* enfrentados pelas árvores dentro das populações e na compreensão da dinâmica florestal (Zuidema et al., 2012, 2013; Zuidema and Frank, 2015). O potencial ecológico explicativo dos anéis de crescimento em florestas tropicais é evidente, as inferências, no entanto, ainda são escassas, e a maioria dos trabalhos são inéditos, possibilitando variado número de análises (Groenendijk et al., 2014). Em Florestas Tropicais Secas (FTS), os estudos dendroecológicos têm se mostrado eficientes e precisos na correlação dos anéis a variações ambientais (Jiménez, 2011; Roig et al., 2009). A análise sazonal de crescimento arbóreo funciona bem em vegetações de clima seco, nestas regiões a precipitação é escassa e a temperatura elevada na maior parte do ano, de modo que as condições extremas ficam marcadas nas camadas de crescimento das árvores (Wagner et al., 2014). Estas pesquisas têm sido realizadas em FTS na África (Trouet et al., 2006, 2012; Groenendijk et al., 2014; De Ridder et al., 2014; Groenendijk et al., 2015), na América do Sul (Brienen et al., 2009, 2010; Lebrija-Trejos et al., 2011; López and Villalba, 2016; Mendiavelso et al., 2016b) e no Brasil (Mattos et al., 2015; Pagotto et al., 2015), no entanto, poucas espécies destas florestas tem cronologias, e em sua maioria, ainda não foram estudadas (Mattos et al., 2015; Pagotto et al., 2015).

Neste contexto, este trabalho objetivou avaliar o potencial uso dos anéis de crescimento de quatro espécies arbóreas ocorrentes em FTS do nordeste brasileiro, especificamente, em duas localidades no estado de Sergipe, a fim de ponderar as influências climáticas locais e regionais sobre o crescimento das espécies, a partir do cruzamento de dados pluviométricos locais, da temperatura da superfície do Oceano Atlântico Sul (TSA) e de eventos de ENOS nas últimas décadas com as cronologias dos táxons estudados.

Material e métodos

Área de estudo

Este estudo foi realizado em dois locais: (Local 1) na unidade de conservação Monumento Natural Grota do Angico, situada a noroeste do Estado de Sergipe, distante 200 km da capital Aracaju, às margens do Rio São Francisco ($9^{\circ}41'S$ $38^{\circ}31'W$), em uma área de 2.183 hectares de matas secas (Ferraz et al., 2013; Silva et al., 2013; SEMARH, 2016) (Fig. 1); (Local 2) remanescente de Floresta Tropical Seca com vegetação arbustivo-arbórea preservada, localizada ao norte, na Fazenda São Pedro ($10^{\circ}02.266'S$ $37^{\circ}24.965'W$), com 50 hectares e altitude média de 168 m (Oliveira et al., 2013) (Fig. 1).

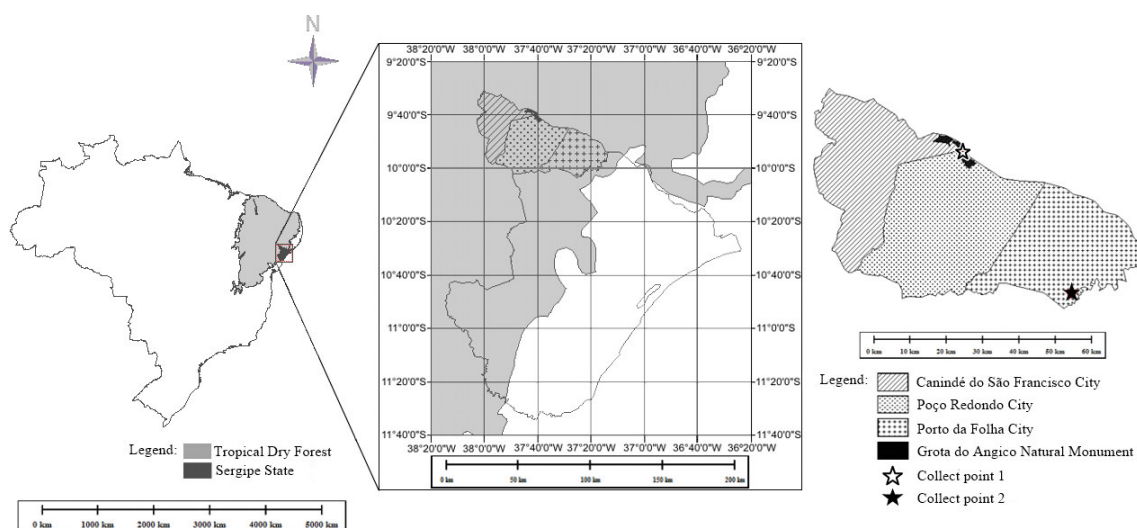


Figura 1. Locais de estudo: Unidade de Conservação Monumento Natural Grota do Angico (estrela clara), municípios de Canindé do São Francisco e Poço Redondo; Fragmento de Floresta Tropical Seca (estrela escura), município de Porto da Folha, Sergipe, Brasil.

O clima da região é semiárido, seco e quente, marcado por uma estação chuvosa entre Abril e Julho, e uma estação seca entre Agosto a Dezembro (Köppen, 1948). A precipitação anual total varia entre 380 e 760 mm, para o Local 1, e entre 300-700 mm, para o Local 2, bem como temperatura média anual do ar entre 18 e 25°C, e evapotranspiração potencial anual superior à precipitação anual na duas áreas (Fig 1a e 1b). No Local 1 predominam os luvisolos e neossoloslitólicos (Fig 1a), enquanto que no Local 2 predominam os solos litólicos, eutróficos, regosole bruno-não-cálcicos (Fig 1b). Os municípios onde estão as duas localidades de estudo apresentam grau elevado de desmatamento, e dentre os municípios sergipanos, são os que apresentaram o maior número de eventos de seca (Cintra et al., 1990; Bomfim et al., 2002; Jungles et al., 2011; G. B. Santos et al., 2014; SEMARH, 2016).

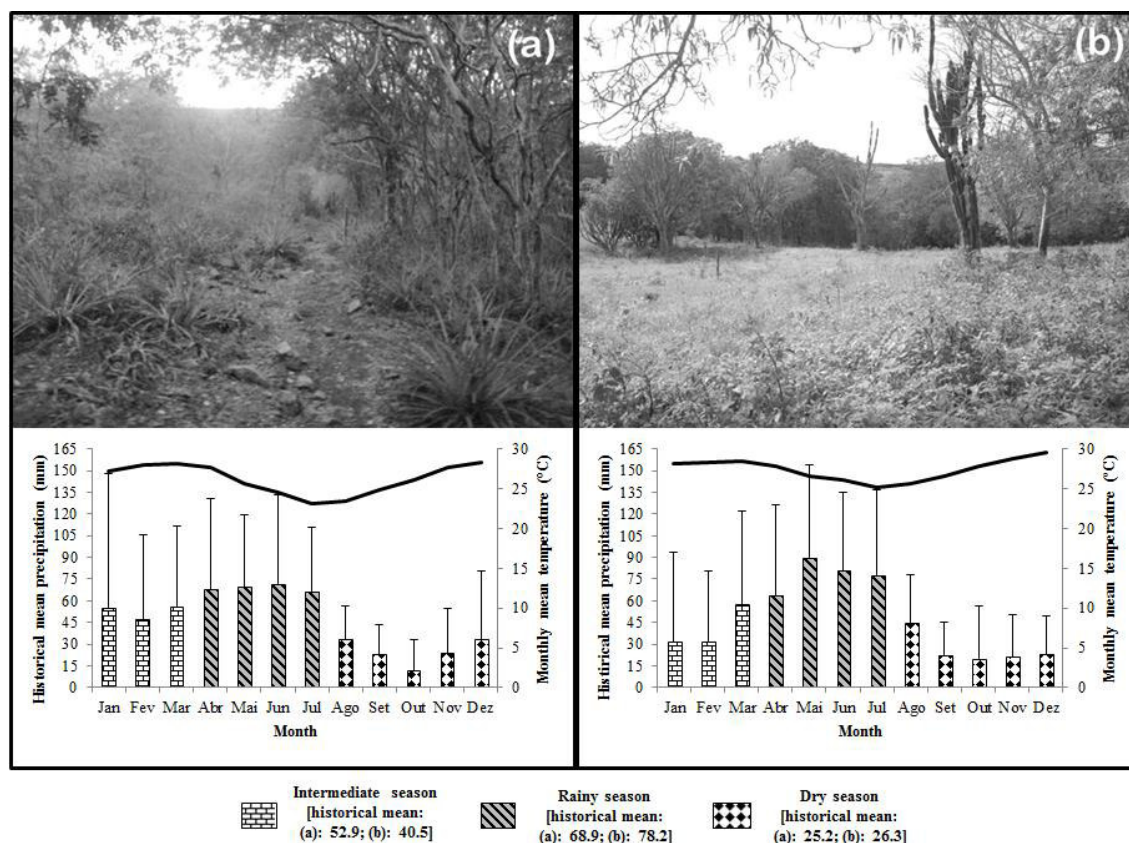


Figura 2. Precipitação mensal média (com desvio padrão) entre 1964 e 2015, e temperatura média local entre 2010 e 2015, registradas na Unidade de Conservação Monumento Natural Grota do Angico, municípios de Canindé do São Francisco e Poço Redondo(a), e no fragmento de Floresta Tropical Seca, município de Porto da Folha(b), Sergipe, Brasil (fontes: <http://www.inmet.gov.br> e <http://www.agritempo.gov.br>).

Espécies selecionadas

A partir de levantamentos florísticos (Ferraz et al., 2013; Silva et al., 2013) em Poço Redondo, e (Oliveira et al., 2013) em Porto da Folha, foram selecionadas quatro espécies, *Libidibia ferrea* (Mart.exTul.) L. P. Queiroz (Fabaceae), *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook. F. S. ex. Moore (Bignoniaceae), *Ziziphus joazeiro* Mart. (Rhamnaceae) e *Aspidosperma pyrifolium* Mart. (Apocynaceae), quanto a sua ocorrência em ambos os locais, a fim de representar a dinâmica de crescimento das Florestas Secas em Sergipe. Tais espécies são consideradas pioneiras (*A. pyrifolium*; *Z. joazeiro*) ou secundárias iniciais (*T. aurea*; *L. ferrea*), de hábito heliófito, caducifólias (*A. pyrifolium*), semi-caducifólias (*T. aurea*; *L. ferrea*) ou perenes (*Z. joazeiro*), de alta relevância ecológica e econômica para a região (Gandolfi et al., 1995; Silva and Coelho, 2007; Carvalho et al., 2012; Andrade et al., 2015).

Análises dendroecológicas

Foram selecionados aleatoriamente seis indivíduos de cada espécie nos dois locais de estudo, e coletadas duas amostras radiais de madeira (em árvores com DAP acima de 10 cm) (Cook and Kairiukstis, 1990), com auxílio de um trado motorizado (Stihl BT 45). Tais amostras radiais foram acondicionadas em sacos de papel, secas à temperatura ambiente, coladas em suportes de madeira e polidas com lixas (80-1500 grains), para boa visualização dos limites de seus anéis de crescimento (Orvis and Grissino-Mayer, 2002; Gärtner et al., 2015).

As camadas de crescimento foram demarcadas com auxílio de um estéreo microscópio Motic® (aumento de 10x a 40x) e as amostras digitalizadas em scanner (HP PSC 1510), com resolução de 1200 dpi com formato “.tif”. Com as imagens foram mensuradas as larguras radiais dos anéis de crescimento dos indivíduos de cada espécie, através do programa ImagePro-plus (version 4.5.0.29 for Windows), precisão de 0,01 mm, e feita a comparação de datação-cruzada (*cross-dating*) com o auxílio da planilha Excel e do *software* COFECHA (Holmes, 1983), a fim de sincronizar as séries de anéis, dirimir possíveis erros de marcação e encontrar uma série média.

Em seguida, foram construídas cronologias para cada táxon de ambos locais de coleta com o programa ARSTAN (Cook, 1985; Cook and Kairiukstis, 1990). Este *software* utiliza medições dos anéis de crescimento na construção de uma série cronológica sobre uma curva de ajuste, a qual diminui parte do ruído sobre as amostras gerado por fatores não relacionados a eventos climáticos (Cook and Kairiukstis, 1990). Este tipo de análise é viável na compreensão das informações presentes numa série cronológica, e sua aplicação em pesquisas recentes tem reforçado sua importância no entendimento do crescimento de espécies arbóreas frente às condições climáticas (Hughes et al., 2011). As séries de anéis de crescimento avaliadas neste estudo passaram pelo de-trended usando uma regressão linear e um spline cúbico com filtro de corte de 65% (Cook and Kairiukstis, 1990; Hughes et al., 2011). Dentre todas as cronologias geradas, a utilizada na comparação entre o crescimento arbóreo das quatro espécies e clima foi a cronologia standard, a qual juntamente com os dados das variáveis ambientais foram submetidos ao teste de normalidade Shapiro-Wilk.

Em seguida as influências ambientais sobre as cronologias foram analisadas a partir de correlações de Pearson (r) com nível de significância de 99% no *software* R 3.2.1. (Fritts,

1976; Hughes et al., 2011). Estas foram feitas entre as cronologias e os dados de precipitação mensal das estações meteorológicas de Poço Redondo, distante aproximadamente 15 km do Local 1, e de Porto da Folha, distante aproximadamente 13 km do Local 2, no período entre 1964 e 2015, e entre o índice mensal de temperatura do Atlântico Sul (TSA) gerado a partir dos valores de anomalias mensais na temperatura da superfície do mar (SST) para as coordenadas espaciais entre o Equador -20S e 10E-30W para a mesma época (<http://www.esrl.noaa.gov/psd/data/correlation/tsa.data>). Foram executadas também correlações entre as cronologias e o índice mensal oceânico Niño (ONI), gerado a partir de anomalias mensais na temperatura do oceano ocasionadas por eventos de El Niño's e La Niña's (ENOS), para as coordenadas 5°N-5°S e 120°-170°W entre os anos de 1964 e 2015 (http://www.cpc.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ONI_change.shtml).

Os valores significativos gerados à partir das correlações foram submetidos a regressões múltiplas e modelos lineares generalizados (GLM) no *software* Past 3.14, a fim de avaliar a importância das variáveis climáticas (precipitação e TSA), e eventos de ENOS (moderado, fortes e muito fortes) em cada mês de formação dos anéis (Hughes et al., 2011). A regressão múltipla e os GLM's, são análises aleatorizadas que auxiliam a compreensão dos padrões de crescimento dos anéis, contribuem na avaliação da relação entre a cronologia e os fatores climáticos incidentes sobre as espécies, e têm sido amplamente utilizadas em pesquisas dendrocronológicas em todo o mundo (Fritts, 1976; Cook and Kairiukstis, 1990; Hughes, 2002; Hughes et al., 2011; Locosselli et al., 2013). Por fim, dada a normalidade dos dados, foram executadas correlações de Pearson entre a média anual de precipitação de cada local e a cronologia, como também para meses onde os anéis de crescimento responderam significativamente à precipitação.

Resultados

As camadas de crescimento de *A. pyrifolium* e *L. ferrea* são visíveis sob lupa de 10X, enquanto *T. aurea* e *Z. joazeiro* são visíveis apenas com o auxílio do microscópio (Fig 3). *A. pyrifolium* apresenta camadas de crescimento delimitadas por estreita linha de parênquima marginal, achatamento das fibras no lenho tardio, e variação no diâmetro dos vasos no início (maiores) e final do anel (Fig 3a e 3b). *Z. joazeiro* possui camadas de crescimento delimitadas por parênquima marginal estreito, acompanhado do aumento de espessura na parede das fibras, a qual distingue o limite dos anéis das estruturas de parênquima axial apotraqueal em

faixas, característico desta espécie (Fig 3c e 3d). Em *T. aurea* os anéis semi-porosos podem ser apontados por uma linha de parênquima marginal seguida de uma camada fibrosa de espessura variável (Fig 3e e 3f). Em *L. ferrea* os limites dos anéis são destacados pela linha de parênquima marginal em conjunto ao espessamento nas paredes das fibras no lenho tardio (Fig 3g e 3h).

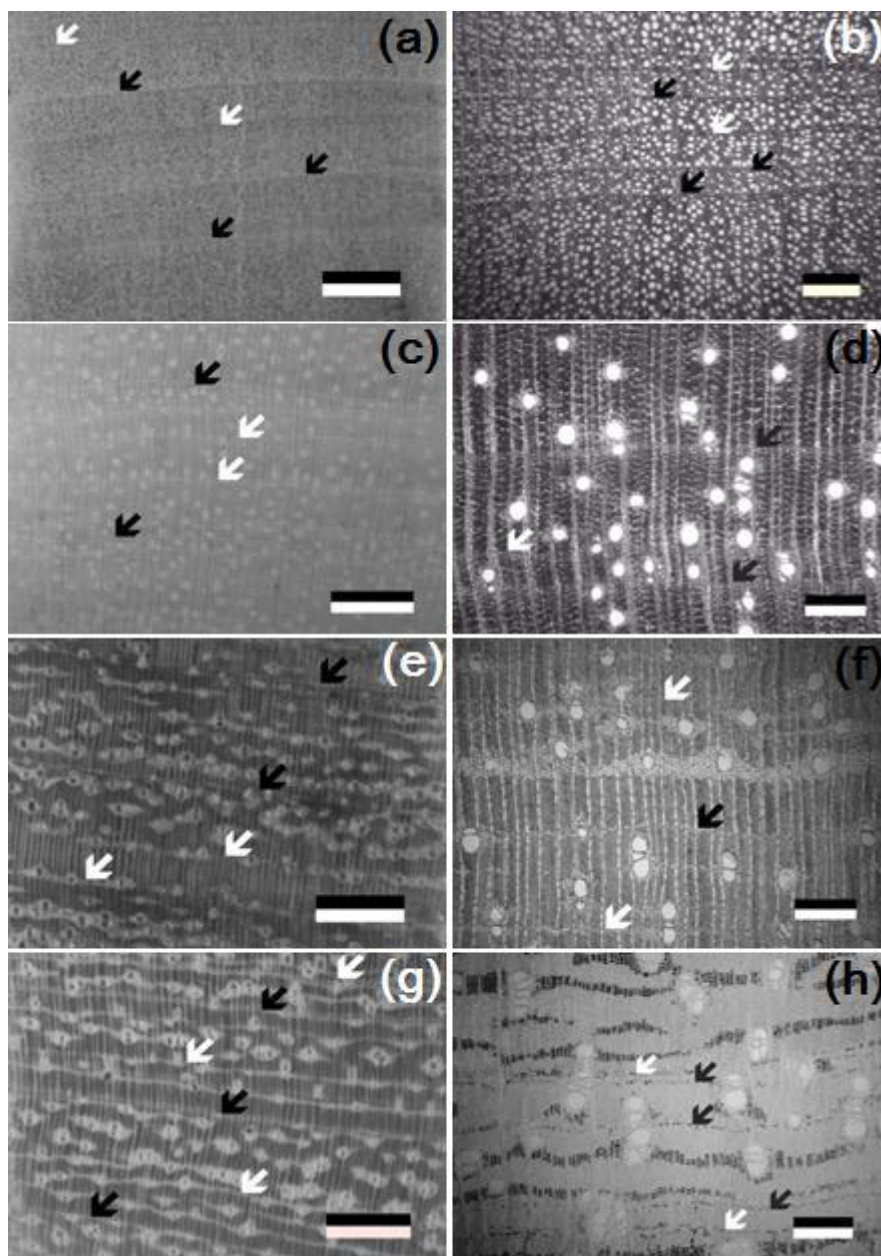


Figura 3. Imagens macro e microscópicas transversais do lenho das quatro espécies estudadas, com indicação dos limites de anéis verdadeiros (setas escuras) e falsos anéis (setas brancas). (a) e (b): *A. pyrifolium*; (c) e (d): *Z. joazeiro*; (e) e (f): *T. aurea*; (g) e (h): *L. ferrea*; barras: 1.5 mm para (a), (c), (e), (g) e de 400 µm para (b), (d), (f) e (h).

Falsos anéis foram observados em todas as espécies, sobretudo quanto a variações de coloração da madeira, zonas fibrosas e a frequência elevada das estruturas de parênquima

axial dentre as espécies (Fig. 3). *A. pyrifolium* apresentou inúmeros falsos anéis caracterizados por estreito agrupamento de células, formando camadas irregulares e descontínuas, e assim, diferindo do parênquima marginal delimitador da camada de crescimento, ou por variações na coloração e densidade da madeira (Fig. 3a e 3b). *Z. joazeiro* apresentou falsos anéis identificados pela variação na densidade e coloração da madeira (Fig 3c e 3d), enquanto que *T. aurea* e *L. ferrea* mostraram falsos anéis associados à estrutura de parênquima axial aliforme confluyente, visualmente distinto da linha de parênquima marginal que delimita suas camadas de crescimento (Fig. 3e a 3h).

A similaridade no crescimento das quatro espécies arbóreas foi evidenciada a partir dos valores de inter-correlação e sensibilidade obtidos pela datação cruzada. *A. pyrifolium* apresentou valores médios de inter-correlação de 0.797 (variação entre 0.732-0.872) e 0.554 de sensibilidade no local 1, além de 0.732 (0.595-0.842) de inter-correlação, com 0.516 de sensibilidade no local 2. O número de anéis variou entre 19 e 30 no local 1 (média 25.3 ± 3.41), e entre 19 e 41 no local 2 (média 30.5 ± 6.22). *Z. joazeiro* teve valores médios de inter-correlação de 0.720 (0.454-0.903) e 0.383 de sensibilidade no local 1, além de 0.738 (0.632-0.845) de inter-correlação, com 0.487 de sensibilidade no local 2. O número de anéis variou entre 12 e 23 no local 1 (média 17.1 ± 3.41), e entre 19 e 29 no local 2 (média 22.6 ± 3.99).

A *T. aurea* mostrou valores médios de inter-correlação de 0.796 (0.641-0.958) e 0.548 de sensibilidade no local 1, além de 0.739 (0.605-0.847) de inter-correlação, com 0.564 de sensibilidade no local 2. O número de anéis variou entre 14 e 34 no local 1 (média 24.9 ± 6.36), e entre 23 e 51 no local 2 (média 43.8 ± 8.28). Em *L. ferrea* valores médios de inter-correlação foram de 0.806 (0.628-0.904) e 0.459 de sensibilidade no local 1, além de 0.772 (0.605-0.888) de inter-correlação, com 0.565 de sensibilidade no local 2. O número de anéis variou entre 11 e 28 no local 1 (média 18.3 ± 5.45), e entre 16 e 24 no local 2 (média 22.1 ± 4.55). Devido ao método de coleta em algumas amostras não constam a medula, e outras não chegam até a região cambial, no entanto, todos os demais anéis foram incluídos nas séries.

As cronologias resultaram de um total de 12 séries radiais de *A. pyrifolium* nos locais 1 e 2, 11 no local 1 e 12 no local 2 para *Z. joazeiro*, 12 no local 1 e 11 no local 2 para *T. aurea*, além de 11 no local 1 e 12 no local 2 para *L. ferrea* e podem ser vistas na Fig. 4, que traz as relações das cronologias com as precipitações locais.

Foi verificado que entre os anos de 2006 e 2015 o volume de precipitação nas duas áreas diminuiu gradativamente, com eventos extremos de seca entre 2012-2013, e níveis de precipitação cada vez menores nos anos seguintes (Fig 4). As cronologias das quatro espécies,

nos dois locais, acompanharam este declínio pluviométrico com a formação de camadas de crescimento menores a cada ano, indicando a sensibilidade destes táxons à queda nos volumes de chuva da última década, sugerindo possíveis efeitos das mudanças climáticas sobre FTS do nordeste brasileiro (Fig 4).

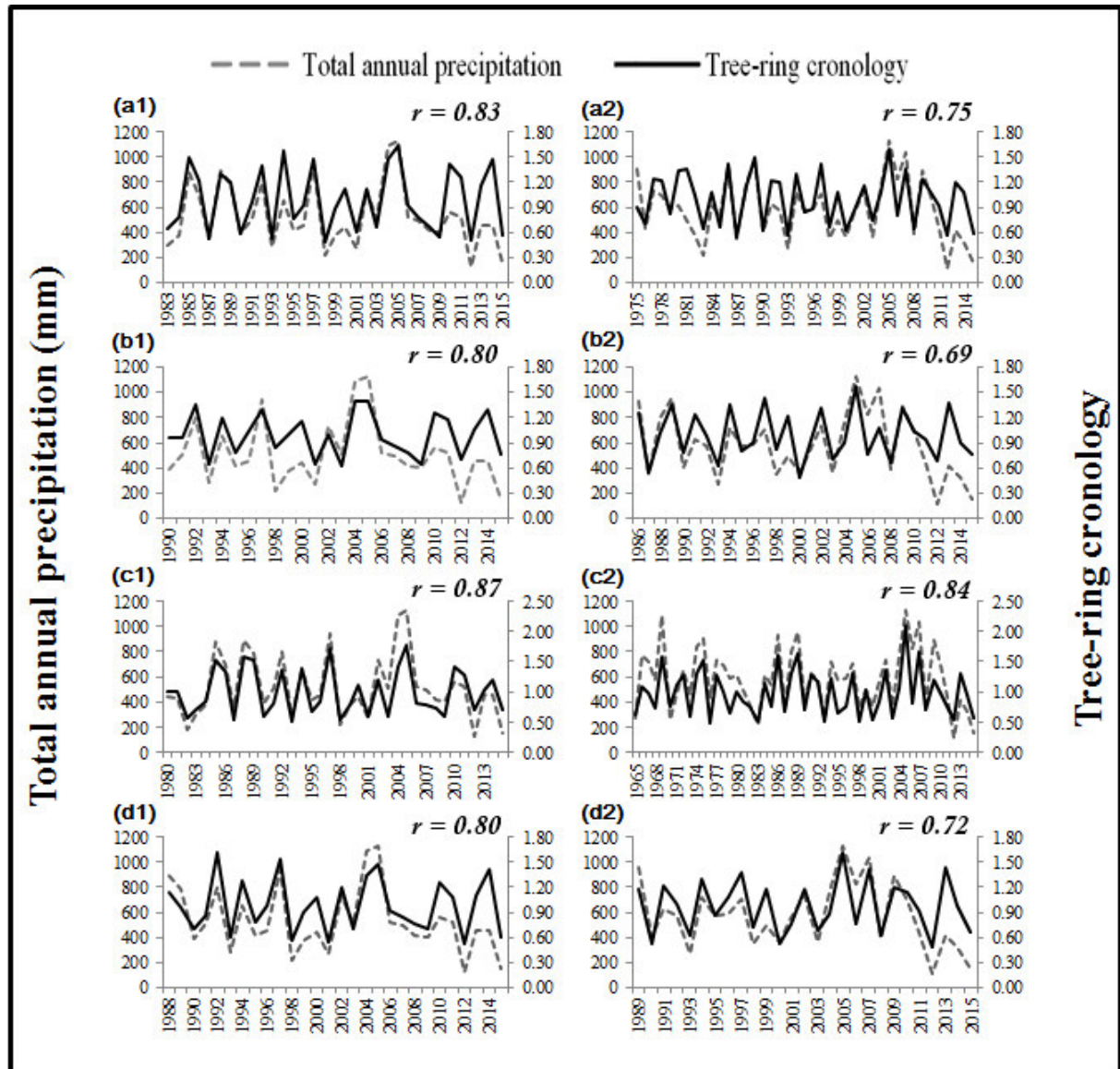


Figura 4. Relação entre a cronologia standard de *A. pyrifolium* do local 1(a1) e 2 (a2), *Z. joazeiro* do local 1 (b1) e 2 (b2), *T. aurea* do local 1 (c1) e 2 (c2), *L. ferrea* do local 1 (d1) e 2 (d2), e a precipitação total anual da estação meteorológica de Poço Redondo/local 1 (Sergipe, Brasil), e de Porto da Folha/local 2 (Sergipe, Brasil), no período entre 1964 e 2015.

A relação entre as cronologias das quatro espécies com as precipitações anuais em ambos os locais mostraram valores elevados de correlação, como podem ser vistos (valores de r) na Fig. 4. Após refeita a correlação entre as cronologias e a precipitação nos locais de estudo, considerando apenas o período normal de chuvas anuais (entre janeiro-julho) os

valores mostraram similaridade aos anteriores, sendo para *A. pyrifolium* (local 1: $r = 0.80$; local 2: $r = 0.73$), *Z. joazeiro* (local 1: $r = 0.76$; local 2: $r = 0.68$), *T. aurea* (local 1: $r = 0.84$; local 2: $r = 0.83$), e *L. ferrea* (local 1: $r = 0.80$; local 2: $r = 0.73$). Tais valores expressam a dependência dos táxons arbóreos de FTS à precipitação local, e apesar de não explicar por completo o mecanismo de crescimento destes indivíduos, mostra a associação do seu crescimento com as variáveis climáticas.

As Correlações de Pearson entre as cronologias das quatro espécies, nos dois locais de estudo e as variáveis climáticas podem ser observadas na Tabela 1. Foram observadas relações positivas entre a TSA e a precipitação para o ano prévio, local 1 (Maio e Junho), local 2 (Setembro, Novembro e Dezembro). As espécies que apresentaram correlação das cronologias com a TSA do ano prévio foi a *T. aurea* e *A. pyrifolium* (esta apenas Novembro) do local 1, nas demais espécies ocorreram relações negativas e no ano corrente. Todas as espécies apresentaram correlações positivas entre as cronologias e a precipitação local no ano corrente, para o período normal anual de chuvas, bem como correlações negativas em alguns meses do ano prévio. Os eventos de ENOS não apresentaram relação significativa com a precipitação de ambos os locais de coleta, porém, contribuíram para a formação dos anéis.

Tabela 1

Correlações de Pearson, considerando o ano anterior (y-1) e o ano em curso, entre: a precipitação anual em Poço Redondo, precipitação anual em Porto da Folha, e a temperatura da superfície do Oceano Atlântico entre o Equador -20S e 10E-30W(TSA/PREC-L1 e TSA/PREC-L2); cronologia dos anéis de crescimento e a precipitação anual de Poço Redondo (PREC-CRO-L1), e Porto da Folha (PREC-CRO-L2) no período entre 1964 e 2015; cronologia dos anéis de crescimento e a temperatura da superfície do Oceano Atlântico entre o Equador -20S e 10E-30W no período entre 1964 e 2015 (TSA/PREC-L1 e TSA/PREC-L2).

	TSA/PREC-L1	TSA/PREC-L2	PREC/CRO-L1				PREC/CRO-L2				TSA/CRO-L1				TSA/CRO-L2			
			ASP	ZIZ	TAB	LIB	ASP	ZIZ	TAB	LIB	ASP	ZIZ	TAB	LIB	ASP	ZIZ	TAB	LIB
J y-1	0.18	0.06	0.12	0.10	0.13	0.09	0.17	0.14	0.17	0.19	0.22	0.24	0.28	0.13	-0.09	-0.05	0.02	-0.10
F y-1	0.21	0.12	-0.34	-0.47*	-0.27	-0.38*	-0.25	-0.35	-0.29*	-0.31	0.16	0.15	0.26	0.07	0.00	0.05	0.10	0.02
M y-1	0.20	0.08	-0.52*	-0.52*	-0.45*	-0.56*	-0.32*	-0.47*	-0.25	-0.45*	0.18	0.11	0.24	0.06	-0.03	0.04	0.06	0.04
A y-1	0.24	0.14	-0.08	-0.13	0.12	-0.23	-0.17	-0.06	-0.10	-0.13	0.23	0.15	0.27	0.16	0.04	0.06	0.11	0.04
M y-1	0.31*	0.18	0.00	0.15	0.05	0.06	-0.44*	-0.50*	-0.37*	-0.44*	0.28	0.23	0.35*	0.29	0.11	0.15	0.20	0.13
J y-1	0.27*	0.18	0.08	0.05	0.12	0.03	0.17	0.15	0.05	0.27	0.28	0.23	0.36*	0.29	0.13	0.20	0.21	0.23
J y-1	0.22	0.21	-0.05	-0.07	0.00	-0.08	-0.08	-0.03	-0.09	0.00	0.31	0.22	0.39*	0.23	0.10	0.20	0.21	0.16
A y-1	0.21	0.25	0.35*	0.34	0.36*	0.31	0.16	0.14	0.10	0.22	0.31	0.23	0.37*	0.13	0.12	0.17	0.22	0.11
S y-1	0.25	0.27*	0.04	-0.01	0.03	-0.05	-0.12	-0.10	0.04	0.09	0.31	0.25	0.35*	0.10	0.13	0.23	0.27	0.21
O y-1	0.12	0.23	0.05	0.16	0.06	0.14	0.10	-0.22	0.10	0.03	0.28	0.18	0.30	0.01	0.07	0.20	0.19	0.08
N y-1	0.17	0.35*	-0.06	0.23	-0.13	0.08	0.06	-0.23	0.05	-0.06	0.41*	0.33	0.38*	0.21	0.23	0.36	0.26	0.29
D y-1	0.13	0.34*	-0.07	-0.05	-0.09	-0.11	-0.14	-0.12	-0.19	-0.33	0.32	0.27	0.26	0.20	0.18	0.23	0.21	0.29
J	0.12	0.24	0.41*	0.48*	0.40*	0.46*	0.23	0.11	0.16	0.10	0.17	0.06	0.19	0.03	0.10	0.22	0.18	0.28
F	0.03	0.14	0.23	0.41*	0.25	0.47*	0.33*	0.21	0.40*	0.39*	0.04	-0.05	0.07	-0.11	-0.12	-0.07	0.05	-0.02
M	-0.07	0.11	0.59*	0.54*	0.62*	0.60*	0.56*	0.48*	0.48*	0.56*	-0.07	-0.18	-0.02	-0.23	-0.10	-0.06	0.06	-0.08
A	-0.07	0.11	0.54*	0.50*	0.55*	0.52*	0.30	0.32	0.35*	0.49*	-0.21	-0.37	-0.16	-0.41*	-0.13	-0.07	0.05	-0.06
M	-0.12	0.05	0.33	0.14	0.38*	0.28	0.59*	0.72*	0.66*	0.67*	-0.24	-0.46*	-0.19	-0.44*	-0.12	-0.09	0.02	-0.04
J	-0.10	0.09	0.50*	0.42*	0.48*	0.38*	0.23	0.31	0.33*	0.22	-0.32	-0.42*	-0.25	-0.46*	-0.16	-0.21	0.00	-0.13
J	-0.03	0.04	0.43*	0.36	0.51*	0.35	0.32*	0.36*	0.59*	0.34	-0.33	-0.40*	-0.23	-0.42*	-0.20	-0.25	-0.07	-0.15
A	0.03	0.10	-0.10	-0.23	-0.02	-0.10	0.26	0.28	0.42*	0.32	-0.18	-0.21	-0.05	-0.24	-0.08	-0.17	0.01	-0.09
S	-0.07	-0.04	0.11	-0.05	0.10	0.02	0.20	0.09	0.27	0.02	-0.26	-0.31	-0.13	-0.30	-0.10	-0.27	-0.14	-0.21
O	-0.01	-0.05	-0.12	-0.37	-0.12	-0.31	-0.01	-0.04	-0.07	-0.19	-0.19	-0.31	-0.04	-0.23	-0.12	-0.15	-0.12	-0.14
N	0.02	-0.08	0.22	0.13	0.18	0.11	0.16	0.06	0.02	0.07	-0.37*	-0.39*	-0.23	-0.38*	-0.32*	-0.27	-0.21	-0.21
D	0.16	-0.03	0.52*	0.44*	0.55*	0.36	0.38*	0.43*	0.43*	0.33	-0.26	-0.29	-0.14	-0.17	-0.21	-0.03	-0.10	-0.04

ASP: *A.pyrifolium*; ZIZ: *Z. joazeiro*; TAB: *T. aurea*; LIB: *L. ferrea*; *: Correlação crítica ao nível de significância de 1% = PER/L1: 0.34; PER/L2: 0.32; ZIZ/L1: 0.39; ZIZ/L2: 0.36; TAB/L1: 0.33; TAB/L2: 0.28; LIB/L1: 0.37; LIB/L2: 0.38.

Os dados históricos de precipitação mostram o período normal de chuvas entre janeiro a julho, nas áreas de estudo, sendo que os maiores volumes foram registrados entre abril a julho, e no trimestre de janeiro a março ocorreram chuvas volumosas, porém concentradas em poucos dias. Menos frequente foi a contribuição de dezembro do ano anterior. Desta forma, as regressões lineares múltiplas e GLM's entre as cronologias das quatro espécies e a precipitação média histórica, nos meses de maior volume de chuva (Janeiro-Julho e Dezembro), mostraram diferenças significativas entre os períodos, bem como a relação entre os eventos pluviométricos fora de época e o crescimento das espécies. A exceção dos indivíduos de *L. ferrea*, que só apresentaram relação significativa com o período chuvoso (Janeiro-Julho) (Tabela 2).

Tabela 2

A análise de regressão múltipla e GLM entre a cronologia (variável dependente) e a precipitação média histórica de Janeiro a Julho (JAN-JUL), Janeiro a Março (JAN-MAR), Abril a Julho (ABR-JUL) e Dezembro (DEC), para as quatro espécies avaliadas.

<i>A. pyrifolium</i> local 1					<i>Z. joazeiro</i> local 1				
Variáveis	<i>b</i>	Std. err.	β	GLM (p)	Variáveis	<i>b</i>	Std. err.	β	GLM (p)
Intercepto	0.4487	0.0759			Intercepto	0.6493	0.0602		
JAN-JUL	0.0078	0.0012	0.6386	<0.001	JAN-JUL	0.0050	0.0009	0.5850	<0.001
DEC	0.0029	0.0011	0.2666	<0.001	DEC	0.0028	0.0013	0.1948	0.016
Intercepto	0.4393	0.0735			Intercepto	0.6472	0.0624		
JAN-MAR	0.0032	0.0007	0.3084	<0.001	JAN-MAR	0.0022	0.0005	0.4107	<0.001
ABR-JUL	0.0046	0.0010	0.4661	<0.001	ABR-JUL	0.0026	0.0008	0.3318	<0.001
DEC	0.0032	0.0011	0.2666	<0.001	DEC	0.0032	0.0013	0.1948	0.016
<i>A. pyrifolium</i> local 2					<i>Z. joazeiro</i> local 2				
Variáveis	<i>b</i>	Std. err.	β	GLM (p)	Variáveis	<i>b</i>	Std. err.	β	GLM (p)
Intercepto	0.5121	0.0758			Intercepto	0.5621	0.0860		
JAN-JUL	0.0068	0.0011	0.5291	<0.001	JAN-JUL	0.0056	0.0012	0.4613	<0.001
DEC	0.0026	0.0012	0.1430	0.011	DEC	0.0031	0.0013	0.1865	0.011
Intercepto	0.5120	0.0694			Intercepto	0.5725	0.0826		
JAN-MAR	0.0043	0.0008	0.3068	<0.001	JAN-MAR	0.0024	0.0009	0.1518	0.025
ABR-JUL	0.0029	0.0007	0.2814	<0.001	ABR-JUL	0.0031	0.0009	0.3994	<0.001
DEC	0.0034	0.0012	0.1430	0.011	DEC	0.0032	0.0014	0.1865	0.011
<i>T. aurea</i> local 1					<i>L. ferrea</i> local 1				
Variáveis	<i>b</i>	Std. err.	β	GLM (p)	Variáveis	<i>b</i>	Std. err.	β	GLM (p)
Intercepto	0.4105	0.0611			Intercepto	0.5389	0.0730		
JAN-JUL	0.0085	0.0010	0.7030	<0.001	JAN-JUL	0.0072	0.0010	0.6517	<0.001
DEC	0.0035	0.0009	0.3002	<0.001					
Intercepto	0.4069	0.0591			Intercepto	0.5539	0.0751		
JAN-MAR	0.0036	0.0006	0.3269	<0.001	JAN-MAR	0.0033	0.0007	0.4376	<0.001
ABR-JUL	0.0048	0.0008	0.4734	<0.001	ABR-JUL	0.0037	0.0009	0.3356	<0.001
DEC	0.0038	0.0009	0.3002	<0.001					
<i>T. aurea</i> local 2					<i>L. ferrea</i> local 2				
Variáveis	<i>b</i>	Std. err.	β	GLM (p)	Variáveis	<i>b</i>	Std. err.	β	GLM (p)
Intercepto	0.3046	0.0675			Intercepto	0.5211	0.0950		
JAN-JUL	0.0095	0.0010	0.6815	<0.001	JAN-JUL	0.0070	0.0013	0.5319	<0.01
DEC	0.0032	0.0011	0.1841	<0.001					
Intercepto	0.3389	0.0720			Intercepto	0.5416	0.0910		
JAN-MAR	0.0047	0.0008	0.2695	<0.001	JAN-MAR	0.0029	0.0010	0.2518	<0.001
ABR-JUL	0.0044	0.0007	0.3868	<0.001	ABR-JUL	0.0038	0.0010	0.3873	<0.001
DEC	0.0041	0.0012	0.1841	<0.001					

Todos os valores na tabela foram significativos a $p < 0.01$; *A. pyrifolium*: $R^2 = L1 = 0.71/0.74$ e $L2 = 0.58/0.64$, $L1 n = 33/ L2 n = 41$; *Z. joazeiro* $R^2 = L1 = 0.66/0.68$ e $L2 = 0.55/0.57$, $L1 n = 30/L2 n$

=26; *T. aurea* $R^2 = L1 = 0.80/0.82$ e $L2 = 0.73/0.69$, $L1\ n = 36/ L2\ n = 51$; *L. ferrea* $R^2 = L1 = 0.65/0.66$ e $L2 = 0.53/0.55$, $L1\ n = 28/L2\ n = 27$; R^2 = coeficiente de determinação; b = coeficiente de regressão; β = coeficiente padronizado; GLM (p): coeficiente de regressão linear generalizada.

Já entre a TSA e as cronologias, as regressões lineares múltiplas e GLM's mostraram relações significativas basicamente para as espécies do local 1, à exceção de *A. pyrifolium* do local 2 que apresentou relação com a TSA do mês de Novembro (GLMp = 0.03; $r = -0.32$), e *T. aurea* que sob estas análises não mostrou relação significativa em nenhum dos locais avaliados. *Z. joazeiro* e *L. ferrea* sofreram influências significativas negativas da TSA no período de Maio-Julho e Abril-Julho respectivamente, bem como no mês de Novembro, as quais foram corroboradas pela regressão múltipla (Tabela 3).

Tabela 3

A análise de regressão múltipla, GLM e correlações de Pearson entre a cronologia (variável dependente) de *Z. joazeiro* no local 1, e *L. ferrea* no local 1, e anomalias na TSA para as coordenadas espaciais entre o Equador -20S e 10E-30W dentre os anos de 1965 e 2015, para os períodos de Maio-Julho, Abril-Julho e o mês de Novembro.

<i>Z. joazeiro</i> local 1					
Variáveis	b	Standard error	β	GLM (p)	r
Intercepto	1.0903	5.30E-16			
MAY-JUL	-0.2645	0.0457	0.1955	0.020	-0.44
NOV	-0.2457	0.0880	0.1559	0.030	-0.39
<i>L. ferrea</i> local 1					
Variáveis	b	Standard error	β	GLM (p)	r
Intercepto	1.1210	0.0689			
ABR-JUL	-0.3737	0.1599	0.2106	<0.001	-0.46
NOV	-0.2989	0.1708	0.1432	0.040	-0.38

Todos os valores na tabela foram significativos a $p < 0.05$; *Z. joazeiro* L1: $R^2 = 0.29$, $n = 26$; *L. ferrea* L1: $R^2 = 0.30$, $n = 28$; R^2 = coeficiente de determinação; b = coeficiente de regressão; β = coeficiente padronizado; GLM (p) = coeficiente de regressão linear generalizada; r = coeficiente de correlação de Pearson.

Dentre as quatro espécies avaliadas, a cronologia dos indivíduos de *Z. joazeiro* do local 1, e de *T. aurea* do local 2 apresentaram relações significativas com os eventos de El Niño (moderado, severo e muito severo) dos últimos 50 anos (Tabela 4, Fig. 5). Tais relações foram observadas a partir da regressão múltipla, GLM e correlações de Pearson, com evidência de valores significativos para os meses de Janeiro, Fevereiro e Março, os quais compõem o período intermediário entre as estações seca e chuvosa em FTS (Tabela 4, Fig. 5). Os valores das correlações de Pearson para ambas as espécies mostram a influência negativa ocasionada pelo El Niño, e chama atenção para o efeito deletério que este evento tem sobre o crescimento das espécies arbóreas em FTS.

Tabela 4

A análise de regressão múltipla, GLM e correlações de Pearson entre a cronologia (variável dependente) de *Z. joazeiro* no local 1, e *T. aurea* no local 2, e eventos de ENOS (moderado, severo e muito severo) para as coordenadas 5°N-5°S e 120°-170°W entre os anos de 1965 e 2015, para os meses de Janeiro, Fevereiro e Março.

<i>Z. joazeiro</i> local 1					
	<i>b</i>	Std.err.	β	GLM (p)	<i>r</i>
Intercepto	1.2087	0.0787	-	-	-
JAN	-0.2201	0.0719	0.5100	0.002	-0.71
FEB	-0.2488	0.0809	0.5125	0.002	-0.72
MAR	-0.3588	0.0978	0.5994	<0.001	-0.77
<i>T. aurea</i> local 2					
	<i>b</i>	Std.err.	β	GLM (p)	<i>r</i>
Intercepto	1.0933	0.0884	-	-	-
JAN	-1.2246	0.4013	0.3288	0.007	-0.57
FEB	1.2919	0.5286	0.3245	0.007	-0.57
MAR	-1.7209	0.5182	0.3041	0.010	-0.55

Todos os valores na tabela foram significativos a $p < 0.05$; *Z. joazeiro* L1: $R^2 = 0.67$, $n = 11$; *T. aurea* L2: $R^2 = 0.81$, $n = 17$; R^2 = coeficiente de determinação; *b* = coeficiente de regressão; β = coeficiente padronizado; GLM (p) = coeficiente de regressão linear generalizada; *r* = coeficiente de correlação de Pearson.

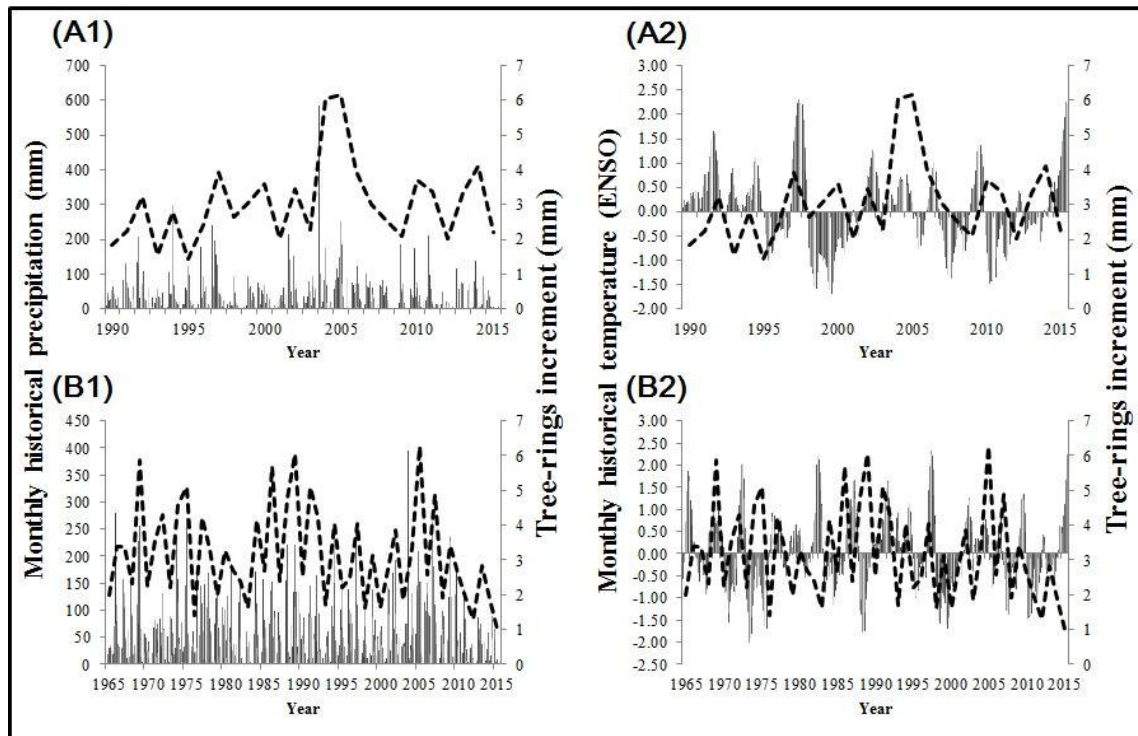


Figura 5. Relação entre o incremento médio dos anéis de crescimento (linha tracejada em A1, A2, B1 e B2), a precipitação média mensal (barras em A1 e B1) e variações mensais históricas de temperatura ocasionada por ENOS para as coordenadas 5°N-5°S e 120°-170°W entre os anos de 1965 e 2015 (http://www.cpc.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ONI_change.shtml) (barras em A2 e B2), para *Z. joazeiro* no local 1 (A1) e (A2), e *T. aurea* no local 2 (B1) e (B2).

Discussão

Este estudo trabalhou com a conjectura de que os anéis de crescimento de espécies arbóreas de FTS permitem avaliar as alterações climáticas (precipitação local, TSA e ENOS). Os resultados mostram a presença de anéis de crescimento nas quatro espécies, as respostas destes às variações pluviométricas locais e, a algumas oscilações em função da TSA e dos eventos de ENOS, o que sugerem suas relações com as mudanças ambientais.

As características anatômicas dos anéis das quatro espécies corroboram com diversos estudos, seja a nível específico para *T. aurea* (Giménez and Moglia, 2003), e *L. ferrea* (Lisi et al., 2008), ou a nível de gênero e família como em *A. pyrifolium* (Woodson, 1951; Gutiérrez and Ramos, 2013) e *Z. joazeiro* (Pace et al., 2015). A caracterização e delimitação correta dos limites dos anéis de crescimento diminuem erros de medição devido à eventual ocorrência de falsos anéis, os quais são comuns em regiões tropicais. Este tipo de cuidado aumenta a precisão das medidas, e contribui para construção de cronologias confiáveis (Fritts, 1976; Cook and Kairiukstis, 1990; Hughes et al., 2011).

Todas as cronologias tiveram associação com a precipitação de cada local de estudo, principalmente nos meses mais chuvosos (Abril-Julho), no entanto, também foram importantes as respostas das espécies, *A. pyrifolium* do local 1, *Z. joazeiro* do local 2, *T. aurea* do local 1 e 2, e *L. ferrea* do local 2, em relação ao período intermediário de chuvas (Janeiro-Março) (Fig. 2). As respostas significativas das cronologias de *A. pyrifolium* (L1 e L2), *Z. joazeiro* (L1 e L2) e *T. aurea* (L1 e L2) à precipitações esporádicas em Dezembro, antes do período intermediário de chuvas (Janeiro-Março), reiteram a importância destes eventos de chuvas volumosas em poucos dias. Estas “trovoadas” para as FTS compõem um conjunto de eventos pluviométricos importantes para o crescimento das espécies arbóreas desta vegetação (Albuquerque et al., 2012).

As FTS estão distribuídas em regiões sob condições abióticas extremas que regem o crescimento das espécies vegetais, onde a precipitação é um dos principais agentes reguladores (Olson et al., 2001; Ceccon et al., 2006). Para sobreviver a tais condições, as árvores desenvolveram mecanismos de resposta rápida à disponibilidade de água (Dombroski et al., 2011). A resposta cambial é um destes mecanismos, a qual inibe ou dispara o crescimento xilemático de acordo com a quantidade de água acessível à planta (Hughes et al., 2011; Trouet et al., 2012; Callado et al., 2013; Marcati et al., 2016). As variações no câmbio são refletidas nas camadas de crescimento, e devido à sazonalidade em FTS, a formação dos

anéis tende a ser bem delimitada (Hughes et al., 2011; Lebrija-Trejos et al., 2011; Rozendaal and Zuidema, 2011; Zuidema et al., 2012; Paredes-Villanueva et al., 2013; Pagotto et al., 2015; Mendivelso et al., 2016a). As duas áreas de FTS aqui avaliadas demonstraram seu potencial uso dendroecológico, que pode ser observado na resposta significativa dos anéis de crescimento das espécies em meses dentro e fora do período chuvoso (Pennington and Ratter, 2006; Santos et al., 2012; Pagotto et al., 2015).

As relações significativas (regressão múltipla, GLM e Pearson) entre os eventos pluviométricos em Dezembro e as cronologias de *A. pyrifolium* (L1 e L2), *Z. joazeiro* (L1 e L2) e *T. aurea* (L1 e L2), evidenciaram a resposta cambial destas espécies às ocorrências espaçadas de chuva em FTS, e embora tal sensibilidade possa ter contribuído para a formação de falsos anéis de crescimento, a ocorrência periódica destes eventos tem provocado uma reação sistemática de crescimento nos táxons de ambos os locais. Conforme observado para outros ambientes semelhantes (Marcati et al., 2006; Pumijumnong and Buajan, 2013; Wang et al., 2013; Marcati et al., 2016). O período de escassez pluviométrica em FTS, que vai de Agosto a Dezembro, é permeado pela ocorrência de eventos esporádicos de chuvas com grandes volumes, que apesar de aleatórios espaço-temporalmente, apresentam certa constância nestes ambientes (Bernardes, 1999). Tais eventos são capazes de estimular a rebrota foliar, e consequentemente retomar a produção de biomassa nas espécies arbóreas (Araújo, 2011; Albuquerque et al., 2012; Salgado et al., 2015), o que corrobora a relação observada das cronologias com os registros climáticos dos locais de estudo.

A forte influência da chuva sobre a atividade cambial também explica a correlação elevada de *A. pyrifolium* do local 1, *Z. joazeiro* do local 2, *T. aurea* dos locais 1 e 2, e *L. ferrea* do local 2, com o período pluviométrico intermediário em FTS (Janeiro-Março), bem como a relação de *A. pyrifolium*, *Z. joazeiro* e *T. aurea* de ambos os locais com as chuvas de Dezembro. Tal relação se estende a partir da união entre o período intermediário e úmido (Janeiro-Julho), e mostra relações significativas para os quatro táxons. No entanto, as cronologias de *L. ferrea* não responderam prontamente aos eventos pluviométricos esporádicos no mês de Dezembro, em nenhum dos locais. As adaptações xeromórficas das espécies de FTS são distintas, nem todos os táxons possuem uma resposta cambial rápida, ou mesmo fenologia adaptada às anomalias na periodicidade das chuvas nestes ambientes, o que limita seu crescimento apenas ao período chuvoso (Silva et al., 2003; Pennington and Ratter, 2006; Pennington et al., 2009; Albuquerque et al., 2012; Callado et al., 2013; M. G. Santos et al., 2014; Marcati et al., 2016).

Devido à escassez de água entre Agosto-Dezembro as quatro espécies, em ambos os locais, diminuíram ou cessaram a atividade do cambio. Embora algumas espécies tenham respondido às precipitações de Dezembro (*A. pyrifolium*, *Z. joazeiro* e *T. aurea* de ambos os locais), e de Agosto (*T. aurea* L2), a interrupção da atividade cambial nestes meses foi corroborada pelo histórico de estresse hídrico (Fig 2). Tais variações cambiais das espécies arbóreas têm sido amplamente investigadas, e os resultados encontrados no presente estudo corroboram com tais pesquisas sobre a influência do período seco na dormência do câmbio, na consecutiva formação dos anéis de crescimento (Dezzeb et al., 2003; Marcati et al., 2006; Ohashi et al., 2009; Trouet et al., 2012; Callado et al., 2013; Pumijumnong and Buajan, 2013; Wang et al., 2013; Venegas-González et al., 2015; Marcati et al., 2016). Estes anéis também mostraram uma tendência de diminuição gradativa do crescimento das plantas, corroborando com o observado de queda nos volumes de chuva da última década (Huang et al., 2011; Rivetti et al., 2014; Kwon et al., 2016; Bertrand et al., 2016).

Apesar dos diferentes tipos funcionais (caducifolia ou perene), e das estratégias de sucessão diferentes (pioneira ou secundária), as quatro espécies mostraram a potencial resposta homogênea de suas cronologias à precipitação em FTS, e corroboraram demais pesquisas sobre respostas funcionais similares de espécies arbóreas em florestas secas (Gandolfi et al., 1995; Silva et al., 2003; Silva and Coelho, 2007; Quesada et al., 2009; Carvalho et al., 2012; Andrade et al., 2015). Independente de adaptações fisiológicas, morfológicas ou anatômicas, estas espécies mostraram a dependência da precipitação na formação de seus anéis, e mesmo havendo padrões de crescimento diferentes dentre as espécies, é nítido que estes oscilam em função da sazonalidade pluviométrica local, como visto para outros locais de FTS (Tabela 1 e 2, Fig. 4) (Hughes, 2002; Ohashi et al., 2009; Pennington et al., 2009; Santos et al., 2012; Pumijumnong and Buajan, 2013; De Ridder et al., 2014; Pagotto et al., 2015; Marcati et al., 2016).

As oscilações na TSA alteram o curso da Zona de Convergência Intertropical (ZCIT), principal conjunto de massas de ar atmosféricas que controlam o clima no nordeste do país, e modificam o sistema pluviométrico regional intensificando as chuvas ou tornando-as escassas (Uvo et al., 1998; Hastenrath, 2006). Neste sentido, a influência exercida pela TSA sobre o período chuvoso em FTS, especificamente entre os meses de Abril-Junho (Amorim et al., 2014), explica as alterações no crescimento e na formação dos anéis de *Z. joazeiro* e *L. ferrea*, dada a sensibilidade de táxons arbóreos à variações no regime hidrológico local sob a TSA, descrito por (Woodhouse, 1997). As respostas negativas no mês de Novembro podem estar

associadas ao tipo funcional das espécies, ou à sua fenologia, que no final do período seco (entre Novembro e Dezembro) apresenta o início da floração e um possível *trade-off* entre reprodução-crescimento, o qual é refletido diretamente na formação das camadas de crescimento (Barbosa et al., 1989; Silva et al., 2003; Pratt et al., 2007; Carvalho et al., 2012; Andrade et al., 2015).

A influência da TSA observada apenas sobre as cronologias do local 1 é explicada por sua correlação mensal com a precipitação (Tabela 1), que apresentou significância em alguns meses dentro do período chuvoso (câmbio ativo), diferentemente do local 2 que teve relação significativa apenas para alguns meses do período seco (câmbio inativo) (Tabela 1). Inúmeros estudos confirmam as influências da TSA na formação das camadas de crescimento (Woodhouse, 1997; Schongart et al., 2006; Patskoski et al., 2015; Chen et al., 2015), inclusive pra FTS do nordeste brasileiro (Pagotto et al., 2015), o que corrobora os resultados aqui observados, e mostra que estas espécies respondem a condições climáticas locais, regionais e globais.

As principais alterações na TSA ocorrem em anos sob incidência de ENOS, os quais são responsáveis principalmente por alterações de precipitação e temperatura em diferentes partes do planeta (Gergis and Fowler, 2009). No Brasil, estes eventos são conhecidos por ocasionarem secas prolongadas no Norte e Nordeste do país, bem como chuvas torrenciais na região Sul (Bombardi et al., 2014). No Nordeste brasileiro, os anos de ocorrência de El Niño são marcados por secas severas, potencializadas pela associação destes eventos ao dipolo positivo (alterações da TSA), percebidas principalmente nos meses de Março, Abril e Maio (MAM) (Nobrega and Chagas, 2016). No entanto, além do período MAM, as influências dos ENOS na precipitação desta região podem ser observadas entre os meses de Setembro-Fevereiro (SON-DJF), devido ao encurtamento da circulação Atlântico/Pacífico-Sul (PSA), que se torna uma rota direta de aquecimento da TSA, e afeta precocemente o regime local de chuvas (Rodrigues et al., 2011).

Estas anomalias pluviométricas na região Nordeste, provocadas pelos eventos de El Niño (moderado, forte e muito forte), influenciaram significativamente os anéis de crescimento de *Z. joazeiro* no local 1 (Fig 5a), e *T. aurea* no local 2 (Fig 5b). Tais influências corroboram as hipóteses de que a circulação PSA encurtada acelera os efeitos do El Niño para o período SON-DJF (Rodrigues et al., 2011), que esta variação ocorre também no período MAM (Nobrega and Chagas, 2016), que tais eventos influenciam a fenologia de ambas as espécies independentemente do grupo funcional que ocupam (Barbosa et al., 1989; Silva et

al., 2003; Nadia et al., 2007), e que as camadas de crescimento arbóreo destas espécies respondem de maneira significativa a eventos de ENOS (Rigozo et al., 2004; Rodríguez et al., 2005; Fowler et al., 2007, 2012; Spann et al., 2016; Chowdhury et al., 2016), sendo as respostas observadas para o presente estudo no período entre Janeiro-Março.

Por fim, o presente estudo confirmou que as quatro espécies na FTS, que ocorrem no nordeste brasileiro (*A. pyrifolium*, *Z. joazeiro*, *T. aurea* e *L. ferrea*), formam anéis de crescimento anuais, que permitem a construção de cronologias, cujas variações anuais apresentam correlações significativas com o ciclo das chuvas, a temperatura da superfície do Oceano Atlântico (TSA), e eventos de ENOS. Pesquisas futuras devem concentrar seus esforços no alongamento das séries cronológicas, com a inserção de indivíduos e espécies de maior alcance radial, bem como de novas áreas de estudo dentro de FTS, visto o seu potencial para esta análise. É importante também que os estudos dendroecológicos das FTS sejam difundidos com a avaliação de um número maior de espécies, a fim de criar um banco de informações de séries cronológicas que contribua na reconstrução climática ambiental destas regiões, e frente às mudanças climáticas globais, auxiliem no seu manejo e conservação.

Referências

- Albuquerque, U.P., Lima Araújo, E., El-Deir, A.C.A., Lima, A.L.A., Souto, A., Bezerra, B.M., Ferraz, E.M.N., Maria Xavier Freire, E., Sampaio, E.V. de S.B., Las-Casas, F.M.G., de Moura, G.J.B., Pereira, G.A., de Melo, J.G., Alves Ramos, M., Rodal, M.J.N., Schiel, N., de Lyra-Neves, R.M., Alves, R.R.N., de Azevedo-Júnior, S.M., Telino Júnior, W.R., Severi, W., 2012. Caatinga Revisited: Ecology and Conservation of an Important Seasonal Dry Forest. *Sci. World J.* 2012, 1–18. doi:10.1100/2012/205182
- Amorim, A.C.B., Chaves, R.R., Silva, C.M.S. e, 2014. Influence of the Tropical Atlantic Ocean's Sea Surface Temperature in the Eastern Northeast Brazil Precipitation. *Atmospheric Clim. Sci.* 04, 874–883. doi:10.4236/acs.2014.45077
- Andrade, L.A., Pereira, I.M., Leite, U.T., Barbosa, M.R.V., 2015. Analyses of the structure of two Caatinga physiognomy in São João do Cariri, Paraíba state. *Cerne* 11, 253–262.
- Araújo, S. de, 2011. A região semiárida do Nordeste do Brasil: questões ambientais e possibilidades de uso sustentável dos recursos. *Rios Eletrônica-Rev. Científica FASETE* Ano 5.
- Barbosa, D.C. de A., Alves, J.L. de H., Prazeres, S. de M., Paiva, A.M.A., 1989. Dados fenológicos de 10 espécies arbóreas de uma área de caatinga (Alagoinha-PE). *Acta Bot. Bras.* 3, 109–117.
- Bernardes, N., 1999. As caatingas. *Estud. Av.* 13, 69–78.
- Bertrand, R., Riofrío-Dillon, G., Lenoir, J., Drapier, J., de Ruffray, P., Gégout, J.-C., Loreau, M., 2016. Ecological constraints increase the climatic debt in forests. *Nat. Commun.* 7, 1–10. doi:10.1038/ncomms12643

- Bombardi, R.J., Carvalho, L.M.V., Jones, C., Reboita, M.S., 2014. Precipitation over eastern South America and the South Atlantic Sea surface temperature during neutral ENSO periods. *Clim. Dyn.* 42, 1553–1568. doi:10.1007/s00382-013-1832-7
- Bomfim, L.F.C., Costa, I.V.G. da, Benvenuti, S.M.P., 2002. Projeto cadastro da infra-estrutura hídrica do Nordeste. Estado de Sergipe. Diagnóstico do município de Nossa Senhora do Socorro.
- Botosso, P.C., 2011. Identificação macroscópica de madeiras: guia prático e noções básicas para o seu reconhecimento. Embrapa Florestas.
- Bravo, S., Kunst, C., Grau, R., 2008. Suitability of the native woody species of the Chaco region, Argentina, for use in dendroecological studies of fire regimes. *Dendrochronologia* 26, 43–52. doi:10.1016/j.dendro.2007.05.004
- Brienen, R.J.W., Lebrija-Trejos, E., van Breugel, M., Pérez-García, E.A., Bongers, F., Meave, J.A., Martínez-Ramos, M., 2009. The Potential of Tree Rings for the Study of Forest Succession in Southern Mexico. *Biotropica* 41, 186–195. doi:10.1111/j.1744-7429.2008.00462.x
- Brienen, R.J.W., Lebrija-Trejos, E., Zuidema, P.A., MartíNez-Ramos, M., 2010. Climate-growth analysis for a Mexican dry forest tree shows strong impact of sea surface temperatures and predicts future growth declines: CLIMATE-GROWTH ANALYSIS OF A DRY FOREST TREE. *Glob. Change Biol.* 16, 2001–2012. doi:10.1111/j.1365-2486.2009.02059.x
- Callado, C.H., Roig, F.A., Tomazello-Filho, M., Barros, C.F., 2013. CAMBIAL GROWTH PERIODICITY STUDIES OF SOUTH AMERICAN WOODY SPECIES – A REVIEW. *IAWA J.* 34, 213–230. doi:10.1163/22941932-00000019
- Carvalho, E.C.D., de Souza, B.C., Trovão, D.M. de B.M., 2012. Ecological succession in two remnants of the Caatinga in the semi-arid tropics of Brazil. *Rev. Bras. Biociências* 10, 13–19.
- Ceccon, E., Huante, P., Rincón, E., 2006. Abiotic factors influencing tropical dry forests regeneration. *Braz. Arch. Biol. Technol.* 49, 305–312.
- Chen, F., Yuan, Y., Wei, W., Yu, S., Wang, H., 2015. Tree-ring response of subtropical tree species in southeast China on regional climate and sea-surface temperature variations. *Trees* 29, 17–24. doi:10.1007/s00468-013-0951-4
- Chowdhury, M.Q., De Ridder, M., Beeckman, H., 2016. Climatic Signals in Tree Rings of *Heritiera fomes* Buch.-Ham. in the Sundarbans, Bangladesh. *PloS One* 11, e0149788.
- Cintra, F.L.D., Souza Filho, G.P., Andrade, H.F., Barreto, M.A.B., Santos, M.L.O., Lopes, A.D., Rocha, J.M., Melo, J.N.S., 1990. Diagnóstico municipal: relatório de Porto da Folha.
- Cook, E.R., 1985. A time series analysis approach to tree-ring standardization. The University of Arizona.
- Cook, E.R., Kairiukstis, L.A. (Eds.), 1990. *Methods of Dendrochronology*. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Corlett, R.T., 2016. The Impacts of Droughts in Tropical Forests. *Trends Plant Sci.* 21, 584–593. doi:10.1016/j.tplants.2016.02.003

- De Ridder, M., Toirambe, B., van den Bulcke, J., Bourland, N., van Acker, J., Beeckman, H., 2014. Dendrochronological Potential in a Semi-Deciduous Rainforest: The Case of *Pericopsis elata* in Central Africa. *Forests* 5, 3087–3106. doi:10.3390/f5123087
- Dezzeo, N., Worbes, M., Ishii, I., Herrera, R., 2003. Annual tree rings revealed by radiocarbon dating in seasonally flooded forest of the Mapire River, a tributary of the lower Orinoco River, Venezuela. *Plant Ecol.* 168, 165–175.
- Dombroski, J.L.D., Praxedes, S.C., de Freitas, R.M.O., Pontes, F.M., 2011. Water relations of Caatinga trees in the dry season. *South Afr. J. Bot.* 77, 430–434. doi:10.1016/j.sajb.2010.11.001
- 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.
- Ferraz, R.C., Mello, A.A., Ferreira, R.A., Nascimento Prata, A.P., 2013. Levantamento fitossociológico em área de Caatinga no monumento natural Grota do Angico, Sergipe, Brasil. *Rev. Caatinga* 26, 89–98.
- Fowler, A.M., Boswijk, G., Gergis, J., Lorrey, A., 2007. ENSO history recorded in *Agathis australis* (kauri) tree rings. Part A: kauri's potential as an ENSO proxy. *Int. J. Climatol.* 28, 1–20. doi:10.1002/joc.1525
- Fowler, A.M., Boswijk, G., Lorrey, A.M., Gergis, J., Pirie, M., McCloskey, S.P.J., Palmer, J.G., Wunder, J., 2012. Multi-centennial tree-ring record of ENSO-related activity in New Zealand. *Nat. Clim. Change* 2, 172–176. doi:10.1038/nclimate1374
- Fritts, H.C., 1976. Tree rings and climate. Academic Press, London ; New York.
- Gandolfi, S., Leitão-Filho, H.F., Bezerra, C.L.F., 1995. Floristic survey and succession of shrub and tree species of one mesophytic semideciduous forest in the Guarulhos Municipality, SP. *Rev. Bras. Biol.* 55, 1–18.
- Gärtner, H., Cherubini, P., Fonti, P., von Arx, G., Schneider, L., Nievergelt, D., Verstege, A., Bast, A., Schweingruber, F.H., Büntgen, U., 2015. A Technical Perspective in Modern Tree-ring Research - How to Overcome Dendroecological and Wood Anatomical Challenges. *J. Vis. Exp.* doi:10.3791/52337
- Gergis, J.L., Fowler, A.M., 2009. A history of ENSO events since A.D. 1525: implications for future climate change. *Clim. Change* 92, 343–387. doi:10.1007/s10584-008-9476-z
- Giménez, A.M., Moglia, J.G., 2003. Árboles del chaco Argentino: Guía para el reconocimiento dendrológico. Facultad de Ciencias Forestales [u.a.], Santiago del Estero, Argentina.
- Gonçalves, G.V., 2007. Dendrocronologia: princípios teóricos, problemas práticos e aplicabilidade. CIDEHUS Universidade Évora Port.
- Grau, H.R., Easdale, T.A., Paolini, L., 2003. Subtropical dendroecology—dating disturbances and forest dynamics in northwestern Argentina montane ecosystems. *For. Ecol. Manag.* 177, 131–143.
- Groenendijk, P., Sass-Klaassen, U., Bongers, F., Zuidema, P.A., 2014. Potential of tree-ring analysis in a wet tropical forest: A case study on 22 commercial tree species in Central Africa. *For. Ecol. Manag.* 323, 65–78. doi:10.1016/j.foreco.2014.03.037

- Groenendijk, P., van der Sleen, P., Vlam, M., Bunyavejchewin, S., Bongers, F., Zuidema, P.A., 2015. No evidence for consistent long-term growth stimulation of 13 tropical tree species: results from tree-ring analysis. *Glob. Change Biol.* 21, 3762–3776. doi:10.1111/gcb.12955
- Gutiérrez, L.A.B., Ramos, G.M.V., 2013. Anatomía de anillos de crecimiento de 80 especies arbóreas potenciales para estudios dendrocronológicos en la Selva Central, Perú. *Rev Biol Trop* 61, 1025–1037.
- Hastenrath, S., 2006. Circulation and teleconnection mechanisms of Northeast Brazil droughts. *Prog. Oceanogr.* 70, 407–415. doi:10.1016/j.pocean.2005.07.004
- Holmes, R.L., 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bull.* 43, 69–78.
- Huang, D., Haack, R.A., Zhang, R., 2011. Does Global Warming Increase Establishment Rates of Invasive Alien Species? A Centurial Time Series Analysis. *PLoS ONE* 6, 1–5. doi:10.1371/journal.pone.0024733
- Hughes, M.K., 2002. Dendrochronology in climatology—the state of the art. *Dendrochronologia* 20, 95–116.
- Hughes, M.K., Swetnam, T.W., Diaz, H.F. (Eds.), 2011. *Dendroclimatology, Developments in Paleoenvironmental Research*. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Jiménez, J.A.G., 2011. Dendrocronología en el trópico: aplicaciones actuales y potenciales. *Colomb. For.* 14, 97–111.
- Jungles, A.E., Schadeck, R., Krüger, J.E.B., 2011. *Atlas brasileiro de desastres naturais 1991 a 2010: volume Sergipe*. CEPED UFSC.
- Köppen, W., 1948. *Climatologia*. Fondo de Cultura Económica, México.
- Kwon, T.-S., Li, F., Kim, S.-S., Chun, J.H., Park, Y.-S., 2016. Modelling Vulnerability and Range Shifts in Ant Communities Responding to Future Global Warming in Temperate Forests. *PLOS ONE* 11, 1–14. doi:10.1371/journal.pone.0159795
- Lebrija-Trejos, E., Pérez-García, E.A., Meave, J.A., Poorter, L., Bongers, F., 2011. Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. *J. Trop. Ecol.* 27, 477–489. doi:10.1017/S0266467411000253
- Liberato, M., Gouveia, C., Lopes, D., 2010. Avaliação das Potencialidades da Utilização de Dendrocronologia no Estudo dos Impactes Climáticos sobre a Fixação de Carbono no Estrato Arbóreo de Ecossistemas de Pinheiro-bravo no Nordeste de Portugal. *Silva Lusit.* 18, 51–63.
- Lisi, C.S., Tomazello-Filho, M., Botosso, P.C., Roig, F.A., Maria, V.R., Ferreira-Fedele, L., Voigt, A.R., 2008. Tree-ring formation, radial increment periodicity, and phenology of tree species from a seasonal semi-deciduous forest in southeast Brazil. *Iawa J.* 29, 189–207.
- Locosselli, G.M., Buckeridge, M.S., Moreira, M.Z., Ceccantini, G., 2013. A multi-proxy dendroecological analysis of two tropical species (*Hymenaea* spp., Leguminosae) growing in a vegetation mosaic. *Trees* 27, 25–36. doi:10.1007/s00468-012-0764-x

- López, L., Villalba, R., 2016. An assessment of *Schinopsis brasiliensis* Engler (Anacardiaceae) for dendroclimatological applications in the tropical Cerrado and Chaco forests, Bolivia. *Dendrochronologia* 40, 85–92. doi:10.1016/j.dendro.2016.07.002
- Marcati, C.R., Machado, S.R., Podadera, D.S., Lara, N.O.T. de, Bosio, F., Wiedenhoeft, A.C., 2016. Cambial activity in dry and rainy season on branches from woody species growing in Brazilian Cerrado. *Flora - Morphol. Distrib. Funct. Ecol. Plants* 223, 1–10. doi:10.1016/j.flora.2016.04.008
- Marcati, C.R., Oliveira, J.S., Machado, S.R., 2006. Growth rings in cerrado woody species: occurrence and anatomical markers. *Biota Neotropica* 6, 1–31.
- Mattos, P.P., Botosso, P.C., 2004. *Dendroecologia*. Embrapa Florestas-Doc. INFOTECA-E.
- Mattos, P.P., Braz, E.M., Domene, V.D., Sampaio, E.V. de S.B., Gasson, P., Pareyn, F.G.C., Alvarez, I.A., Baracat, A., Araújo, E. de L., 2015. CLIMATE-TREE GROWTH RELATIONSHIPS OF *Mimosa tenuiflora* IN SEASONALLY DRY TROPICAL FOREST, BRAZIL. *CERNE* 21, 141–149. doi:10.1590/01047760201521011460
- Mendivelso, H.A., Camarero, J.J., Gutiérrez, E., 2016a. Dendrochronology in Neotropical dry forests: methods, advances and applications. *Ecosistemas* 25, 66–75. doi:10.7818/ECOS.2016.25-2.08
- Mendivelso, H.A., Camarero, J.J., Gutiérrez, E., Castaño-Naranjo, A., 2016b. Climatic influences on leaf phenology, xylogenesis and radial stem changes at hourly to monthly scales in two tropical dry forests. *Agric. For. Meteorol.* 216, 20–36. doi:10.1016/j.agrformet.2015.09.014
- Nadia, T. de L., Machado, I.C., Lopes, A.V., 2007. Reproductive phenology and pollination system of *Ziziphus joazeiro* Mart.(Rhamnaceae): the role of *Apis mellifera* and autochthonous floral visitors as pollinators. *Acta Bot. Bras.* 21, 835–845.
- Nobrega, R.S., Chagas, G.A.F.S. yan., 2016. Trends of oceanic climate control under the temporal variability of precipitation in the Northeast Brazil. *Rev. Geogr. NORTE Gd.* 9–26.
- 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* 23, 813–822. doi:10.1007/s00468-009-0322-3
- Oliveira, D.G., Prata, A.P. do N., Souto, L.S., Ferreira, R.A., 2013. Does the edge effect influence plant community structure in a tropical dry forest? *Rev. Árvore* 37, 311–320.
- Olson, D.M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E.D., Burgess, N.D., Powell, G.V., Underwood, E.C., D'amico, J.A., Itoua, I., Strand, H.E., Morrison, J.C., others, 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience* 51, 933–938.
- Orvis, K.H., Grissino-Mayer, H.D., 2002. Standardizing the reporting of abrasive papers used to surface tree-ring samples. *Tree-Ring Res.* 47–50.
- Pace, M.R., Lohmann, L.G., Olmstead, R.G., Angyalossy, V., 2015. Wood anatomy of major Bignoniaceae clades. *Plant Syst. Evol.* 301, 967–995. doi:10.1007/s00606-014-1129-2

- Pagotto, M.A., Roig, F.A., Ribeiro, A. de S., Lisi, C.S., 2015. Influence of regional rainfall and Atlantic sea surface temperature on tree-ring growth of *Poincianella pyramidalis*, semiarid forest from Brazil. *Dendrochronologia* 35, 14–23. doi:10.1016/j.dendro.2015.05.007
- Paredes-Villanueva, K., Sánchez-Salguero, R., Manzanedo, R.D., Sopepi, R.Q., Palacios, G., Navarro-Cerrillo, R.M., 2013. Growth rate and climatic response of *Machaerium scleroxylon* in a dry tropical forest in southeastern Santa Cruz, Bolivia. *Tree-Ring Res.* 69, 63–79. doi:10.3959/1536-1098-69.2.63
- Patskoski, J., Sankarasubramanian, A., Wang, H., 2015. Reconstructed streamflow using SST and tree-ring chronologies over the southeastern United States. *J. Hydrol.* 527, 761–775. doi:10.1016/j.jhydrol.2015.05.041
- Pennington, R.T., Lavin, M., Oliveira-Filho, A., 2009. Woody Plant Diversity, Evolution, and Ecology in the Tropics: Perspectives from Seasonally Dry Tropical Forests. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40, 437–457. doi:10.1146/annurev.ecolsys.110308.120327
- Pennington, T., Ratter, J.A. (Eds.), 2006. Neotropical savannas and seasonally dry forests: plant diversity, biogeography, and conservation, Systematics association special volumes. CRC/Taylor & Francis, Boca Raton, FL.
- Pratt, R.B., Jacobsen, A.L., Ewers, F.W., Davis, S.D., 2007. Relationships among xylem transport, biomechanics and storage in stems and roots of nine Rhamnaceae species of the California chaparral. *New Phytol.* 174, 787–798. doi:10.1111/j.1469-8137.2007.02061.x
- Pumijumnong, N., Buajan, S., 2013. Seasonal cambial activity of five tropical tree species in central Thailand. *Trees* 27, 409–417. doi:10.1007/s00468-012-0794-4
- Quesada, M., Sanchez-Azofeifa, G.A., Alvarez-Añorve, M., Stoner, K.E., Avila-Cabadilla, L., Calvo-Alvarado, J., Castillo, A., Espírito-Santo, M.M., Fagundes, M., Fernandes, G.W., Gamon, J., Lopezaraiza-Mikel, M., Lawrence, D., Morellato, L.P.C., Powers, J.S., Neves, F. de S., Rosas-Guerrero, V., Sayago, R., Sanchez-Montoya, G., 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. *For. Ecol. Manag.* 258, 1014–1024. doi:10.1016/j.foreco.2009.06.023
- Rigozo, N.R., Nordemann, D.J., Echer, E., Vieira, L.E.A., 2004. ENSO influence on tree ring data from Chile and Brazil. *Geofis. Int.-Mex.* 43, 287.
- Rivetti, I., Frascchetti, S., Lionello, P., Zambianchi, E., Boero, F., 2014. Global Warming and Mass Mortalities of Benthic Invertebrates in the Mediterranean Sea. *PLoS ONE* 9, 1–22. doi:10.1371/journal.pone.0115655
- Rodrigues, R.R., Haarsma, R.J., Campos, E.J.D., Ambrizzi, T., 2011. The Impacts of Inter-El Niño Variability on the Tropical Atlantic and Northeast Brazil Climate. *J. Clim.* 24, 3402–3422. doi:10.1175/2011JCLI3983.1
- Rodríguez, R., Mabres, A., Luckman, B., Evans, M., Masiokas, M., Ektvedt, T.M., 2005. “El Niño” events recorded in dry-forest species of the lowlands of northwest Peru. *Dendrochronologia* 22, 181–186. doi:10.1016/j.dendro.2005.05.002
- Roig, F.A., Zevallos Pollito, P.A., others, 2009. Dendrocronología y dendroecología tropical: Marco histórico y experiencias exitosas en los países de América Latina. *Ecol. En Bolív.* 44, 73–82.

- Rozendaal, D.M.A., Zuidema, P.A., 2011. Dendroecology in the tropics: a review. *Trees* 25, 3–16. doi:10.1007/s00468-010-0480-3
- Salgado, E.V., Andrade, E.M. de, Hevia, J.N., Nunes, E.P., Rodrigues, M.M. de A., 2015. Rainfall patterns and the contribution of litter in the caatinga dry tropical forest. *Rev. Ciênc. AGRONÔMICA* 46. doi:10.5935/1806-6690.20150009
- Santos, G.B., Sousa, I.F., Brito, C.O., Santos, V.S., Barbosa, R.J., Soares, C., 2014. Estudo bioclimático das regiões litorânea, agreste e semiárida do estado de Sergipe para a avicultura de corte e postura. *Ciênc. Rural* 44, 123–128.
- Santos, M.G., Oliveira, M.T., Figueiredo, K.V., Falcão, H.M., Arruda, E.C.P., Almeida-Cortez, J., Sampaio, E.V.S.B., Ometto, J.P.H.B., 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? *Theor. Exp. Plant Physiol.* 26, 83–99. doi:10.1007/s40626-014-0008-0
- Santos, R.M., Oliveira-Filho, A.T., Eisenlohr, P.V., Queiroz, L.P., Cardoso, D.B.O.S., Rodal, M.J.N., 2012. Identity and relationships of the Arboreal Caatinga among other floristic units of seasonally dry tropical forests (SDTFs) of north-eastern and Central Brazil: Biogeography of Brazilian Seasonally Dry Tropical Forests. *Ecol. Evol.* 2, 409–428. doi:10.1002/ece3.91
- Schippers, P., Sterck, F., Vlam, M., Zuidema, P.A., 2015. Tree growth variation in the tropical forest: understanding effects of temperature, rainfall and CO₂. *Glob. Change Biol.* 21, 2749–2761. doi:10.1111/gcb.12877
- Schongart, J., Orthmann, B., Hennenberg, K.J., Porembski, S., Worbes, M., 2006. Climate-growth relationships of tropical tree species in West Africa and their potential for climate reconstruction. *Glob. Change Biol.* 12, 1139–1150. doi:10.1111/j.1365-2486.2006.01154.x
- SEMARH, S. de E. do M.A. e R.H., 2016. Plano de Manejo do Monumento Natural Grota do Angico, Sergipe [WWW Document]. Secr. Estado Meio Ambiente E Recur. Hídricos. URL (accessed 7.22.16).
- Silva, A.C. da C., Prata, A.P. do N., Souto, L.S., Mello, A.A. de, 2013. Aspectos de ecologia de paisagem e ameaças à biodiversidade em uma unidade de conservação na Caatinga, em Sergipe.
- Silva, J.M.C., Tabarelli, M., Leal, I.R., 2003. Ecologia e conservação da caatinga.
- Silva, M., Coelho, R., 2007. RESOLUÇÃO CONAMA nº 392, de 25 de junho de 2007. Minist. Meio Ambiente 1–4.
- Soliz-Gamboa, C.C., Rozendaal, D.M.A., Ceccantini, G., Angyalossy, V., van der Borg, K., Zuidema, P.A., 2011. Evaluating the annual nature of juvenile rings in Bolivian tropical rainforest trees. *Trees* 25, 17–27. doi:10.1007/s00468-010-0468-z
- Spannl, S., Volland, F., Pucha, D., Peters, T., Cueva, E., Bräuning, A., 2016. Climate variability, tree increment patterns and ENSO-related carbon sequestration reduction of the tropical dry forest species *Loxopterygium huasango* of Southern Ecuador. *Trees* 30, 1245–1258. doi:10.1007/s00468-016-1362-0
- Spathelf, P., Fleig, F.D., Vaccaro, S., Esber, L.M., 2000. Análise dendroecológica de *ocotea pulchella* nees et mart. ex nees (Canela lageana) na Serra Geral de Santa Maria, RS, Brasil.

- Steppe, K., Sterck, F., Deslauriers, A., 2015. Diel growth dynamics in tree stems: linking anatomy and ecophysiology. *Trends Plant Sci.* 20, 335–343. doi:10.1016/j.tplants.2015.03.015
- Trouet, V., Coppin, P., Beeckman, H., 2006. Annual Growth Ring Patterns in *Brachystegia spiciformis* Reveal Influence of Precipitation on Tree Growth1: Annual Ring Formation in *Brachystegia* Trees. *Biotropica* 38, 375–382. doi:10.1111/j.1744-7429.2006.00155.x
- Trouet, V., Mukelabai, M., Verheyden, A., Beeckman, H., 2012. Cambial Growth Season of Brevi-Deciduous *Brachystegia spiciformis* Trees from South Central Africa Restricted to Less than Four Months. *PLoS ONE* 7, e47364. doi:10.1371/journal.pone.0047364
- Uvo, C.B., Repelli, C.A., Zebiak, S.E., Kushnir, Y., 1998. The relationships between tropical Pacific and Atlantic SST and northeast Brazil monthly precipitation. *J. Clim.* 11, 551–562.
- Venegas-González, A., von Arx, G., Chagas, M.P., Filho, M.T., 2015. Plasticity in xylem anatomical traits of two tropical species in response to intra-seasonal climate variability. *Trees* 29, 423–435. doi:10.1007/s00468-014-1121-z
- Villagra, P.E., Boninsegna, J.A., Alvarez, J.A., Cony, M., Cesca, E., Villalba, R., 2005. Dendroecology of *Prosopis flexuosa* woodlands in the Monte desert: Implications for their management. *Dendrochronologia* 22, 209–213. doi:10.1016/j.dendro.2005.05.005
- Wagner, F., Rossi, V., Aubry-Kientz, M., Bonal, D., Dalitz, H., Gliniars, R., Stahl, C., Trabucco, A., Hérault, B., 2014. Pan-Tropical Analysis of Climate Effects on Seasonal Tree Growth. *PLoS ONE* 9, e92337. doi:10.1371/journal.pone.0092337
- Wagner, F.H., Hérault, B., Bonal, D., Stahl, C., Anderson, L.O., Baker, T.R., Becker, G.S., Beeckman, H., Boanerges Souza, D., Botosso, P.C., Bowman, D.M.J.S., Bräuning, A., Brede, B., Brown, F.I., Camarero, J.J., Camargo, P.B., Cardoso, F.C.G., Carvalho, F.A., Castro, W., Chagas, R.K., Chave, J., Chidumayo, E.N., Clark, D.A., Costa, F.R.C., Couralet, C., da Silva Mauricio, P.H., Dalitz, H., de Castro, V.R., de Freitas Milani, J.E., de Oliveira, E.C., de Souza Arruda, L., Devineau, J.-L., Drew, D.M., Dünisch, O., Durigan, G., Elifuraha, E., Fedele, M., Ferreira Fedele, L., Figueiredo Filho, A., Finger, C.A.G., Franco, A.C., Freitas Júnior, J.L., Galvão, F., Gebrekirstos, A., Gliniars, R., Graça, P.M.L. de A., Griffiths, A.D., Grogan, J., Guan, K., Homeier, J., Kanieski, M.R., Kho, L.K., Koenig, J., Kohler, S.V., Krepkowski, J., Lemos-Filho, J.P., Lieberman, D., Lieberman, M.E., Lisi, C.S., Longhi Santos, T., López Ayala, J.L., Maeda, E.E., Malhi, Y., Maria, V.R.B., Marques, M.C.M., Marques, R., Maza Chamba, H.M., Mbwambo, L., Melgaço, K.L.L., Mendivelso, H.A., Murphy, B.P., O’Brien, J.J., Oberbauer, S.F., Okada, N., Péliissier, R., Prior, L.D., Roig, F.A., Ross, M., Rossatto, D.R., Rossi, V., Rowland, L., Rutishauser, E., Santana, H., Schulze, M., Selhorst, D., Silva, W.R., Silveira, M., Spann, S., Swaine, M.D., Toledo, J.J., Toledo, M.M., Toledo, M., Toma, T., Tomazello Filho, M., Valdez Hernández, J.I., Verbesselt, J., Vieira, S.A., Vincent, G., Volkmer de Castilho, C., Volland, F., Worbes, M., Zanon, M.L.B., Aragão, L.E.O.C., 2016. Climate seasonality limits carbon assimilation and storage in tropical forests. *Biogeosciences Discuss.* 1–50. doi:10.5194/bg-2015-619
- Wang, K.H., Nobuchi, T., Azim, A.A., Sahri, M.H., 2013. Seasonal variations in cambial anatomy of plantation-grown *Azadirachta excelsa*. *J. Trop. For. Sci.* 111–117.
- Woodhouse, C.A., 1997. Tree-ring reconstructions of circulation indices. *Clim. Res.* 8, 117–127.

- Woodson, R.E., 1951. Studies in the Apocynaceae. VIII. An Interim Revision of the Genus *Aspidosperma* Mart. & Zucc. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 38, 119. doi:10.2307/2394433
- Worbes, M., Raschke, N., 2012. Carbon allocation in a Costa Rican dry forest derived from tree ring analysis. *Dendrochronologia* 30, 231–238. doi:10.1016/j.dendro.2011.11.001
- Zuidema, P.A., Baker, P.J., Groenendijk, P., Schippers, P., van der Sleen, P., Vlam, M., Sterck, F., 2013. Tropical forests and global change: filling knowledge gaps. *Trends Plant Sci.* 18, 413–419. doi:10.1016/j.tplants.2013.05.006
- Zuidema, P.A., Frank, D., 2015. Forests: Tree rings track climate trade-offs. *Nature* 523, 531–531.
- Zuidema, P.A., Roel, J.W.B., Schöngart, J., 2012. Tropical forest warming: looking backwards for more insights. *Trends Ecol. Evol.* 27, 192–193. doi:10.1016/j.tree.2012.01.012

Artigo 2

A ser submetido ao periódico Journal of Vegetation Science

Efeito das mudanças climáticas sobre o nicho ecológico de árvores das Florestas Tropicais Secas no Nordeste brasileiro: perspectiva da anatomia da madeira e fisiologia foliar.

Climatic changes effects on the ecological niche of tropical dry forest trees in the Brazilian Northeast: perspective of wood anatomy and leaf physiology.

José R.V. Aragão¹, Mário A. T. Dantas², Elizamar C. da Silva³, Claudio S. Lisi³

Aragão, J. R. V. (corresponding author, *craniusru@gmail.com*)¹

Dantas, M. A. T. (corresponding author, *matdantas@yahoo.com.br*)²

Silva, E. C. (corresponding author, *elizaciriaco@gmail.com*)³

Lisi, C. S. (corresponding author, *clcslisi@gmail.com*)³

¹ MSc Ecologia e Conservação (PPEC/UFS), Universidade Federal de Sergipe, Av. Marechal Rondon s/n, Rosa Elze, São Cristovão-SE 49100-000, Brazil

² Universidade Federal da Bahia, Instituto Multidisciplinar em Saúde, campus Anísio Teixeira, Vitória da Conquista-BA 49029-094, Brazil

³ Departamento de Biologia, CCBS, Universidade Federal de Sergipe, Av. Marechal Rondon s/n, Rosa Elze, São Cristovão-SE 49100-000, Brazil

RESUMO

Perguntas: O aquecimento global é um dos temas mais abordados no século XXI, suas consequências são observadas em diversos níveis tróficos, em especial nas espécies vegetais arbóreas. Em regiões de Florestas Tropicais Secas (FTS) estes impactos são extremos e pouco estudados. Este trabalho avaliou como as condições ambientais, iminentes as mudanças do clima, influenciaram modelos de nicho ecológico (MNE), na anatomia da madeira e na ecofisiologia foliar de quatro espécies arbóreas da FTS, dois locais de estudo. **Localização:** Monumento Natural Grota do Angico e em um remanescente de FTS na Fazenda São Pedro, município de Porto da Folha, Sergipe, Brasil. **Métodos:** Foram coletadas aleatoriamente amostras de madeiras e folhas de seis indivíduos de cada espécie, *Aspidosperma pyrifolium*, *Ziziphus joazeiro*, *Tabebuia aurea* e *Libidibia ferrea*, e analisadas a anatomia da madeira e a ecofisiologia foliar. Das amostras de madeira foram seccionados 30 cortes histológicos de cada plano anatômico (transversal, tangencial e radial), feito o macerado químico, e confeccionadas lâminas permanentes e semi-permanentes. Foram obtidas imagens histológicas para mensurações dos tecidos e para caracterização anatômica, de acordo com as normas IAWA. Extratos das folhas foram destinados às análises colorimétricas de carboidratos, proteína e prolina. Também foram retirados discos do limbo foliar para avaliar o teor relativo de água (TRA). Os dados históricos das variáveis ambientais foram obtidos das plataformas do INMET e AGRITEMPO. Modelos foram construídos com a distribuição atual das espécies (SpeciesLink), e confrontados com dados climáticos do presente (1950-2000), e do futuro para 2020 e 2080 (WorldClim). Os dados biológicos e ambientais ordenados pelos MNE passaram por análise de test t, PCA, Cluster, K-médias, GLM's e correlações de Pearson. **Conclusões:** O MNE mostrou diferentes respostas do nicho das espécies às variáveis ambientais (precipitação e temperatura) nas FTS, tendo correlações significativas com os dados anatômicos e fisiológicos, e mostrando ocorrência de grupos funcionais distintos entre os táxons, que se alteram em função das mudanças no clima. O presente estudo confirmou que MNE's em consonância com a análise de traços funcionais (anatômicos e fisiológicos) podem ser uma solução viável para avaliação das respostas destes táxons a mudanças climáticas em ambientes xéricos.

Palavras-chave: Modelagem de nicho; anatomia ecológica; ecofisiologia foliar; florestas secas; mudanças ambientais; análise multivariada; xilema secundário; solutos orgânicos.

Introdução

O aquecimento global ocasionado pela alta concentração de CO₂ na atmosfera é um dos temas mais abordados no século XXI, suas consequências são severas em diversos níveis tróficos, em especial às espécies vegetais arbóreas (Huang et al. 2011; Rivetti et al. 2014; Kwon et al. 2016; Bertrand et al. 2016). As florestas são potenciais prestadores de serviços ecossistêmicos por atuarem como sumidouros de carbono (C), em particular as florestas tropicais e regiões de floresta em regeneração (como as Florestas Tropicais Secas), que ocorrem em áreas consideradas vulneráveis às alterações no clima (Pan et al. 2011). A eficiência no uso da água nestes ecossistemas é diretamente afetada pelo aumento na intensidade das secas, que contribui para a substituição de espécies, reduz os serviços prestados pelo ambiente e diminui a biodiversidade (Chapin III et al. 2000; Oliver et al. 2015; Bertrand et al. 2016; Corlett 2016; Yang et al. 2016).

As mudanças climáticas geram alterações também nos traços funcionais das espécies arbóreas, como a estrutura anatômica da madeira e a fisiologia foliar (Sperry et al. 2008; McDowell et al. 2008; McCulloh et al. 2010; McCulloh et al. 2011; Reich 2014; Silva et al. 2014; Blackman et al. 2014). Tais mudanças seguem tendências latitudinais, pluviométricas, e são utilizadas como suporte para definir as principais regiões climáticas do globo (Lens et al. 2004; Zuidema et al. 2013). Variações anatômicas extremas são evidências de *trade-off's* entre a tensão mecânica da madeira e a arquitetura hidráulica, (Christensen-Dalsgaard et al. 2007; Gleason et al. 2016), e em alguns casos são explicadas em até 92% pelas mudanças no clima (Roque et al. 2007). Estruturas de condução e armazenamento são os principais caracteres funcionais da madeira, (Pineda-García et al. 2013), os quais fazem a manutenção da fisiologia das árvores sob déficit hídrico (Pineda-García et al. 2015), e compõem os modelos funcionais destes táxons (Zanne et al. 2010).

Sob o ponto de vista fisiológico foliar, a resposta de espécies arbóreas a variações ambientais é observada no acúmulo de solutos orgânicos e ajustamento osmótico frente a eventos extremos de seca (Pimentel 2004). Carboidratos, proteínas e prolinas livres são alguns destes solutos que, apesar de não conferir alterações morfofisiológicas nos indivíduos, expressam sua tolerância à seca (Medeiros et al. 2012), e atuam como osmoprotetores ou osmorreguladores durante o ajuste osmótico (Silva et al. 2004; Liang et al. 2016; Zhang, Chao, et al. 2016; Zhang, Yang, et al. 2016; Lemos et al. 2011; Vendruscolo et al. 2007).

Logo, pesquisas transdisciplinares são necessárias na avaliação de influência destas modificações individuais sobre a alteração dos sistemas naturais (Hampe 2011).

Neste sentido, modelos de previsão até 2100 sugerem o gradual aumento de temperatura para o Brasil (Marengo et al. 2014). Estes indicam que os índices de temperatura irão aumentar a evapotranspiração de maneira progressiva nas regiões de Florestas Tropicais Secas (FTS) do país, de modo a desencadear uma substituição da vegetação por outra de ambientes mais secos (Gaiser 2003). No entanto há uma dificuldade na aceitação destes modelos em função da dependência de eventos passados, o que gera margem para incertezas sobre a confiabilidade dos padrões propostos (Torres & Marengo 2013).

Dentro deste contexto o estudo de nicho ecológico permite avaliar o espaço n-dimensional que uma espécie necessita para manter os níveis de sua população estáveis, e inferir sua provável distribuição de acordo com as alterações nos recursos através do método de máxima entropia (Maxent) (Grinnell 1917; Phillips et al. 2006). Este método Maxent é amplamente difundido, e utilizado na modelagem de nicho de espécies animais e vegetais, como as espécies arbóreas (Warren & Seifert 2011; Fourcade et al. 2014; Rodrigues et al. 2015; Vaz & Nabout 2016). No entanto, falhas são observadas sobre as inferências feitas com base neste tipo modelo de nicho ecológico (MNE), o que torna necessária sua aplicação associada a informações biológicas aferíveis e significativas mediante às mudanças do clima no planeta (Peterson & Soberón 2012).

Desta forma, o presente estudo objetivou avaliar a relação entre modelos de nicho ecológico (MNE) sob o método de máxima entropia (Maxent), para a atualidade e o futuro (2020 e 2080), e as características anatômicas da madeira e aspectos da fisiologia foliar de quatro espécies de Florestas Tropicais Secas como traços funcionais, a fim de ponderar a influencia das mudanças climáticas globais sobre o nicho das espécies em função de sua biologia e possível distribuição futura.

Material e métodos

Área de estudo

O presente trabalho foi realizado em duas localidades: na unidade de conservação Monumento Natural Grota do Angico (Local 1), situada a noroeste do estado de Sergipe, distante cerca de 200 km da cidade Aracaju. Situa-se entre os municípios de Poço Redondo e

Canindé de São Francisco, e engloba uma área de 2.183 hectares de matas secas, às margens do Rio São Francisco ($9^{\circ}41'S$ $38^{\circ}31'W$) (Ferraz et al. 2013; Silva et al. 2013; SEMARH 2016) (Fig. 1), bem como em uma área preservada de Floresta Tropical Seca (FTS) do norte do Estado, onde a área de vegetação arbustivo-arbórea está localizada na Fazenda São Pedro ($S 10^{\circ}02.266'$; $W 37^{\circ}24.965'$), povoado Lagoa Grande, município de Porto da Folha-SE (Local 2), que possui 50 hectares e altitude média de 168 m (Oliveira et al. 2013) (Fig. 1).

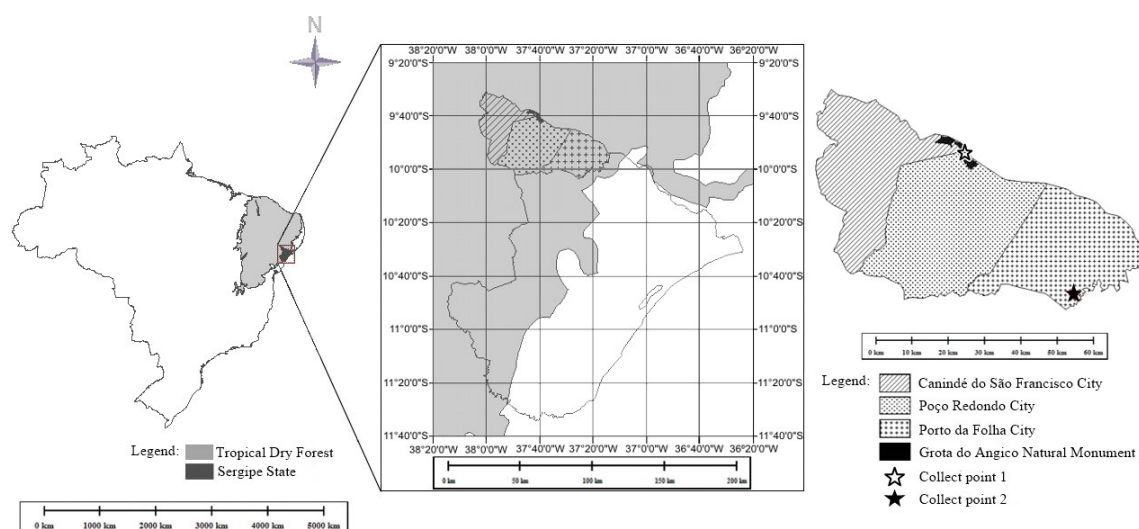


Figura 1. Localização dos locais de estudo, Unidade de Conservação Monumento Natural Grota do Angico (estrela clara), municípios de Canindé do São Francisco e Poço Redondo, e um fragmento de Floresta Tropical Seca (estrela escura), município de Porto da Folha, Sergipe, Brasil.

A região caracteriza-se pela ocorrência do tipo climático semiárido, seco e quente, marcado por uma estação chuvosa entre Abril e Julho, e uma estação seca na segundo semestre do ano, de Agosto a Dezembro (Köppen 1948). A precipitação anual total varia entre 380 e 760 mm, para o Local 1, e entre 300-700 mm, para o Local 2, bem como temperatura média anual do ar entre 18 e 25°C, e evapotranspiração potencial anual superior à precipitação anual na duas áreas (Fig 1a e 1b). Nas regiões mais elevadas e menos declivosas do Local 1 predominam os luvisolos e, em regiões de maior declividade ao longo dos entalhes fluviais do vale do rio São Francisco e seus afluentes, predominam os neossoloslitólicos, enquanto que no Local 2 predominam os solos litólicos, eutróficos, regosol e bruno-não-cálcicos. Os municípios onde estão as duas localidades de estudo apresentam grau elevado de desmatamento, e dentre os municípios sergipanos, são os que apresentaram o maior número de eventos de seca ao longo da história (SEMARH 2016; Bomfim et al. 2002; Cintra et al. 1990; Jungles et al. 2011; Santos, Sousa, et al. 2014).

Espécies selecionadas

A partir do levantamento florístico realizado por Ferraz (Ferraz et al. 2013) e Silva (Silva et al. 2013) em Poço Redondo, e Oliveira (Oliveira et al. 2013) em Porto da Folha, foram selecionadas quatro espécies, *Libidibia ferrea* (Mart exTul.) L. P. Queiroz (Fabaceae), *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook. F. S. ex. Moore (Bignoniaceae), *Ziziphus joazeiro* Mart. (Rhamnaceae) e *Aspidosperma pyrifolium* Mart. (Apocynaceae), quanto a sua ocorrência em ambos os locais, a fim de representar a diversidade de estratégias anatomo-fisiológicas da comunidade vegetal arbórea das FTS em Sergipe. Tais espécies são consideradas pioneiras (*A. pyrifolium*; *Z. joazeiro*) ou secundárias iniciais (*T. aurea*; *L. ferrea*), de hábito heliófito, caducifólias (*A. pyrifolium*), semi-caducifólias (*T. aurea*; *L. ferrea*) ou perenes (*Z. joazeiro*), de alta relevância ecológica e econômica para a região (Gandolfi et al. 1995; Silva & Coelho 2007; Carvalho et al. 2012; Andrade et al. 2015).

Coleta de dados fisiológicos e anatômicos da madeira

Foram coletados aleatoriamente seis indivíduos de cada espécie, em cada local de estudo, sendo retiradas amostras de madeira utilizando trado motorizado (Still BT45), método não-destrutivo (em árvores com DAP superior a 1.30 cm), e coletadas três amostras de cada espécime para as análises anatômicas. Todas as amostras coletadas continham cerne, alburno e casca, que foram acondicionadas em sacos de papel e depois secas à temperatura ambiente. Foram coletadas também folhas/ramos (06) madura(o)s e expandida(o)s de cada indivíduo por espécie em regiões da copa com incidência luminosa, e em seguida condicionados em sacos plásticos em um baú térmico com gelo, a fim de manter sua umidade. Ainda, foi mensurada a circunferência da altura do peito (C.A.P.) com o auxílio de uma fita métrica, e calculado o diâmetro da altura do peito (D.A.P.) de cada espécime, além de coordenadas geográficas para cada indivíduo estudado.

As coletas de madeira foram feitas no período chuvoso, e as amostras de madeira destinadas à anatomia foram depositadas em sacos de papel e secas em refrigerador a -6°C, no Laboratório de Anatomia Vegetal e Dendroecologia da Universidade Federal de Sergipe. As coletas de folhas foram feitas na estação seca (D) e chuvosa (R) antes do amanhecer (entre 4 e 6 horas da manhã), em duas semanas consecutivas, uma em cada local de estudo, sendo duas

no período seco e duas no período chuvoso, e as folhas coletadas foram levadas ao Laboratório de Fisiologia Vegetal da Universidade Federal de Sergipe.

Coleta de dados de distribuição das espécies e ambientais

As espécies trabalhadas ocorrem em FTS, comuns em todo o Nordeste brasileiro, cujos dados distribucionais foram coletados no banco de informações de herbários do Brasil disponibilizado pelo site Species Link (<http://splink.cria.org.br/>). Ao todo, para a construção dos MNE, foram utilizados 884 pontos para *A. pyrifolium*, 661 para *Z. joazeiro*, 515 para *T. aurea* e 456 para *L. férrea*. As variáveis climáticas foram obtidas na base de dados WorldClim (com resolução espacial de 2,5 min; aproximadamente 5 km²) (<http://www.worldclim.org/>). Todas as variáveis disponíveis na base de dados foram utilizadas, no entanto, foram selecionadas aquelas com relevância biológica para a finalidade do estudo.

Os dados climáticos regionais utilizados nas análises posteriores à MNE) foram coletados na plataforma de dados do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET), no Sistema de Monitoramento Agrometeorológico da Embrapa (AGRITEMPO) e nas plataformas estaduais de cada local de estudo. Os valores obtidos para as variáveis ambientais foram adequados segundo os cálculos do WorldClim, onde os valores regionais foram padronizados de acordo com as 19 camadas ambientais (Bio's) desta plataforma selecionada para o estudo, e então, os significativos, foram submetidos às análises estatísticas com os dados anatômicos da madeira e fisiológicos foliares a fim de observar as respostas das espécies ao clima.

Análises biológicas e construção dos MNE's

Para as análises anatômicas as amostras de madeira (alburno) de cada espécie foram dimensionadas em cubos de 2x2x3cm, submetidas a amolecimento em solução de água e glicerina (3:1) e seccionadas nos três planos anatômicos (transversal, tangencial e radial), sendo que para cada plano de cada espécime foram retiradas 30 seções. Tais cortes foram clarificados com hipoclorito de sódio (20%), submetidos a uma série de desidratação alcoólica (30-50%) e corados em Safranina alcoólica (1%) (Johansen 1940). Foi feito também o macerado químico de cada amostra de acordo com Brown (Brown 1919), e coloração em

Safranina aquosa (1%) para visualização dos elementos anatômicos em separado. O material preparado foi visualizado em microscópio Bioval de luz transmitida em três aumentos (40x, 100x e 400x), e retiradas imagens com uma câmera digital acoplada ao microscópio, a fim da caracterização dos elementos anatômicos de acordo com as normas IAWA (Wheeler et al. 1989) e mensuração dos elementos anatômicos através do programa Image Pro-plus (version 4.5.0.29 for Windows), com uma precisão de 0,01 mm. Para cada seção foram mensurados a frequência de vasos por mm² (FV), frequência de raios mm (FR), diâmetro dos vasos (DV) (10 por corte) (μm), área dos vasos (AV) (10 por corte) (μm³), altura dos raios (AR) (10 por corte) (μm), largura dos raios (LR) (10 por corte) (μm), comprimento das fibras (CF) (30 medidas) (mm), espessura da parede das fibras (EPF) (30 medidas) (μm) e espessura do lúmen das fibras (ELF) (30 medidas) (μm). Após a mensuração dos elementos anatômicos das amostras, foi calculado o índice de vulnerabilidade (IV) (30 medidas) e o índice de mesomorfismo da madeira (IM) (30 medidas) (Carlquist 1977). Ao todo foram feitas 2.220 mensurações por amostra, e 26.640 por espécie. Os valores foram submetidos ao teste de normalidade de Shapiro-Wilk, e em seguida os valores médios foram direcionados às análises estatísticas.

Para as análises fisiológicas foi usado cerca de 1g de folhas frescas (limbo foliar sem nervura) coletadas de cada indivíduo dentre as quatro espécies no início do período seco, e no final do período chuvoso em ambos os locais de estudo, a fim de avaliar a influencia do estresse hídrico sobre a copa das árvores (adaptado de Medeiros et al, 2013). Estas folhas após a pesagem foram congeladas. Os extratos foram preparados por maceração com 5 mL de solução tampão fosfato monobásico 0,1 M (pH 7,0), contendo EDTA 0,1 mM. Em seguida o material homogeneizado foi filtrado (em malha de nylon) e centrifugado a 15.000 x g durante 10 min, e o sobrenadante foi alocado em tubos de eppendorff (2,5 mL) e congelado para posterior utilização em análises colorimétricas de espectrofotometria. A determinação de carboidratos solúveis totais foi realizada colorimetricamente (490 nm) em uma alíquota de 0,5 mL do extrato, pelo método do fenol-ácido sulfúrico, utilizando-D- (+)-glucose como padrão (mmol/gMF) (Dobois et al.). A prolina livre foi determinada colorimetricamente a 520 nm, em uma alíquota de 1 mL do extrato, utilizando-ninhidrina como reagente específico e a prolina pura como padrão (μmol/gMF) (Bates 1973). As proteínas solúveis foram determinadas colorimetricamente (595 nm) pelo método de ligação ao corante, em uma alíquota de 0,1 mL do extrato, utilizando-se a albumina de soro bovino pura como padrão (mg/gMF) (Bradford 1976). Para cada espécie foram obtidos seis resultados de cada uma das

três análises (prolina, proteína e carboidratos), nas duas épocas avaliadas (seco e chuvoso), num total de 36 resultados de cada análise, por época, para cada espécie, sendo que tais valores foram submetidos ao teste de normalidade de Shapiro-Wilk, e em seguida os valores foram direcionados às análises estatísticas.

Para a avaliação do teor relativo de água (TRA) foram extraídos seis discos do limbo foliar, das amostras de folhas de cada espécie, nos dois períodos (seco e chuvoso). O peso da matéria fresca (PMF) dos discos foi aferido em balança semi-analítica logo após a chegada da coleta. Após a pesagem, os discos foram colocados em placas de Petri contendo 5 mL de água destilada. As placas foram recobertas com plástico preto, e permaneceram por 24h em temperatura ambiente (cerca de 24 °C). Após o período de 24h, os discos foram pesados novamente, a fim de determinar o peso da matéria túrgida (PMT). Em sequência, os discos foram depositados em envelopes de papel e levados à estufa de secagem à temperatura de 65°C, até atingirem peso constante, por aproximadamente 48h. Finalizado o período de 48h, os discos foram pesados novamente para determinar o peso da matéria seca (PMS). Por fim o TRA foi calculado por meio da equação descrita por Weatherley (Weatherley 1950), onde, $TRA = (PMF - PMS) / (PMT - PMS) \times 100 (\%)$, sendo o resultado expresso em percentagem. Para cada espécie foram obtidos seis resultados de TRA nas duas épocas avaliadas (seca e chuvosa), num total de 12 resultados por época, para cada espécie, onde os valores foram submetidos ao teste de normalidade de Shapiro-Wilk, e em seguida direcionados às análises estatísticas.

Para a construção do modelo de nicho ecológico (MNE) foi utilizado o método de máxima entropia (Maxent) (Phillips et al. 2006). O modelo foi construído com a distribuição atual das espécies, que foram confrontadas com os dados climáticos do presente (1950-2000 WorldClim), e do futuro para 2020 e 2080. Para cada modelo gerado foram criadas 5 réplicas para testar o modelo geral, onde 30% dos dados brutos foram submetidos a randomização e reincorporados ao modelo geral, o qual contou com 70% dos dados de distribuição atual da espécie. O tipo da corrida de replicação foi o de subamostra, recomendado em casos onde o número de pontos é superior a 100, sendo o caso do presente estudo. Após a construção do modelo e ponderação da influência das variáveis ambientais regionais (por meio dos valores gerados pelo Maxent), foram selecionadas as 3 variáveis que mais influenciaram no nicho de cada espécie, e então foram realizadas análises estatísticas, com base nos dados locais padronizados (Bio's), a fim de elucidar as respostas das espécies ao clima.

Análises estatísticas

Ao final das análises fisiológicas e anatômicas da madeira, os dados biológicos das quatro espécies (incluindo D.A.P.), em ambos os locais de estudo, foram submetidos ao teste t para comparação das médias entre os locais de coleta, a fim de avaliar se há diferenças nas respostas biológicas entre os locais estudados. Os dados biológicos juntamente com os dados ambientais também foram escalonados (por desvios das médias em unidades de desvio padrão) e submetidos à análise de componentes principais (PCA) (sob matriz de correlação entre os grupos), a fim de ponderar o peso de cada variável ambiental avaliada sobre as amostras, e análise de agrupamento de Cluster (em grupos pareados sob a distância de Manhattan), e agrupamento por K-médias, a fim de determinar o parentesco das respostas biológicas das espécies. Em seguida, os valores das três variáveis mais explicativas nos MNE foram comparadas com os dados biológicos a partir de testes de modelos lineares generalizados (GLM), o qual foi executado para elucidar a possível influência ambiental de cada variável sobre as amostras (todos os dados tiveram distribuição Normal). Por fim as amostras biológicas que apresentaram influência significativa das variáveis ambientais foram submetidas à correlação de Pearson (r), com o desígnio de observar o tipo de relação entre os dados e o clima (direta ou antagônica), bem como o peso desta relação entre as variações estruturais e fisiológicas das quatro espécies e as variáveis ambientais mais significativas de acordo com os modelos para o presente e futuro em 2020 e 2080. Todas as análises foram feitas com o auxílio do software R 3.2.1. e Past 2.17c.

Resultados

Variação anatômica da madeira e da fisiologia foliar

Os elementos anatômicos avaliados dentre as quatro espécies tiveram variações significativas, com destaque para frequência de vasos ($6.43 - 243.04/\text{mm}^2$), diâmetro dos vasos ($36.38 - 140.99 \mu\text{m}$), comprimento dos vasos ($254.60 - 602.36 \mu\text{m}$), área dos vasos ($1.50 - 20.97 \mu\text{m}^3$), altura dos raios ($150.76 - 395.53 \mu\text{m}$), largura dos raios ($16.08 - 49.78 \mu\text{m}$), comprimento das fibras ($0.80 - 1.17 \text{ mm}$), índice de vulnerabilidade ($0.15 - 21.06$) e índice de mesomorfismo ($0.09 - 5.38$) (Tabela 1).

Tabela 1: Valores médios dos elementos anatômicos da madeira e fisiológicos foliares de *A. pyrifolium*, *Z. joazeiro*, *T. aurea* e *L. ferrea*, coletados na Unidade de Conservação Monumento Natural Grotta do Angico, municípios de Canindé do São Francisco e Poço Redondo (L1) e no Fragmento de Floresta Tropical Seca, município de Porto da Folha (L2), Sergipe, Brasil. \pm : desvio padrão.

	<i>A. pyrifolium</i> _AN	<i>A. pyrifolium</i> _PC	<i>Z. joazeiro</i> _AN	<i>Z. joazeiro</i> _PC	<i>T. aurea</i> _AN	<i>T. aurea</i> _PC	<i>L. ferrea</i> _AN	<i>L. ferrea</i> _PC
FV	243.04 \pm 16.78	211.34 \pm 12.78	7.81 \pm 1.25	8.38 \pm 1.49	9.36 \pm 1.45	7.44 \pm 0.31	8.72 \pm 2.12	6.33 \pm 1.21
FR	11.19 \pm 0.73	11.05 \pm 0.20	13.47 \pm 0.36	11.48 \pm 0.80	12.59 \pm 0.83	12.58 \pm 1.26	10.38 \pm 1.82	9.86 \pm 0.90
DV	36.38 \pm 2.15	46.07 \pm 0.57	111.53 \pm 9.96	109.41 \pm 11.03	121.41 \pm 13.28	140.99 \pm 11.17	115.05 \pm 13.50	130.86 \pm 18.46
CV	602.36 \pm 97.89	600.55 \pm 53.80	298.07 \pm 18.55	274.73 \pm 24.25	259.96 \pm 19.33	264.50 \pm 18.49	291.73 \pm 30.55	254.60 \pm 16.10
AV	1.50 \pm 0.13	2.61 \pm 0.17	14.29 \pm 2.56	13.42 \pm 2.99	16.67 \pm 2.81	20.97 \pm 3.63	14.54 \pm 2.81	17.61 \pm 4.28
AR	162.95 \pm 15.42	163.19 \pm 12.91	395.53 \pm 27.50	354.84 \pm 46.41	150.76 \pm 14.32	151.08 \pm 12.19	175.86 \pm 19.03	185.66 \pm 5.30
LR	16.08 \pm 0.55	16.24 \pm 0.73	49.78 \pm 3.68	48.53 \pm 5.03	27.85 \pm 2.41	30.45 \pm 4.89	37.55 \pm 6.21	40.62 \pm 5.31
CF	1.06 \pm 0.11	1.17 \pm 0.18	0.80 \pm 0.06	0.88 \pm 0.07	0.68 \pm 0.05	0.80 \pm 0.06	1.05 \pm 0.07	1.06 \pm 0.06
EPF	1.54 \pm 0.03	1.50 \pm 0.14	1.01 \pm 0.09	1.01 \pm 0.08	1.07 \pm 0.12	1.01 \pm 0.07	1.59 \pm 0.09	1.51 \pm 0.06
ELF	0.64 \pm 0.03	0.63 \pm 0.09	0.41 \pm 0.04	0.43 \pm 0.02	0.75 \pm 0.04	0.67 \pm 0.06	0.48 \pm 0.03	0.44 \pm 0.05
IV	0.15 \pm 0.02	0.22 \pm 0.02	14.59 \pm 2.75	13.40 \pm 2.70	13.33 \pm 3.02	18.98 \pm 1.83	14.04 \pm 4.46	21.06 \pm 3.86
IM	0.09 \pm 0.02	0.13 \pm 0.07	4.35 \pm 0.88	3.68 \pm 0.84	3.44 \pm 0.67	5.04 \pm 0.78	4.18 \pm 1.67	5.38 \pm 1.19
TRA_D	0.80 \pm 0.06	0.85 \pm 0.06	0.79 \pm 0.02	0.73 \pm 0.03	0.93 \pm 0.04	0.87 \pm 0.03	0.78 \pm 0.02	0.80 \pm 0.04
TRA_R	0.79 \pm 0.04	0.84 \pm 0.09	0.51 \pm 0.08	0.65 \pm 0.05	0.79 \pm 0.07	0.88 \pm 0.03	0.69 \pm 0.06	0.78 \pm 0.06
CARB_D	0.06 \pm 0.02	0.08 \pm 0.02	0.10 \pm 0.03	0.08 \pm 0.02	0.19 \pm 0.01	0.17 \pm 0.03	0.08 \pm 0.03	0.10 \pm 0.02
CARB_R	0.25 \pm 0.02	0.29 \pm 0.07	0.21 \pm 0.05	0.20 \pm 0.11	0.48 \pm 0.06	0.51 \pm 0.10	0.27 \pm 0.03	0.28 \pm 0.07
PROT_D	6.25 \pm 3.60	8.91 \pm 0.29	5.77 \pm 1.65	4.52 \pm 0.90	3.51 \pm 1.90	2.80 \pm 0.66	5.15 \pm 2.91	9.64 \pm 0.89
PROT_R	15.18 \pm 4.63	11.62 \pm 1.14	11.69 \pm 5.39	9.85 \pm 3.71	4.86 \pm 1.11	5.55 \pm 0.97	12.94 \pm 1.09	23.02 \pm 3.08
PROL_D	2.22 \pm 0.09	3.16 \pm 0.08	0.78 \pm 0.20	0.96 \pm 0.09	0.83 \pm 0.63	0.72 \pm 0.14	2.56 \pm 0.46	1.78 \pm 0.22
PROL_R	2.31 \pm 0.29	2.10 \pm 0.03	0.72 \pm 0.61	0.53 \pm 0.51	1.08 \pm 0.23	1.33 \pm 0.22	1.44 \pm 0.41	0.92 \pm 0.04

FV: frequência de vasos (mm²); **FR:** frequência de raios (mm); **DV:** Diâmetro de vasos (μm); **CV:** comprimento de vasos (μm); **AV:** área de vasos (μm³); **AR:** altura dos raios (μm); **LR:** largura dos raios (μm); **CF:** comprimento das fibras (μm); **EPF:** espessura da parede das fibras(μm); **ELF:** espessura do lumen das fibras (μm); **IV:** índice de vulnerabilidade; **IM:** índice de mesomorfismo; **TRA_D:** teor relativo de água no período seco (%/100); **TRA_R:** teor relativo de água no período chuvoso (%/100); **CARB_D:** concentração de carboidratos no período seco (mg/gMF); **CARB_R:** concentração de carboidratos no período chuvoso (mg/gMF); **PROT_D:** concentração de proteína no período seco (mg/gMF); **PROT_R:** concentração de proteína no período chuvoso (mg/gMF); **PROL_D:** concentração de prolina no período seco (μmol/gMF); **PROL_R:** concentração de prolina no período chuvoso (μmol/gMF).

Também foram observadas diferenças sobre o aspecto qualitativo, principalmente quanto ao arranjo dos vasos, muito frequentes, muito pequenos e predominantemente solitários em *A. pyrifolium* (Fig 2 Aa), pouco frequentes, de diâmetro médio e solitários, múltiplos ou em cachos para *Z. joazeiro* (Fig 2 Ba), *T. aurea* (Fig 2 Ca) e *L. ferrea* (Fig 2 Da). O tipo de parênquima axial encontrado também é distinto, sendo que o axial é paratraqueal escasso em *A. pyrifolium* (Fig 2 Aa), apotraqueal em faixas e paratraqueal escasso em *Z. joazeiro* (Fig 2 Ba), e paratraqueal aliforme confluyente em *T. aurea* (Fig 2 Ca) e *L. ferrea* (Fig 2 Da), com presença de substâncias amiláticas no interior das estruturas de *L. ferrea*. Já o parênquima radial se distingue dentre os táxons por ser unisseriado em *A. pyrifolium* (Fig 2 Ab), e bi-tri ou multisseriado em *Z. joazeiro* (Fig 2 Bb), *T. aurea* (Fig 2 Cb) e *L. ferrea* (Fig 2 Db). As fibras são curtas em *A. pyrifolium* e *Z. joazeiro*, e medianas em *T. aurea* e *L. ferrea*, suas paredes são espessas em *T. aurea* (Fig 2 Cc), e muito espessas em *A. pyrifolium* (Fig 2 Ac), *Z. joazeiro* (Fig 2 Bc) e *L. ferrea* (Fig 2 Dc). Os elementos de vaso são longos em *A. pyrifolium* (Fig 2 Ac), com placa de perfuração simples, oblíqua, pontoações areoladas, apêndices em um ou nas duas extremidades, e muito curtos em *Z. joazeiro* (Fig 2 Bc), *T. aurea* (Fig 2 Cc) e *L. ferrea* (Fig 2 Dc), com placa de perfuração simples, oblíqua, pontoações areoladas e rara presença de apêndices em uma das extremidades do vaso (Fig 2).

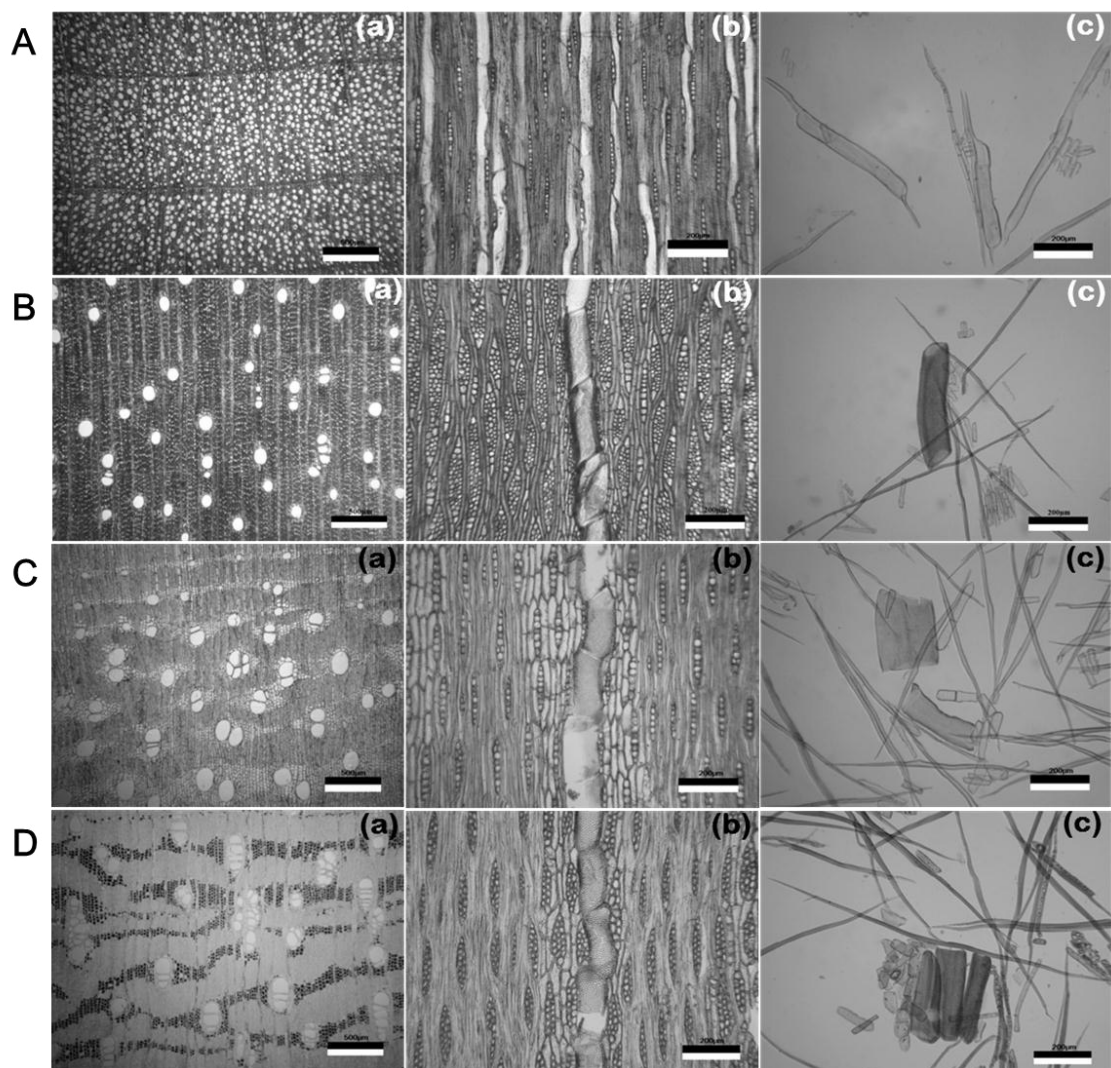


Figura 2: Seções histológicas da madeira das quatro espécies coletados na Unidade de Conservação Monumento Natural Grotta do Angico, municípios de Canindé do São Francisco e Poço Redondo e no Fragmento de Floresta Tropical Seca, município de Porto da Folha, Sergipe, Brasil. Na vertical: **A:** *A. pyrifolium*; **B:** *Z. joazeiro*; **C:** *T. aurea*; **D:** *L. ferrea*; Na horizontal: **(a)** plano transversal, barra = 500 µm; **(b)** plano longitudinal tangencial, barra = 200 µm; **(c)** macerado, barra = 200 µm.

Para os valores referentes ao TRA foram observadas diferenças entre as quatro espécies, em relação ao TRA_D, que remete ao período mais seco em ambos os locais de coleta (51 – 88 %), e em relação ao TRA_R, ou período mais chuvoso em ambos os locais de coleta (73 – 83 %). Em relação às concentrações de carboidrato nas folhas houve distinção tanto no período mais seco CARB_D (0.20 – 0.51 mmol/gMF), quanto no período mais úmido CARB_R (0.06 – 0.19 mmol/gMF) para os quatro táxons avaliados nos dois locais de estudo. A concentração de proteína também apresentou diferenças significativas entre as espécies no período mais seco PROT_D (5.55 – 23.02 mg/gMF), e no período úmido PROT_R (2.80 – 9.64 mg/gMF). O acúmulo de prolina apresentou, da mesma maneira que os demais solutos, diferença dentre as espécies em relação à época com menor disponibilidade de água PROL_D

(0.53 – 2.31 $\mu\text{mol/gMF}$), e a de maior disponibilidade PROL_R (0.72 – 3.16 $\mu\text{mol/gMF}$) (Tabela 1).

Houve variação também entre os valores médios dos indivíduos de cada espécie nos dois locais de estudo, que sugerem respostas diferentes dentre os locais, com valores significativos para caracteres anatômicos e fisiológicos. *A. pyrifolium* apresentou diferença em cinco caracteres anatômicos (FV, DV, AV, IV, IM), dois fisiológicos (TRA_R e PROL_D) e no D.A.P. (Tabela 2). Em *Z. joazeiro* foi possível observar diferença significativa em um caractere anatômico (FR), três fisiológicos (TRA_D, PROT_D, PROL_D) e no D.A.P. (Tabela 2). Já em *T. aurea* foi possível observar diferença significativa em sete caracteres anatômicos (FV, DV, AV, AR, CF, IV, IM), dois fisiológicos (TRA_D e TRA_R) e também no D.A.P. (Tabela 2). Para *L. ferrea* foi possível observar diferença significativa em três caracteres anatômicos (FV, CV, IV) e cinco fisiológicos (TRA_R, PROT_D, PROT_R, PROL_D, PROL_R) (Tabela 2).

Tabela 2: Teste t entre os valores dos elementos anatômicos da madeira de *A. pyrifolium*, *Z. joazeiro*, *T. aurea* e *L. ferrea*, coletados na Unidade de Conservação Monumento Natural Grota do Angico, municípios de Canindé do São Francisco e Poço Redondo (**L1**) e no Fragmento de Floresta Tropical Seca, município de Porto da Folha (**L2**), Sergipe, Brasil, sob a significância de $p < 0.05$. *: valores significativos.

	Anatomical data of wood					Physiological data of leaves			
	<i>A. pyrifolium</i>	<i>Z. joazeiro</i>	<i>T. aurea</i>	<i>L. ferrea</i>		<i>A. pyrifolium</i>	<i>Z. joazeiro</i>	<i>T. aurea</i>	<i>L. ferrea</i>
FV	0.004*	0.490	0.030*	0.038*	TRA_D	0.125	0.005*	0.023*	0.333
FR	0.663	0.001*	0.993	0.548	TRA_R	0.004*	0.284	0.017*	0.028*
DV	0.001*	0.733	0.020*	0.121	CARB_D	0.096	0.280	0.133	0.224
CV	0.969	0.091	0.687	0.025*	CARB_R	0.631	0.458	0.452	0.623
AV	0.001*	0.600	0.045*	0.173	PROT_D	0.417	0.006*	0.405	0.005*
AR	0.186	0.094	0.001*	0.126	PROT_R	0.366	0.212	0.276	0.001*
LR	0.671	0.632	0.271	0.379	PROL_D	0.006*	0.001*	0.676	0.004*
CF	0.229	0.044	0.003*	0.779	PROL_R	0.140	0.527	0.098	0.010*
EPF	0.541	0.905	0.309	0.107					
ELF	0.793	0.242	0.017	0.094					
IV	0.001*	0.468	0.003*	0.015*					
IM	0.002*	0.205	0.003*	0.180					
					Age data of trees				
						<i>A. pyrifolium</i>	<i>Z. joazeiro</i>	<i>T. aurea</i>	<i>L. ferrea</i>
					D. A. P.	0.038*	0.047*	0.001*	0.162

Os MNE's e a influência das camadas ambientais

Os modelos de nicho ecológico (MNE) construídos para as quatro espécies com base em sua distribuição atual, variáveis ambientais atuais, e futuras para 2020 e 2080 mostraram uma grande variedade na ocupação do nicho de cada espécie. Além de regiões onde comumente ocorrem FTS, o nicho potencial das quatro espécies se espalhou para outros ecossistemas, bem como avançou e regrediu dentro do período de tempo avaliado (atual, 2020 e 2080) (Fig 4).

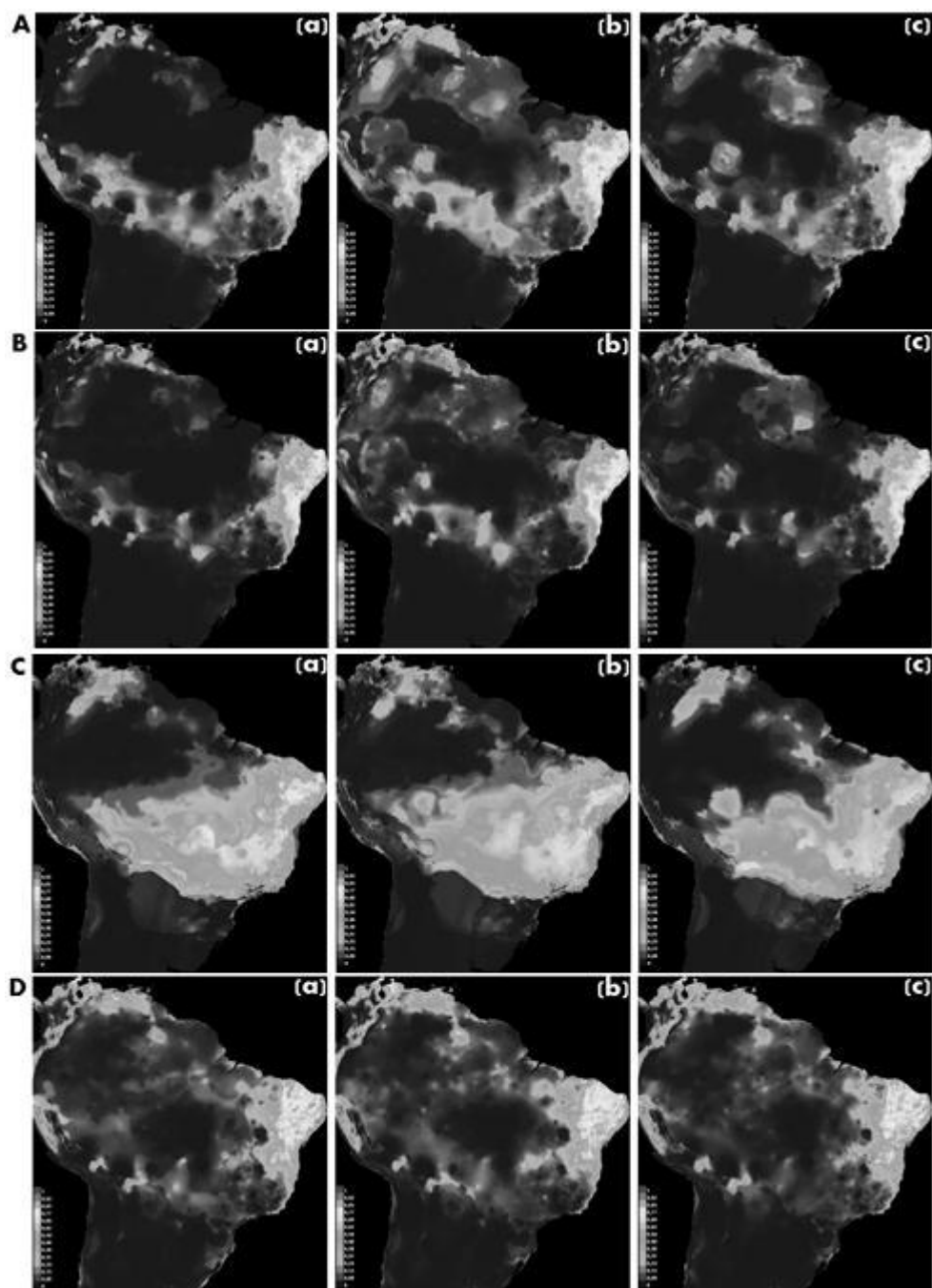


Figura 3: Modelos de nicho ecológico (MNE), sob o método de máxima entropia (Maxent), de quatro espécies arbóreas de Florestas Tropicais Secas (FTS), para o presente, 2020 e 2080. Na vertical: **A:** *A. pyrifolium*; **B:** *Z. joazeiro*; **C:** *T. aurea*; **D:** *L. ferrea*; Na horizontal: **(a)** MNE para o presente; **(b)** MNE para 2020; **(c)** MNE para o 2080.

Das 19 camadas ambientais submetidas à MNE, seis foram significativas quanto ao nicho das quatro espécies estudadas, das quais três estão ligadas à temperatura e três à precipitação (Tabela 3). Os MNE's de *A. pyrifolium* e *Z. joazeiro* responderam às mesmas três camadas ambientais, foram elas a temperatura sazonal (Bio4), a média de temperatura anual (Bio7) e a precipitação no período mais chuvoso (Bio16) (Tabela 3). A *T. aurea* teve seus

MNE's influenciados principalmente pela temperatura sazonal (Bio4), a temperatura média no período mais frio (Bio11) e a precipitação no período mais seco (Bio17), enquanto que os MNE's de *L. ferrea* foram influenciados pela média de temperatura anual (Bio7), a precipitação sazonal (Bio15) e a precipitação no período mais chuvoso (Bio16) (Tabela 3).

Tabela 3: Valores de percentual de contribuição (**P. C.**) e importância de permutação (**P. I.**) das 3 variáveis ambientais mais explicativas nos Modelos de Nicho Ecológico (MNE) de quatro espécies arbóreas de Florestas Tropicais Secas (FTS) do Nordeste brasileiro, para o presente, 2020 e 2080.

Ecological Models of Niche (MNE)	<i>Aspidosperma pyrifolium</i>			<i>Ziziphus joazeiro</i>			<i>Tabebuia aurea</i>			<i>Libidibia ferrea</i>		
	Variables			Variables			Variables			Variables		
	Bio4	Bio7	Bio16	Bio4	Bio7	Bio16	Bio4	Bio11	Bio17	Bio7	Bio15	Bio16
P. C. present	36.0	28.9	35.0	39.4	32.4	28.2	43.8	22.2	34.0	38.2	20.3	41.5
P. I. present	38.3	28.5	33.2	37.0	36.8	26.2	42.8	19.5	37.7	45.8	14.5	39.7
P. C. 2020	27.3	36.2	36.5	33.6	41.4	25.0	43.9	24.0	32.1	41.1	21.9	37.0
P. I. 2020	28.6	41.3	30.1	25.3	51.2	23.0	38.9	24.8	36.3	46.8	19.1	34.0
P. C. 2080	27.7	34.7	37.6	38.8	33.6	27.6	44.8	24.9	30.3	39.1	23.8	37.0
P. I. 2080	32.8	35.2	32.0	30.4	38.9	30.7	46.6	24.2	29.2	48.0	14.8	37.2

P. C.: percentual de contribuição para o modelo; **P. I.:** percentual de importância para o modelo.

Os dados ambientais locais padronizados de acordo com as três camadas ambientais mais explicativas para os MNE's de cada uma das quatro espécies, não apresentaram variações significativas entre os locais de estudo, logo, foram submetidos juntamente com os dados anatômicos da madeira e fisiológicos foliares à análise de componentes principais (PCA) e de agrupamento (Cluster) (Fig 3).

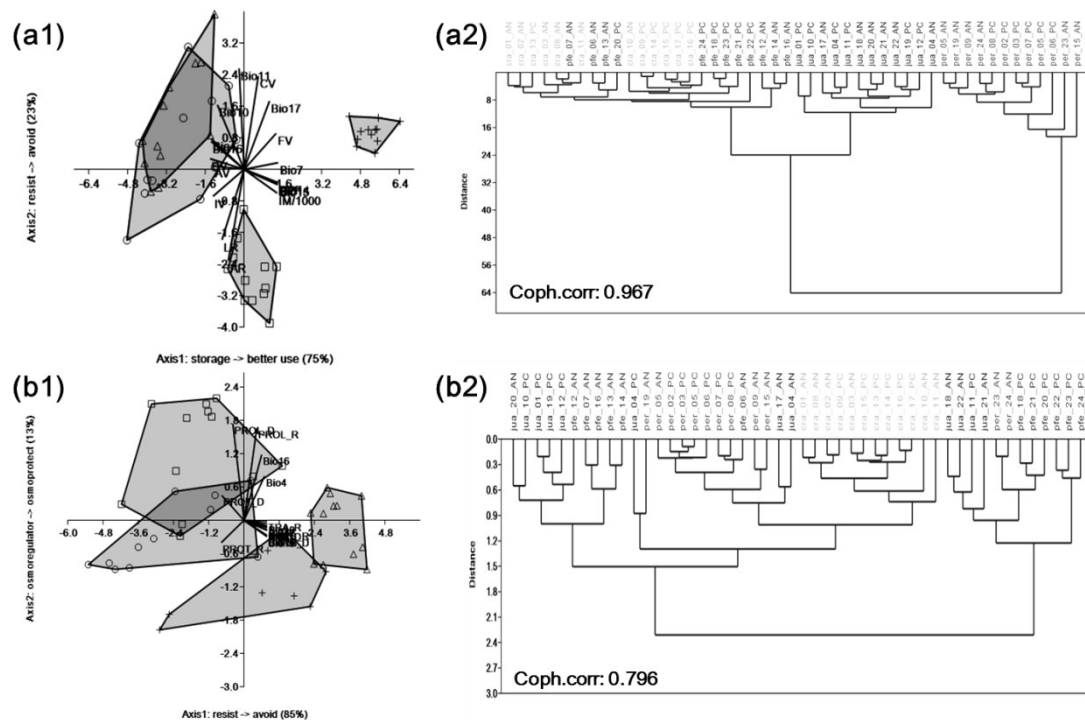


Figura 4: Análise de componentes principais (PCA) e de agrupamento (Cluster) para os caracteres anatômicos da madeira e fisiológico foliares de quatro espécies arbóreas de Florestas Tropicais Secas (FTS), em relação a 6 variáveis ambientais de temperatura e precipitação na Unidade de Conservação Monumento Natural Grota do Angico, municípios de Canindé do São Francisco e Poço Redondo (**L1**) e do Fragmento de Floresta Tropical Seca, município de Porto da Folha (**L2**). **(a1):** PCA (sob matriz de correlação entre os grupos) entre os caracteres anatômicos da madeira e as 6 variáveis ambientais de temperatura e precipitação; **(a2):** Cluster (em grupos pareados sob a distância de Manhattan) entre os caracteres anatômicos da madeira e as 6 variáveis ambientais de temperatura e precipitação; **(b1):** PCA (sob matriz de correlação entre os grupos) entre os caracteres fisiológico foliares e as 6 variáveis ambientais de temperatura e precipitação; **(b2):** Cluster (em grupos pareados sob a distância de Manhattan) entre os caracteres fisiológico foliares e as 6 variáveis ambientais de temperatura e precipitação; +: *A.pyrifolium*; □: *Z. joazeiro*; Δ: *T. aurea*; ○: *L. ferrea* **Coph.corr:** coeficiente de correlação cofonético.

Para os dados anatômicos da madeira ponderados sobre as variáveis ambientais pela PCA foi possível observar uma explicação de 98% dos valores nos dois primeiros eixos, onde o eixo 1, de acúmulo – melhor uso, elucidou 75% dos dados e o eixo 2, de resistência – evasão, explicou 23% dos valores (Fig 4a1, Tabela 4). Em relação aos dados fisiológicos foliares submetidos à PCA observou-se uma explicação também de 98% dos valores nos dois eixos iniciais, no entanto, o eixo 1, de resistência – evasão, respondeu 85% dos dados, enquanto que o eixo 2, de osmorregulador – osmoprotetor, contribuiu com 13% da explicação dos valores (Fig 4b1, Tabela 4).

Tabela 4: Valores ponderados por análise de componentes principais (PCA) para dados anatômicos da madeira e fisiológicos foliares de quatro espécies arbóreas de Florestas Tropicais Secas (FTS) em relação às variáveis ambientais do Nordeste brasileiro. **Dados anatômicos da madeira: (PC1):** eixo 1, de acúmulo – melhor uso; **(PC2):** eixo 2, de resistência – evasão. **Dados fisiológicos foliares: (PC1):** eixo 1, de resistência – evasão; **(PC2):** eixo 2, de osmorregulador – osmoprotetor.

Anatomical data of wood			Physiological data of leaves		
	PC1 (75%)	PC2 (23%)		PC1 (85%)	PC2 (13%)
FV	0.242	0.167	TRA_R	0.269	-0.062
FR	0.244	-0.067	TRA_D	0.268	-0.004
DV	-0.256	0.049	CARB_R	0.268	-0.098
CV	0.107	0.431	CARB_D	0.267	-0.057
AV	-0.234	0.016	PROT_R	-0.259	0.154
AR	-0.118	-0.423	PROT_D	-0.265	-0.138
LR	-0.166	-0.326	PROL_R	-0.129	0.594
CF	0.255	-0.068	PROL_D	0.150	0.569
EPF	0.255	-0.061			
ELF	0.255	-0.065			
IV	-0.234	-0.125			
IM	0.250	-0.110			

As análises de agrupamento (Cluster) revelaram níveis significativos de organização entre os grupos, tanto do ponto de vista anatômico da madeira (Fig 4a2), com 0.967, quanto do fisiológico foliar (Fig 4b2) com 0.796. No que diz respeito aos caracteres anatômicos houve uma distinção completa entre os indivíduos de *A. pyrifolium* e *Z. joazeiro* em relação aos demais indivíduos de *T. aurea* e *L. ferrea*, que por sua vez, apesar de em sua maioria aparecerem separados, apresentaram alguns indivíduos mesclados no agrupamento entre os dois táxons (Fig 4a2). Para os dados fisiológicos foliares a análise de Cluster revelou a distinção completa apenas de *T. aurea* em relação aos demais grupos, que se dividiram principalmente em três blocos mesclados com representantes de *A. pyrifolium*, *Z. joazeiro* e *L. ferrea* (Fig 4b2).

GLM's e correlações: a influência significativa das camadas ambientais sobre os dados biológicos

No geral, para *A. pyrifolium* as GLM's mostraram oito valores anatômicos Bio4, dez à Bio7, dois à Bio16, seis valores fisiológicos ligados à Bio4 e seis à Bio7 (Tabela 5). Em relação ao *Z. joazeiro* as GLM's mostraram relações significativas entre seis dados anatômicos e a Bio7, e cinco valores anatômicos ligados à Bio16. No que concerne aos dados fisiológicos foliares de *Z. joazeiro* as GLM's elucidaram relações significativas entre cinco valores, os quais todos estão ligados à Bio16 (Tabela 5).

Para a *T. aurea* as GLM's revelaram relações significativas entre nove dados anatômicos e variáveis ligadas à temperatura, sendo três à Bio4 e seis à Bio11, oito dados

anatômicos ligados à Bio17, e cinco dados fisiológicos também ligados à Bio17 (Tabela 5). No que diz respeito a *L. ferrea* as GLM's revelaram relações significativas entre sete dados anatômicos e a Bio7, e 15 ligados à Bio15 e sete à Bio16. Quanto aos dados fisiológicos de *L. ferrea* as GLM's mostraram relações significativas entre sete dados e a Bio7, sete valores ligados à Bio15 e sete à Bio16 (Tabela 5).

Tabela 5: Modelos lineares generalizados (GLM) entre os dados anatômicos da madeira e fisiológicos foliares de quatro espécies arbóreas de Florestas Tropicais Secas (FTS) e variáveis ambientais do Nordeste brasileiro. * = valores significativos a $p < 0.05$.

	<i>Aspidosperma pyrifolium</i>			<i>Ziziphus joazeiro</i>			<i>Tabebuia aurea</i>			<i>Libidibia ferrea</i>		
	Bio4	Bio7	Bio16	Bio4	Bio7	Bio16	Bio4	Bio11	Bio17	Bio7	Bio15	Bio16
FV	0.01*	0.06	0.51	0.45	0.19	0.13	0.01*	0.01*	0.01*	0.01*	0.01*	0.01*
FR	0.12	0.01*	0.02*	0.61	0.01*	0.01*	0.01*	0.01*	0.01*	0.01*	0.01*	0.07
DV	0.08	0.14	0.01*	0.40	0.01*	0.35	0.08	0.01*	0.01*	0.01*	0.01*	0.06
CV	0.01*	0.01*	0.84	0.06	0.91	0.49	0.09	0.01*	0.01*	0.01*	0.01*	0.01*
AV	0.01*	0.01*	0.41	0.06	0.94	0.06	0.07	0.01*	0.09	0.07	0.73	0.47
AR	0.08	0.01*	0.07	0.07	0.51	0.18	0.20	0.11	0.07	0.10	0.07	0.01*
LR	0.06	0.01*	0.14	0.38	0.60	0.67	0.41	0.29	0.51	0.06	0.25	0.70
CF	0.01*	0.01*	0.10	0.32	0.01*	0.01*	0.09	0.07	0.01*	0.01*	0.01*	0.01*
EPF	0.01*	0.01*	0.07	0.33	0.01*	0.01*	0.06	0.05	0.01*	0.01*	0.01*	0.01*
ELF	0.01*	0.01*	0.08	0.33	0.01*	0.01*	0.07	0.06	0.01*	0.01*	0.01*	0.01*
IV	0.01*	0.01*	0.09	0.10	0.19	0.06	0.01*	0.01*	0.01*	0.06	0.41	0.24
IM	0.01*	0.01*	0.09	0.22	0.01*	0.01*	0.81	0.73	0.61	0.18	0.01*	0.01*
TRA_R	0.01*	0.01*	0.07	0.33	0.47	0.01*	0.07	0.37	0.01*	0.01*	0.01*	0.01*
TRA_D	0.01*	0.01*	0.11	0.36	0.55	0.01*	0.15	0.52	0.02*	0.01*	0.01*	0.01*
CARB_R	0.01*	0.01*	0.08	0.31	0.45	0.01*	0.11	0.47	0.01*	0.01*	0.01*	0.01*
CARB_D	0.01*	0.01*	0.08	0.32	0.33	0.01*	0.10	0.42	0.01*	0.01*	0.01*	0.01*
PROT_R	0.78	0.15	0.06	0.07	0.20	0.11	0.20	0.41	0.08	0.07	0.29	0.21
PROT_D	0.11	0.71	0.29	0.67	0.50	0.11	0.18	0.11	0.12	0.01*	0.01*	0.01*
PROL_R	0.01*	0.01*	0.11	0.08	0.12	0.08	0.07	0.88	0.10	0.01*	0.01*	0.01*
PROL_D	0.01*	0.01*	0.05	0.75	0.11	0.01*	0.15	0.29	0.01*	0.01*	0.01*	0.01*

Em relação aos caracteres anatômicos é possível observar r significativas entre os elementos de condução de água (vasos), armazenamento de substâncias (parênquima) e sustentação (fibras) da madeira das quatro espécies e as variáveis ambientais nos locais de estudo. As r de maior relevância em *A. pyrifolium*, mostraram a influência da Bio4 na frequência de vasos (+84%) (Fig 5a1), da Bio7 na frequência de raios (+96%) (Fig 5a2) e no comprimento das fibras (+95%) (Fig 5a3), além da Bio16 no diâmetro dos vasos (+91%) (Fig 5a1). Em *Z. joazeiro* as correlações mais relevantes mostraram a relação da Bio7 com a frequência de raios e comprimento de fibras (+81%) (Fig 5b2 e 5b3), além da Bio16 com a frequência de raios (-93%) (Fig 5b2), e a espessura da parede das fibras (-87%) (Fig 5b3). Para *T. aurea* as relações significativas de maior relevância foram da Bio4 com a frequência de vasos (+70%) (Fig 5c1), Bio11 com a área dos vasos (-72%) (Fig 5c1), além da Bio17 com a frequência de vasos (+86%) (Fig 5c1) e a espessura da parede das fibras (+76%) (Fig 5c3). Já em *L. ferrea* as r mais relevantes foram da Bio7 com a frequência de vasos (+85%) (Fig 5d1) e raios (+94%) (Fig 5d2), da Bio16 com o comprimento dos vasos (-90%) (Fig 5d1) e

altura dos raios (+77%) (Fig 5d2), além da Bio15 com o comprimento das fibras (+99%) (Fig 5d3) e diâmetro dos vasos (-80%) (Fig 5d1).

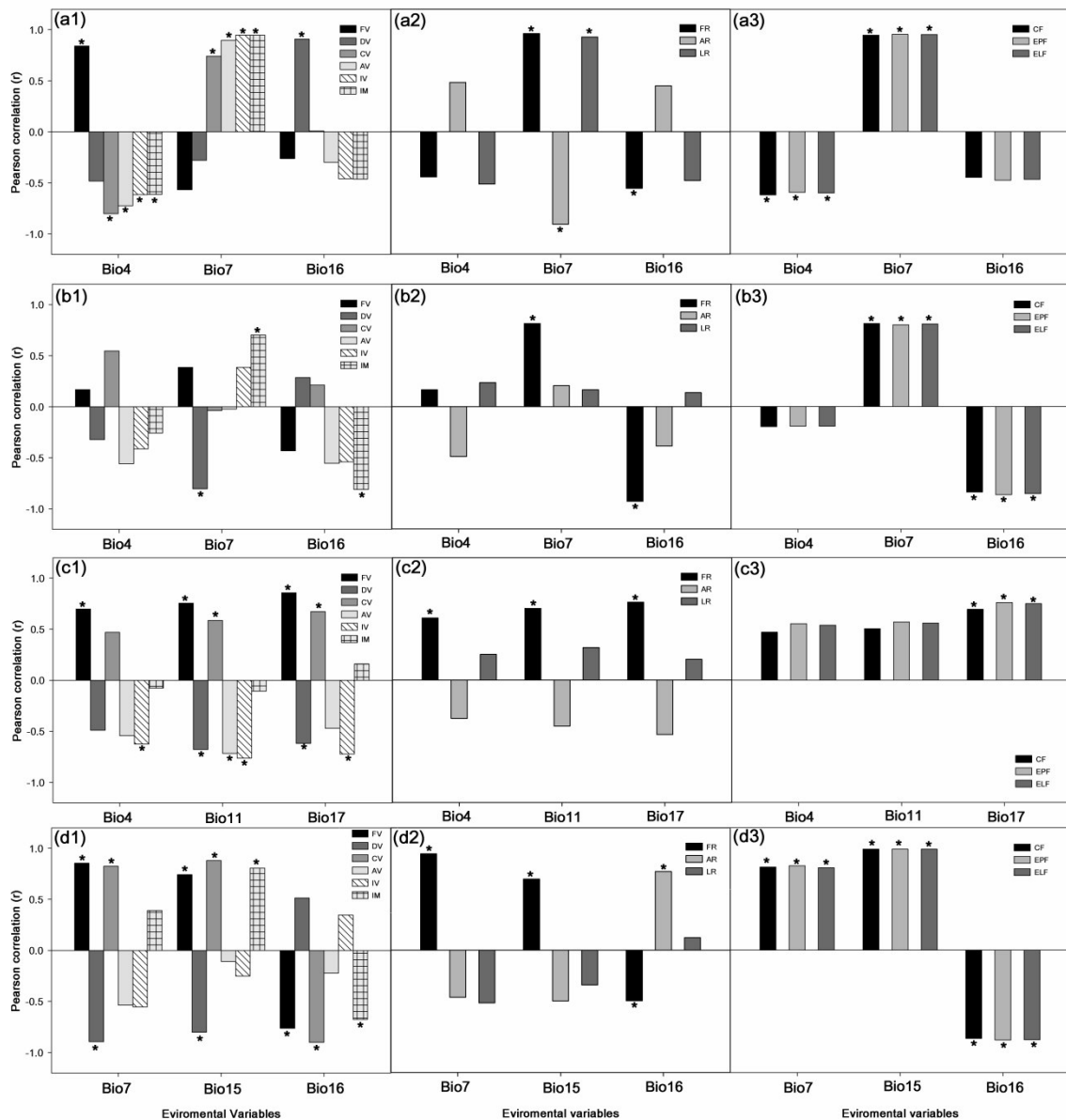


Figura.5: Análise de correlações de Pearson para os caracteres anatômicos da madeira de quatro espécies arbóreas de Florestas Tropicais Secas (FTS), em relação a 6 variáveis ambientais de temperatura e precipitação na Unidade de Conservação Monumento Natural Grota do Angico, municípios de Canindé do São Francisco e Poço Redondo e do Fragmento de Floresta Tropical Seca, município de Porto da Folha. **(a):** valores de correlação entre as variáveis ambientais e os elementos anatômicos de *A.pyrifolium*; **(b):** valores de correlação entre as variáveis ambientais e os elementos anatômicos de *Z. joazeiro*; **(c):** valores de correlação entre as variáveis ambientais e os elementos anatômicos de *T. aurea*; **(d):** valores de correlação entre as variáveis ambientais e os elementos anatômicos de *L. ferrea*; **(1):** elementos anatômicos ligados à condução de água na madeira; **(2):** elementos anatômicos ligados ao armazenamento de substâncias na madeira; **(3):** elementos anatômicos ligados à sustentação da madeira; * = valores com relação significativa a $p < 0.05$.

Em relação aos dados fisiológicos foliares, para *A. pyrifolium* houve correlação significativa entre três dos quatro dados avaliados e Bio4, são eles o teor relativo de água (TRA), carboidratos (CARB) e prolina (PROL), todos no período chuvoso e seco (R e D), sendo que todos com relação inversa de até 76% (Fig 6a). Houve correlação significativa também entre três dos quatro dados avaliados (TRA, CARB, PROL) e a Bio7, sendo que todos apresentaram relação direta com a variável de até 86% para TRA (R e D), de até 86% para CARB (R e D) e de até 88% para PROL (R e D) (Fig 6a). Não houve relação significativa entre as variáveis fisiológicas foliares de *A. pyrifolium* e a Bio16 (Fig 6a).

Para *Z. joazeiro* houve correlação significativa entre três dos quatro dados fisiológicos foliares e a Bio16, são eles o teor relativo de água (TRA) (R e D), carboidratos (CARB) (R e D) e prolina (PROL_D) (Fig 6b). Todos os valores apresentaram uma relação inversa de até 81% para TRA (R e D), de até 83% para CARB (R e D) e de 94% para PROL (R) (Fig 6b). Não houve relação significativa entre as variáveis fisiológicas foliares de *Z. joazeiro* com a Bio4, e com a Bio7 (Fig 6b).

A *T. aurea* apresentou r significativa os dados fisiológicos foliares e a Bio17, onde os valores de TRA e CARB (R e D) apresentaram relação direta de até 65% e de até 62% respectivamente, e para prolina inversa de 66% (R) (Fig 6c). Não houve relação significativa entre as variáveis fisiológicas foliares de *T. aurea* com a Bio4, e com a Bio11 (Fig 6c).

Todos os dados fisiológicos foliares de *L. ferrea* apresentaram relação direta com a Bio7 de até 72% para o TRA (R e D), de até 69% para o CARB (R e D), de até 76% para a PROL (R e D) e direta de 68% para PROT_D (Fig 6d). Houve correlação significativa também entre todos os dados avaliados (TRA_R e D, CARB_R e D, PROL_R e D, PROT_D) e Bio15, com relação direta de TRA de até 99% (R e D), direta de até 99% para CARB (R e D), direta de até 98% para PROL (R e D) e inversa de 80% para PROT_D (Fig 6d). Da mesma maneira, houve correlação significativa entre a Bio16 e todos os dados avaliados (TRA_R e D, CARB_R e D, PROL_R e D, PROT_D), com relação inversa de até 91% para TRA (R e D), inversa de até 91% para CARB (R e D), inversa de até 92% para PROL (R e D) e direta de 87% para PROT_D (Fig 6d).

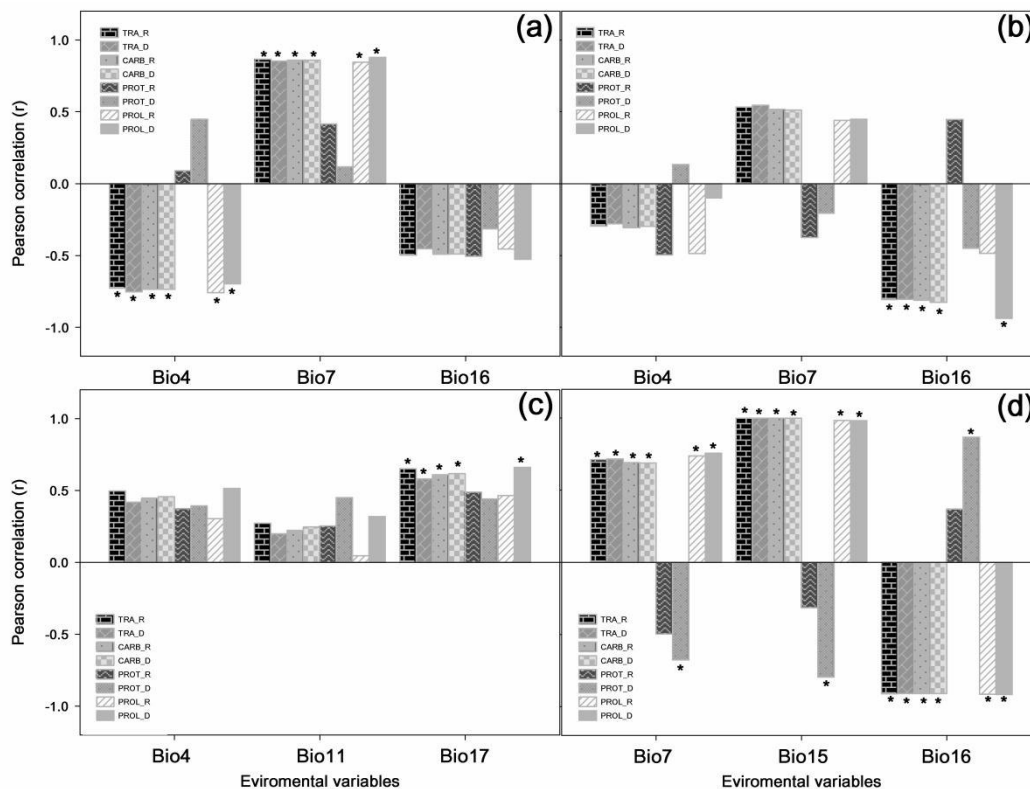


Figura.6: Análise de correlações de Pearson para os caracteres fisiológicos foliares de quatro espécies arbóreas de Florestas Tropicais Secas (FTS), em relação a 6 variáveis ambientais de temperatura e precipitação na Unidade de Conservação Monumento Natural Grota do Angico, municípios de Canindé do São Francisco e Poço Redondo e do Fragmento de Floresta Tropical Seca, município de Porto da Folha. **(a):** valores de correlação entre as variáveis ambientais e os dados fisiológicos foliares de *A.pyrifolium*; **(b):** valores de correlação entre as variáveis ambientais e os dados fisiológicos foliares de *Z. joazeiro*; **(c):** valores de correlação entre as variáveis ambientais e os dados fisiológicos foliares de *T. aurea*; **(d):** valores de correlação entre as variáveis ambientais e os dados fisiológicos foliares de *L. férrea*; * = valores com relação significativa a $p < 0.05$.

Discussão

O presente estudo lançou a hipótese de que espécies arbóreas de FTS, e seus traços funcionais, sofrem influências diretas das condições climáticas locais, e frente ao aquecimento global iminente, têm seu nicho ecológico, suas características anatômicas da madeira e de fisiologia foliar alterados. De modo geral, as características qualitativas da madeira pouco se alteram em função de mudanças ambientais, no entanto, as quantitativas e fisiológicas foliares se ajustam periodicamente às variações no meio, e são utilizadas na avaliação de grupos funcionais (Noshiro et al. 1995; Ribeiro & Barros 2006; Marques et al. 2012; Pineda-García et al. 2015; Campbell et al. 2016). As variações observadas entre as espécies e os locais de estudo mostram a heterogeneidade das FTS, bem como as influências ambientais sobre esta

formação vegetal e reitera a necessidade de seu manejo e conservação (Silva et al. 2003; Silva et al. 2004; Carvalho et al. 2012; Andrade et al. 2015; Souza et al. 2015).

Tais diferenças funcionais foram observadas também quanto aos MNE gerados para cada espécie, que responderam a diferentes variáveis relacionadas à precipitação e temperatura do presente e futuro (2020 e 2080). De modo geral, em função das alterações climáticas globais, houve uma diminuição de seus nichos potenciais, ou deslocamento destes para regiões que atualmente não compõe o domínio de FTS, o que denota modificações na estrutura da comunidade vegetal e consequente perda de biodiversidade (Chapin III et al. 2000; Yi et al. 2014; Rodrigues et al. 2015; Oliver et al. 2015; Yang et al. 2016; Vaz & Nabout 2016; Bertrand et al. 2016). As peculiaridades dos MNE de cada espécie giraram em torno das diferenças na disposição espaço-temporal da variável ambiental. Tais resultados corroboram as previsões de outros modelos gerados para o Brasil, sugerem a alta sensibilidade de FTS às alterações no ambiente, bem como alertam para vulnerabilidade que estas regiões têm às mudanças climáticas globais (Roque et al. 2007; Bonan 2008; Valverde & Marengo 2010; Pan et al. 2011; Marengo et al. 2014).

Os aspectos funcionais ligados à organização dos elementos anatômicos das quatro espécies mostraram ao menos três grupos funcionais distintos entre elas, com destaque para *A. pyrifolium* que apresentou maior segurança hidráulica em relação às demais, principalmente nas estruturas de condução de água da madeira, bem como *T. aurea* e *L. ferrea*, que se destacaram em relação às estruturas de armazenamento (Carlquist 1977; Sperry et al. 2008; McCulloh et al. 2010). Neste sentido, *A. pyrifolium* se enquadrou no grupo funcional de melhor aproveitamento da água, *T. aurea* e *L. ferrea* no grupo funcional de armazenamento e *Z. joazeiro* num grupo intermediário aos anteriores, todos observados a partir dos valores ponderados dos eixo 1 e 2 da PCA (98%), das K-médias e do coeficiente de correlação cofonético (0.967) (McCulloh et al. 2010; Reich 2014; Silva et al. 2014) (Fig. 4, Tabela 4).

A elevada frequência dos elementos de vaso e seu baixo calibre, são características adaptativas comuns a espécies que sobrevivem em ambientes xéricos, como a *A. pyrifolium* avaliada no presente estudo, a qual contrasta com as demais espécies avaliadas, que por sua vez dependem de mecanismos osmóticos de regulação ou de estruturas de armazenamento para sobreviver em condições estressantes de seca (Baas 1982; Wheeler et al. 1989; Baas & Wheeler 1991).

Em relação aos aspectos fisiológicos foliares foi possível destacar também três grupos funcionais distintos, onde *T. aurea* se enquadrou no grupo funcional osmorregulador, *L.*

ferrea e *Z. joazeiro* no grupo de osmoprotetor e *A. pyriforme* num grupo intermediário aos anteriores (Lacerda et al. 2003; Blackman et al. 2014). Estas características fisio-anatômicas denotam estratégias diferentes à sobrevivência em ambientes xéricos, bem como o *trade-off* sofrido pelas espécies para manter seus processos metabólicos em ambientes extremos (Christensen-Dalsgaard et al. 2007; Gleason et al. 2016).

As relações observadas entre os caracteres funcionais anatômicos das quatro espécies e as variáveis climáticas, corroboram a hipótese de que diferentes grupos funcionais respondem de maneira significativa às variações climáticas ambientais, seja sob a eficiência na condução da água, armazenamento ou sustentação da madeira (Wheeler et al. 1989; Heinrich & Banks 2006; Roque et al. 2007; Melo et al. 2013; Gleason et al. 2016; Campbell et al. 2016).

A. pyriforme apresentou a maior parte de suas estruturas anatômicas relacionadas à temperatura, o que é preocupante dada a iminência da elevação desta variável principalmente em regiões secas. Em contrapartida, características fundamentais como a frequência dos vasos, tiveram relação com a precipitação, que tende a diminuir em áreas de FTS e tornar esta espécie vulnerável num futuro próximo (Arnold & Mauseth 1999; Obregón & Marengo 2007; Marengo et al. 2012; Torres & Marengo 2013; Marengo et al. 2014; Santos, Oliveira, et al. 2014). *Z. joazeiro* mostrou relação difusa entre suas estruturas anatômicas, as variáveis climáticas de temperatura e precipitação, com destaque para os elementos de sustentação da madeira, e de modo geral expôs a sua não dependência direta de eventos de chuva, comuns a espécies com adaptações metabólicas e radiculares para sobreviver em ambientes xéricos (Silva et al. 2003; Santos, Oliveira, et al. 2014; Brunner et al. 2015). *T. aurea* apresentou relação significativa com eventos de precipitação no período seco, o que demonstra a necessidade deste para o balanço hídrico de seu tecido xilemático, e sua vulnerabilidade a variação nos ciclos hidrológicos de FTS (Gaiser 2003; Obregón & Marengo 2007; Valverde & Marengo 2010; Asbjornsen et al. 2011; Torres & Marengo 2013; Marengo et al. 2014; Santos, Oliveira, et al. 2014). Já a *L. ferrea* apresentou uma maior relação com eventos de chuva no período mais úmido, ou com variações sazonais na precipitação, o que revela sua adaptação xeromórfica de ajuste das variáveis anatômicas xilemáticas aos eventos de precipitação em FTS (Baas 1982; Wheeler et al. 1989; Baas & Wheeler 1991; Noshiro et al. 1995; Ribeiro & Barros 2006; Silva et al. 2009; da Silva et al. 2011; Binks et al. 2016).

Dentro do contexto de ajustamento osmótico, as relações das quatro espécies seguiram o padrão de FTS, onde os solutos orgânicos e a água nas folhas (TRA) são administrados diante do estresse destes ambientes secos (Morgan 1984; Birdsey & Hom 2000; Chaves Filho &

Stacciarini-Seraphin 2001; Geßler et al. 2005; Ennajeh et al. 2009; Lemos et al. 2011; Akinci & Lösel 2012; Medeiros et al. 2012; Zhang et al. 2012; Santos, Oliveira, et al. 2014; Slama et al. 2015; Zhang, Chao, et al. 2016; Liang et al. 2016). Os carboidratos, prolinas e TRA's responderam às mudanças ambientais nas quatro espécies, e embora tais variáveis mais explicativas tenham sido distintas dentre as espécies, a relação osmorreguladora dos carboidratos (Wang & Stutte 1992; Chaves Filho & Stacciarini-Seraphin 2001; Castañeda-Sucedo et al. 2012; Córdova-Téllez et al. 2012) e osmoprotetora da prolina (Bates 1973; Chen & Dickman 2005; Vendruscolo et al. 2007; Ozden et al. 2009) foi observada em todos os táxons, assim como o balanço de água no tecido epitelial entre o período seco e chuvoso (Bohnert 2000; Hu et al. 2015). As proteínas, no período seco, tiveram relação significativa com as condições climáticas apenas em *L. ferrea*, observadas com as variações nas médias da temperatura anual, precipitação sazonal e no período mais chuvoso, e mostram este soluto como um osmorregulador-chave utilizado por esta espécie para sobreviver em regiões secas (Bohnert 2000; Ennajeh et al. 2009; Slama et al. 2015; Hu et al. 2015).

Por fim, as quatro espécies arbóreas de FTS aqui avaliadas mostraram características anatômicas da madeira e fisiológicas foliares distintas, que as enquadram em diferentes grupos funcionais frente às condições extremas das regiões onde ocorrem. A MNE para estas espécies revelou sua potencial distribuição atual e futura, bem como as influências das variáveis climáticas ligadas a temperatura e precipitação em seus nichos ecológicos. Tais variáveis se mostraram altamente correlacionadas aos traços funcionais anatômicos e fisiológicos dos táxons avaliados, o que ressalta a sensibilidade desta formação florestal às mudanças climáticas e a necessidade do seu uso, manejo e conservação adequados (Zuidema et al. 2013; Reich 2014; Santos, Oliveira, et al. 2014). Pesquisas que se utilizem de ferramentas multidisciplinares são necessárias em função da conservação da biodiversidade, em especial de espécies arbóreas de FTS, bem como para diminuição dos efeitos deletérios gerados pelo aquecimento global.

Observações finais

Os resultados do presente estudo sugerem a MNE de FTS como uma ferramenta viável para avaliação das respostas de espécies arbóreas a ambientes xéricos, e em consonância com a análise de traços funcionais (anatômicos e fisiológicos), mostra-se significativa para diagnósticos das mudanças climáticas globais futuras, visto sua alta correlação com as

modificações funcionais das quatro espécies aqui avaliadas. O estudo também alerta para vulnerabilidade destes táxons às alterações climáticas, o que pode contribuir na tomada de decisão para ações mitigatórias de aquecimento do planeta e degradação das FTS. Enfim, os resultados desta pesquisa podem servir de estímulo e base para o desenvolvimento da MNE, avaliação de traços funcionais e conservação da biodiversidade dos ecossistemas florestais, em escala local e regional.

Referências

- Akıncı, Ş., & Lösel, D.M. 2012. Plant water-stress response mechanisms. *Water Stress*
- Andrade, L.A., Pereira, I.M., Leite, U.T., & Barbosa, M.R.V. 2015. Analyses of the structure of two Caatinga physiognomy in São João do Bonito, Paraíba state. *Cerne* 11: 253–262.
- Arnold, D.H., & Mauseth, J.D. 1999. Effects of environmental factors on development of wood. *American Journal of Botany* 86: 367–371.
- Asbjornsen, H., Goldsmith, G.R., Alvarado-Barrientos, M.S., Rebel, K., Van Osch, F.P., Rietkerk, M., Chen, J., Gotsch, S., Tobon, C., Geissert, D.R., Gomez-Tagle, A., Vache, K., & Dawson, T.E. 2011. Ecohydrological advances and applications in plant-water relations research: a review. *Journal of Plant Ecology* 4: 3–22.
- Baas, P. (Ed.). 1982. *New Perspectives in Wood Anatomy*. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Baas, P., & Wheeler, E.A. 1991. A Survey of the Fossil Record for Dicotyledonous Wood and its Significance for Evolutionary and Ecological Wood Anatomy. *IAWA Journal* 12: 275–318.
- Bates, L.S. 1973. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil* 39: 205–207.
- Bertrand, R., Riofrío-Dillon, G., Lenoir, J., Drapier, J., de Ruffray, P., Gégout, J.-C., & Loreau, M. 2016. Ecological constraints increase the climatic debt in forests. *Nature Communications* 7: 1–10.
- Binks, O., Meir, P., Rowland, L., da Costa, A.C.L., Vasconcelos, S.S., de Oliveira, A.A.R., Ferreira, L., Christoffersen, B., Nardini, A., & Mencuccini, M. 2016. Plasticity in leaf-level water relations of tropical rainforest trees in response to experimental drought. *New Phytologist* 211: 477–488.
- Birdsey, R.A.M.R.A., & Hom, J. 2000. Tree Health and Physiology in a Changing Environment. *Responses of Northern U.S. Forests to Environmental Change* 229–274.
- Blackman, C.J., Gleason, S.M., Chang, Y., Cook, A.M., Laws, C., & Westoby, M. 2014. Leaf hydraulic vulnerability to drought is linked to site water availability across a broad range of species and climates. *Annals of Botany* 114: 435–440.
- Bohnert, H.J. 2000. What makes desiccation tolerable? *Genome biology* 1: 1–4.

- Bomfim, L.F.C., Costa, I.V.G. da, & Benvenuti, S.M.P. 2002. Projeto cadastro da infra-estrutura hídrica do Nordeste. Estado de Sergipe. Diagnóstico do município de Nossa Senhora do Socorro.
- Bonan, G.B. 2008. Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *science* 320: 1444–1449.
- Bradford, M.M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical biochemistry* 72: 248–254.
- Brown, F.B.H. 1919. The Preparation and Treatment of Woods for Microscopic Study. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 46: 1–127.
- Brunner, I., Herzog, C., Dawes, M.A., Arend, M., & Sperisen, C. 2015. How tree roots respond to drought. *Frontiers in Plant Science* 6: 1–16.
- Campbell, G., Rabelo, G.R., & Cunha, M.D. 2016. Ecological significance of wood anatomy of *Alseis pickelii* Pilg. & Schmale (Rubiaceae) in a Tropical Dry Forest. *Acta Botanica Brasilica* 30: 124–130.
- Carlquist, S. 1977. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *American journal of botany*
- Carvalho, E.C.D., de Souza, B.C., & Trovão, D.M. de B.M. 2012. Ecological succession in two remnants of the Caatinga in the semi-arid tropics of Brazil. *Revista Brasileira de Biociências* 10: 13–19.
- Castañeda-Sucedo, M.C., Delgado-Alvarado, A., Córdova-Téllez, L., González-Hernández, V.A., Vázquez-Carrill, M.G., & García-de Los Santos, G. 2012. Changes in carbohydrate concentration in leaves, pods and seeds of dry bean plants under drought stress. *Interciencia* 37: 168–175.
- Chapin III, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., & others. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234–242.
- Chaves Filho, J.T., & Stacciarini-Seraphin, E. 2001. Alteração no potencial osmótico e teor de carboidratos solúveis em plantas jovens de lobeira (*Solanum lycocarpum* St.-Hil.) em resposta ao estresse hídrico. *Revista brasileira de Botânica* 24: 199–204.
- Chen, C., & Dickman, M.B. 2005. Proline suppresses apoptosis in the fungal pathogen *Colletotrichum trifolii*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102: 3459–3464.
- Christensen-Dalsgaard, K.K., Fournier, M., Ennos, A.R., & Barfod, A.S. 2007. Changes in vessel anatomy in response to mechanical loading in six species of tropical trees. *New Phytologist* 176: 610–622.
- Cintra, F.L.D., Souza Filho, G.P., Andrade, H.F., Barreto, M.A.B., Santos, M.L.O., Lopes, A.D., Rocha, J.M., & Melo, J.N.S. 1990. Diagnóstico municipal: relatório de Porto da Folha.
- Córdova-Téllez, L., González-Hernández, V.A., Vázquez-Carrill, M.G., & García-de Los Santos, G. 2012. Changes in carbohydrate concentration in leaves, pods and seeds of dry bean plants under drought stress. *Interciencia* 37: 168–175.

- Corlett, R.T. 2016. The Impacts of Droughts in Tropical Forests. *Trends in Plant Science* 21: 584–593.
- Doboys, M., Gilles, K.A., Hamilton, J.K., Rebers, P.A., & Smith, F. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical Chemistry* 28: 350–356.
- Ennajeh, M., Vadel, A.M., & Khemira, H. 2009. Osmoregulation and osmoprotection in the leaf cells of two olive cultivars subjected to severe water deficit. *Acta Physiologiae Plantarum* 31: 711–721.
- Ferraz, R.C., Mello, A.A., Ferreira, R.A., & Nascimento Prata, A.P. 2013. Levantamento fitossociológico em área de Caatinga no monumento natural Grota do Angico, Sergipe, Brasil. *Revista Caatinga* 26: 89–98.
- Fourcade, Y., Engler, J.O., Rödder, D., & Secondi, J. 2014. Mapping Species Distributions with MAXENT Using a Geographically Biased Sample of Presence Data: A Performance Assessment of Methods for Correcting Sampling Bias (J. F. Valentine, Ed.). *PLoS ONE* 9: 1–13.
- Gaiser, T. 2003. *Global change and regional impacts: water availability and vulnerability of ecosystems and society in the Semiarid Northeast of Brazil*. Springer, Berlin, Alemanha.
- Gandolfi, S., Leitão-Filho, H.F., & Bezerra, C.L.F. 1995. Floristic survey and succession of shrub and tree species of one mesophytic semideciduous forest in the Guarulhos Municipality, SP. *Revista Brasileira de Biologia* 55: 1–18.
- Geßler, A., Duarte, H.M., Franco, A.C., Lüttge, U., de Mattos, E.A., Nahm, M., Rodrigues, P.J.F.P., Scarano, F.R., & Rennenberg, H. 2005. Ecophysiology of selected tree species in different plant communities at the periphery of the Atlantic Forest of SE—Brazil III. Three legume trees in a semi-deciduous dry forest. *Trees* 19: 523–530.
- Gleason, S.M., Westoby, M., Jansen, S., Choat, B., Hacke, U.G., Pratt, R.B., Bhaskar, R., Brodribb, T.J., Bucci, S.J., Cao, K.-F., Cochard, H., Delzon, S., Domec, J.-C., Fan, Z.-X., Feild, T.S., Jacobsen, A.L., Johnson, D.M., Lens, F., Maherali, H., Martínez-Vilalta, J., Mayr, S., McCulloh, K.A., Mencuccini, M., Mitchell, P.J., Morris, H., Nardini, A., Pittermann, J., Plavcová, L., Schreiber, S.G., Sperry, J.S., Wright, I.J., & Zanne, A.E. 2016. Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. *New Phytologist* 209: 123–136.
- Grinnell, J. 1917. The niche-relationships of the California thrasher. 34: 427–433.
- Hampe, A. 2011. Plants on the move: The role of seed dispersal and initial population establishment for climate-driven range expansions. *Acta Oecologica* 37: 666–673.
- Heinrich, I., & Banks, J.C.G. 2006. Variation in phenology, growth, and wood anatomy of *Toona sinensis* and *Toona ciliata* in relation to different environmental conditions. *International Journal of Plant Sciences* 167: 831–841.
- Hu, B., Simon, J., Günthardt-Goerg, M.S., Arend, M., Kuster, T.M., & Rennenberg, H. 2015. Changes in the Dynamics of Foliar N Metabolites in Oak Saplings by Drought and Air Warming Depend on Species and Soil Type (H. Gerós, Ed.). *PLOS ONE* 10: 1–21.
- Huang, D., Haack, R.A., & Zhang, R. 2011. Does Global Warming Increase Establishment Rates of Invasive Alien Species? A Centurial Time Series Analysis (H. Browman, Ed.). *PLoS ONE* 6: 1–5.
- Johansen, D.A. 1940. *Plant Microtechnique*. McGraw-Hill Book Co. Inc.

- Jungles, A.E., Schadeck, R., & Krüger, J.E.B. 2011. *Atlas brasileiro de desastres naturais 1991 a 2010: volume Sergipe*. CEPED UFSC.
- Köppen, W. 1948. *Climatologia*. Fondo de Cultura Económica, México.
- Kwon, T.-S., Li, F., Kim, S.-S., Chun, J.H., & Park, Y.-S. 2016. Modelling Vulnerability and Range Shifts in Ant Communities Responding to Future Global Warming in Temperate Forests (R. Guralnick, Ed.). *PLOS ONE* 11: 1–14.
- Lacerda, C.F. de, Cambraia, J., Oliva, M.A., & Ruiz, H.A. 2003. Osmotic adjustment in roots and leaves of two sorghum genotypes under NaCl stress. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 15: 113–118.
- Lemos, J.M., Vendruscolo, E.C.G., Schuster, I., & dos Santos, M.F. 2011. Physiological and Biochemical Responses of Wheat Subjected to Water Deficit Stress at Different Phenological Stages of Development. *J Agric Sci Technol B* 1: 22–30.
- Lens, F., Luteyn, J.L., Smets, E., & Jansen, S. 2004. Ecological trends in the wood anatomy of Vaccinioideae (Ericaceae s.l.). *Flora* 199: 309–319.
- Liang, C., Meng, Z., Meng, Z., Malik, W., Yan, R., Lwin, K.M., Lin, F., Wang, Y., Sun, G., Zhou, T., Zhu, T., Li, J., Jin, S., Guo, S., & Zhang, R. 2016. GhABF2, a bZIP transcription factor, confers drought and salinity tolerance in cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Scientific Reports* 6: 1–14.
- Marengo, J.A., Chou, S.C., Torres, R.R., Giarolla, A., Alves, L.M., & Lyra, A. 2014. Climate change in central and South America: recent trends, future projections, and impacts on regional agriculture.
- Marengo, J.A., Liebmann, B., Grimm, A.M., Misra, V., Silva Dias, P.L., Cavalcanti, I.F.A., Carvalho, L.M.V., Berbery, E.H., Ambrizzi, T., Vera, C.S., Saulo, A.C., Nogues-Paegle, J., Zipser, E., Seth, A., & Alves, L.M. 2012. Recent developments on the South American monsoon system. *International Journal of Climatology* 32: 1–21.
- Marques, P.A., Callado, C.H., Barros, C.F., & Costa, C.G. 2012. Variação intraespecífica do lenho de *Eugenia uniflora* L. em duas diferentes fitofisionomias do complexo vegetacional atlântico. *Floresta e Ambiente* 19: 483–496.
- McCulloh, K.A., Meinzer, F.C., Sperry, J.S., Lachenbruch, B., Voelker, S.L., Woodruff, D.R., & Domec, J.-C. 2011. Comparative hydraulic architecture of tropical tree species representing a range of successional stages and wood density. *Oecologia* 167: 27–37.
- McCulloh, K., Sperry, J.S., Lachenbruch, B., Meinzer, F.C., Reich, P.B., & Voelker, S. 2010. Moving water well: comparing hydraulic efficiency in twigs and trunks of coniferous, ring-porous, and diffuse-porous saplings from temperate and tropical forests. *New Phytologist* 186: 439–450.
- McDowell, N., Pockman, W.T., Allen, C.D., Breshears, D.D., Cobb, N., Kolb, T., Plaut, J., Sperry, J., West, A., Williams, D.G., & Yepez, E.A. 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist* 178: 719–739.

- Medeiros, D.B., Silva, E.C. da, Santos, H.R.B., Pacheco, C.M., Musser, R. dos S., & Nogueira, R.J.M.C. 2012. Physiological and biochemical responses to drought stress in Barbados cherry. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 24: 181–192.
- Melo, L.E. de L., Silva, C. de J., Urbinati, C.V., Santos, I.S., & Soares, W.F. 2013. Variação anatômica no lenho de *Astronium lecontei* Ducke. *Floresta e Ambiente* 20: 135–142.
- Morgan, J.M. 1984. Osmoregulation and water stress in higher plants. *Annual review of plant physiology* 35: 299–319.
- Noshiro, S., Suzuki, M., & Ohba, H. 1995. Ecological wood anatomy of Nepalese *Rhododendron* (Ericaceae). 1. Interspecific variation. *Journal of Plant Research* 108: 1–9.
- Obregón, G.O., & Marengo, J.A. 2007. Caracterização do clima no Século XX no Brasil: Tendências de chuvas e Temperaturas médias e extremas. *Relatório* 91.
- Oliveira, D.G., Prata, A.P. do N., Souto, L.S., & Ferreira, R.A. 2013. Does the edge effect influence plant community structure in a tropical dry forest? *Revista Árvore* 37: 311–320.
- Oliver, T.H., Isaac, N.J.B., August, T.A., Woodcock, B.A., Roy, D.B., & Bullock, J.M. 2015. Declining resilience of ecosystem functions under biodiversity loss. *Nature Communications* 6: 1–8.
- Ozden, M., Demirel, U., & Kahraman, A. 2009. Effects of proline on antioxidant system in leaves of grapevine (*Vitis vinifera* L.) exposed to oxidative stress by H₂O₂. *Scientia Horticulturae* 119: 163–168.
- 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., Sitch, S., & Hayes, D. 2011. A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. *Science* 333: 988–993.
- Peterson, A.T., & Soberón, J. 2012. Species Distribution Modeling and Ecological Niche Modeling: Getting the Concepts Right. *Natureza & Conservação* 10: 102–107.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P., & Schapire, R.E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231–259.
- Pimentel, C. 2004. A relação da planta com a água. *Seropédica, RJ: Edur* 191.
- Pineda-García, F., Paz, H., & Meinzer, F.C. 2013. Drought resistance in early and late secondary successional species from a tropical dry forest: the interplay between xylem resistance to embolism, sapwood water storage and leaf shedding: Drought resistance of tropical dry forest species. *Plant, Cell & Environment* 36: 405–418.
- Pineda-García, F., Paz, H., Meinzer, F.C., & Angeles, G. 2015. Exploiting water versus tolerating drought: water-use strategies of trees in a secondary successional tropical dry forest (G. Goldstein, Ed.). *Tree Physiology*
- Reich, P.B. 2014. The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: a traits manifesto (H. Cornelissen, Ed.). *Journal of Ecology* 102: 275–301.

- Ribeiro, M.L.R. da C., & Barros, C.F. 2006. Variação intraspecífica do lenho de *Pseudopiptadenia contorta* (DC.) GP Lewis & MP Lima (Leguminosae-Mimosoideae) de populações ocorrentes em dois remanescentes de Floresta Atlântica. *Acta bot. bras* 20: 839–844.
- Rivetti, I., Frascchetti, S., Lionello, P., Zambianchi, E., & Boero, F. 2014. Global Warming and Mass Mortalities of Benthic Invertebrates in the Mediterranean Sea (S. Mazzuca, Ed.). *PLoS ONE* 9: 1–22.
- Rodrigues, P., Silva, J., Eisenlohr, P., & Schaefer, C. 2015. Climate change effects on the geographic distribution of specialist tree species of the Brazilian tropical dry forests. *Brazilian Journal of Biology* 75: 679–684.
- Roque, R.M., Tomazello Filho, M., & Dias, C.T. dos S. 2007. Variações na estrutura da anatomia do lenho de árvores de *Gmelina arborea* Roxb.(Verbenaceae) de clima tropical seco e úmido na Costa Rica Wood anatomical variation of *Gmelina arborea* Roxb.(Verbenaceae) trees from dry and wet tropical climatic in Costa Rica. *Scientia Forestalis* 75: 65–75.
- Santos, M.G., Oliveira, M.T., Figueiredo, K.V., Falcão, H.M., Arruda, E.C.P., Almeida-Cortez, J., Sampaio, E.V.S.B., Ometto, J.P.H.B., 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? *Theoretical and Experimental Plant Physiology* 26: 83–99.
- Santos, G.B., Sousa, I.F., Brito, C.O., Santos, V.S., Barbosa, R.J., & Soares, C. 2014. Estudo bioclimático das regiões litorânea, agreste e semiárida do estado de Sergipe para a avicultura de corte e postura. *Ciência Rural* 44: 123–128.
- SEMARH, S. de E. do M.A. e R.H. 2016. Plano de Manejo do Monumento Natural Grota do Angico, Sergipe. *Secretaria de Estado do Meio Ambiente e Recursos Hídricos*.
- Silva, M., & Coelho, R. 2007. RESOLUÇÃO CONAMA nº 392, de 25 de junho de 2007. *Ministério do Meio Ambiente*
- da Silva, L.B., Ribeiro dos Santos, F. de A., Gasson, P., & Cutler, D. 2011. Comparative study of *Mimosa ophthalmocentra* Mart. ex Benth and *Mimosa tenuiflora* (Willd.) Poir. (Fabaceae-Mimosoideae) wood in the caatinga of Northeast Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 25: 301–314.
- Silva, Á.M.L., de Faria Lopes, S., Vitorio, L.A.P., Santiago, R.R., de Mattos, E.A., & de Brito Melo Trovão, D.M. 2014. Plant functional groups of species in semiarid ecosystems in Brazil: wood basic density and SLA as an ecological indicator. *Brazilian Journal of Botany* 37: 229–237.
- Silva, E.C., Nogueira, R.J.M.C., André Dias de Azevedo Neto, J., & others. 2004. Aspectos ecofisiológicos de dez espécies em uma área de caatinga no município de Cabaceiras, Paraíba, Brasil. *Iheringia Série Botânica* 59: 201–205.
- Silva, A.C. da C., Prata, A.P. do N., Souto, L.S., & Mello, A.A. de. 2013. Aspectos de ecologia de paisagem e ameaças à biodiversidade em uma unidade de conservação na Caatinga, em Sergipe.
- Silva, L.B., Ribeiro dos Santos, F. de A., Gasson, P., & Cutler, D. 2009. Wood anatomy and basic density of *Caesalpinia pyramidalis* Tul. (Fabaceae), an endemic species of Northeast Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 23: 436–445.
- Silva, J.M.C., Tabarelli, M., & Leal, I.R. 2003. *Ecologia e conservação da caatinga*.

- Slama, I., Abdelly, C., Bouchereau, A., Flowers, T., & Savoure, A. 2015. Diversity, distribution and roles of osmoprotective compounds accumulated in halophytes under abiotic stress. *Annals of Botany* 115: 433–447.
- Souza, B.I., Menezes, R., & Artigas, R.C. 2015. Efeitos da desertificação na composição de espécies do bioma Caatinga, Paraíba/Brasil. *Investigaciones Geográficas* 45–59.
- Sperry, J.S., Meinzer, F.C., & McCULLOH, K.A. 2008. Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. *Plant, Cell & Environment* 31: 632–645.
- Torres, R.R., & Marengo, J.A. 2013. Uncertainty assessments of climate change projections over South America. *Theoretical and Applied Climatology* 112: 253–272.
- Valverde, M., & Marengo, J. 2010. Mudanças na circulação atmosférica sobre a América do Sul para cenários futuros de clima projetados pelos modelos globais do IPCC AR4. *Revista Brasileira de Meteorologia* 25: 125–145.
- Vaz, Ú.L., & Nabout, J.C. 2016. Using ecological niche models to predict the impact of global climate change on the geographical distribution and productivity of *Euterpe oleracea* Mart. (Arecaceae) in the Amazon. *Acta Botanica Brasilica* 30: 290–295.
- Vendruscolo, E.C.G., Schuster, I., Pileggi, M., Scapim, C.A., Molinari, H.B.C., Marur, C.J., & Vieira, L.G.E. 2007. Stress-induced synthesis of proline confers tolerance to water deficit in transgenic wheat. *Journal of Plant Physiology* 164: 1367–1376.
- Wang, Z., & Stutte, G.W. 1992. The role of carbohydrates in active osmotic adjustment in apple under water stress. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 117: 816–823.
- Warren, D.L., & Seifert, S.N. 2011. Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecological Applications* 21: 335–342.
- Weatherley, P.E. 1950. Studies in the water relations of the cotton plant. *New Phytologist* 49: 81–97.
- Wheeler, E.A., Baas, P., & Gasson, P.E. 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification.
- Yang, Y., Guan, H., Batelaan, O., McVicar, T.R., Long, D., Piao, S., Liang, W., Liu, B., Jin, Z., & Simmons, C.T. 2016. Contrasting responses of water use efficiency to drought across global terrestrial ecosystems. *Scientific Reports* 6: 1–8.
- Yi, C., Wei, S., & Hendrey, G. 2014. Warming climate extends dryness-controlled areas of terrestrial carbon sequestration. *Scientific Reports* 4: 1–6.
- Zanne, A.E., Westoby, M., Falster, D.S., Ackerly, D.D., Loarie, S.R., Arnold, S.E.J., & Coomes, D.A. 2010. Angiosperm wood structure: Global patterns in vessel anatomy and their relation to wood density and potential conductivity. *American Journal of Botany* 97: 207–215.
- Zhang, Z., Chao, M., Wang, S., Bu, J., Tang, J., Li, F., Wang, Q., & Zhang, B. 2016. Proteome quantification of cotton xylem sap suggests the mechanisms of potassium-deficiency-induced changes in plant resistance to environmental stresses. *Scientific Reports* 6: 1–15.

Zhang, Q.-B., Li, Z., Liu, P., & Xiao, S. 2012. On the vulnerability of oasis forest to changing environmental conditions: perspectives from tree rings. *Landscape Ecology* 27: 343–353.

Zhang, W., Yang, G., Mu, D., Li, H., Zang, D., Xu, H., Zou, X., & Wang, Y. 2016. An Ethylene-responsive Factor BpERF11 Negatively Modulates Salt and Osmotic Tolerance in *Betula platyphylla*. *Scientific Reports* 6: 1–13.

Zuidema, P.A., Baker, P.J., Groenendijk, P., Schippers, P., van der Sleen, P., Vlam, M., & Sterck, F. 2013. Tropical forests and global change: filling knowledge gaps. *Trends in Plant Science* 18: 413–419.

Considerações finais

O presente estudo interdisciplinar, de nicho ecológico, de aspectos fisiológicos foliares e da madeira de *A. pyrifolium*, *Z. joazeiro*, *T. aurea* e *L. ferrea* tem importância na ordenação e complementação das informações sobre o estado de preservação das populações dessas espécies em ambos os locais avaliados, contribui para o manejo, uso e conservação, tanto dos táxons, quanto da vegetação de FTS em toda sua região de ocorrência.

Os resultados obtidos dos anéis de crescimento de *A. pyrifolium*, *Z. joazeiro*, *T. aurea* e *L. ferrea*, possibilitaram a construção de cronologias, evidenciando o potencial das espécies para estudos dendroecológicos, com forte sinal comum de crescimento entre todas as amostras, e inédita correlação entre séries cronológicas e eventos de ENOS para FTS no Brasil. Os dados apresentaram também correlação com os registros climáticos de precipitação local e TSA, indicando que o câmbio permanece ativo durante o período chuvoso, e a desativação se dá durante o período seco, mas chuvas torrenciais durante o período seco, também influenciam o câmbio e a formação dos anéis de crescimento. Esses resultados auxiliam o entendimento do ambiente de FTS e reforçam informações contidas nos dados climáticos históricos da região.

Resultados interdisciplinares entre análises de MNE e de traços funcionais (anatômicos e fisiológicos) mostraram que as quatro espécies respondem às alterações climáticas. Que seus nichos reduzem ou se deslocam em função delas. Que os caracteres anato-fisiológicos formam grupos funcionais distintos entre as espécies e que estes grupos têm seus traços funcionais alterados por conta das oscilações no clima. Os resultados são significativos e podem ser utilizados na melhoria de ferramentas de modelagem existentes, bem como ampliados para outras regiões de FTS do Nordeste. Estas análises de caráter interdisciplinar mostraram seu potencial uso na avaliação de mudanças climáticas, no resgate de informações de traços funcionais (anatômicos e fisiológicos), na sua utilização para conservação das espécies e na mitigação dos impactos gerados sobre as FTS.