



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA

JOSÉ ROBERTO VIEIRA ARAGÃO

VARIAÇÕES ESTRUTURAIS, QUÍMICAS E DE CRESCIMENTO DO LENHO DE
ESPÉCIES DISTRIBUÍDAS AO LONGO DE UM GRADIENTE DE VEGETAÇÃO
NEOTROPICAL SAZONAL (FLORESTA SEMPRE-VERDE – SAVANA – FLORESTA
SECA) E SUAS RELAÇÕES COM AS MUDANÇAS CLIMÁTICAS

STRUCTURAL, CHEMICAL AND GROWTH VARIATIONS OF THE WOODY OF
SPECIES DISTRIBUTED ALONG A NEOTROPICAL SEASONAL VEGETATION
GRADIENT (EVERGREEN FOREST – SAVANNAH – DRY FOREST) AND THEIR
RELATIONSHIPS WITH CLIMATE CHANGE

CAMPINAS, 2022

JOSÉ ROBERTO VIEIRA ARAGÃO

VARIAÇÕES ESTRUTURAIS, QUÍMICAS E DE CRESCIMENTO DO LENHO DE ESPÉCIES DISTRIBUÍDAS AO LONGO DE UM GRADIENTE DE VEGETAÇÃO NEOTROPICAL SAZONAL (FLORESTA SEMPRE-VERDE – SAVANA – FLORESTA SECA) E SUAS RELAÇÕES COM AS MUDANÇAS CLIMÁTICAS

STRUCTURAL, CHEMICAL AND GROWTH VARIATIONS OF THE WOODY OF SPECIES DISTRIBUTED ALONG A NEOTROPICAL SEASONAL VEGETATION GRADIENT (EVERGREEN FOREST – SAVANNAH – DRY FOREST) AND THEIR RELATIONSHIPS WITH CLIMATE CHANGE

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas como parte dos requisitos exigidos para obtenção do Título de Doutor em ecologia.

Thesis presented to the Instituto of Biology of the University of Campinas in partial fulfillment of the requirements for the degree of Ph.D in ecology.

Orientador: PETER STOLTENBORG GROENENDYK

ESTE ARQUIVO DIGITAL CORRESPONDE À VERSÃO FINAL DA TESE DEFENDIDA PELO ALUNO JOSÉ ROBERTO VIEIRA ARAGÃO E ORIENTADO PELO PETER STOLTENBORG GROENENDJK

CAMPINAS, 2022

Ficha catalográfica
Universidade Estadual de Campinas
Biblioteca do Instituto de Biologia
Mara Janaina de Oliveira - CRB 8/6972

Ar12v Aragão, José Roberto Vieira, 1991-
Variações estruturais, químicas e de crescimento do lenho de espécies distribuídas ao longo de um gradiente de vegetação neotropical sazonal (floresta sempre verde-savana-floresta seca) e suas relações com as mudanças climáticas / José Roberto Vieira Aragão. – Campinas, SP : [s.n.], 2022.

Orientador: Peter Stoltenborg Groenendyk.
Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Anéis de crescimento (Botânica). 2. Florestas tropicais. 3. Plantas - Efeito da seca. 4. Eficiência do uso da água. 5. Manejo florestal. I. Groenendyk, Peter Stoltenborg, 1984-. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Informações para Biblioteca Digital

Título em outro idioma: Structural, chemical and growth variations of the woody of species distributed along a neotropical seasonal gradient (evergreen forest-savannah-dry forest) and their relationships with climate change

Palavras-chave em inglês:

Tree-rings

Tropical forests

Plants, Effect of drought on

Water efficiency

Forest management

Área de concentração: Aspectos Biológicos de Sustentabilidade e Conservação

Titulação: Doutor em Ecologia

Banca examinadora:

Peter Stoltenborg Groenendyk [Orientador]

Giuliano Maselli Locosselli

Ana Carolina Maioli Campos Barbosa

Rafael Silva Oliveira

Claudio Roberto Anholetto Junior

Data de defesa: 29-04-2022

Programa de Pós-Graduação: Ecologia

Identificação e informações acadêmicas do(a) aluno(a)

- ORCID do autor: <https://orcid.org/0000-0001-8035-9835>

- Currículo Lattes do autor: <http://lattes.cnpq.br/7363508518254030>

Campinas, 29 de abril de 2022.

COMISSÃO EXAMINADORA

Prof.(a). Dr.(a). Peter Stoltenborg Groenendyk

Dr.(a). Giuliano Maselli Locosselli

Dr.(a). Ana Carolina Maioli Campos Barbosa

Dr.(a). Rafael Silva Oliveira

Dr.(a). Claudio Roberto Anholetto Junior

Os membros da Comissão Examinadora acima assinaram a Ata de defesa, que se encontra no processo de vida acadêmica do aluno.

A Ata da defesa com as respectivas assinaturas dos membros encontra-se no SIGA/Sistema de Fluxo de Dissertação/Tese e na Secretaria do Programa de Pós graduação em Ecologia do Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas.

Agradecimentos

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

Agradeço a agência e bolsa de estudos que financiou a realização dessa pesquisa sob o processo nº 2018/24514-7, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP).

Agradeço primeiramente à minha família, minha avó Maria Moreninha e mãe Roseli, por terem sempre me apoiado e direcionado a um caminho prospero de todas as maneiras que puderam; ao meu pai Renares que apesar da distância sempre acreditou no meu potencial e no meu sonho; aos meus irmãos Renares Júnior e Maria Kelly, que descontraíram diversos momentos de tensão e me apoiaram no decorrer do curso; aos 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 aos amigos por todas as risadas e bons momentos que vivemos juntos; aos de longa data, Leomax, Kleyber, José Vilton, Karolyne, Angela, Carlos, Clayane, Ellen, Ana Cláudia, Ítallo, Claudio, Elizamar, Helberson; aos de laboratório, Manolo, Nelson, Luiz, Leif, Bruna, Ricardo, Dema, Cleber, Bruno, Capu, Balu, Lucirene, Rômulo, Mateus, Cido, Victor, Carol, Gabi, João Leal; aos de curso, André, Gabriel, Bianca, Janaína, Ana Laura e Dani; ao Zé Ferreira, Daniel e seu Chagas pela orientação botânica e parceria em campo, ao Sr. Mauro pela disponibilização de sua propriedade rural para a pesquisa, ao Bruno e Profª Francisca pelos auxílios logísticos em excursões de campo no Ceará e Piauí, ao Profº Francisco (Chico Bill) e Bruno Cintra da USP pelo suporte com análises de isótopos, a toda equipe do LAIM-ESALQ-USP (coordenada pelo Profº Mario) pelo apoio em diversas análises e a todos os demais que dividiram parte da caminhada e contribuíram de alguma forma para que o caminho não fosse tão longo.

Agradeço em especial ao meu orientador, Peter S. Groenendijk, pela oportunidade dada em seu laboratório, 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 pelos momentos de descontração e aprendizado enquanto tomávamos algumas cervejas geladas, os quais sempre farão parte da minha memória.

RESUMO

As florestas tropicais são importantes prestadoras de serviços ecossistêmicos e reguladoras do clima. Dentre elas, as florestas sazonais desempenham um papel-chave como sumidouro sazonal de carbono, modulado por temperatura e precipitação. Apesar disto, pouco se sabe sobre como a variabilidade climática interanual afeta o crescimento e a estrutura do lenho das árvores e como as respostas ao crescimento climático variam entre os gradientes de chuva nessas florestas. Aqui nós avaliamos as mudanças na sensibilidade climática do crescimento de árvores, diversos traços químico-físicos da madeira dentro de classes diamétricas de tamanho (SCI) de 8 cm, bem como construímos projeções de crescimento e rendimento futuro do lenho após ciclos de corte programados ao longo de um gradiente ambiental de tipos de vegetação tropical sazonalmente seca (floresta perene – savana – floresta seca) no Nordeste do Brasil, usando espécies congêneras de dois gêneros neotropicais comuns: *Aspidosperma* e *Handroanthus*. Construímos cronologias de largura de anéis de árvores para cada combinação de espécies × tipo de floresta e exploramos como a variabilidade de crescimento se correlacionava com fatores climáticos locais (precipitação, temperatura) e globais (El Niño Oscilação Sul - ENOS). Também avaliamos como a sensibilidade do crescimento ao clima e a presença de desvios de crescimento variaram ao longo do gradiente. Através das cronologias calculamos o SCI e quantificamos suas mudanças na iWUE ao longo do tempo, relação com estrutura e química do lenho, além das diferenças entre tipos florestais distintos. Calculamos ainda aspectos referentes ao diâmetro cumulativo, a trajetória de crescimento das árvores ao longo do gradiente e seu rendimento após dois ciclos de corte. Nossos resultados revelam um efeito dominante da precipitação no crescimento das árvores em florestas tropicais sazonalmente secas e sugerem que ao longo do gradiente, as florestas secas são as mais sensíveis ao déficit hídrico. A relação negativa de temperatura e ENSO com o crescimento foram semelhantes entre os locais, no entanto, desvios negativos de crescimento foram observados principalmente nas espécies de floresta seca. Em contrapartida, temperatura e ENSO influenciaram positivamente a iWUE, que aumentou ao longo do tempo em todas as florestas sazonais, independentemente do tipo florestal e não gerou efeitos sobre o crescimento. Na floresta seca, a variação na iWUE de *A. multiflorum* teve relação significativa com a frequência dos elementos de vaso no xilema e a concentração de Fe, S e K/Ca, mostrando a importância da utilização de mais de uma estratégia para suportar o estresse hídrico em florestas secas. Neste sentido, as espécies de matas secas foram as que apresentaram menor crescimento em relação às suas congêneras de outros tipos florestais, com limites de extração distintos entre as espécies congêneras de *Aspidosperma* e *Handroanthus*. Apenas *A. castroanum* (floresta perene), apresentou rendimento próximo ao considerável sustentável (~80%), enquanto as demais espécies tiveram um rendimento médio baixo, entre 10-30%. Esses resultados destacam a importância de entender a sensibilidade climática de diferentes florestas tropicais. Compreender o impacto da escassez hídrica na produtividade de florestas sazonais e suas estratégias para suportá-la podem auxiliar no entendimento do ciclo de carbono futuro e servir de base para medidas de mitigação das mudanças no clima. Estas diferenças mostram que o tipo de manejo florestal deve atender às variações socioambientais ao longo de gradientes florestais e que as matas secas são as que mais demoram a se recuperar após o manejo. Esse entendimento é fundamental para prever a dinâmica do carbono em regiões tropicais, e diferenças de sensibilidade devem ser consideradas ao priorizar medidas de conservação de florestas tópicas sazonalmente secas.

ABSTRACT

Tropical forests are important providers of ecosystem services and climate regulators. Among them, seasonal forests play a key role as a seasonal carbon sink, modulated by temperature and precipitation. Despite this, little is known about how interannual climate variability affects tree growth and wood structure and how climate growth responses vary across rainfall gradients in these forests. Here we evaluated changes in climate sensitivity of tree growth, various chemical-physical wood traits within 8 cm diameter size classes (SCI), as well as constructed projections of future wood growth and yield after programmed cutting cycles along an environmental gradient of seasonally dry tropical vegetation types (evergreen forest – savannah – dry forest) in Northeast Brazil, using congeneric species from two common Neotropical genera: *Aspidosperma* and *Handroanthus*. We constructed tree ring width chronologies for each combination of species × forest type and explored how growth variability correlated with local (precipitation, temperature) and global (El Niño Southern Oscillation - ENSO) climatic factors. We also evaluated how the sensitivity of growth to climate and the presence of growth deviations varied along the gradient. Through the chronologies we calculated the SCI and quantified its changes in the iWUE over time, relationship with wood structure and chemistry, in addition to the differences between different forest types. We also calculated aspects related to the cumulative diameter, the growth trajectory of the trees along the gradient and their yield after two cutting cycles. Our results reveal a dominant effect of precipitation on tree growth in seasonally dry tropical forests and suggest that along the gradient, dry forests are the most sensitive to water deficit. The negative relationship of temperature and ENSO with growth were similar between sites, however, negative growth deviations were observed mainly in dry forest species. In contrast, temperature and ENSO positively influenced iWUE, which increased over time in all seasonal forests, regardless of forest type, and had no effect on growth. In the dry forest, the variation in the iWUE of *A. multiflorum* was significantly related to the frequency of vessel elements in the xylem and the concentration of Fe, S and K/Ca, showing the importance of using more than one strategy to withstand stress. water in dry forests. In this sense, the dry forest species showed the lowest growth in relation to their congeners of other forest types, with different extraction limits between the congeners of *Aspidosperma* and *Handroanthus*. Only *A. castroanum* (evergreen forest) presented a yield close to considerable sustainable (~80%), while the other species had a low average yield, between 10-30%. These results highlight the importance of understanding the climate sensitivity of different tropical forests. Understanding the impact of water scarcity on the productivity of seasonal forests and their strategies to support it can help to understand the future carbon cycle and serve as a basis for measures to mitigate climate change. These differences show that the type of forest management must take into account the socio-environmental variations along forest gradients and that dry forests are the ones that take the longest to recover after management. This understanding is critical to predicting carbon dynamics in tropical regions, and differences in sensitivity must be considered when prioritizing conservation measures for seasonally dry tropical forests.

Sumário

Introdução geral	9
Objetivo geral	18
Prefácio.....	19
Referências	20
Capítulo 1: As relações clima-crescimento de espécies arbóreas congenéricas variam ao longo de um gradiente de vegetação tropical no Brasil	36
Introdução.....	37
Material e métodos	39
Resultados	47
Discussão.....	57
Conclusões	61
Agradecimentos.....	62
Referências	63
Apêndice.....	75
Capítulo 2: Efeitos de gradientes ambientais na eficiência do uso da água de florestas tropicais sazonais: uma abordagem multi-proxy sobre traços funcionais de madeira	90
Introdução.....	92
Material e métodos	95
Resultados	100
Discussão.....	107
Conclusões	114
Agradecimentos.....	115
Referências	115
Apêndice.....	127
Capítulo 3: Modelos de crescimento de espécies arbóreas congenéricas de <i>Aspidosperma</i> e <i>Handroanthus</i> para auxiliar o manejo de florestas tropicais ao longo de um gradiente de florestas tropicais sazonais	129
Introdução.....	130
Material e métodos	132
Resultados	137
Discussão.....	146
Conclusões	152
Agradecimentos.....	153
Referências	154
Conclusões gerais	163
Referências.....	165

Introdução Geral

A importância das florestas tropicais e as pressões sofridas por esta vegetação

Os ecossistemas florestais são essenciais para a vida no planeta já que removem cerca de 30% das emissões antropogênicas de gases do efeito estufa e, através da transpiração, contribuem em até 40% para a precipitação atmosférica (Guerrieri et al., 2019). Dentre eles, as florestas tropicais possuem grande importância pois prestam inúmeros serviços ecossistêmicos, como o sequestro de carbono (Houghton et al., 2015; Le Quéré et al., 2018) e a manutenção dos recursos hídricos (Ellis et al., 2012). Apesar de cobrir apenas 12% de todo o território global, as florestas tropicais mantêm uma alta diversidade de espécies e modulam a temperatura do planeta (Brandon, 2014). Isto ocorre pois elas contribuem com cerca de 50% da produtividade primária e 30% da drenagem de carbono global em ecossistemas terrestres (Pan et al., 2011), além de participarem da manutenção do equilíbrio dos ciclos biogeoquímicos e hidrológicos das regiões onde ocorrem (Wright, 2010).

Esta vegetação também é responsável pelo fornecimento de alimento, água limpa, combustível e madeira para milhões de pessoas, que dependem destes recursos para sua subsistência (Brandon, 2014). Dentre os serviços hídricos prestados, estes ecossistemas são responsáveis por garantir a manutenção de atividades agrícolas, industriais e de geração de energia (Ojea e Martin-Ortega, 2015). Seu manejo sustentável (Akita and Ohe, 2021; Sasaki et al., 2016), conservação e restauração garantirá a manutenção da prestação destes serviços e serão essenciais no processo de mitigação dos efeitos negativos das mudanças climáticas (Chazdon, 2019).

Embora as florestas tropicais sejam de extrema importância, o avanço de atividades humanas têm comprometido sua manutenção e reduzido drasticamente sua ocorrência (Edwards et al., 2019). Levantamentos recentes mostram que o desmatamento das últimas décadas provocou uma redução anual na densidade de carbono florestal equivalente ao dobro do que é armazenado pelo crescimento de florestas tropicais (Baccini et al., 2017). Em outras palavras, a vegetação tropical está passando por uma transição de dreno para fonte de emissões de carbono devido a processos de desmatamento (Baccini et al., 2017; Hubau et al., 2020). As principais atividades responsáveis por este cenário são a extração florestal insustentável, mudanças no uso da terra quanto a implantação de sistemas agrícolas e monoculturas, além da caça excessiva de espécies silvestres (Edwards et al., 2019). Essas mudanças de uso da terra tem gerado impactos diretos sobre as florestas tropicais, que cada vez mais têm se tornado matas

secundárias de menor biodiversidade (Ngo Bieng et al., 2021). A vegetação nativa reduz de 30 a 41% das espécies arbóreas quando passa por processos de degradação, que contribuem diretamente para extinção local (Alroy, 2017).

A redução da vegetação pode comprometer a prestação de serviços ecossistêmicos, dada sua forte relação com a diversidade de espécies em regiões tropicais (Brockerhoff et al., 2017; Steur et al., 2020). A redução de até 10% na biodiversidade destas florestas pode acarretar uma perda de 3% de sua produtividade, gerando danos em cadeia sobre os serviços ecossistêmicos prestados por elas (Liang et al., 2016). A perda diversidade de espécies pode reduzir também a estabilidade e produtividade florestal em condições extremas, como as secas previstas com o avanço das mudanças climáticas (Schnabel et al., 2019). Esta relação é explicada pela diversidade de estratégias hidráulicas das árvores que atenuam as mudanças no fluxo de carbono florestal durante os períodos de seca (Schnabel et al., 2021). Neste sentido, florestas mais diversas possuem espécies com características distintas no balanço hídrico que garantem maior resiliência diante de eventos extremos de déficit hídrico (Schnabel et al., 2021, 2019).

Além das pressões antropogênicas, as árvores tropicais sofrem com variações no clima, principalmente em temperatura máxima e precipitação local anual, que interferem sobre seu crescimento e alocação de carbono (Schippers et al., 2015). O sequestro de carbono a longo prazo depende diretamente de sua alocação no lenho das árvores e, dada a sua sensibilidade ao clima, está sujeito aos efeitos do aquecimento global (Piao et al., 2020). Além disto, a relação entre o aumento da temperatura global e a diminuição significativa na longevidade das árvores tropicais e pode interferir diretamente no sumidouros de carbono terrestres (Locosselli et al., 2020). A competição entre espécies também exerce papel importante sobre o crescimento destas florestas e tende a reduzi-lo de acordo com o aumento na biodiversidade arbórea por área (Rozendaal et al., 2020). Esta redução pode ocorrer ainda pela ocorrência de queimadas e eventos de herbivoria, que modulam a cobertura arbórea ao longo da vegetação e variam de acordo com a sazonalidade climática (Staal et al., 2018).

As florestas tropicais da América

Em geral, as florestas tropicais maduras da América latina possuem elevado potencial de sequestro de carbono acima do solo (Phillips e Brien, 2017), enquanto florestas secundárias apresentam regeneração natural de baixo custo e com capacidade de mitigar emissões de carbono por mudanças de uso da terra (Chazdon et al., 2016). Florestas secundárias são capazes

de recuperar cerca de 80% de sua riqueza de espécies e 78% de seu crescimento em aproximadamente 20 anos (Poorter et al., 2021; Rozendaal et al., 2019). Tais características podem ser aproveitadas em esforços de restauração florestal e políticas de desenvolvimento sustentável que garantam a manutenção destas matas para as próximas gerações (Poorter et al., 2021). Embora essa perspectiva seja animadora, o potencial das florestas tropicais mitigarem as mudanças no clima têm reduzido com o tempo em função, principalmente, do aumento de pressões como pragas, fogo, distúrbios antropogênicos e eventos extremos de seca (Anderegg et al., 2020a).

As variações no acúmulo de carbono desta vegetação, especialmente na América do Sul, servirão de termômetro para previsões futuras de estoque de carbono diante da iminente crise climática (Pennisi, 2020). O aumento na temperatura previsto em 2°C levará, aproximadamente, 71% das florestas tropicais a atingirem seu limite térmico de funcionamento, aumentando em quatro vezes as perdas de carbono, sendo as florestas sul-americanas as mais afetadas (Pennisi, 2020). Além disto o aquecimento global será responsável por alterações em pelo menos 5-6% dos ecossistemas da América Latina até o final deste século, caso as mudanças no uso da terra não reduzam até 2050 (Boit et al., 2016). A proporção deste impacto pode variar criticamente a depender do uso da terra, que pode amplificar os impactos das mudanças no clima ou mitigar seus efeitos negativos (Boit et al., 2016).

Os gradientes ambientais em florestas tropicais e como entendê-los através com crescimento arbóreo

Tipos distintos de vegetação diferem nas respostas a um mesmo fator ambiental (ex: temperatura ou precipitação) e cada ecossistema florestal tem variações na sensibilidade climática ao longo do tempo (Wu et al., 2015). A alta diversidade de espécies vegetais e as variações nas condições edafoclimáticas também são fatores que tornam estudos em diferentes tipos florestais cada vez mais necessários (Powers et al., 2018). O intervalo de tempo (anual) em que uma forçante climática age sobre a vegetação é outro fator capaz de interferir em seu crescimento e sensibilidade climática futura (Wu et al., 2015). Desta forma, o estudo ao longo de florestas tropicais é fundamental para entender as principais respostas de cada tipo de floresta às variações ambientais e modelar seus impactos diante das mudanças climáticas em curso (Cavaleri et al., 2015).

Os padrões de crescimento possibilitam identificar as pressões ambientais e históricos de perturbação sobre diferentes tipos de floresta (Milodowski et al., 2021). Compreender como essas pressões afetam os traços funcionais da vegetação ao longo dos diversos tipos florestais pode indicar alterações em seu desempenho de acordo com mudanças no clima (Powers et al., 2018). Por exemplo, o aquecimento do planeta tem modificado o crescimento arbóreo ao longo de gradientes ambientais tropicais, tornando as espécies mais sensíveis a mudanças na temperatura e precipitação (Zuidema et al., 2020). Neste sentido, variações no xilema secundário das espécies arbóreas distribuídas ao longo de gradientes de umidade podem, por exemplo, indicar sua especialização em habitats que mantém a biodiversidade em florestas tropicais (Lourenço Junior et al., 2022). Além disto, compreender a relação clima-crescimento de espécies arbóreas possibilita identificar mudanças no desempenho da vegetação de acordo com o tipo florestal, altura e densidade das árvores ao longo de gradientes ambientais (Liang et al., 2019).

As florestas tropicais sazonais e os efeitos severos do clima sobre as árvores

As florestas sazonais e savanas são amplamente distribuídas na região tropical, e adquiriram suas características fitofisionômicas a partir do aumento na aridez da região que teve início no período Eoceno (Pennington et al., 2018). Em todo o globo as terras áridas ocupam aproximadamente 41% da superfície e abrigam cerca de 38% de toda a população global (Hoover et al., 2020). Incertezas sobre sua distribuição real, causadas por incongruências metodológicas, levaram a uma subestimativa da ocorrência e da capacidade de estocar carbono destas regiões (Bastin et al., 2017). Nelas existe uma constante pressão climática, de uso da terra e de espécies invasoras, o que torna seus ecossistemas ecologicamente vulneráveis (Hoover et al., 2020). O aumento das pressões antropogênicas sobre estes ambientes tem reduzido sua resiliência, biodiversidade e elevado seus índices de aridez (Bestelmeyer et al., 2015). De acordo com o Painel Intergovernamental de Mudanças Climáticas, as previsões para estas regiões não são nada animadoras, já que os períodos de seca devem aumentar e a distribuição das chuvas deve ser ainda mais irregular (IPCC, 2014). Com o aumento da aridez, funções vitais para a sobrevivência das florestas (ex: interações micorrízicas e taxa fotossintética) serão prejudicadas, diminuindo sua resiliência à seca (Berdugo et al., 2020).

Os efeitos negativos da seca podem ser potencializados por eventos extremos como o El Niño de 2015, intensificando o déficit hídrico em florestas sazonais (Powers et al., 2020).

Nas últimas duas décadas estes eventos têm apresentado um aumento em variabilidade associada às forçantes antropogênicas sobre mudanças no clima (Liu et al., 2017). Isto tem feito com que as temperaturas no Pacífico equatorial tenham aumentado gradativamente nas últimas duas décadas e elevado a variabilidade de eventos El Niño recentemente (Liu et al., 2017). Com estes aumentos são esperados impactos diretos ou indiretos sobre a vegetação tropical, como a redução no crescimento presente e futuro, o que afeta diretamente os serviços ecossistêmicos prestados por ela (Ahlstrom et al., 2015). Seus efeitos variam de acordo com a sensibilidade dos diferentes tipos florestais e tendem a ser agravados com o avanço das mudanças no clima (Ahlstrom et al., 2015; Frank et al., 2015). À medida que estes eventos se tornam mais intensos e frequentes, a funcionalidade ecológica e o ganho em biomassa da vegetação reduzem, assim como as taxas de mortalidade arbórea aumentam (González-M. et al., 2021). Os efeitos negativos do déficit hídrico em matas sazonais perduram por mais tempo que em florestais úmidas e o tempo de reestabelecimento das taxas de crescimento é muito maior após uma seca extrema (Anderegg et al., 2015; Angeler e Allen, 2016).

A seca é um dos principais agentes limitadores do crescimento e da distribuição das florestas (Guillemot et al., 2022; Su et al., 2021). A tolerância a ela sofre severa pressão seletiva, especialmente sob as estruturas xilêmáticas do lenho das árvores e é coordenada por estratégias ecológicas que influenciam a ocorrência da vegetação tropical (Guillemot et al., 2022). Tais estratégias podem ser observadas sob estruturas ligadas ao transporte de água nas plantas, que permitem compreender a interação entre os sistemas terrestre e atmosférico, especialmente em locais onde ocorrem eventos climáticos extremos (Anderegg et al., 2019b). Os elementos de vaso no xilema das Angiospermas são células que fazem este transporte da água e operam próximo a seu limite de segurança hidráulica (Choat, 2013). Isto pode provocar mudanças repentinas nos elementos de vaso, acarretando danos ao funcionamento (Fichtler and Worbes, 2012) e a sobrevivência das espécies arbóreas submetidas à seca (Anderegg et al., 2020b, 2019a). Em florestas sazonais, o aumento na mortalidade arbórea (Anderegg et al., 2020b, 2019a), ou redução na produtividade e incremento radial tem sido observado à medida que eventos de déficit hídrico se intensificam (Rodríguez-Zaccaro and Groover, 2019; Stan et al., 2021).

A redução do crescimento das florestas é acompanhado pelo aumento de sua eficiência do uso da água, que tem forte relação com temperaturas elevadas e eventos de seca (Yang et al., 2022). No entanto, o ganho em eficiência é incapaz de mitigar os efeitos negativos do estresse termohídrico enfrentado pela vegetação, já que também sofre limitações pelo déficit

hídrico (Kannenbergh et al., 2021; Yang et al., 2022). Em florestas da China, Europa e América do Norte o aumento do carbono atmosférico ou da seca tem promovido o aumento da eficiência no uso da água pelas árvores, sem ganho em crescimento (Hararuk et al., 2019; Lu et al., 2019; Rezaie et al., 2018). Florestas tropicais também apresentam o mesmo padrão, mostrando que mesmo com o aumento da eficiência no uso da água, as árvores tropicais tem reduzido seu crescimento no últimos anos (Rahman et al., 2019). Já em florestas sazonais, a eficiência do uso da água das espécies tem forte relação com a aridez, o que torna a disponibilidade de água um fator limitante ao crescimento e sequestro de carbono das destas regiões (Adams et al., 2021).

As previsões futuras para as florestas sazonais

O avanço do aquecimento global tem potencializado o estresse hídrico em florestas de todo o planeta, promovendo eventos de seca mais quentes, intensos e frequentes (Touma et al., 2015; Trenberth et al., 2014). Em regiões ambientalmente severas, como a vegetação distribuída ao longo de faixas latitudinais secas, as pressões negativas do clima serão ainda maiores e ocorrerão em larga escala (Anderegg and HilleRisLambers, 2019). Dentre os ecossistemas mais afetados estão as florestas semiáridas, que possuem papel fundamental no ciclo de variabilidade interanual de carbono, contribuindo tão quanto a combinação dos demais ecossistemas tropicais para a ciclagem deste elemento (Piao et al., 2020). Além disto, secas severas podem comprometer o crescimento futuro das florestas sazonais, gerando um efeito legado sobre a vegetação nos anos subsequentes (Kannenbergh et al., 2020).

Modelos recentes mostram que os ecossistemas sazonais do nordeste brasileiro serão altamente sensíveis a estas mudanças, com alternância de resiliência entre os diversos tipos florestais (Li et al., 2018). A localização e dependência da sazonalidade hídrica para sua manutenção tornam estas florestas vulneráveis às mudanças climáticas (Asmerom et al., 2020; Besnard et al., 2021; Frank et al., 2015). Como seus ganhos e perdas de carbono estão intimamente ligados à variabilidade na disponibilidade hídrica, as mudanças climáticas tendem a comprometer também sua ciclagem de carbono (Besnard et al., 2021). No entanto, ainda existem dúvidas sobre variabilidade no crescimento e sumidouro de carbono destas florestas, que contribuem significativamente para manutenção do clima no planeta (Phillips and Lewis, 2014; Wright, 2013).

O manejo e conservação de florestas tropicais sazonais

Uma das saídas para minimizar os efeitos das mudanças no clima é o manejo e conservação adequado das florestas, que garantem a manutenção do sequestro de carbono e da biodiversidade (Palomo et al., 2019; Pennisi, 2020). Acordos climáticos, como o de Paris, foram assinados por inúmeros países em todo o mundo, traçando metas para a redução em 2°C na temperatura global, onde uma das principais ações será transformar sistemas degradados em florestais (Griscom et al., 2017; Kuramochi et al., 2018). Além disto, o texto aprovado prevê reduções na emissão de carbono para os próximos anos, além do reflorestamento de áreas degradadas e a manutenção das florestas nativas como medida mitigatória ao aquecimento global (Rogelj et al., 2019). Os sumidouros florestais de carbono podem ser convertidos em créditos e a tonelada de CO₂ retido pode ser negociada a U\$ 30 (Burtraw and Themann, 2018). Em valores absolutos, as florestas tropicais podem gerar milhões de dólares neste mercado e se tornar a base para construção de uma economia mitigatória sustentável (Jones et al., 2020).

Florestas tropicais em regeneração também podem contribuir para este cálculo e, talvez, sejam a principal alternativa de mitigação das mudanças climáticas caso o modelo de uso da terra não mude (Pugh et al., 2019). Regiões de florestas secas possuem alto potencial de reflorestamento e podem se tornar parte significativa da ciclagem de emissões antropogênicas de carbono (Rohatyn et al., 2021). A rápida regeneração de matas sazonais repõe rapidamente a provisão dos recursos florestais, mantendo serviços ambientais e garantindo a subsistência local das comunidades ao mesmo que atua na mitigação das mudanças no clima (Cortés-Calderón et al., 2021). Desta forma, compreender as variações entre o manejo e estado de conservação de diferentes tipos de florestas sazonais é fundamental para traçar estratégias adequadas de gestão e conservação (Laumonier and Nasi, 2018).

Alternativas de manejo sustentável de florestas tropicais podem reduzir em até 70% o desmatamento ilegal e evitar doenças em comunidades humanas de regiões perturbadas (Jones et al., 2020; Putz et al., 2012). Quando realizado corretamente, o manejo florestal é capaz de garantir o rendimento do recurso madeireiro a longo prazo, permitindo que a vegetação se reestabeleça após ciclos de corte (Schöngart, 2010). A restauração e manejo sustentável de baixa intensidade estão entre as principais estratégias para otimização do sequestro de carbono e manutenção da biodiversidade florestal (Di Sacco et al., 2021). Em baixa intensidade, o manejo florestal pode inclusive garantir a manutenção da biomassa florestal, sequestrando carbono ao longo do tempo e contribuindo para o aumento da biodiversidade local (Hu et al.,

2020; Putz et al., 2012). Embora viável, este tipo de prática não é comum em florestas sazonais, especialmente em regiões áridas onde a população depende diretamente dos recursos florestais para subsistência (Albuquerque et al., 2017; Tabarelli et al., 2017).

Na América Latina, menos de 10% das matas secas permanecem intactas (Pennington et al., 2018), sendo que seu desmatamento aumentou em 88%, dizimando $89,5 \pm 11$ Mha delas nas últimas três décadas (Zalles et al., 2021). Os impactos desta degradação são refletidos no aumento da mortalidade de espécies vegetais (Schulz et al., 2018), prejudicando o balanço dos sumidouros de carbono (Xu et al., 2021), o ciclo hidrológico e suprimento de água da região (Zhang and Wei, 2021). Levantamentos recentes mostram que as matas sazonais brasileiras concentradas no bioma Caatinga possuem apenas 8% de sua área protegida por lei, dos quais apenas 1.3% tem proteção integral (Teixeira et al., 2021). Estes dados mostram o descaso com os acordos internacionais firmados para a proteção destas matas e a vulnerabilidade destas regiões à ações antrópicas (Teixeira et al., 2021).

Como entender as pressões sofridas pela vegetação através do lenho das árvores?

O estudo de anéis de crescimento das árvores é uma ferramenta capaz de auxiliar na compreensão das respostas do crescimento do caule à variabilidade climática ao longo dos anos e de gradientes ambientais (Zuidema and Frank, 2015). Eles permitem analisar as tendências de crescimento em longo prazo, separando-as de padrões associados à idade ou ao tamanho da árvore (Peters et al., 2015). Através deles também é possível indicar reduções significativas de crescimento e maior vulnerabilidade às variações em temperatura e precipitação (Marqués et al., 2022). Além da análise de padrões de crescimento, o estudo da madeira também permite entender a variação em outros atributos como os vasos condutores e isótopos estáveis, que registram sinais climáticos e fisiológicos incidentes sobre as árvores (Hughes et al., 2011).

Análises integradas entre anéis de crescimento e isótopos de carbono, por exemplo, podem auxiliar na compreensão das respostas de florestas tropicais às mudanças globais do clima (Zuidema et al., 2013). A quantificação de carbono armazenado no tronco das árvores já se mostrou um proxy promissor no balanço ecossistêmico de CO₂, com relações diretas com precipitação e temperatura nas florestas ao longo do globo (Yang et al., 2016). No entanto, ainda são escassos dados de variação anual no armazenamento de carbono no tronco, como também de estudos populacionais que representem variações ecossistêmicas regionais (Yang et al., 2016).

O aumento do CO₂ pode interferir na relação clima-crescimento e comprometer o desenvolvimento das árvores em florestas tropicais, reduzindo seu potencial de sequestro de C (Zuidema et al., 2020). Através das análises de isótopos de ¹³C é possível interpretar a dinâmica de mudança metabólica de espécies arbóreas ao longo do tempo e, através de seu sinal ecofisiológico, entender variações paleoclimáticas (Wieloch et al., 2018). As variações isotópicas de carbono revelam ainda mudanças na produtividade florestal, que em alguns casos são imperceptíveis quando observadas apenas as variações nos anéis de crescimento das árvores (Levesque et al., 2019).

Mudanças na estrutura anatômica do xilema secundário de florestas tropicais também podem indicar pressões ambientais sobre as espécies arbóreas (Anderegg and Meinzer, 2015). Quando integradas às análises de anéis de crescimento e isótopos de carbono, as análises anatômicas podem complementar informações sobre a resiliência das espécies às variações no ambiente (Apgaua et al., 2017; Locosselli et al., 2013). Mudanças no arranjo dos elementos de vaso, por exemplo, são sinais adaptativos das espécies às mudanças ambientais (Carlquist, 2012) que modulam o funcionamento de seu lenho próximo ao limite de segurança hidráulica (Choat, 2013). Através dos elementos de vaso é possível compreender também como a fotossíntese é afetada em condições de déficit hídrico severo, já que o calibre destas células modula o embolismo no xilema e processos de falha hidráulica (Anderegg et al., 2012).

Esses ajustes nas células do xilema também são refletidos na densidade do lenho, que varia de acordo com a partição do volume de madeira para cada elemento anatômico (Janssen et al., 2020; Ziemińska et al., 2013). Logo, variações na densidade também indicam trade-offs biomecânicos sobre o transporte e armazenamento de água, nutrientes e compostos metabólicos na madeira (Gleason et al., 2016; Janssen et al., 2020; Pratt and Jacobsen, 2017). Embora seja um potencial proxy para estudos de segurança hidráulica arbórea (Anderegg and Meinzer, 2015; Janssen et al., 2020; Lachenbruch and McCulloh, 2014; Patiño et al., 2012), estudos de densidade voltados ao estresse hídrico ainda são escassos em florestas tropicais (Anderegg and Meinzer, 2015; Janssen et al., 2020).

De maneira semelhante, estudos dendroquímicos do lenho ainda são pioneiros em florestas tropicais (Hevia et al., 2018; Ortega Rodriguez et al., 2018). Quando aplicadas em associação aos anéis de crescimento, estas pesquisas podem indicar variações químicas no solo ao longo do tempo e seus efeitos sobre o crescimento da vegetação (Binda et al., 2021; Durand et al., 2020; Ortega Rodriguez et al., 2018). Através dessas variações é possível apontar indícios de restrição hídrica sazonal (Hevia et al., 2018), atividade cambial, mudanças na arquitetura

celular (Fromm, 2010) e até mesmo interações simbióticas das árvores (Fairchild et al., 2009; Fike et al., 2016; Raven et al., 2018). Estes são importantes registros da história de vida da vegetação e podem auxiliar na compreensão de como o crescimento das espécies arbóreas em matas tropicais distintas respondem às pressões ambientais (Hevia et al., 2019; Ortega Rodriguez et al., 2018; Pereira et al., 2021).

A variabilidade no crescimento de espécies arbóreas dispersas ao longo de gradientes ambientais tropicais podem indicar além de aspectos ecológicos, diretrizes para seu uso e manejo (Ligot et al., 2019). Entender como o crescimento da vegetação muda ao longo do tempo pode servir de base para definir ciclos de corte sustentáveis e subsidiar leis que garantam seu manejo florestal adequado (Miranda et al., 2018). Através de modelos de crescimento baseado em anéis é possível identificar o melhor período para extrair madeira (Andrade et al., 2019; Junk et al., 2011; Pinto and Schöngart, 2020; Rosa et al., 2017) e a variação na produtividade de tipos florestais distintos de acordo com as limitações de cada ambiente (De Ridder et al., 2013). O crescimento simulado através dos anéis das árvores é outra ferramenta que permite realizar previsões realistas para a exploração de madeira aplicando diferentes ciclos de corte a espécies com taxas de crescimento e morte distintas (Rozendaal et al., 2010). Estas simulações apontam cenários de melhor rendimento madeireiro em florestas tropicais, apenas modulando a intensidade de extração deste recurso (Groenendijk et al., 2017). Diante disto, as diferentes taxas de crescimento de espécies arbóreas serão fundamentais para elaborar planos de manejo por tipo florestal que garantam a sustentabilidade ao longo de gradientes ambientais (Brienen et al., 2010; De Ridder et al., 2013).

Objetivo geral

Diante destes problemas e da oportunidade de entender o funcionamento da vegetação através do lenho das árvores, busquei, através do estudo de anéis de crescimento, atributos funcionais da madeira, e modelagem de crescimento de árvores em um gradiente de fitofisionomias de floresta sempre-verde, savana e floresta seca, buscou responder as seguintes perguntas: (1) Como as relações clima-crescimento de árvores mudam ao longo de um gradiente de vegetação tropical? (2) Existem as diferenças nos traços físico-químicos do lenho de espécies congêneres ao longo deste gradiente? (3) Como a eficiência do uso da água das espécies varia ao longo do tempo (4) Qual a melhor estratégia de manejo para extração de madeira em sistemas policíclicos sustentáveis em florestas tropicais sazonais?

Prefácio

Nesta tese trago informações que ajudam a entender o crescimento e as mudanças físico-químicas que o lenho de espécies congêneres sofre ao longo de um gradiente de vegetação no nordeste do Brasil. Os distintos tipos de vegetação estão localizados em sítios nos estados do Ceará e Piauí e são caracterizados por fitofisionomias de floresta sempre-verde (Parque Nacional de Ubajara-CE), savana (Parque Nacional de Sete Cidades-PI) e floresta seca (Estação Ecológica de Aiuaba-CE). Nestes locais foram coletadas amostras do lenho de espécies congêneres (*Aspidosperma* e *Handroanthus*) que serviram de base para construção de séries cronológicas de crescimento, análise estrutural anatômica do lenho, de densidade, eficiência do uso da água, química do lenho e para construção de modelos policíclicos de extração sustentável de madeira.

No primeiro capítulo esta tese traz informações inéditas sobre a variação do crescimento através das cronologias de seis espécies distribuídas ao longo do gradiente de vegetação já mencionado. Estas variações foram confrontadas com o clima tanto em escala local, quanto global e revelaram que existem diferenças na relação clima-crescimento dentre as espécies ao longo do gradiente. Foram quantificadas também as variações abruptas de crescimento, que corroboram o efeito ambiental sobre algumas espécies e como os tipos de vegetação diferem ao longo do gradiente. A precipitação local e a elevação da temperatura no oceano Pacífico equatorial, conhecido como El Niño, foram os principais fatores ambientais a modular o crescimento das espécies estudadas, sendo as espécies de matas secas as mais afetadas por eles.

No segundo capítulo trago uma abordagem multiproxy sobre características físico-químicas do lenho das espécies abordadas no capítulo anterior. A partir dos anéis de crescimento calculamos o isolamento de classe diamétrica de tamanho (SCI) mais representativo para todas as espécies (8 cm) e selecionamos o ano/anel em que cada indivíduo atingiu esta classe, além dos dois anéis anteriores e posteriores. Nesta janela de cinco anéis quantificamos os elementos de vaso do xilema, a eficiência do uso da água (iWUE) através de isótopos de C, a densidade da madeira e os elementos químicos (ex: Ca, K, S, Mn e Fe) de todos os indivíduos/espécies/gêneros. Foram feitas comparações entre os tipos de vegetação e com variáveis climáticas locais/globais. Foram encontradas diferenças entre as espécies congêneres de *Handroanthus* ao longo do gradiente no que se refere a iWUE e densidade da madeira. Na vegetação mais seca as espécies de ambos os gêneros apresentaram diferenças das demais nos elementos de vaso e químicos do lenho. Constatou-se também que a iWUE aumentou ao longo

do tempo para a maioria das espécies, das quais em *A. multiflorum* (floresta seca) este aumento esteve associado à frequência de elementos de vaso e concentração de enxofre no lenho. Por fim, mostramos que a iWUE de espécies da floresta seca teve relação com a temperatura máxima de cada local e com eventos El Niño, reiterando nossos achados anteriores.

No terceiro e último capítulo trago informações importantes sobre a aplicação de técnicas de manejo que se utilizam dos anéis de crescimento na compreensão do melhor momento para extração de madeira de forma sustentável. São usados dois modelos distintos, um para estimar o melhor momento para aplicar ciclos de corte na vegetação e o outro para estimar o rendimento em volume de madeira após repetidos ciclos de corte. Através deles foi observado que os diferentes tipos de vegetação estudados, seja pelo que é determinado por lei ou pelo quantificado através dos modelos baseados em anéis, estão em processo de regeneração e não tem diâmetro suficiente que permita a aplicação dos ciclos de corte sustentável. Apenas uma espécie (*A. castroanum* floresta sempre-verde) apresentou rendimento após um ciclo de corte próximo ao considerado sustentável (100% de reposição do volume de madeira), sendo que as árvores de floresta seca foram as que apresentaram menor rendimento madeireiro em relação às demais. Por meio destas descobertas mostramos que a legislação em vigor para a área estudada (bioma Caatinga) precisa ser revista, levando em consideração o tempo de recuperação e os ciclos de corte ajustados para cada espécie.

Referências

- Adams, M.A., Buckley, T.N., Binkley, D., Neumann, M., Turnbull, T.L., 2021. CO₂, nitrogen deposition and a discontinuous climate response drive water use efficiency in global forests. *Nat. Commun.* 12, 5194. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-25365-1>
- Ahlstrom, A., Raupach, M.R., Schurgers, G., Smith, B., Arneth, A., Jung, M., Reichstein, M., Canadell, J.G., Friedlingstein, P., Jain, A.K., Kato, E., Poulter, B., Sitch, S., Stocker, B.D., Viovy, N., Wang, Y.P., Wiltshire, A., Zaehle, S., Zeng, N., 2015. The dominant role of semi-arid ecosystems in the trend and variability of the land CO₂ sink. *Science* 348, 895–899. <https://doi.org/10.1126/science.aaa1668>
- Akita, N., Ohe, Y., 2021. Sustainable Forest Management Evaluation Using Carbon Credits: From Production to Environmental Forests. *Forests* 12, 1016. <https://doi.org/10.3390/f12081016>
- Albuquerque, U.P., Araújo, E. de L., de Castro, C.C., Alves, R.R.N., 2017. People and Natural Resources in the Caatinga, in: Silva, J.M.C. da, Leal, I.R., Tabarelli, M. (Eds.), *Caatinga*. Springer International Publishing, Cham, pp. 303–333. https://doi.org/10.1007/978-3-319-68339-3_11

- Alroy, J., 2017. Effects of habitat disturbance on tropical forest biodiversity. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 114, 6056–6061. <https://doi.org/10.1073/pnas.1611855114>
- Anderegg, L.D.L., HilleRisLambers, J., 2019. Local range boundaries vs. large-scale trade-offs: climatic and competitive constraints on tree growth. *Ecol. Lett.* 22, 787–796. <https://doi.org/10.1111/ele.13236>
- Anderegg, W.R.L., Anderegg, L.D.L., Kerr, K.L., Trugman, A.T., 2019a. Widespread drought-induced tree mortality at dry range edges indicates that climate stress exceeds species' compensating mechanisms. *Glob. Change Biol.* 25, 3793–3802. <https://doi.org/10.1111/gcb.14771>
- Anderegg, W.R.L., Berry, J.A., Field, C.B., 2012. Linking definitions, mechanisms, and modeling of drought-induced tree death. *Trends Plant Sci.* 17, 693–700. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.09.006>
- Anderegg, W.R.L., Meinzer, F.C., 2015. Wood Anatomy and Plant Hydraulics in a Changing Climate, in: Hacke, U. (Ed.), *Functional and Ecological Xylem Anatomy*. Springer International Publishing, Cham, pp. 235–253.
- Anderegg, W.R.L., Schwalm, C., Biondi, F., Camarero, J.J., Koch, G., Litvak, M., Ogle, K., Shaw, J.D., Shevliakova, E., Williams, A.P., Wolf, A., Ziaco, E., Pacala, S., 2015. Pervasive drought legacies in forest ecosystems and their implications for carbon cycle models. *Science* 349, 528–532. <https://doi.org/10.1126/science.aab1833>
- Anderegg, W.R.L., Trugman, A.T., Badgley, G., Anderson, C.M., Bartuska, A., Ciais, P., Cullenward, D., Field, C.B., Freeman, J., Goetz, S.J., Hicke, J.A., Huntzinger, D., Jackson, R.B., Nickerson, J., Pacala, S., Randerson, J.T., 2020a. Climate-driven risks to the climate mitigation potential of forests. *Science* 368, eaaz7005. <https://doi.org/10.1126/science.aaz7005>
- Anderegg, W.R.L., Trugman, A.T., Badgley, G., Konings, A.G., Shaw, J., 2020b. Divergent forest sensitivity to repeated extreme droughts. *Nat. Clim. Change* 10, 1091–1095. <https://doi.org/10.1038/s41558-020-00919-1>
- Anderegg, W.R.L., Trugman, A.T., Bowling, D.R., Salvucci, G., Tuttle, S.E., 2019b. Plant functional traits and climate influence drought intensification and land–atmosphere feedbacks. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 116, 14071–14076. <https://doi.org/10.1073/pnas.1904747116>
- Andrade, V.H.F., Machado, S. do A., Figueiredo Filho, A., Botosso, P.C., Miranda, B.P., Schöngart, J., 2019. Growth models for two commercial tree species in upland forests of the Southern Brazilian Amazon. *For. Ecol. Manag.* 438, 215–223. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.02.030>
- Angeler, D.G., Allen, C.R., 2016. Quantifying resilience. *J. Appl. Ecol.* 53, 617–624. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12649>

- Apgaua, D.M.G., Tng, D.Y.P., Cernusak, L.A., Cheesman, A.W., Santos, R.M., Edwards, W.J., Laurance, S.G.W., 2017. Plant functional groups within a tropical forest exhibit different wood functional anatomy. *Funct. Ecol.* 31, 582–591. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12787>
- Asmerom, Y., Baldini, J.U.L., Prufer, K.M., Polyak, V.J., Ridley, H.E., Aquino, V.V., Baldini, L.M., Breitenbach, S.F.M., Macpherson, C.G., Kennett, D.J., 2020. Intertropical convergence zone variability in the Neotropics during the Common Era. *Sci. Adv.* 6, eaax3644. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aax3644>
- Baccini, A., Walker, W., Carvalho, L., Farina, M., Sulla-Menashe, D., Houghton, R.A., 2017. Tropical forests are a net carbon source based on aboveground measurements of gain and loss. *Science* 358, 230–234. <https://doi.org/10.1126/science.aam5962>
- Bastin, J.-F., Berrahmouni, N., Grainger, A., Maniatis, D., Mollicone, D., Moore, R., Patriarca, C., Picard, N., Sparrow, B., Abraham, E.M., Aloui, K., Atesoglu, A., Attore, F., Bassüllü, Ç., Bey, A., Garzuglia, M., García-Montero, L.G., Groot, N., Guerin, G., Laestadius, L., Lowe, A.J., Mamane, B., Marchi, G., Patterson, P., Rezende, M., Ricci, S., Salcedo, I., Diaz, A.S.-P., Stolle, F., Surappaeva, V., Castro, R., 2017. The extent of forest in dryland biomes. *Science* 356, 635–638. <https://doi.org/10.1126/science.aam6527>
- Berdugo, M., Delgado-Baquerizo, M., Soliveres, S., Hernández-Clemente, R., Zhao, Y., Gaitán, J.J., Gross, N., Saiz, H., Maire, V., Lehmann, A., Rillig, M.C., Solé, R.V., Maestre, F.T., 2020. Global ecosystem thresholds driven by aridity. *Science* 367, 787–790. <https://doi.org/10.1126/science.aay5958>
- Besnard, S., Santoro, M., Cartus, O., Fan, N., Linscheid, N., Nair, R., Weber, U., Koirala, S., Carvalhais, N., 2021. Global sensitivities of forest carbon changes to environmental conditions. *Glob. Change Biol.* 27, 6467–6483. <https://doi.org/10.1111/gcb.15877>
- Bestelmeyer, B.T., Okin, G.S., Duniway, M.C., Archer, S.R., Sayre, N.F., Williamson, J.C., Herrick, J.E., 2015. Desertification, land use, and the transformation of global drylands. *Front. Ecol. Environ.* 13, 28–36. <https://doi.org/10.1890/140162>
- Binda, G., Di Iorio, A., Monticelli, D., 2021. The what, how, why, and when of dendrochemistry: (paleo)environmental information from the chemical analysis of tree rings. *Sci. Total Environ.* 758, 143672. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.143672>
- Boit, A., Sakschewski, B., Boysen, L., Cano-Crespo, A., Clement, J., Garcia-alaniz, N., Kok, K., Kolb, M., Langerwisch, F., Rammig, A., Sachse, R., van Eupen, M., von Bloh, W., Clara Zemp, D., Thonicke, K., 2016. Large-scale impact of climate change vs. land-use change on future biome shifts in Latin America. *Glob. Change Biol.* 22, 3689–3701. <https://doi.org/10.1111/gcb.13355>
- Brandon, K., 2014. Ecosystem Services from Tropical Forests: Review of Current Science. SSRN Electron. J. <https://doi.org/10.2139/ssrn.2622749>

Brienen, R.J.W., Zuidema, P.A., Martínez-Ramos, M., 2010. Attaining the canopy in dry and moist tropical forests: strong differences in tree growth trajectories reflect variation in growing conditions. *Oecologia* 163, 485–496. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1540-5>

Brockerhoff, E.G., Barbaro, L., Castagneyrol, B., Forrester, D.I., Gardiner, B., González-Olabarria, J.R., Lyver, P.O., Meurisse, N., Oxbrough, A., Taki, H., Thompson, I.D., van der Plas, F., Jactel, H., 2017. Forest biodiversity, ecosystem functioning and the provision of ecosystem services. *Biodivers. Conserv.* 26, 3005–3035. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1453-2>

Burtraw, D., Themann, M., 2018. Pricing Carbon Effectively: Lessons from the European Emissions Trading System [WWW Document]. URL https://media.rff.org/documents/PricingCarbonEffectively_Report_1.pdf (accessed 12.24.21).

Carlquist, S., 2012. How wood evolves: a new synthesis. *Botany* 90, 40.

Cavaleri, M.A., Reed, S.C., Smith, W.K., Wood, T.E., 2015. Urgent need for warming experiments in tropical forests. *Glob. Change Biol.* 21, 2111–2121. <https://doi.org/10.1111/gcb.12860>

Chazdon, R.L., 2019. Towards more effective integration of tropical forest restoration and conservation. *Biotropica* 51, 463–472. <https://doi.org/10.1111/btp.12678>

Chazdon, R.L., Broadbent, E.N., Rozendaal, D.M.A., Bongers, F., Zambrano, A.M.A., Aide, T.M., Balvanera, P., Becknell, J.M., Boukili, V., Brancalion, P.H.S., Craven, D., Almeida-Cortez, J.S., Cabral, G.A.L., de Jong, B., Denslow, J.S., Dent, D.H., DeWalt, S.J., Dupuy, J.M., Durán, S.M., Espírito-Santo, M.M., Fandino, M.C., César, R.G., Hall, J.S., Hernández-Stefanoni, J.L., Jakovac, C.C., Junqueira, A.B., Kennard, D., Letcher, S.G., Lohbeck, M., Martínez-Ramos, M., Massoca, P., Meave, J.A., Mesquita, R., Mora, F., Muñoz, R., Muscarella, R., Nunes, Y.R.F., Ochoa-Gaona, S., Orihuela-Belmonte, E., Peña-Claros, M., Pérez-García, E.A., Piotto, D., Powers, J.S., Rodríguez-Velazquez, J., Romero-Pérez, I.E., Ruíz, J., Saldarriaga, J.G., Sanchez-Azofeifa, A., Schwartz, N.B., Steininger, M.K., Swenson, N.G., Uriarte, M., van Breugel, M., van der Wal, H., Veloso, M.D.M., Vester, H., Vieira, I.C.G., Bentos, T.V., Williamson, G.B., Poorter, L., 2016. Carbon sequestration potential of second-growth forest regeneration in the Latin American tropics. *Sci. Adv.* 2, e1501639. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1501639>

Choat, B., 2013. Predicting thresholds of drought-induced mortality in woody plant species. *Tree Physiol.* 33, 669–671. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpt046>

Cortés-Calderón, S., Mora, F., Arreola-Villa, F., Balvanera, P., 2021. Ecosystem services supply and interactions along secondary tropical dry forests succession. *For. Ecol. Manag.* 482, 118858. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118858>

De Ridder, M., Van den Bulcke, J., Van Acker, J., Beeckman, H., 2013. Tree-ring analysis of an African long-lived pioneer species as a tool for sustainable forest management. *For. Ecol. Manag.* 304, 417–426. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.05.007>

Di Sacco, A., Hardwick, K.A., Blakesley, D., Brancalion, P.H.S., Breman, E., Cecilio Rebola, L., Chomba, S., Dixon, K., Elliott, S., Ruyonga, G., Shaw, K., Smith, P., Smith, R.J., Antonelli, A., 2021. Ten golden rules for reforestation to optimize carbon sequestration, biodiversity recovery and livelihood benefits. *Glob. Change Biol.* 27, 1328–1348. <https://doi.org/10.1111/gcb.15498>

Durand, M., Rose, C., Dupouey, J.-L., Legout, A., Ponton, S., 2020. Do tree rings record changes in soil fertility? Results from a *Quercus petraea* fertilization trial. *Sci. Total Environ.* 712, 136148. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.136148>

Edwards, D.P., Socolar, J.B., Mills, S.C., Burivalova, Z., Koh, L.P., Wilcove, D.S., 2019. Conservation of Tropical Forests in the Anthropocene. *Curr. Biol.* 29, R1008–R1020. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.08.026>

Ellisson, D., Fitter, M.N., Bishop, K., 2012. On the forest cover–water yield debate: from demand- to supply-side thinking. *Glob. Change Biol.* 13, 806–820. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02589.x>

Fairchild, I.J., Loader, N.J., Wynn, P.M., Frisia, S., Thomas, P.A., Lagueard, J.G.A., Momi, A. de, Hartland, A., Borsato, A., Porta, N.L., Susini, J., 2009. Sulfur Fixation in Wood Mapped by Synchrotron X-ray Studies: Implications for Environmental Archives. *Environ. Sci. Technol.* 43, 1310–1315. <https://doi.org/10.1021/es8029297>

Fichtler, E., Worbes, M., 2012. Wood anatomical variables in tropical trees and their relation to site conditions and individual tree morphology. *IAWA J.* 33, 119–140. <https://doi.org/10.1163/22941932-90000084>

Fike, D.A., Bradley, A.S., Leavitt, W.D., 2016. *Geomicrobiology Of Sulfur* 37.

Frank, Dorothea, Reichstein, M., Bahn, M., Thonicke, K., Frank, David, Mahecha, M.D., Smith, P., Velde, M., Vicca, S., Babst, F., Beer, C., Buchmann, N., Canadell, J.G., Ciais, P., Cramer, W., Ibrom, A., Miglietta, F., Poulter, B., Rammig, A., Seneviratne, S.I., Walz, A., Wattenbach, M., Zavala, M.A., Zscheischler, J., 2015. Effects of climate extremes on the terrestrial carbon cycle: concepts, processes and potential future impacts. *Glob. Change Biol.* 21, 2861–2880. <https://doi.org/10.1111/gcb.12916>

Fromm, J., 2010. Wood formation of trees in relation to potassium and calcium nutrition. *Tree Physiol.* 30, 1140–1147. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq024>

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 Phytol.* 209, 123–136. <https://doi.org/10.1111/nph.13646>

González-M., R., Posada, J.M., Carmona, C.P., Garzón, F., Salinas, V., Idárraga-Piedrahita, Á., Pizano, C., Avella, A., López-Camacho, R., Norden, N., Nieto, J., Medina, S.P., Rodríguez-M., G.M., Franke-Ante, R., Torres, A.M., Jurado, R., Cuadros, H., Castaño-Naranjo, A., García, H., Salgado-Negret, B., 2021. Diverging functional strategies but high sensitivity to an extreme drought in tropical dry forests. *Ecol. Lett.* 24, 451–463. <https://doi.org/10.1111/ele.13659>

Griscom, B.W., Adams, J., Ellis, P.W., Houghton, R.A., Lomax, G., Miteva, D.A., Schlesinger, W.H., Shoch, D., Siikamäki, J.V., Smith, P., Woodbury, P., Zganjar, C., Blackman, A., Campari, J., Conant, R.T., Delgado, C., Elias, P., Gopalakrishna, T., Hamsik, M.R., Herrero, M., Kiesecker, J., Landis, E., Laestadius, L., Leavitt, S.M., Minnemeyer, S., Polasky, S., Potapov, P., Putz, F.E., Sanderman, J., Silvius, M., Wollenberg, E., Fargione, J., 2017. Natural climate solutions. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 114, 11645–11650. <https://doi.org/10.1073/pnas.1710465114>

Groenendijk, P., Bongers, F., Zuidema, P.A., 2017. Using tree-ring data to improve timber-yield projections for African wet tropical forest tree species. *For. Ecol. Manag.* 400, 396–407. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.05.054>

Guerrieri, R., Belmecheri, S., Ollinger, S.V., Asbjornsen, H., Jennings, K., Xiao, J., Stocker, B.D., Martin, M., Hollinger, D.Y., Bracho-Garrillo, R., Clark, K., Dore, S., Kolb, T., Munger, J.W., Novick, K., Richardson, A.D., 2019. Disentangling the role of photosynthesis and stomatal conductance on rising forest water-use efficiency. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 116, 16909–16914. <https://doi.org/10.1073/pnas.1905912116>

Guillemot, J., Martin-StPaul, N.K., Bulascoschi, L., Poorter, L., Morin, X., Pinho, B.X., Maire, G., Bittencourt, P., Oliveira, R.S., Bongers, F., Brouwer, R., Pereira, L., Melo, G.A.G., Boonman, C.C.F., Brown, K.A., Cerabolini, B.E.L., Niinemets, Ü., Onoda, Y., Schneider, J.V., Sheremetiev, S., Brancalion, P.H.S., 2022. Small and slow is safe: on the drought tolerance of tropical tree species. *Glob. Change Biol.* gcb.16082. <https://doi.org/10.1111/gcb.16082>

Hararuk, O., Campbell, E.M., Antos, J.A., Parish, R., 2019. Tree rings provide no evidence of a CO₂ fertilization effect in old-growth subalpine forests of western Canada. *Glob. Change Biol.* 25, 1222–1234. <https://doi.org/10.1111/gcb.14561>

Hevia, A., Sánchez-Salguero, R., Camarero, J.J., Buras, A., Sangüesa-Barreda, G., Galván, J.D., Gutiérrez, E., 2018. Towards a better understanding of long-term wood-chemistry variations in old-growth forests: A case study on ancient *Pinus uncinata* trees from the Pyrenees. *Sci. Total Environ.* 625, 220–232. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.12.229>

Hevia, A., Sánchez-Salguero, R., Camarero, J.J., Querejeta, J.I., Sangüesa-Barreda, G., Gazol, A., 2019. Long-term nutrient imbalances linked to drought-triggered forest dieback. *Sci. Total Environ.* 690, 1254–1267. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.06.515>

Hoover, D.L., Bestelmeyer, B., Grimm, N.B., Huxman, T.E., Reed, S.C., Sala, O., Seastedt, T.R., Wilmer, H., Ferrenberg, S., 2020. Traversing the Wasteland: A Framework for Assessing Ecological Threats to Drylands. *BioScience* 70, 35–47. <https://doi.org/10.1093/biosci/biz126>

Houghton, R.A., Byers, B., Nassikas, A.A., 2015. A role for tropical forests in stabilizing atmospheric CO₂. *Nat. Clim. Change* 5, 1022–1023. <https://doi.org/10.1038/nclimate2869>

Hu, J., Herbohn, J., Chazdon, R.L., Baynes, J., Vanclay, J., 2020. Silvicultural treatment effects on commercial timber volume and functional composition of a selectively logged Australian tropical forest over 48 years. *For. Ecol. Manag.* 457, 117690. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117690>

Hubau, W., Lewis, S.L., Phillips, O.L., Affum-Baffoe, K., Beeckman, H., Cuní-Sanchez, A., Daniels, A.K., Ewango, C.E.N., Fauset, S., Mukinzi, J.M., Sheil, D., Sonké, B., Sullivan, M.J.P., Sunderland, T.C.H., Taedoumg, H., Thomas, S.C., White, L.J.T., Abernethy, K.A., Adu-Bredu, S., Amani, C.A., Baker, T.R., Banin, L.F., Baya, F., Begne, S.K., Bennett, A.C., Benedet, F., Bitariho, R., Bocko, Y.E., Boeckx, P., Boundja, P., Brien, R.J.W., Brncic, T., Chezeaux, E., Chuyong, G.B., Clark, C.J., Collins, M., Comiskey, J.A., Coomes, D.A., Dargie, G.C., de Haulleville, T., Kamdem, M.N.D., Doucet, J.-L., Esquivel-Muelbert, A., Feldpausch, T.R., Fofanah, A., Foli, E.G., Gilpin, M., Gloor, E., Gonmadje, C., Gourlet-Fleury, S., Hall, J.S., Hamilton, A.C., Harris, D.J., Hart, T.B., Hockemba, M.B.N., Hladik, A., Ifo, S.A., Jeffery, K.J., Jucker, T., Yakusu, E.K., Kearsley, E., Kenfack, D., Koch, A., Leal, M.E., Levesley, A., Lindsell, J.A., Lisingo, J., Lopez-Gonzalez, G., Lovett, J.C., Makana, J.-R., Malhi, Y., Marshall, A.R., Martin, J., Martin, E.H., Mbayu, F.M., Medjibe, V.P., Mihindou, V., Mitchard, E.T.A., Moore, S., Munishi, P.K.T., Bengone, N.N., Ojo, L., Ondo, F.E., Peh, K.S.-H., Pickavance, G.C., Poulsen, A.D., Poulsen, J.R., Qie, L., Reitsma, J., Rovero, F., Swaine, M.D., Talbot, J., Taplin, J., Taylor, D.M., Thomas, D.W., Toirambe, B., Mukendi, J.T., Tuagben, D., Umunay, P.M., van der Heijden, G.M.F., Verbeeck, H., Vleminckx, J., Willcock, S., Wöll, H., Woods, J.T., Zemagho, L., 2020. Asynchronous carbon sink saturation in African and Amazonian tropical forests. *Nature* 579, 80–87. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2035-0>

Hughes, M.K., Swetnam, T.W., Diaz, H.F. (Eds.), 2011. *Dendroclimatology, Developments in Paleoenvironmental Research*. Springer Netherlands, Dordrecht.

IPCC, C.C. 2014, 2014. Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [WWW Document]. URL <http://www.ipcc.ch/report/ar5/wg2/> (accessed 4.17.17).

Janssen, T.A.J., Hölttä, T., Fleischer, K., Naudts, K., Dolman, H., 2020. Wood allocation trade-offs between fiber wall, fiber lumen, and axial parenchyma drive drought resistance in neotropical trees. *Plant Cell Environ.* 43, 965–980. <https://doi.org/10.1111/pce.13687>

Jones, I.J., MacDonald, A.J., Hopkins, S.R., Lund, A.J., Liu, Z.Y.-C., Fawzi, N.I., Purba, M.P., Fankhauser, K., Chamberlin, A.J., Nirmala, M., Blundell, A.G., Emerson, A., Jennings, J., Gaffikin, L., Barry, M., Lopez-Carr, D., Webb, K., De Leo, G.A., Sokolow, S.H., 2020. Improving rural health care reduces illegal logging and conserves carbon in a tropical forest. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 117, 28515–28524. <https://doi.org/10.1073/pnas.2009240117>

Junk, W.J., Piedade, M.T.F., Wittmann, F., Schöngart, J., Parolin, P. (Eds.), 2011. Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management, Ecological Studies. Springer Netherlands, Dordrecht. <https://doi.org/10.1007/978-90-481-8725-6>

Kannenbergh, S.A., Driscoll, A.W., Szejner, P., Anderegg, W.R.L., Ehleringer, J.R., 2021. Rapid increases in shrubland and forest intrinsic water-use efficiency during an ongoing megadrought. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 118, e2118052118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2118052118>

Kannenbergh, S.A., Schwalm, C.R., Anderegg, W.R.L., 2020. Ghosts of the past: how drought legacy effects shape forest functioning and carbon cycling. *Ecol. Lett.* 23, 891–901. <https://doi.org/10.1111/ele.13485>

Kuramochi, T., Fekete, H., Hans, F., Luna, L., Gonzales-Zuñiga, S., Sterl, S., Hagemann, M., Höhne, N., van Soest, H., Forsell, N., Turkovska, O., 2018. Greenhouse gas mitigation scenarios for major emitting countries - Analysis of current climate policies and mitigation commitments: 2018 update 118.

Lachenbruch, B., McCulloh, K.A., 2014. Traits, properties, and performance: how woody plants combine hydraulic and mechanical functions in a cell, tissue, or whole plant. *New Phytol.* 204, 747–764. <https://doi.org/10.1111/nph.13035>

Laumonier, Y., Nasi, R., 2018. The last natural seasonal forests of Indonesia: Implications for forest management and conservation. *Appl. Veg. Sci.* 21, 461–476. <https://doi.org/10.1111/avsc.12377>

Le Quéré, C., Andrew, R.M., Friedlingstein, P., Sitch, S., Hauck, J., Pongratz, J., Pickers, P.A., Korsbakken, J.I., Peters, G.P., Canadell, J.G., Arneeth, A., Arora, V.K., Barbero, L., Bastos, A., Bopp, L., Chevallier, F., Chini, L.P., Ciais, P., Doney, S.C., Gkritzalis, T., Goll, D.S., Harris, I., Haverd, V., Hoffman, F.M., Hoppema, M., Houghton, R.A., Hurtt, G., Ilyina, T., Jain, A.K., Johannessen, T., Jones, C.D., Kato, E., Keeling, R.F., Goldewijk, K.K., Landschützer, P., Lefèvre, N., Lienert, S., Liu, Z., Lombardozzi, D., Metzl, N., Munro, D.R., Nabel, J.E.M.S., Nakaoka, S., Neill, C., Olsen, A., Ono, T., Patra, P., Peregon, A., Peters, W., Peylin, P., Pfeil, B., Pierrot, D., Poulter, B., Rehder, G., Resplandy, L., Robertson, E., Rocher, M., Rödenbeck, C., Schuster, U., Schwinger, J., Séférian, R., Skjelvan, I., Steinhoff, T., Sutton, A., Tans, P.P., Tian, H., Tilbrook, B., Tubiello, F.N., van der Laan-Luijkx, I.T., van der Werf, G.R., Viovy, N., Walker, A.P., Wiltshire, A.J., Wright, R., Zaehle, S., Zheng, B., 2018. Global Carbon Budget 2018. *Earth Syst. Sci. Data* 10, 2141–2194. <https://doi.org/10.5194/essd-10-2141-2018>

Levesque, M., Andreu-Hayles, L., Smith, W.K., Williams, A.P., Hobi, M.L., Allred, B.W., Pederson, N., 2019. Tree-ring isotopes capture interannual vegetation productivity dynamics at the biome scale. *Nat. Commun.* 10. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-08634-y>

Li, D., Wu, S., Liu, L., Zhang, Y., Li, S., 2018. Vulnerability of the global terrestrial ecosystems to climate change. *Glob. Change Biol.* 24, 4095–4106. <https://doi.org/10.1111/gcb.14327>

Liang, J., Crowther, T.W., Picard, N., Wiser, S., Zhou, M., Alberti, G., Schulze, E.-D., McGuire, A.D., Bozzato, F., Pretzsch, H., de-Miguel, S., Paquette, A., Hérault, B., Scherer-

Lorenzen, M., Barrett, C.B., Glick, H.B., Hengeveld, G.M., Nabuurs, G.-J., Pfautsch, S., Viana, H., Vibrans, A.C., Ammer, C., Schall, P., Verbyla, D., Tchebakova, N., Fischer, M., Watson, J.V., Chen, H.Y.H., Lei, X., Schelhaas, M.-J., Lu, H., Gianelle, D., Parfenova, E.I., Salas, C., Lee, E., Lee, B., Kim, H.S., Bruelheide, H., Coomes, D.A., Piotto, D., Sunderland, T., Schmid, B., Gourlet-Fleury, S., Sonké, B., Tavani, R., Zhu, J., Brandl, S., Vayreda, J., Kitahara, F., Searle, E.B., Neldner, V.J., Ngugi, M.R., Baraloto, C., Frizzera, L., Bałazy, R., Oleksyn, J., Zawila-Niedzwiecki, T., Bouriaud, O., Bussotti, F., Finér, L., Jaroszewicz, B., Jucker, T., Valladares, F., Jagodzinski, A.M., Peri, P.L., Gonmadje, C., Marthy, W., O'Brien, T., Martin, E.H., Marshall, A.R., Rovero, F., Bitariho, R., Niklaus, P.A., Alvarez-Loayza, P., Chamuya, N., Valencia, R., Mortier, F., Wortel, V., Engone-Obiang, N.L., Ferreira, L.V., Odeke, D.E., Vasquez, R.M., Lewis, S.L., Reich, P.B., 2016. Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science* 354, aaf8957. <https://doi.org/10.1126/science.aaf8957>

Liang, P., Wang, X., Sun, H., Fan, Y., Wu, Y., Lin, X., Chang, J., 2019. Forest type and height are important in shaping the altitudinal change of radial growth response to climate change. *Sci. Rep.* 9, 1336. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-37823-w>

Ligot, G., Fayolle, A., Gourlet-Fleury, S., Dainou, K., Gillet, J.-F., De Ridder, M., Drouet, T., Groenendijk, P., Doucet, J.-L., 2019. Growth determinants of timber species *Triplochiton scleroxylon* and implications for forest management in central Africa. *For. Ecol. Manag.* 437, 211–221. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.01.042>

Liu, Y., Cobb, K.M., Song, H., Li, Q., Li, C.-Y., Nakatsuka, T., An, Z., Zhou, W., Cai, Q., Li, J., Leavitt, S.W., Sun, C., Mei, R., Shen, C.-C., Chan, M.-H., Sun, J., Yan, L., Lei, Y., Ma, Y., Li, X., Chen, D., Linderholm, H.W., 2017. Recent enhancement of central Pacific El Niño variability relative to last eight centuries. *Nat. Commun.* 8, 15386. <https://doi.org/10.1038/ncomms15386>

Locosselli, G.M., Brien, R.J.W., Leite, M. de S., Gloor, M., Krottenthaler, S., Oliveira, A.A. de, Barichivich, J., Anhu, D., Ceccantini, G., Schöngart, J., Buckeridge, M., 2020. Global tree-ring analysis reveals rapid decrease in tropical tree longevity with temperature. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 117, 33358–33364. <https://doi.org/10.1073/pnas.2003873117>

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. <https://doi.org/10.1007/s00468-012-0764-x>

Lourenço Junior, J., Enquist, B.J., von Arx, G., Sonsin-Oliveira, J., Morino, K., Thomaz, L.D., Milanez, C.R.D., 2022. Hydraulic tradeoffs underlie local variation in tropical forest functional diversity and sensitivity to drought. *New Phytol.* nph.17944. <https://doi.org/10.1111/nph.17944>

Lu, K., Chen, N., Zhang, X., Wang, J., Wang, M., Khan, S., Han, C., Zhang, C., Wang, S., Wang, L., Gao, W., Liu, Y., Zhao, C., 2019. Increased drought and atmospheric CO₂ positively impact intrinsic water use efficiency but do not promote tree growth in semi-arid areas of northwestern China. *Trees* 33, 669–679. <https://doi.org/10.1007/s00468-018-1807-8>

- Marqués, L., Ogle, K., Peltier, D.M.P., Camarero, J.J., 2022. Altered climate memory characterizes tree growth during forest dieback. *Agric. For. Meteorol.* 314, 108787. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2021.108787>
- Milodowski, D.T., Coomes, D.A., Swinfield, T., Jucker, T., Riutta, T., Malhi, Y., Svátek, M., Kvasnica, J., Burslem, D.F.R.P., Ewers, R.M., Teh, Y.A., Williams, M., 2021. The impact of logging on vertical canopy structure across a gradient of tropical forest degradation intensity in Borneo. *J. Appl. Ecol.* 58, 1764–1775. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13895>
- Miranda, Z.P., Guedes, M.C., Rosa, S.A., Schöngart, J., 2018. Volume increment modeling and subsidies for the management of the tree *Mora paraensis* (Ducke) Ducke based on the study of growth rings. *Trees* 32, 277–286. <https://doi.org/10.1007/s00468-017-1630-7>
- Ngo Bieng, M.A., Souza Oliveira, M., Roda, J.-M., Boissière, M., Hérault, B., Guizol, P., Villalobos, R., Sist, P., 2021. Relevance of secondary tropical forest for landscape restoration. *For. Ecol. Manag.* 493, 119265. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119265>
- Ojea, E., Martin-Ortega, J., 2015. Understanding the economic value of water ecosystem services from tropical forests: A systematic review for South and Central America. *J. For. Econ.* 21, 97–106. <https://doi.org/10.1016/j.jfe.2015.02.001>
- Ortega Rodriguez, D.R., Carvalho, H.W.P. de, Tomazello-Filho, M., 2018. Nutrient concentrations of 17- year-old *Pinus taeda* annual tree-rings analyzed by X-ray fluorescence microanalysis. *Dendrochronologia* 52, 67–79. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2018.09.009>
- Palomo, I., Dujardin, Y., Midler, E., Robin, M., Sanz, M.J., Pascual, U., 2019. Modeling trade-offs across carbon sequestration, biodiversity conservation, and equity in the distribution of global REDD+ funds. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 116, 22645–22650. <https://doi.org/10.1073/pnas.1908683116>
- 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. <https://doi.org/10.1126/science.1201609>
- Patiño, S., Fyllas, N.M., Baker, T.R., Paiva, R., Quesada, C.A., Santos, A.J.B., Schwarz, M., ter Steege, H., Phillips, O.L., Lloyd, J., 2012. Coordination of physiological and structural traits in Amazon forest trees. *Biogeosciences* 9, 775–801. <https://doi.org/10.5194/bg-9-775-2012>
- Pennington, R.T., Lehmann, C.E.R., Rowland, L.M., 2018. Tropical savannas and dry forests. *Curr. Biol.* 28, R541–R545. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.03.014>
- Pennisi, E., 2020. Tropical forests store carbon despite warming. *Science* 368, 813–813. <https://doi.org/10.1126/science.368.6493.813>
- Pereira, S., Santos, M., Leal, I., Tabarelli, M., Santos, M.G., 2021. Arbuscular mycorrhizal inoculation increases drought tolerance and survival of *Cenostigma microphyllum* seedlings in

a seasonally dry tropical forest. *For. Ecol. Manag.* 492, 119213. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119213>

Peters, R.L., Groenendijk, P., Vlam, M., Zuidema, P.A., 2015. Detecting long-term growth trends using tree rings: a critical evaluation of methods. *Glob. Change Biol.* 21, 2040–2054. <https://doi.org/10.1111/gcb.12826>

Phillips, O.L., Brien, R.J.W., 2017. Carbon uptake by mature Amazon forests has mitigated Amazon nations' carbon emissions. *Carbon Balance Manag.* 12, 1. <https://doi.org/10.1186/s13021-016-0069-2>

Phillips, O.L., Lewis, S.L., 2014. Evaluating the tropical forest carbon sink. *Glob. Change Biol.* 20, 2039–2041. <https://doi.org/10.1111/gcb.12423>

Piao, S., Wang, X., Wang, K., Li, X., Bastos, A., Canadell, J.G., Ciais, P., Friedlingstein, P., Sitch, S., 2020. Interannual variation of terrestrial carbon cycle: Issues and perspectives. *Glob. Change Biol.* 26, 300–318. <https://doi.org/10.1111/gcb.14884>

Pinto, L.A. de A., Schöngart, J., 2020. Forest Management Criteria for *Manilkara huberi* (Ducke) A. Chev. (Sapotaceae) in Upland Forests of Central Amazon Based on Dendrochronological Study. *Environ. Sci. Proc.* 3, 105. <https://doi.org/10.3390/IECF2020-07870>

Poorter, L., Craven, D., Jakovac, C.C., van der Sande, M.T., Amissah, L., Bongers, F., Chazdon, R.L., Farrior, C.E., Kambach, S., Meave, J.A., Muñoz, R., Norden, N., Rüger, N., van Breugel, M., Almeyda Zambrano, A.M., Amani, B., Andrade, J.L., Brancalion, P.H.S., Broadbent, E.N., de Foresta, H., Dent, D.H., Derroire, G., DeWalt, S.J., Dupuy, J.M., Durán, S.M., Fantini, A.C., Finegan, B., Hernández-Jaramillo, A., Hernández-Stefanoni, J.L., Hietz, P., Junqueira, A.B., N'dja, J.K., Letcher, S.G., Lohbeck, M., López-Camacho, R., Martínez-Ramos, M., Melo, F.P.L., Mora, F., Müller, S.C., N'Guessan, A.E., Oberleitner, F., Ortiz-Malavassi, E., Pérez-García, E.A., Pinho, B.X., Piotta, D., Powers, J.S., Rodríguez-Buritica, S., Rozendaal, D.M.A., Ruíz, J., Tabarelli, M., Teixeira, H.M., Valadares de Sá Barretto Sampaio, E., van der Wal, H., Villa, P.M., Fernandes, G.W., Santos, B.A., Aguilar-Cano, J., de Almeida-Cortez, J.S., Alvarez-Davila, E., Arreola-Villa, F., Balvanera, P., Becknell, J.M., Cabral, G.A.L., Castellanos-Castro, C., de Jong, B.H.J., Nieto, J.E., Espírito-Santo, M.M., Fandino, M.C., García, H., García-Villalobos, D., Hall, J.S., Idárraga, A., Jiménez-Montoya, J., Kennard, D., Marín-Spiotta, E., Mesquita, R., Nunes, Y.R.F., Ochoa-Gaona, S., Peña-Claros, M., Pérez-Cárdenas, N., Rodríguez-Velázquez, J., Villanueva, L.S., Schwartz, N.B., Steininger, M.K., Veloso, M.D.M., Vester, H.F.M., Vieira, I.C.G., Williamson, G.B., Zanini, K., Hérault, B., 2021. Multidimensional tropical forest recovery. *Science* 374, 1370–1376. <https://doi.org/10.1126/science.abh3629>

Powers, J.S., Feng, X., Sanchez-Azofeifa, A., Medvigy, D., 2018. Focus on tropical dry forest ecosystems and ecosystem services in the face of global change. *Environ. Res. Lett.* 13, 090201. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aadeec>

Powers, J.S., Vargas G., G., Brodribb, T.J., Schwartz, N.B., Pérez-Aviles, D., Smith-Martin, C.M., Becknell, J.M., Aureli, F., Blanco, R., Calderón-Morales, E., Calvo-Alvarado, J.C., Calvo-Obando, A.J., Chavarria, M.M., Carvajal-Vanegas, D., Jiménez-Rodríguez, C.D., Murillo Chacon, E., Schaffner, C.M., Werden, L.K., Xu, X., Medvigy, D., 2020. A catastrophic tropical drought kills hydraulically vulnerable tree species. *Glob. Change Biol.* 26, 3122–3133. <https://doi.org/10.1111/gcb.15037>

Pratt, R.B., Jacobsen, A.L., 2017. Conflicting demands on angiosperm xylem: Tradeoffs among storage, transport and biomechanics: Tradeoffs in xylem function. *Plant Cell Environ.* 40, 897–913. <https://doi.org/10.1111/pce.12862>

Pugh, T.A.M., Lindeskog, M., Smith, B., Poulter, B., Arneth, A., Haverd, V., Calle, L., 2019. Role of forest regrowth in global carbon sink dynamics. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 116, 4382–4387. <https://doi.org/10.1073/pnas.1810512116>

Putz, F.E., Zuidema, P.A., Synnott, T., Peña-Claros, M., Pinard, M.A., Sheil, D., Vanclay, J.K., Sist, P., Gourlet-Fleury, S., Griscom, B., Palmer, J., Zagt, R., 2012. Sustaining conservation values in selectively logged tropical forests: the attained and the attainable: Sustaining tropical forests with forestry. *Conserv. Lett.* 5, 296–303. <https://doi.org/10.1111/j.1755-263X.2012.00242.x>

Rahman, M., Islam, M., Gebrekirstos, A., Bräuning, A., 2019. Trends in tree growth and intrinsic water-use efficiency in the tropics under elevated CO₂ and climate change. *Trees* 33, 623–640. <https://doi.org/10.1007/s00468-019-01836-3>

Raven, M.R., Fike, D.A., Gomes, M.L., Webb, S.M., Bradley, A.S., McClelland, H.-L.O., 2018. Organic carbon burial during OAE2 driven by changes in the locus of organic matter sulfurization. *Nat. Commun.* 9, 3409. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-05943-6>

Rezaie, N., D’Andrea, E., Bräuning, A., Matteucci, G., Bombi, P., Lauteri, M., 2018. Do atmospheric CO₂ concentration increase, climate and forest management affect iWUE of common beech? Evidences from carbon isotope analyses in tree rings. *Tree Physiol.* 38, 1110–1126. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpy025>

Rodriguez-Zaccaro, F.D., Groover, A., 2019. Wood and water: How trees modify wood development to cope with drought. *PLANTS PEOPLE PLANET* 1, 346–355. <https://doi.org/10.1002/ppp3.29>

Rogelj, J., Shindell, D., Jiang, K., Fifita, S., Forster, P., Ginzburg, V., Handa, C., Kobayashi, S., Kriegler, E., Mundaca, L., Séférián, R., Vilariño, M.V., Calvin, K., Emmerling, J., Fuss, S., Gillett, N., He, C., Hertwich, E., Höglund-Isaksson, L., Huppmann, D., Luderer, G., McCollum, D.L., Meinshausen, M., Millar, R., Popp, A., Purohit, P., Riahi, K., Ribes, A., Saunders, H., Schädel, C., Smith, P., Trutnevyte, E., Xiu, Y., Zhou, W., Zickfeld, K., Flato, G., Fuglestad, J., Mrabet, R., Schaeffer, R., 2019. Mitigation Pathways Compatible with 1.5°C in the Context of Sustainable Development. *Intergov. Panel Clim. Change* 82.

Rohatyn, S., Rotenberg, E., Yakir, D., Carmel, Y., 2021. Assessing climatic benefits from forestation potential in semi-arid lands. *Environ. Res. Lett.* 16, 104039. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ac29e9>

Rosa, S.A., Barbosa, A.C.M.C., Junk, W.J., da Cunha, C.N., Piedade, M.T.F., Scabin, A.B., Ceccantini, G.C.T., Schöngart, J., 2017. Growth models based on tree-ring data for the Neotropical tree species *Calophyllum brasiliense* across different Brazilian wetlands: implications for conservation and management. *Trees* 31, 729–742. <https://doi.org/10.1007/s00468-016-1503-5>

Rozendaal, D.M.A., Bongers, F., Aide, T.M., Alvarez-Dávila, E., Ascarrunz, N., Balvanera, P., Becknell, J.M., Bentos, T.V., Brancalion, P.H.S., Cabral, G.A.L., Calvo-Rodriguez, S., Chave, J., César, R.G., Chazdon, R.L., Condit, R., Dallinga, J.S., de Almeida-Cortez, J.S., de Jong, B., de Oliveira, A., Denslow, J.S., Dent, D.H., DeWalt, S.J., Dupuy, J.M., Durán, S.M., Dutrieux, L.P., Espírito-Santo, M.M., Fandino, M.C., Fernandes, G.W., Finegan, B., García, H., Gonzalez, N., Moser, V.G., Hall, J.S., Hernández-Stefanoni, J.L., Hubbell, S., Jakovac, C.C., Hernández, A.J., Junqueira, A.B., Kennard, D., Larpin, D., Letcher, S.G., Licona, J.-C., Lebrija-Trejos, E., Marín-Spiotta, E., Martínez-Ramos, M., Massoca, P.E.S., Meave, J.A., Mesquita, R.C.G., Mora, F., Müller, S.C., Muñoz, R., de Oliveira Neto, S.N., Norden, N., Nunes, Y.R.F., Ochoa-Gaona, S., Ortiz-Malavassi, E., Ostertag, R., Peña-Claros, M., Pérez-García, E.A., Piotta, D., Powers, J.S., Aguilar-Cano, J., Rodriguez-Buritica, S., Rodríguez-Velázquez, J., Romero-Romero, M.A., Ruíz, J., Sanchez-Azofeifa, A., de Almeida, A.S., Silver, W.L., Schwartz, N.B., Thomas, W.W., Toledo, M., Uriarte, M., de Sá Sampaio, E.V., van Breugel, M., van der Wal, H., Martins, S.V., Veloso, M.D.M., Vester, H.F.M., Vicentini, A., Vieira, I.C.G., Villa, P., Williamson, G.B., Zanini, K.J., Zimmerman, J., Poorter, L., 2019. Biodiversity recovery of Neotropical secondary forests. *Sci. Adv.* 5, eaau3114. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aau3114>

Rozendaal, D.M.A., Phillips, O.L., Lewis, S.L., Affum-Baffoe, K., Alvarez-Davila, E., Andrade, A., Aragão, L.E.O.C., Araujo-Murakami, A., Baker, T.R., Bánki, O., Brien, R.J.W., Camargo, J.L.C., Comiskey, J.A., Djuikouo Kamdem, M.N., Fauset, S., Feldpausch, T.R., Killeen, T.J., Laurance, W.F., Laurance, S.G.W., Lovejoy, T., Malhi, Y., Marimon, B.S., Marimon Junior, B., Marshall, A.R., Neill, D.A., Núñez Vargas, P., Pitman, N.C.A., Poorter, L., Reitsma, J., Silveira, M., Sonké, B., Sunderland, T., Taedoumg, H., Steege, H., Terborgh, J.W., Umetsu, R.K., Heijden, G.M.F., Vilanova, E., Vos, V., White, L.J.T., Willcock, S., Zemagho, L., Vanderwel, M.C., 2020. Competition influences tree growth, but not mortality, across environmental gradients in Amazonia and tropical Africa. *Ecology* 101. <https://doi.org/10.1002/ecy.3052>

Rozendaal, D.M.A., Soliz-Gamboa, C.C., Zuidema, P.A., 2010. Timber yield projections for tropical tree species: The influence of fast juvenile growth on timber volume recovery. *For. Ecol. Manag.* 259, 2292–2300. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.02.030>

Sasaki, N., Asner, G.P., Pan, Y., Knorr, W., Durst, P.B., Ma, H.O., Abe, I., Lowe, A.J., Koh, L.P., Putz, F.E., 2016. Sustainable Management of Tropical Forests Can Reduce Carbon

Emissions and Stabilize Timber Production. *Front. Environ. Sci.* 4. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2016.00050>

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. <https://doi.org/10.1111/gcb.12877>

Schnabel, F., Liu, X., Kunz, M., Barry, K.E., Bongers, F.J., Bruelheide, H., Fichtner, A., Härdtle, W., Li, S., Pfaff, C.-T., Schmid, B., Schwarz, J.A., Tang, Z., Yang, B., Bauhus, J., von Oheimb, G., Ma, K., Wirth, C., 2021. Species richness stabilizes productivity via asynchrony and drought-tolerance diversity in a large-scale tree biodiversity experiment. *Sci. Adv.* 7, eabk1643. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abk1643>

Schnabel, F., Schwarz, J.A., Dănescu, A., Fichtner, A., Nock, C.A., Bauhus, J., Potvin, C., 2019. Drivers of productivity and its temporal stability in a tropical tree diversity experiment. *Glob. Change Biol.* 25, 4257–4272. <https://doi.org/10.1111/gcb.14792>

Schöngart, J., 2010. Growth-Oriented Logging (GOL): The Use of Species-Specific Growth Information for Forest Management in Central Amazonian Floodplains, in: Junk, W.J., Piedade, M.T.F., Wittmann, F., Schöngart, J., Parolin, P. (Eds.), *Amazonian Floodplain Forests, Ecological Studies*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 437–462. https://doi.org/10.1007/978-90-481-8725-6_21

Schulz, K., Guschal, M., Kowarik, I., Almeida-Cortez, J.S., Sampaio, E.V.S.B., Cierjacks, A., 2018. Grazing, forest density, and carbon storage: towards a more sustainable land use in Caatinga dry forests of Brazil. *Reg. Environ. Change* 18, 1969–1981. <https://doi.org/10.1007/s10113-018-1303-0>

Staal, A., Nes, E.H., Hantson, S., Holmgren, M., Dekker, S.C., Pueyo, S., Xu, C., Scheffer, M., 2018. Resilience of tropical tree cover: The roles of climate, fire, and herbivory. *Glob. Change Biol.* 24, 5096–5109. <https://doi.org/10.1111/gcb.14408>

Stan, K.D., Sanchez-Azofeifa, A., Duran, S.M., Guzman Q, J.A., Hesketh, M., Laakso, K., Portillo-Quintero, C., Rankine, C., Doetterl, S., 2021. Tropical dry forest resilience and water use efficiency: an analysis of productivity under climate change. *Environ. Res. Lett.* 16, 054027. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/abf6f3>

Steur, G., Verburg, R.W., Wassen, M.J., Verweij, P.A., 2020. Shedding light on relationships between plant diversity and tropical forest ecosystem services across spatial scales and plot sizes. *Ecosyst. Serv.* 43, 101107. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2020.101107>

Su, J., Gou, X., HilleRisLambers, J., Deng, Y., Fan, H., Zheng, W., Zhang, R., Manzanedo, R.D., 2021. Increasing climate sensitivity of subtropical conifers along an aridity gradient. *For. Ecol. Manag.* 482, 118841. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118841>

- Tabarelli, M., Leal, I.R., Scarano, F.R., Silva, J.M.C. da, 2017. The Future of the Caatinga, in: Silva, J.M.C. da, Leal, I.R., Tabarelli, M. (Eds.), *Caatinga*. Springer International Publishing, Cham, pp. 461–474. https://doi.org/10.1007/978-3-319-68339-3_19
- Teixeira, L.P., Lughadha, E.N., Silva, M.V.C. da, Moro, M.F., 2021. How much of the Caatinga is legally protected? An analysis of temporal and geographical coverage of protected areas in the Brazilian semiarid region. *Acta Bot. Bras.* 35, 473–485. <https://doi.org/10.1590/0102-33062020abb0492>
- Touma, D., Ashfaq, M., Nayak, M.A., Kao, S.-C., Diffenbaugh, N.S., 2015. A multi-model and multi-index evaluation of drought characteristics in the 21st century. *J. Hydrol.* 526, 196–207. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2014.12.011>
- Trenberth, K.E., Dai, A., van der Schrier, G., Jones, P.D., Barichivich, J., Briffa, K.R., Sheffield, J., 2014. Global warming and changes in drought. *Nat. Clim. Change* 4, 17–22. <https://doi.org/10.1038/nclimate2067>
- Wieloch, T., Ehlers, I., Yu, J., Frank, D., Grabner, M., Gessler, A., Schleucher, J., 2018. Intramolecular ^{13}C analysis of tree rings provides multiple plant ecophysiology signals covering decades. *Sci. Rep.* 8, 5048. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-23422-2>
- Wright, S.J., 2013. The carbon sink in intact tropical forests. *Glob. Change Biol.* 19, 337–339. <https://doi.org/10.1111/gcb.12052>
- Wright, S.J., 2010. The future of tropical forests: Future tropical forests. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1195, 1–27. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2010.05455.x>
- Wu, D., Zhao, X., Liang, S., Zhou, T., Huang, K., Tang, B., Zhao, W., 2015. Time-lag effects of global vegetation responses to climate change. *Glob. Change Biol.* 21, 3520–3531. <https://doi.org/10.1111/gcb.12945>
- Xu, L., Saatchi, S.S., Yang, Y., Yu, Y., Pongratz, J., Bloom, A.A., Bowman, K., Worden, J., Liu, J., Yin, Y., Domke, G., McRoberts, R.E., Woodall, C., Nabuurs, G.-J., de-Miguel, S., Keller, M., Harris, N., Maxwell, S., Schimel, D., 2021. Changes in global terrestrial live biomass over the 21st century. *Sci. Adv.* 7, eabe9829. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abe9829>
- Yang, J., He, Y., Aubrey, D.P., Zhuang, Q., Teskey, R.O., 2016. Global patterns and predictors of stem CO_2 efflux in forest ecosystems. *Glob. Change Biol.* 22, 1433–1444. <https://doi.org/10.1111/gcb.13188>
- Yang, R.-Q., Zhao, F., Fan, Z.-X., Panthi, S., Fu, P.-L., Bräuning, A., Griesinger, J., Li, Z.-S., 2022. Long-term growth trends of *Abies delavayi* and its physiological responses to a warming climate in the Cangshan Mountains, southwestern China. *For. Ecol. Manag.* 505, 119943. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119943>
- Zalles, V., Hansen, M.C., Potapov, P.V., Parker, D., Stehman, S.V., Pickens, A.H., Parente, L.L., Ferreira, L.G., Song, X.-P., Hernandez-Serna, A., Kommareddy, I., 2021. Rapid

expansion of human impact on natural land in South America since 1985. *Sci. Adv.* 7, eabg1620. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abg1620>

Zhang, M., Wei, X., 2021. Deforestation, forestation, and water supply. *Science* 371, 990–991. <https://doi.org/10.1126/science.abe7821>

Ziemińska, K., Butler, D.W., Gleason, S.M., Wright, I.J., Westoby, M., 2013. Fibre wall and lumen fractions drive wood density variation across 24 Australian angiosperms. *AoB PLANTS* 5. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plt046>

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. <https://doi.org/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., Heinrich, I., Rahman, M., Vlam, M., Zwartsenberg, S.A., Sleen, P., 2020. Recent CO₂ rise has modified the sensitivity of tropical tree growth to rainfall and temperature. *Glob. Change Biol.* 26, 4028–4041. <https://doi.org/10.1111/gcb.15092>

As relações clima-crescimento de espécies arbóreas congêneras variam ao longo de um gradiente de vegetação tropical no Brasil

Aragão, José Roberto V.^{1*}; Zuidema, Pieter A.²; Groenendijk, Peter¹

¹Departamento de Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, Caixa Postal: 6109, Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), 13083-970, Campinas, SP, Brasil.

²Forest Ecology & Forest Management Group, Universidade de Wageningen, Wageningen, Holanda.

* autor correspondente: craniusru@gmail.com

Capítulo publicado: doi.org/10.1016/j.dendro.2021.125913

Normas da revista: Dendrochronologia

RESUMO

As florestas tropicais sazonalmente secas são um importante regulador climático global, um dos principais impulsionadores da dinâmica global do sumidouro de carbono e prevê-se que sofram reduções futuras em sua produtividade devido às mudanças climáticas. No entanto, pouco se sabe sobre como a variabilidade climática interanual afeta o crescimento das árvores e como as respostas ao crescimento climático variam entre os gradientes de chuva nessas florestas. Aqui nós avaliamos as mudanças na sensibilidade climática do crescimento de árvores ao longo de um gradiente ambiental de tipos de vegetação tropical sazonalmente seca (floresta perene – savana – floresta seca) no Nordeste do Brasil, usando espécies congêneras de dois gêneros neotropicais comuns: *Aspidosperma* e *Handroanthus*. Construímos cronologias de largura de anéis de árvores para cada combinação de espécies × tipo de floresta e exploramos como a variabilidade de crescimento se correlacionava com fatores climáticos locais (precipitação, temperatura) e globais (El Niño Oscilação Sul - ENOS). Também avaliamos como a sensibilidade do crescimento ao clima e a presença de desvios de crescimento variaram ao longo do gradiente. A precipitação estimula o crescimento das árvores e foi o principal fator que influenciou o crescimento entre os tipos de vegetação. As árvores no local da floresta seca apresentaram maior sensibilidade de crescimento à variação interanual da precipitação. Os fenômenos de temperatura e ENSO correlacionados negativamente com o crescimento e a sensibilidade a ambos os fatores climáticos foram semelhantes entre os locais. Desvios de crescimento negativos estavam presentes e encontrados principalmente nas espécies de floresta seca. Nossos resultados revelam um efeito dominante da precipitação no crescimento das árvores em florestas tropicais sazonalmente secas e sugerem que ao longo do gradiente, as florestas secas são as mais sensíveis à seca. Essas florestas podem, portanto, ser as mais vulneráveis aos efeitos deletérios das futuras mudanças climáticas. Esses resultados destacam a importância de entender a sensibilidade climática de diferentes florestas tropicais. Esse entendimento é fundamental para prever a dinâmica do carbono em regiões tropicais, e diferenças de sensibilidade devem ser consideradas ao priorizar medidas de conservação de florestas tropicais sazonalmente secas.

Palavras-chave: Anéis de árvores, florestas tropicais sazonalmente secas, efeitos da seca, mudanças climáticas, gradiente ambiental.

Introdução

As florestas tropicais estão entre os principais reguladores climáticos do planeta (Chazdon et al., 2016; Le Quéré et al., 2018). Nos últimos 20 anos, eles armazenaram três vezes mais CO₂ atmosférico (3,59 PgC yr⁻¹) do que outras florestas (Xu et al., 2021) e sequestraram um quarto de todo o carbono nos ecossistemas terrestres (Le Quéré et al., 2018). As florestas tropicais sazonalmente secas são particularmente importantes como reguladores climáticos (Piao et al., 2020b), atuando como sumidouro de carbono em ciclos sazonais de produtividade (Linscheid et al., 2020; Piao et al., 2020a, 2020b; Sitch et al., 2003) que são modulados pela variação interanual (IAV, ou seja, a variação entre anos) na temperatura e precipitação (Linscheid et al., 2020; Piao et al., 2020b). A forte variabilidade climática experimentada por regiões de floresta tropical sazonalmente seca (Ahlstrom et al., 2015) e sua posição dentro dos sistemas atmosféricos, induzem oscilações regionais nas chuvas que impulsionam a alta IAV na produtividade dessas florestas (Asmerom et al., 2020; Ciemer et al., 2019). Apesar da importância dessas florestas e da forte variação climática que elas experimentam, informações empíricas sobre a magnitude e os impulsionadores da variabilidade causada pelo clima na produtividade das florestas sazonalmente secas são escassas (Frank et al., 2015; Pennington et al., 2018).

As projeções de mudanças climáticas preveem alterações da IAV da produtividade das florestas tropicais secas, possivelmente resultando em redução da cobertura florestal e da biomassa (Chen et al., 2019; Humphrey, 2021; Piao et al., 2020b). Essas mudanças podem causar reduções na duração da estação de crescimento das árvores (Piao et al., 2020b; Poulter et al., 2014) e, conseqüentemente, uma queda na produtividade primária (GPP) (Ahlström et al., 2015; Frank et al., 2015). Essas reduções do GPP são reforçadas durante eventos climáticos globais, como a fase positiva da Oscilação Sul do El Niño, que tende a aumentar o déficit hídrico em florestas sazonalmente secas (Bastos et al., 2018; Zhang and Jia, 2020). Em cenários de mudanças climáticas, espera-se que esses eventos climáticos globais aumentem em frequência (Stan e Sanchez-Azofeifa, 2019) e, assim, reduzam o crescimento e a resiliência de espécies arbóreas em florestas tropicais sazonais (Gao et al., 2018). Compreender a sensibilidade de diferentes florestas tropicais sazonalmente secas à variabilidade climática e como essa sensibilidade é modulada por eventos climáticos extremos é, portanto, crucial para entender as respostas dessas florestas a futuras mudanças climáticas (Ciemer et al., 2019; Zhang e Jia, 2020; Zhao et al., 2018). No entanto, temos poucos dados empíricos sobre a sensibilidade climática

da produtividade dessas florestas e como essa sensibilidade varia entre os tipos de vegetação e gradientes climáticos (Ciemer et al., 2019; Zhang e Jia, 2020; Zhao et al., 2018).

Um componente importante e estrutural da produtividade primária de florestas sazonalmente secas é o crescimento lenhoso, que é dominado pelo crescimento do caule das árvores (Bloom et al., 2020). Estudos sobre o crescimento do caule das árvores podem, assim, ser usados para avaliar as respostas das florestas tropicais sazonalmente secas à variabilidade climática (Brodrigg et al., 2020; Gao et al., 2018; Kannenberg et al., 2020; Wang et al., 2016). As análises de anéis de árvores podem ser usadas para avaliar as respostas do crescimento do caule à variabilidade climática, pois a variação na largura do anel entre os anos armazena informações sobre como a variabilidade climática interanual afeta o crescimento das árvores em grandes escalas espaço-temporais (Zuidema et al., 2013; Zuidema e Frank, 2015). Embora sejam cada vez mais aplicadas em regiões tropicais (Babst et al., 2018), as florestas tropicais ainda estão fortemente sub-representadas nestes tipos de estudos.

Quando aplicados ao longo de gradientes ambientais, os estudos de anéis de árvores podem ajudar a entender as respostas climáticas de diferentes tipos de floresta (Godoy-Veiga et al., 2021; López et al., 2019), para avaliar quais características ambientais locais modulam o crescimento das árvores e seu IAV ((Anning et al., 2013; López et al., 2019) e compreender sua relação temporal com o clima (Camarero et al., 2013; Ciemer et al., 2019; Meko et al., 2011). Por exemplo, na floresta tropical sazonalmente seca, a sensibilidade climática do crescimento das árvores aumentou paralelamente ao déficit hídrico (Godoy-Veiga et al., 2021; López et al., 2019). Um fator complicador de tais estudos em florestas tropicais é a alta diversidade de espécies arbóreas e grande rotatividade de espécies ao longo de gradientes ambientais (Banda-R et al., 2016). Para acomodar este problema, estudos ao longo de gradientes ambientais também têm sido realizados com espécies congênicas (Locosselli et al., 2017). A proximidade genética e semelhanças em características funcionais e características da madeira reduzem as diferenças de espécies (Fernández Otárola et al., 2016), bem como a distância filogenética (Felsenstein, 1985).

Aqui apresentamos uma análise das mudanças nas respostas climáticas do crescimento das árvores ao longo de um gradiente ambiental de tipos de vegetação tropical sazonalmente seca (floresta perene – savana – floresta seca) usando espécies congênicas de dois gêneros neotropicais comuns: *Aspidosperma* e *Handroanthus*. Esses dois gêneros foram selecionados por sua ampla distribuição em florestas tropicais sazonais, importância ecológica (Fernandes et al., 2020; Queiroz et al., 2017) e potencial para construção de cronologias (Andrade et al., 2019;

Aragão et al., 2019; Espinosa et al., 2018; López e Villalba, 2020). Avaliamos a sensibilidade do crescimento explorando estatísticas de cronologia padrão de sincronicidade de crescimento, avaliando a força do efeito climático na variabilidade de crescimento (inclinações e R^2 de regressões clima-crescimento) e observando diferenças na quantidade de desvios de crescimento (anos indicadores) ao longo deste gradiente. Abordamos as seguintes hipóteses: 1) Em todos os locais, a variabilidade anual do crescimento dentro das espécies é sincronizada e impulsionada pela variabilidade anual do déficit hídrico; 2) para todas as espécies estudadas ao longo do gradiente, o crescimento se correlacionará com as temperaturas mensais da superfície do mar e será afetado negativamente pelos valores mensais do índice El Niño abrangendo o período em torno da estação de crescimento; 3) as respostas de crescimento dos dois gêneros convergem ao longo do gradiente, sendo o crescimento cada vez mais sensível ao clima, ou seja, mostrando relações clima-crescimento mais fortes (encostas e R^2 das regressões) à medida que o déficit hídrico médio aumenta de floresta perene para floresta seca; e 4) dentro dos gêneros, as espécies de florestas secas apresentarão mais reduções de crescimento (por exemplo, Gao et al., 2018) devido à sua resposta mais sensível à variação climática e disponibilidade de água.

Este é um dos primeiros estudos usando análises de anéis de árvores para avaliar como as relações clima-crescimento mudam em gradientes de tipos de florestas em regiões áridas tropicais (Brienen et al., 2016; Pompa-García and Camarero, 2020; Schöngart et al., 2017). Como primeiro passo em nosso estudo, confirmamos o potencial dendrocronológico de nossa espécie avaliando as estruturas anatômicas que delimitam seus anéis de árvores. A natureza anual da formação de anéis de árvores foi confirmada pela forte sincronicidade de crescimento entre os indivíduos e fortes correlações clima-crescimento. A variabilidade do crescimento foi correlacionada com dados meteorológicos locais (precipitação e temperatura) e variáveis climáticas de grande escala (por exemplo, temperaturas globais da superfície do mar, índices de El Niño). Por fim, comparamos como a sensibilidade ao crescimento e os desvios de crescimento mudam em nossas populações ao longo do gradiente (Gao et al., 2018).

Material e métodos

Área de estudo

As árvores foram amostradas em três locais situados em áreas protegidas de florestas tropicais sazonalmente secas nos estados do Ceará e Piauí, no Nordeste do Brasil (Fig. 1). As três

localidades se enquadram nos maiores biomas de floresta sazonalmente seca neotropical conhecidos como *Caatinga* e *Cerrado*, mas compreendem um gradiente de tipos de vegetação apresentando floresta perene, savana e florestas secas (Fernandes et al., 2020; Queiroz et al., 2017; Silveira et al., 2020). Este gradiente nos tipos de vegetação é refletido pelas condições ambientais de cada local: os locais de floresta perene e savana têm níveis de precipitação anual total semelhantes, mas diferem na sazonalidade da precipitação, temperatura média anual e presença de aquíferos (na savana), enquanto o local de floresta seca tem a menor precipitação total anual e apresenta altas temperaturas.

Nosso sítio de floresta perene estava localizado no Parque Nacional de Ubajara (Fig. 1) no noroeste do estado do Ceará (3°54'34"S e 40°59'24"W). Este local é caracterizado como uma floresta perene (Silveira et al., 2020) com forte influência taxonômica amazônica (Moro et al., 2015). Ela está localizada em um platô nas bacias sedimentares do complexo Ibiapaba (Moro et al., 2016; Silva et al., 2017; Silveira et al., 2020), com predominância de Ferralsols (FAO, 2014; Santos et al., 2011, 2018). O clima do local de floresta perene cai na categoria transitória entre savana tropical (Aw) e semi-árido (BSh). A precipitação neste local está sob forte influência da Zona de Convergência Intertropical (ZCIT; Andrade et al., 2017), caindo principalmente durante o verão austral (dezembro a maio), com estação seca no inverno (Köppen, 1948). As temperaturas médias variam entre 22° e 24°C e a precipitação média anual é de 1.460 mm, concentrada principalmente entre os meses de fevereiro-março-abril (Araújo et al., 1999). Devido à topografia e direção do vento predominante, este local tem um forte efeito de precipitação orográfica (Silveira et al., 2020).

Nosso sítio de savana estava no Parque Nacional das Sete Cidades (Fig. 1) no norte do estado do Piauí (04°02'08"S e 41°40'45"W). Este local é caracterizado como uma vegetação de savana neotropical (*Cerrado*) (Oliveira e Marquis, 2002). Os solos são arenosos, sedimentares com predominância de Entissolos (Santos et al., 2011, 2018; Soil Survey Staff, 2014), com ocorrência de aquíferos subterrâneos (Andrade et al., 2017; Matos e Felfili, 2010). O clima do sítio de savana também se enquadra na categoria transitória entre savana tropical (Aw) e semi-árido (BSh). Este local também está sob forte influência da ZCIT (Andrade et al., 2017), com precipitação concentrada no verão austral e forte estação seca no inverno (Köppen, 1948), com temperaturas médias entre 25° e 28°C e precipitação média anual de 1.350mm com pico entre abril-março (Andrade et al., 2017; Matos e Felfili, 2010).

O site seca-floresta foi localizado no Aiuaba estação ecológica (Estação Ecológica de Aiuaba; Fig. 1), no sudoeste Ceará (06 ° 36'00 "S e 40 ° 10'00" O). Este local é caracterizado

como uma típica vegetação neotropical de floresta seca (*Caatinga*). Suas formações geológicas são de base cristalina no limite sul do complexo do planalto da Ibiapaba (Lemos e Meguro, 2010; Moro et al., 2016; Silva et al., 2017) com ocorrência predominante de Entissolos lictólicos (Santos et al., 2011, 2018; Soil Survey Staff, 2014). O clima no sítio de floresta seca é semiárido (BSh), característico de estepes quentes (Köppen, 1948) e com menor influência da ZCIT (Andrade et al., 2017). A temperatura média varia entre 24° e 28°C e a precipitação média anual é de 560mm, concentrada entre janeiro e abril (Lemos e Meguro, 2010).

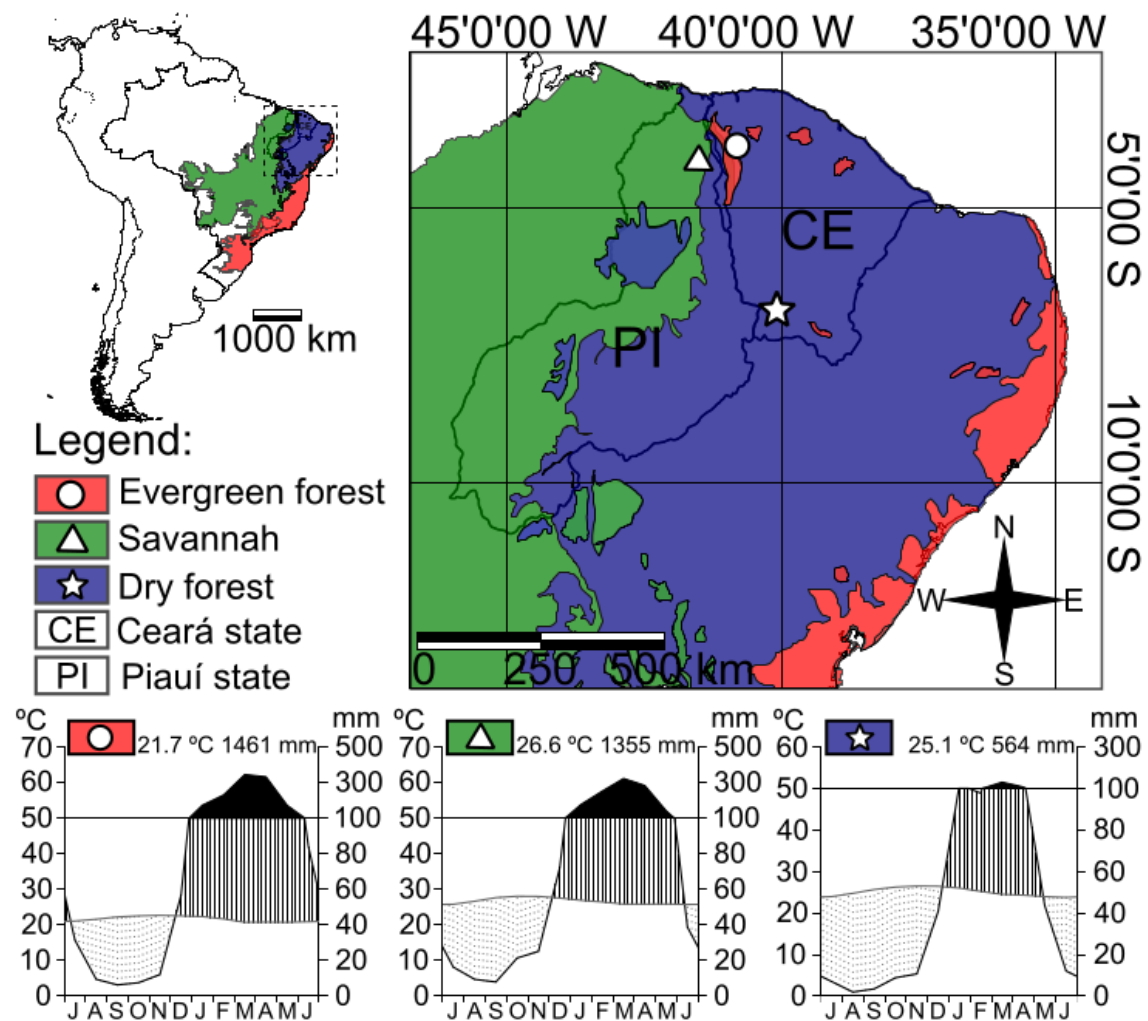


Figura 1. Localização dos três locais de estudo ao longo de um gradiente de vegetação sazonal neotropical (classificado conforme Olson et al., 2001) nos estados do Ceará (CE) e Piauí (PI) no Nordeste do Brasil: floresta perene (vermelha) no Parque Nacional de Ubajara, savana neotropical (verde) no Parque Nacional das Sete Cidades e floresta tropical seca (verde) na Estação Ecológica de Aiuaba. Diagramas climáticos para o período 1978-2018 (ver Walter e Lieth, 1960) para cada local também são fornecidos: as linhas cinzas mostram as temperaturas médias mensais, as linhas pretas a precipitação média, a área pontilhada mostra os meses com déficit hídrico (quando a curva de precipitação < curva de temperatura), áreas com linhas verticais indicam a estação chuvosa (precipitação > temperatura), áreas pretas indicam períodos com precipitação > 100mm.

Dados climáticos

Para as correlações entre crescimento e variáveis climáticas locais, usamos a precipitação mensal entre os dados de 1950-2019 (Fig. 1) obtidos de estações meteorológicas locais próximas aos locais de estudo: para o local de floresta perene do município de Ubajara no estado do Ceará, para o cerrado dos municípios de Piripiri e Piracuruca, Piauí, e para a floresta seca, do município de Aiuaba, Ceará. Os dados foram obtidos do site da Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos - FUNCEME (www.funceme.br; Funceme, 2020) para os sítios de floresta perene e de floresta seca, e da plataforma HIDROWEB platform (www.snirh.gov.br/hidroweb; ANA, 2020) para o site savana. Confirmamos a qualidade dos dados de precipitação para cada uma das estações correlacionando os valores médios anuais de precipitação da estação com reconstruções em grade de precipitação sobre a terra e com grades de temperaturas da superfície do mar (Apêndice Fig. S1). Os dados mensais de temperatura não estavam disponíveis nas estações meteorológicas e usamos dados interpolados CRU TS v.4 (Harris et al., 2020) para as células correspondentes aos nossos sites, obtidos do KNMI Climate Explorer (<https://climexp.knmi.nl>; Trouet and Van Oldenborgh, 2013).

Para as correlações entre o crescimento e as variáveis climáticas globais, usamos reconstruções gradeadas de Temperaturas da Superfície do Mar (TSM) e um índice El Niño Oscilação Sul (ENSO). Para as reconstruções TSM, usamos a reconstrução SST do National Center for Environmental Information com interpolação ótima de 0,25° (Reynolds and Smith, 1994). Para representar o ENOS, usamos o índice El Niño 3 que consiste em anomalias de temperatura oceânica no Pacífico entre 90°-150°W e 5°N-5°S. Escolhemos o índice mensal El Niño 3 como métrica para o ENSO, após realizar testes de autocorrelação espacial (através do KNMI Climate Explorer) com diferentes índices ENSO e constatar que o El Niño 3 apresentou os melhores resultados. Os índices do El Niño 3 foram obtidos da Agência Norte-Americana de Monitoramento (NOAA; www.esrl.noaa.gov/psd/forecasts/sstlim/timeseries).

Para evitar problemas que surgem ao usar variáveis explicativas fortemente correlacionadas durante as análises, verificamos as correlações entre dados locais e globais (Apêndice Fig. S2) e excluímos combinações de fatores climáticos fortemente correlacionados que podem causar problemas de colinearidade.

Espécies selecionadas

Seis espécies arbóreas, três do gênero *Aspidosperma* e três do gênero *Handroanthus*, foram selecionadas com base nas coleções florísticas dos locais estudados (Araújo et al., 1999; Castello et al., 2018; Lemos e Meguro, 2010; Matos and Felfili, 2010; Moro et al., 2015; Silveira et al., 2020). Na área de floresta perene amostramos *Aspidosperma castroanum* ACD (Apocynaceae) e *Handroanthus serratifolius* (Vahl) S.Grose (Bignoniaceae), na área de savana *Aspidosperma subincanum* Mart. e *Handroanthus ochraceus* (Cham.) Mattos, e no sítio de floresta seca *Aspidosperma multiflorum* A. DC. e *Handroanthus impetiginosum* (Mart. ex DC.) Mattos. Essas espécies fazem parte das 10 famílias mais abundantes do bioma *Caatinga*, são representativas ao longo do gradiente de vegetação estudado e possuem alta relevância ecológica e econômica para a região (Fernandes et al., 2020; Queiroz et al., 2017). Além disso, estudos recentes mostraram sua adequação para estudos dendrocronológicos (Andrade et al., 2019; Aragão et al., 2019; Espinosa et al., 2018; López e Villalba, 2020).

Também exploramos o uso de espécies de outro gênero com potencial para análises de anéis de árvores: o gênero *Cordia* (Boraginaceae; Briceño-J et al., 2016) que ocorre em dois de nossos sítios (*C. bicolor* na floresta perene, *C. trichotoma* na floresta seca). No entanto, os limites dos anéis dessas espécies não eram claros e incluí-los exigiria uma exploração aprofundada de seu potencial dendrocronológico (por exemplo, Aragão et al., 2019) além do escopo deste trabalho. Embora sem sucesso, relatamos este ensaio para registrar a tentativa fracassada e estimular novas explorações sobre este gênero tão difundido.

Análises dendrocronológicas

As amostras foram coletadas em um delineamento oportunista por meio de visita guiada (Williams e Brown, 2019), na qual indivíduos de diversos tamanhos (diâmetro à altura do peito entre 9,5 e 35 cm) foram selecionados ao longo das áreas de ocorrência das populações de nossas espécie pretendidas em cada local. Usando uma broca motorizada a gasolina (Stihl BT45) e brocas de metal ocas (diâmetro externo ~ 25mm), coletamos entre três e quatro amostras radiais por indivíduo. Essas amostras tinham aproximadamente 15 mm de diâmetro e comprimentos variados da casca à medula, dependendo do diâmetro do indivíduo. Foram amostrados 20 indivíduos em 3-4 raios de cada espécie em cada local, totalizando 120 árvores para as seis espécies analisadas. As amostras quebradas foram cuidadosamente alinhadas e todas as amostras foram acondicionadas em sacos de papel, secas à temperatura ambiente e

fixadas em suportes de madeira. As amostras foram então polidas com lixa cada vez mais fina (grão de 60 a 2000) para permitir uma boa visualização dos limites do anel sob estereomicroscopia (Gärtner et al., 2015; Orvis e Grissino-Mayer, 2002). Algumas amostras radiais também foram seccionadas anatomicamente (Apêndice Fig. S3) para descrever a anatomia da espécie e os limites dos anéis (Aragão et al., 2019). Este procedimento auxilia na compreensão dos limites dos anéis de crescimento das espécies e na identificação de falsos anéis comuns em florestas tropicais (Brienen et al., 2016).

Antes de medir os anéis das árvores, observamos e demarcamos as camadas de crescimento sob um estereomicroscópio Leica® (amplificação de 10x a 40x). Em seguida, digitalizamos amostras com resolução de 2400 dpi (EPSON Perfections V800 Photo Scanner) no formato ".tif". As larguras dos anéis de 3 a 4 raios por indivíduo foram medidas usando o software CooRecorder e CDendro (versão 9.4 for Windows; Cybis, 2020) com precisão de 0,01 mm. Nós cruzamos visualmente a série de largura de anel no CooRecorder, tanto dentro como entre árvores, auxiliado pelas curvas de correlação e gráficos de esqueleto no CDendro. Posteriormente, foi realizado um controle estatístico de qualidade dessa datação cruzada utilizando o software COFECHA (Holmes, 1983) para identificar e solucionar possíveis erros de marcação. As cronologias foram construídas para cada combinação local × espécie usando o pacote dplR (Bunn et al., 2017) no software R versão 3.6.3 (R Core Team, 2015). Retiramos as tendências de nossa série radial usando splines cúbicos flexíveis de 22 anos com um corte de comprimento de onda de 50% ((Hughes et al., 2011; Speer, 2010) e as cronologias foram calculadas a partir da série radial sem tendências. Em seguida, usamos as versões padrão de cada cronologia, truncadas para os anos com uma profundidade de amostragem de pelo menos 10 raios, para as análises subsequentes de crescimento climático. Como a estação chuvosa – e, portanto, a estação de crescimento – quase coincide com o ano civil no Nordeste do Brasil, não aplicamos o deslocamento de Shulman (Schulman, 1956) em nossas cronologias. Calculamos as estatísticas dendrocronológicas padrão (Hughes et al., 2011) relacionadas à qualidade das cronologias: a média das intercorrelações entre séries (intercor); a correlação entre séries e árvores (rbar) e o Expressed Population Signal (EPS).

Para explorar a relação entre crescimento e clima local, inicialmente correlacionamos a variação de crescimento com as médias anuais totais de precipitação para todas as florestas. Em seguida, realizamos análises de função de correlação entre as cronologias, precipitação (das estações meteorológicas mais próximas) e dados de temperatura (dados interpolados obtidos no KNMI) para cada local usando o pacote *treeclim* R (Zang and Biondi, 2015). Para levar em

conta possíveis efeitos da precipitação pré-estação chuvosa no crescimento (Aragão et al., 2019; Nogueira Jr et al., 2017; Pereira et al., 2018), ou de efeitos legados de eventos de seca (Kannenbergh et al., 2020), aplicamos correlações mensais a partir de novembro do ano anterior à formação do anel até julho do ano de formação do anel.

Em seguida, exploramos a relação entre o crescimento e as reconstruções da temperatura global da superfície do mar (TSM) para identificar quais regiões do oceano afetam o crescimento das árvores em nossos locais. Produzimos mapas de correlação entre todas as cronologias e reconstruções globais de SST usando o KNMI Climate Explorer (Trouet e Van Oldenborgh, 2013). Para contabilizar a autocorrelação nos dados e contemplar possíveis atrasos nas respostas de crescimento em cada local (Aragão et al., 2019; Land et al., 2017), as correlações TSM-crescimento foram realizadas mês a mês usando médias corridas com número diferente de meses entre sites. A duração das médias de corrida coincidiu com a duração da estação chuvosa de cada local ao longo do gradiente: 9 meses na floresta perene (nov-JUL), 8 meses na savana (nov-JUN) e 7 meses na floresta seca (nov-JUL-MAY).

Para validar os resultados dos mapas de correlação TSM, realizamos análises de função de correlação entre as cronologias e valores mensais do índice El Niño 3 (representando a Oscilação Sul do El Niño) no pacote *treeclim* R (Zang e Biondi, 2015). Como TSMs em diferentes regiões do Oceano Atlântico podem afetar o crescimento de árvores tropicais (Aragão et al., 2019; Schöngart et al., 2017), realizamos análises exploratórias adicionais correlacionando crescimento e índices de diferentes regiões do Atlântico Tropical: o índice do Atlântico Norte Tropical (TNA), índice do Atlântico Sul Tropical (TSA) e índice de Warm Pool do Hemisfério Ocidental (WHWP) (Apêndice Tabela S1 e S2).

Para identificar a combinação de meses em que a variação do crescimento respondeu significativamente ao clima, aplicamos modelos de regressão linear simples e múltipla (Hughes et al., 2011; Speer, 2010). A combinação de modelos de regressão simples e múltipla auxilia no entendimento mais detalhado da variação do crescimento (Hughes et al., 2011) e permite desvendar as relações entre cronologias e variabilidade climática (Aragão et al., 2019; Nogueira Jr et al., 2017). Realizamos regressões entre o crescimento e cada uma das três principais variáveis climáticas: crescimento vs . precipitação mensal, crescimento vs . temperatura mensal e crescimento vs. índice Niño 3 mensal. As análises foram realizadas utilizando os meses que compõem a estação chuvosa de cada local, variando entre 7 e 9 meses conforme descrito acima. A seleção do modelo foi realizada pelo método backward. Todas as correlações clima-crescimento e as regressões simples e múltiplas foram calculadas no período de 1957 ou 1984

(variável de acordo com as cronologias) até 2019, usando o software R 3.6.3 (R Core Team, 2015).

Para entender como a sensibilidade do crescimento ao clima é modulada pelo gradiente, testamos se a relação entre o crescimento e as variáveis climáticas mudava entre os locais (testando diferenças nas inclinações de resposta climática), bem como verificamos se o poder explicativo dos modelos (o R^2) mudou ao longo do gradiente. Para cada conjunto de dados climáticos (precipitação, temperatura e índice El Niño 3), primeiro aplicamos um modelo de regressão linear múltipla entre crescimento e dados climáticos sazonais e testamos dentro dos gêneros se o local era um fator significativo nas regressões (incluindo o local como um fator na regressão). Em seguida, testamos se as relações eram diferentes entre os gêneros dentro dos locais. Com esta abordagem, testamos se as inclinações mudam ao longo do gradiente, bem como testamos se as condições do local são um fator determinante mais forte das relações clima-crescimento do que os gêneros (superando assim as diferenças entre os gêneros). Para permitir intercomparações de inclinações e valores de R^2 entre as espécies, realizamos essas análises no período comum de 1984-2018. Os valores sazonais do clima foram calculados utilizando os meses que compõem a estação chuvosa de cada local, variando entre 7 e 9 meses conforme descrito acima.

Análises de desvio de crescimento

Para entender as anomalias de crescimento de nossa espécie, identificamos anos com desvios de crescimento positivos e negativos (ou seja, análises de ano-ponteiro) para cada espécie. O método para identificar os anos indicadores usa janelas móveis de 4 anos aplicadas aos dados de crescimento absoluto sem a remoção de tendências para cada raio (Schweingruber et al., 1990; van der Maaten-Theunissen et al., 2015). Os anos indicadores são identificados como desvios de crescimento em relação à taxa média de crescimento dos quatro anos anteriores: os anos indicadores positivos são aqueles em que pelo menos 75% da série de anéis de árvore apresentam um aumento de crescimento de pelo menos 60% (em relação aos 4 anteriores anos); anos indicadores negativos são aqueles em que >75% das árvores apresentam uma redução de crescimento >40% (Schweingruber et al., 1990). Essas análises foram realizadas nos raios individuais durante os períodos comuns de 1963-2019 para as espécies de *Aspidosperma* e 1975-2019 para as espécies de *Handroanthus*. Os períodos comuns foram

escolhidos para incluir pelo menos 35 raios – equivalente a ~10 indivíduos – para cada espécie por gênero.

Para explorar quais variáveis ambientais impulsionam os desvios de crescimento, verificamos se estes desvios ocorreram durante anos de desvios climáticos específicos (por exemplo, anos secos, anos de El Niño ou La Niña etc.) descritos na literatura (Jimenez et al., 2019; Marengo et al., 2012; Utida et al., 2019). O baixo número de anos indicadores em nossos dados, no entanto, dificultou o teste formal dessas relações. Finalmente, também exploramos os componentes de resiliência (resiliência, recuperação, resiliência e resiliência relativa) para os anos com desvios de crescimento negativos significativos (pelo menos 5 raios) usando janelas de 4 anos (antes e depois; van der Maaten-Theunissen et al., 2015). Para as análises de desvio de crescimento e componentes de resiliência, usamos o pacote *pointRes* em R 3.6.3 (R Core Team, 2015; van der Maaten-Theunissen et al., 2015).

Resultados

Limites de anel e medições de anéis de árvore

Os limites dos anéis de crescimento das espécies do gênero *Aspidosperma* (Fig. 2a, c e e) eram visíveis com uma lupa com ampliação de 10x, enquanto os anéis das espécies do gênero *Handroanthus* (Fig. 2b, d e f) eram visíveis apenas sob um estereomicroscópio (Fig. 2). O gênero *Aspidosperma* apresenta anéis de crescimento delimitados por uma fina linha de parênquima marginal, fibras do lenho tardio de paredes espessas e diferenças nos diâmetros dos vasos: vasos maiores no lenho inicial e vasos menores (mais espaçados) no lenho tardio (Apêndice Fig. S3a, c e e). O gênero *Handroanthus* apresentou anéis caracterizados por uma linha de parênquima marginal (às vezes ausente) e zonas fibrosas escuras com baixa densidade de vasos (Apêndice Fig. S3b, d e f). Falsos anéis foram observados em todas as espécies, consistindo principalmente de variações na cor da madeira, zonas fibrosas e parênquima axial aliforme confluyente. Em espécies do gênero *Aspidosperma*, os falsos anéis foram caracterizados por uma fileira estreita de células formando camadas irregulares e descontínuas ou por variações abruptas na cor e densidade da madeira. Espécies do gênero *Handroanthus* apresentaram falsos anéis associados à confluência do parênquima aliforme, visualmente distintos da linha do parênquima marginal que delimita os verdadeiros anéis de crescimento. Anel de cunha ou em lente – anéis em forma de lente que convergem em

algumas partes da circunferência da árvore e ausentes em alguns raios – estiveram presentes em ambas as espécies, mas principalmente no gênero *Handroanthus*. Para as espécies de ambos os gêneros, as diferenças anatômicas entre os limites falsos e verdadeiros do anel permitiram identificá-los corretamente durante as medições e datações cruzadas.

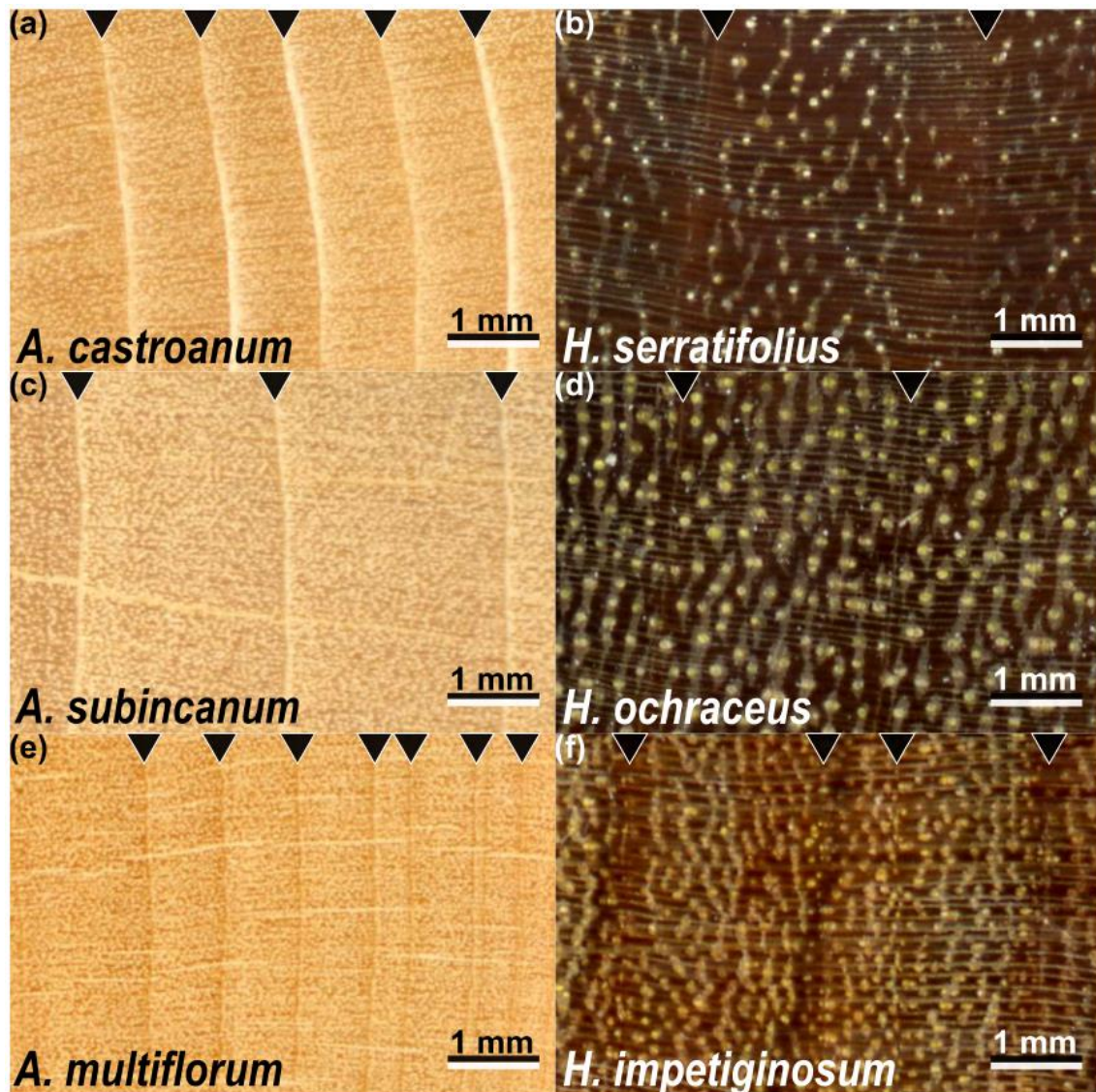


Figura 2 : Imagens transversais macroscópicas da madeira das espécies congêneras 2×3 estudadas: 2 gêneros (*Aspidosperma* e *Handroanthus*) em três tipos de floresta: floresta perene; savana neotropical (*Cerrado*); floresta tropical seca (*Caatinga*). Os limites reais do anel são indicados por triângulos pretos.

A datação cruzada e a construção da cronologia foram bem-sucedidas para todas as combinações de espécies × locais. Conseguimos igualar o crescimento da maioria das amostras quebradas (sem casca ou medula) e apenas desconsideramos um pequeno número de raios (~10%) devido a padrões de crescimento anômalos (aproximadamente 6-8 raios por espécie, com até três árvores excluído). As idades máximas das árvores variaram entre as espécies de

48 a 77 anos e as cronologias variaram entre 41 e 67 raios (Fig. 3; Tabela 1). Em todas as espécies estudadas, foi observada uma clara sincronia de crescimento: as cronologias apresentaram intercorrelações entre séries (intercor) variando de 0,559 e 0,641, correlação entre séries e árvores (rbar) de 0,269 ad .334, e valores de EPS entre 0,851 e 0,966 (Tabela 1). Para espécies do gênero *Aspidosperma*, o rbar aumentou com o aumento da seca enquanto para espécies de *Handroanthus* esse padrão não foi observado.

Tabela 1: Características das cronologias para 6 espécies pertencentes a dois gêneros (*Aspidosperma* e *Handroanthus*) em três locais de estudo: EF: Floresta perene; SA: Savana Neotropical (Cerrado); TD: floresta tropical-seca (*Caatinga*). São apresentados: número de árvores incluídas na cronologia dos 20 indivíduos coletados (número de raios entre parênteses); intercor: média das correlações entre séries dentro da árvore; rbar: correlação inter-séries entre árvores; EPS: Sinal da População Expressa; idades médias (e máximas) das árvores; $\varnothing$: diâmetros médios (e máximos) das árvores; Período: anos iniciais e finais das cronologias

Espécies (tipo florestal)	árvores (series)	intercor	Rbar	EPS	Mean age (max)	Mean $\varnothing$ (max)	Span
<i>A. castroanum</i> (EF)	20 (67)	0.619	0.277	0.938	63 (71)	12.5 (19.7)	1957-2019
<i>A. subincanum</i> (SA)	17 (41)	0.596	0.269	0.851	35 (68)	15.4 (34.4)	1984-2018
<i>A. multiflorum</i> (TD)	17 (49)	0.641	0.292	0.934	46 (61)	10.6 (12.7)	1974-2019
<i>H. serratifolius</i> (EF)	20 (54)	0.559	0.334	0.946	38 (48)	19.1 (27.2)	1982-2019
<i>H. ochraceus</i> (SA)	20 (55)	0.585	0.275	0.966	46 (77)	15.9 (28.0)	1974-2019
<i>H. impetigisonus</i> (TD)	20 (54)	0.603	0.310	0.947	47 (62)	14.6 (33.7)	1973-2019

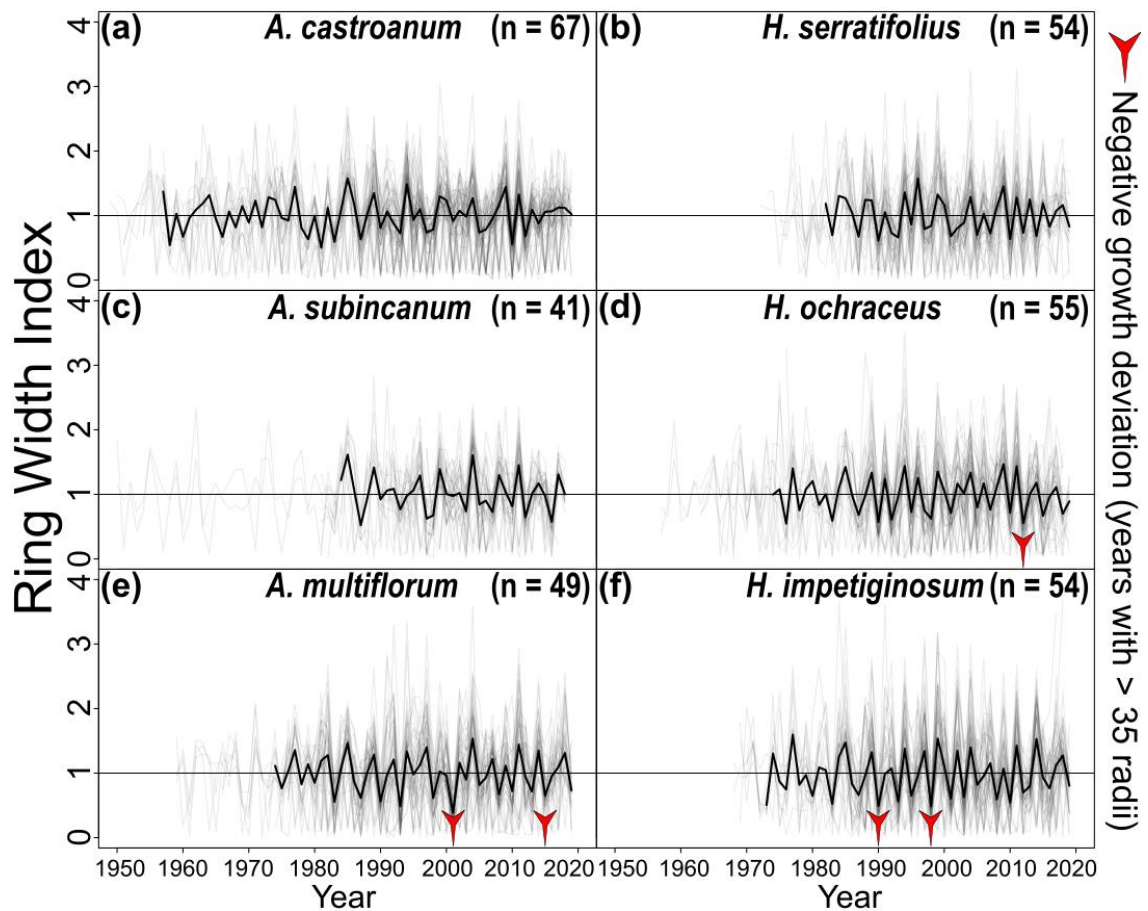


Figura 3: Cronologias de largura de anel de 6 espécies pertencentes a dois gêneros (*Aspidosperma* e *Handroanthus*) e estudadas em três locais: floresta perene; savana neotropical (Cerrado); floresta tropical-seca (Caatinga). São mostradas as séries padronizadas de árvores individuais (linhas cinzas), as cronologias médias de largura de anel resultantes (linha preta) e anos com desvios de crescimento negativos significativos (setas vermelhas para baixo).

Correlações clima-crescimento local

Para todas as espécies, o crescimento correlacionou-se positivamente com a precipitação anual total para todas as seis espécies de estudo (r entre 0,51-0,77; Apêndice Fig. S5) e com a precipitação mensal para o período em torno da estação de crescimento de cada local (Fig. 4 e Tabela 2; Apêndice Tabelas S1 e S2). As duas espécies de floresta perene exibiram o maior número de correlações mensais com a precipitação (7 meses; Fig. 4), enquanto no local de savana e floresta seca o número de meses foi menor (~ 4 meses; Fig. 4 e Tabela 2; Anexos Tabelas S1 e S2). Através de regressões lineares múltiplas identificamos que a precipitação nos meses de janeiro e maio foram os mais fortes determinantes do crescimento (Fig. 4, Tabela 2). Entre as correlações da estação de crescimento, a precipitação afetou os anéis das árvores em maior proporção nas florestas secas (Fig 4, asteriscos). Em *A. multiflorum* observamos o

maior efeito proporcional da precipitação (75%), onde 3 dos 4 meses correlacionados são determinantes para o crescimento (Fig. 4 e Tabela 2; Anexos Tabelas S1 e S2).

Para todas as espécies, o crescimento correlacionou-se negativamente com a temperatura máxima mensal para o período em torno da estação de crescimento de cada local (r entre -0,30 a -0,55; Fig. 4 e Tabela 2; Tabelas S1 e S2 do Apêndice). As duas espécies de floresta perene exibiram o maior número de correlações mensais com a temperatura máxima (~5 meses; Fig. 4 e Tabela 2; Tabelas S1 e S2 do Apêndice), enquanto no local de savana e floresta seca o número de meses com correlações foi menor (~3 meses; Fig. 4). Mesmo com o elevado número de correlações, não observamos efeitos significativos da temperatura máxima sobre o crescimento das seis espécies por meio de regressões múltiplas (Fig. 4 e Tabela 2; Anexos Tabelas S1 e S2).

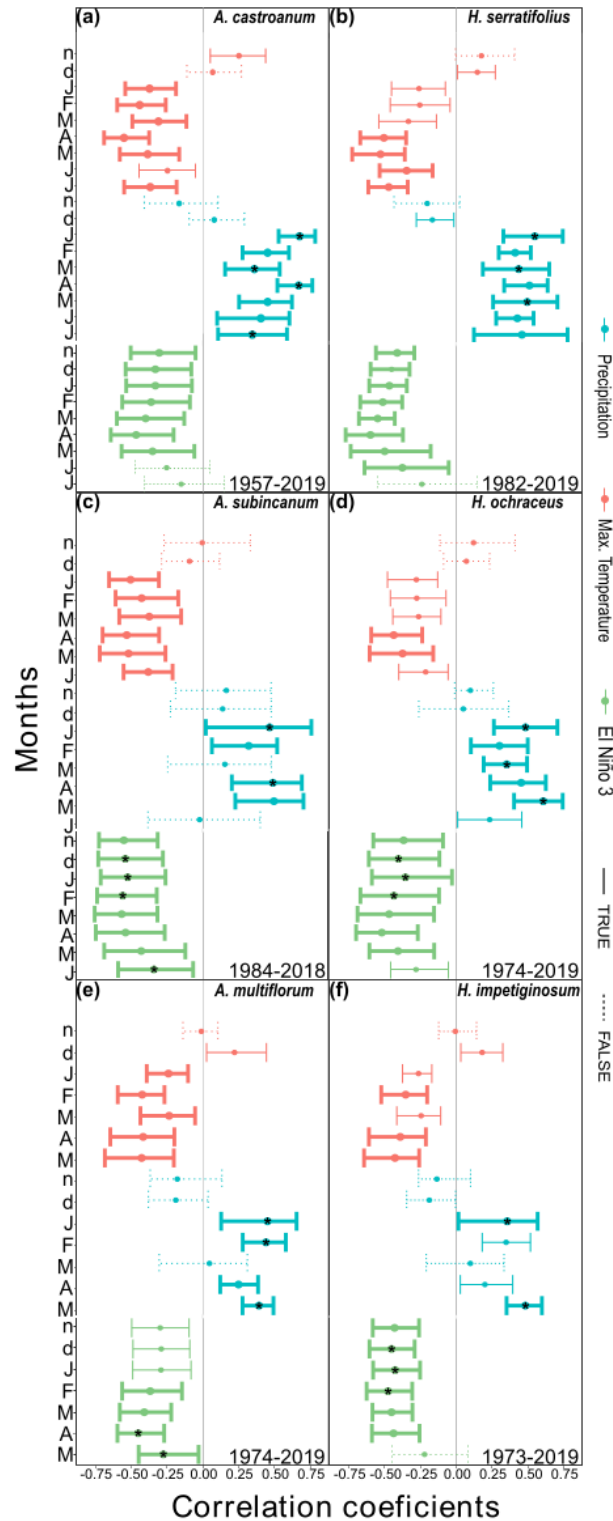


Figura 4: Correlações clima-crescimento e regressão múltipla para seis espécies pertencentes a dois gêneros (*Aspidosperma* e *Handroanthus*) em três locais de estudo: floresta perene; savana neotropical (*Cerrado*); floresta tropical-seca (*Caatinga*). O crescimento foi comparado com a precipitação mensal (vermelho), temperaturas máximas mensais (azul) e o índice El Niño 3 (verde). Os meses do ano anterior são indicados em letras minúsculas, enquanto os do ano atual são indicados em maiúsculas. Os pontos centrais indicam os coeficientes de correlação e as linhas os intervalos de confiança de 95% de bootstrap: linhas cheias mostram correlações significativas, linhas tracejadas não significativas. Linhas grossas indicam $p < 0,05$ na regressão simples e o * no centro das linhas indicam que os meses tiveram efeito significativo no crescimento ($p < 0,05$) no melhor modelo na regressão múltipla.

Tabela 2: Resultados das análises de regressão múltipla para cada espécie entre a cronologia (variável dependente) e os valores médios mensais históricos das variáveis ambientais locais (precipitação) e globais (El Niño Oscilação Sul). São fornecidas variáveis ambientais e valores de R^2 de dois conjuntos de modelos por espécie: o primeiro indica valores relacionados a regressões múltiplas de crescimento vs. dados de precipitação mensal e o segundo de modelos relacionados a índices de crescimento vs. índices mensais de El Niño 3. Regressões de crescimento vs. temperatura mensal também foram executados, mas não produziram modelos significativos. São fornecidos o coeficiente de regressão múltipla b e os erros padrão, níveis de significância indicados como * $p < 0,05$ e *** $p < 0,001$.

	Espécies	Variáveis	$b \pm SE$		Espécies	Variáveis	$b \pm SE$
<i>Floresta perene</i> A. castroanum 1. $R^2 = 0.65$ (F = 27.47; df = 57)		Intercept	$0.4785 \pm 0.0634^{***}$	<i>H. serratifolius</i> 1. $R^2 = 0.51$ (F = 11.82; df = 37)		Intercept	$0.479 \pm 0.1036^{***}$
		Prec. Jan	$0.0011 \pm 0.0002^{***}$			Prec. Jan	$0.0011 \pm 0.0003^{***}$
		Prec. Mar	$0.0003 \pm 0.0002^{***}$			Prec. Mar	$0.0006 \pm 0.0003^*$
		Prec. Abr	$0.0005 \pm 0.0002^{***}$			Prec. Mai	$0.0007 \pm 0.0003^*$
		Prec. Jul	$0.0012 \pm 0.0006^{***}$				
<i>Savana</i> A. subincanum 1. $R^2 = 0.36$ (F = 9.11; df = 32) 2. $R^2 = 0.49$ (F = 7.13; df = 32)		Intercept	$0.5963 \pm 0.1072^{***}$	<i>H. ochraceus</i> 1. $R^2 = 0.61$ (F = 21.54; df = 43) 2. $R^2 = 0.43$ (F = 10.48; df = 43)		Intercept	$0.3994 \pm 0.0862^{***}$
		Prec. Jan	$0.0009 \pm 0.0004^{***}$			Prec. Jan	$0.001 \pm 0.0003^{***}$
		Prec. Abr	$0.0008 \pm 0.0003^{***}$			Prec. Fev	$0.0008 \pm 0.0002^{***}$
		Intercept	$9.9499 \pm 1.9507^{***}$			Prec. Mai	$0.0014 \pm 0.0003^{***}$
		El Niño 3 Jan	$0.7731 \pm 0.3037^{***}$			Intercept	$7.5099 \pm 1.3731^{***}$
		El Niño 3 Fev	$-0.4461 \pm 0.1942^{***}$			El Niño 3 Jan	$0.9458 \pm 0.2173^{***}$
		El Niño 3 Jun	$-0.1312 \pm 0.0544^{***}$			El Niño 3 Fev	$-0.6875 \pm 0.1606^{***}$
		El Niño 3 dez	$-0.5356 \pm 0.1889^{***}$			El Niño 3 dez	$-0.5002 \pm 0.131^{***}$
<i>Floresta seca</i> A. multiflorum 1. $R^2 = 0.49$ (F = 13.6; df = 43) 2. $R^2 = 0.28$ (F = 8.52; df = 43)		Intercept	$0.6162 \pm 0.0669^{***}$	<i>H. impetigersonum</i> 1. $R^2 = 0.33$ (F = 11.4; df = 46) 2. $R^2 = 0.33$ (F = 7.65; df = 46)		Intercept	$0.7343 \pm 0.0624^{***}$
		Prec. Jan	$0.001 \pm 0.0003^{***}$			Prec. Jan	$0.0009 \pm 0.0004^{***}$
		Prec. Fev	$0.0016 \pm 0.0004^{***}$			Prec. Mai	$0.0033 \pm 0.0009^{***}$
		Prec. Mai	$0.0028 \pm 0.0008^{***}$			Intercept	$7.2033 \pm 1.4581^{***}$
		Intercept	$6.983 \pm 1.6506^{***}$			El Niño 3 Jan	$0.6091 \pm 0.2327^{***}$
		El Niño 3 Abr	$-0.4903 \pm 0.1366^{***}$			El Niño 3 Fev	$-0.5291 \pm 0.1697^{***}$
		El Niño 3 Mai	$0.2766 \pm 0.1183^{***}$			El Niño 3 dez	$-0.3127 \pm 0.1365^{***}$

Temperaturas da superfície do mar e El Niño

Os mapas de correlação entre as cronologias e as temperaturas globais da superfície do mar (TSM) mostraram que a principal área oceânica que afeta o crescimento das espécies de nosso estudo é o Oceano Pacífico Equatorial (Figura 5). As correlações com TSMs do Oceano Pacífico tropical foram mais fortes (coeficientes de correlação mais altos em áreas maiores) para espécies de floresta perene e savana (Fig. 5 linhas superiores e centrais), e mais fracas para espécies de floresta seca (Fig. 5, linha inferior). Em geral, os resultados dos mapas de correlação foram corroborados pelas correlações com o índice El Niño 3, revelando correlações negativas para todas as espécies. Nas regressões múltiplas, o índice El Niño 3 foi um fator significativo que afetou o crescimento das árvores para os locais de savana e floresta seca, com os

coeficientes de regressão mais fortes encontrados para as espécies de savana (Fig. 4; Tabela 2; Apêndice Tabela S1 e S2). As espécies florestais perenes não mostraram efeitos significativos do El Niño 3 nas regressões múltiplas (Fig. 4; Tabela 2; Tabela S1 e S2 do Apêndice). As TSM do Oceano Atlântico também afetaram a variabilidade de crescimento de nossa espécie (Fig. 5), mas os resultados variaram entre as espécies. Em geral, o crescimento correlacionou-se negativamente com as TSM do Oceano Atlântico (esses resultados são corroborados pelas análises de correlação entre o crescimento e os índices de TSM do Oceano Atlântico, ver Tabela S1 e S2 do Apêndice).

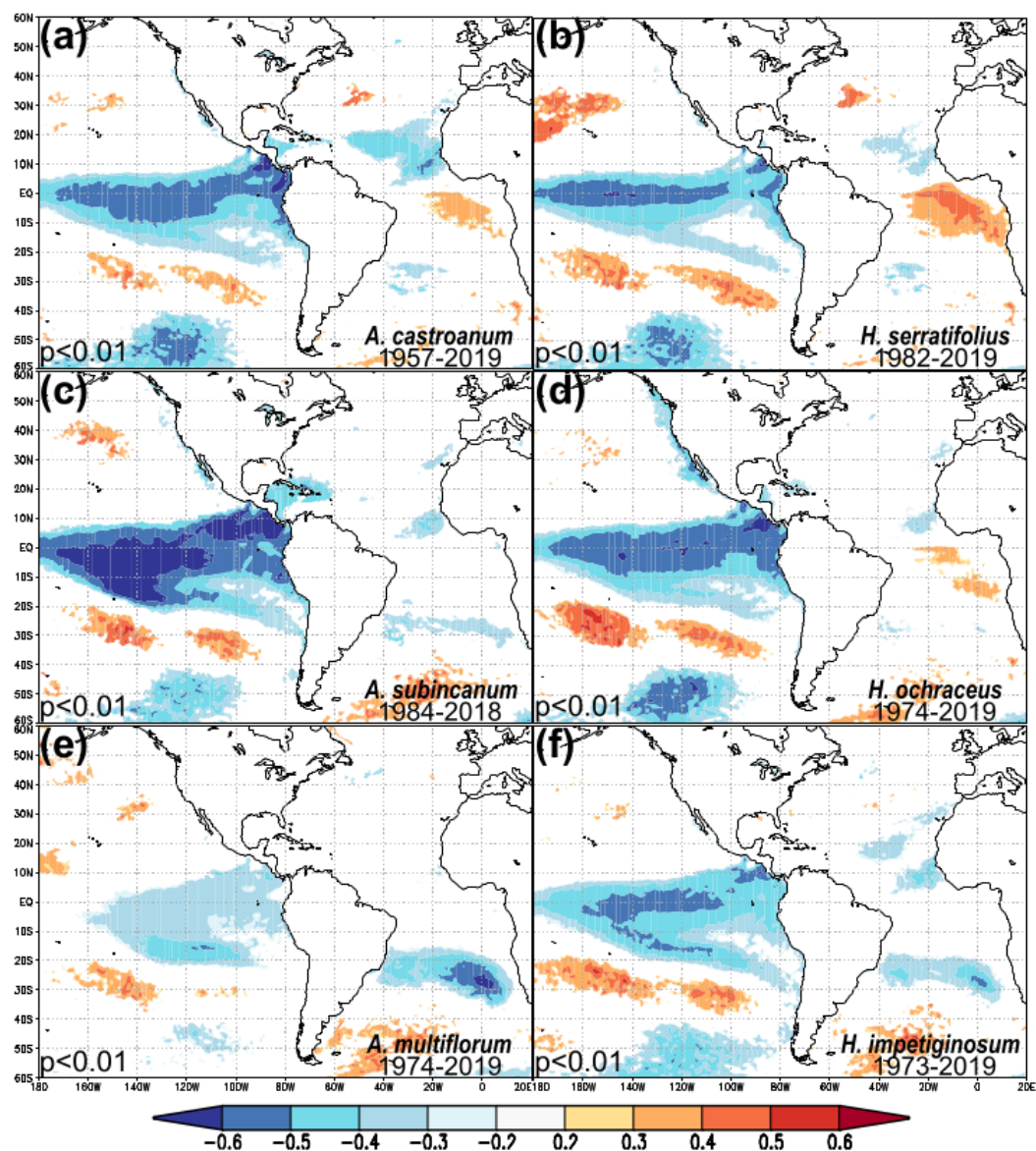


Figura 5: Correlações espaciais entre as temperaturas mensais da superfície do mar quadriculada (SSTs) nos oceanos Atlântico e Pacífico e as cronologias do índice de largura de anel para 6 espécies pertencentes a dois gêneros (*Aspidosperma* e *Handroanthus*) em três locais de estudo: Floresta perene; Savana Neotropical (*Cerrado*); floresta tropical-seca (*Caatinga*). Dados de grade das reconstruções de temperatura da superfície do mar de interpolação ótima de 0,25° do Centro Nacional

de Informações Ambientais (Reynolds e Smith, 1994). Foram utilizados diferentes meios de corrida correspondentes à estação de crescimento para cada local: 9 meses para o local de floresta perene, 8 meses para a savana e 7 meses para a floresta seca. Os resultados são apresentados para os meses com as maiores correlações. As cores indicam os coeficientes de correlação de Pearson.

Local versus gênero impulsionando variação de crescimento

Espécies de gêneros distintos que ocorrem dentro do mesmo local mostraram sincronidade de crescimento, com a correlação de Pearson mais forte de 0,87 para as duas espécies no local de floresta seca (Apêndice Fig. S4). Quando comparado entre os locais, o crescimento das duas espécies de floresta seca correlacionou-se entre si, mas não com espécies (congenéricas ou não) da floresta perene ou savana (Apêndice Fig. S4). O crescimento das quatro espécies da floresta perene e da savana mostrou sincronidade, correlacionando-se significativamente entre si (r de Pearson entre 0,64-0,78) para todas, exceto uma combinação de espécies (*A. subicanum* com *A. castroanum*).

Ao testar se o local era um impulsionador mais forte da sincronidade de crescimento do que o gênero, encontramos evidências de que o local realmente impulsiona (ou explica) a variabilidade do crescimento mais do que a semelhança entre espécies congenéricas. Além disso, também observamos diferenças entre as respostas de crescimento à precipitação ao longo do gradiente de chuva em ambos os gêneros (Fig. 4). As regressões precipitação-crescimento mostraram um efeito positivo da precipitação no crescimento para todos os locais e uma inclinação significativamente diferente para ambas as espécies de floresta seca em comparação com as outras (Fig. 6). Para a temperatura máxima e o índice El Niño 3 não encontramos mudanças nas inclinações entre os locais, com efeitos negativos semelhantes da temperatura e do El Niño no crescimento em todos os casos.

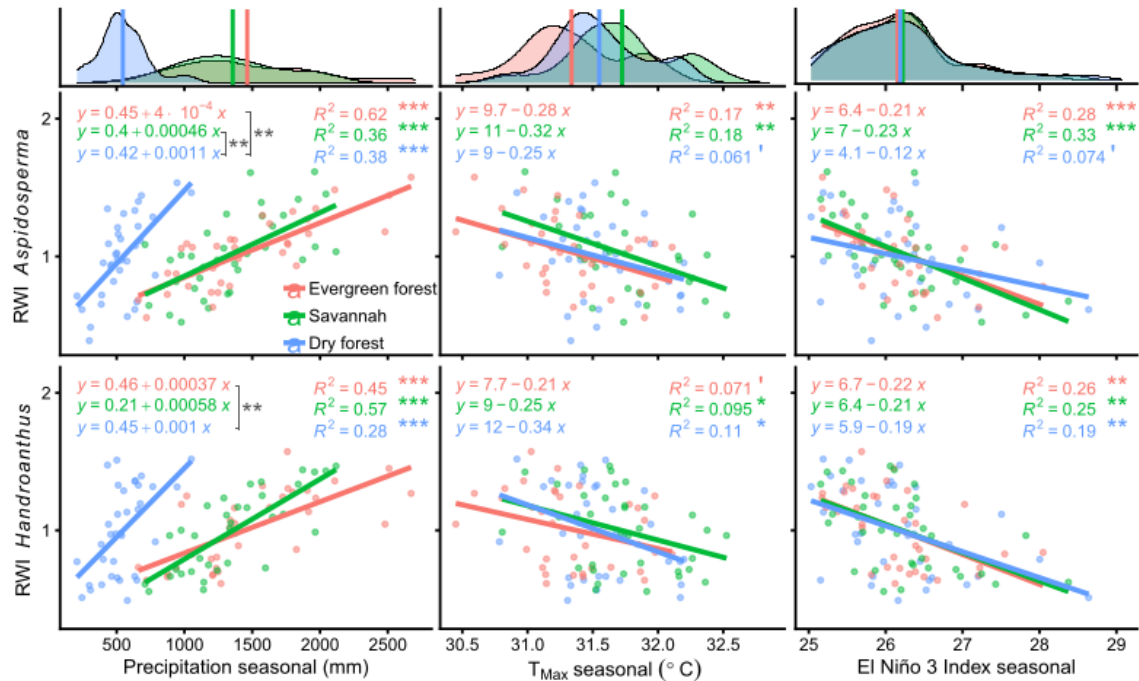


Figura 6: Mudanças nas relações clima-crescimento ao longo de um gradiente de vegetação em dois gêneros (*Aspidosperma*, superior; *Handroanthus*, inferior). São mostradas regressões lineares entre cronologias de largura de anel (RWI) e precipitação da estação de crescimento (esquerda), temperatura máxima (Tmax; centro) e Índice El Niño 3 (direita). Gradiente de vegetação indicado como: floresta perene (vermelho); savana neotropical (*Cerrado*, verde); floresta tropical seca (*Caatinga*, azul). Equações de regressão, valores de R-quadrado e valores de p são mostrados. Os asteriscos cinza indicam os valores de p para o teste de efeitos locais nas inclinações de regressão (* = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, *** = $p < 0,001$). Duração da estação de crescimento: 9 meses na floresta perene, 8 meses na savana e 7 meses na floresta seca. Foram utilizados dados climáticos para 1984-2018.

Desvios de crescimento: análises de ano de referência

As análises de desvio de crescimento mostraram desvios positivos e negativos (Apêndice Fig S6). Três das seis espécies estudadas apresentaram reduções significativas de crescimento: na floresta seca *A. multiflorum* (Fig. 1e; Anexo Fig. S5 e S6a) e *H. impetiginosum* (Fig. 1f; Anexo Fig. S5f e S6b), na savana *H. ochraceus* (Fig. 1d; Apêndice Fig. S5 e S6a). A maioria dos desvios de crescimento foi encontrada para espécies de floresta seca (5 negativos e 1 positivo; Apêndice Fig S5), e a redução mais forte foi encontrada para *A. multiflorum*, que mostrou 89% de desvio de crescimento negativo em 2001 (Apêndice Fig S6, S7a e Tabela S5).

A análise dos componentes de resiliência revelou que *A. multiflorum* (floresta seca) apresentou duas reduções de crescimento (em 2001 e 2015), com a menor resiliência relativa em 2015 (cerca de 30%; Anexo Fig. S7 e Tabela S5). *H. impetiginosum* (floresta seca) apresentou uma redução significativa no crescimento em 1990 e 1998, com variações semelhantes nos componentes de resiliência e resiliência relativa de cerca de 63% para ambos

os anos (Apêndice Fig. S7b e Tabela S5). *H. ochraceus* (savana) apresentou uma redução significativa no crescimento em 2012, com a menor resiliência relativa entre todas as espécies (cerca de 22%; Anexo Fig. S7b e Tabela S5).

Discussão

Esta é uma das primeiras avaliações das respostas de crescimento à variabilidade climática em um gradiente de tipos de florestas tropicais sazonalmente secas. Em todos os tipos de vegetação e espécies, encontramos efeitos positivos consistentes da chuva no crescimento e efeitos negativos da temperatura. No entanto, a magnitude desses efeitos diferiu entre os tipos de vegetação e foi mais forte no tipo mais seco (floresta seca).

Sincronicidade de crescimento e fatores climáticos locais

As seis espécies apresentaram diferentes tipos de limites de anéis (Brienen et al., 2016; Fichtler e Worbes, 2012), o que coincidiu com as descrições de outras espécies estudadas do gênero *Aspidosperma* (Aragão et al., 2019; Aragón and Lisi, 2019; López and Villalba, 2020 e *Handroanthus* (Andrade et al., 2019; Espinosa et al., 2018; Pace et al., 2015). A caracterização anatômica dos limites dos anéis de crescimento por meio de cortes histológicos reduziu os erros de identificação durante as medições e auxiliou na construção de cronologias (Aragão et al., 2019; Brienen et al., 2016; López e Villalba, 2020). A alta sincronização entre nossas séries e a inclusão da maioria dos raios amostrados por espécie indicam que temos cronologias robustas com alta precisão de medição (Brienen et al., 2016; Worbes, 2010).

Embora os gêneros pertençam a famílias diferentes (Fernandes et al., 2020; Queiroz et al., 2017), os fatores climáticos locais de crescimento foram consistentes entre espécies e climas (Fig. 5 e 6). As fortes correlações entre nossas cronologias de largura do anel e precipitação mensal, sazonal e anual (Fig 5 e 6; Apêndice Fig S3) indicam que a sincronicidade do crescimento é impulsionada pela disponibilidade de água (Aragão et al., 2019; Brienen et al., 2016; López et al., 2019; Schöngart et al., 2017). Os efeitos da precipitação em nosso sítio de floresta seca são semelhantes aos obtidos em outros estudos de floresta seca (Aragão et al., 2019; Lisi et al., 2020; López et al., 2019; López e Villalba, 2020), enquanto em nossos efeitos de precipitação no local da floresta perene foram mais fortes do que os encontrados em tipos de floresta semelhantes (Fontana et al., 2018; Granato-Souza et al., 2018). Essas correlações de

crescimento mais altas sugerem uma resposta de crescimento mais forte à variabilidade climática e/ou uma maior variabilidade interanual (IAV) no clima em nossa região de estudo.

As cronologias de largura de anel para as espécies de floresta seca não foram correlacionadas com as dos outros dois locais. Essa falta de sincronicidade aponta para diferenças nas respostas de crescimento climático entre os tipos de vegetação (Aragão et al., 2019; Babst et al., 2019; Lisi et al., 2020; López et al., 2019). Também pode estar relacionado a diferenças na sincronicidade da variabilidade da precipitação entre o local de floresta seca e os dois outros locais (Apêndice Fig. S8), já que os locais de savana e floresta perene estão sob maior influência da Zona de Convergência Intertropical (ZCIT) do que o sítio de floresta seca (Andrade et al., 2017). A relação entre cronologias e precipitação (por gênero e por local - Tabelas do Apêndice S3 e S4) corrobora que o clima local é o principal fator determinante dessas diferenças (Aragão et al., 2019; Babst et al., 2019; Lisi et al., 2020; López et al., 2019). Esses resultados também sugerem que espécies congêneras podem ser usadas em estudos comparativos ao longo de gradientes ambientais, uma vez que seu crescimento IAV (tabelas do apêndice S3 e S4) não difere dentro e entre os gêneros (Locosselli et al., 2013). Esse resultado difere da convergência nas respostas de crescimento observadas em outros estudos sobre a mesma espécie em gradientes ambientais (López et al., 2019; López e Villalba, 2020), e revela respostas diferenciais à variabilidade climática de espécies de árvores tropicais que crescem em diferentes vegetações tipos.

A maior dependência de chuvas na floresta seca sugere uma maior sensibilidade à seca e maior vulnerabilidade à seca das árvores neste tipo de floresta, o que é preocupante considerando os aumentos na frequência de seca previstos devido às mudanças climáticas (Kannenberget al., 2020; Wang et al., 2016). Se as respostas para as espécies de nosso estudo são representativas para espécies de árvores de floresta seca em geral, nossos resultados podem implicar fortes flutuações induzidas pela seca nos estoques de carbono e mortalidade de árvores nessas florestas (Allen et al., 2017). Esforços contínuos para quantificar a heterogeneidade nas respostas climáticas entre espécies e tipos de floresta ajudarão a prever melhor os impactos da seca nas florestas tropicais (Allen et al., 2017).

Embora em menor grau, o crescimento IAV também foi afetado pela temperatura máxima ($T_{\max}$) ao longo do gradiente (Fig. 5 e 6; Tabela S1 e S2 do Apêndice). Essas correlações podem surgir em parte da colinearidade entre precipitação e temperatura, mas respostas negativas de crescimento a $T_{\max}$ são esperadas para florestas tropicais (Brienen et al., 2016) e já foram observadas em outros estudos na região (Nogueira Jr et al., 2017). No Nordeste

do Brasil (NEB), secas e altas temperaturas são comuns (Marengo et al., 2017; Pereira et al., 2014) e secas prolongadas podem causar efeitos cumulativos no crescimento das árvores, afetando o crescimento ao longo de vários anos e reduzindo sua resiliência de crescimento (Gao et al., 2018). Aumentos na temperatura previstos para o futuro podem aumentar ainda mais o estresse hídrico nessas florestas e, portanto, aumentar a vulnerabilidade dessas florestas a extremos climáticos (Allen et al., 2017; Pennington et al., 2018). Essas mudanças podem aumentar a mortalidade, alterar a composição da comunidade e reduzir a riqueza de espécies (Allen et al., 2017).

Efeitos negativos da Oscilação Sul do El Niño no crescimento

De todas as variáveis globais de TSM que afetam o crescimento do IAV em nossos locais de estudo, nenhuma foi tão forte quanto os eventos El Niño Oscilação Sul (ENSO). TSMs em regiões relacionadas ao ENSO influenciaram negativamente o IAV dos anéis de todas as espécies ao longo do gradiente (Fig. 5-6 e Tabela 2). Esses resultados corroboram o forte efeito do ENSO no crescimento de árvores tropicais e no crescimento IAV na região (Aragão et al., 2019; Nogueira Jr et al., 2017). No entanto, nossas regressões múltiplas sugerem que o efeito determinante do ENOS ocorreu apenas na savana e floresta seca (Fig. 5-6 e Tabela 2), com maior severidade em *A. subincanum* e *H. impetiginosum* (savana e floresta seca, respectivamente).

A forte influência da precipitação e da temperatura no crescimento do IAV está atrelada à sazonalidade das chuvas no NEB, que por sua vez é fortemente influenciada pela posição da ZCIT (Jimenez et al., 2019; Marengo et al., 2017; Pereira et al., 2014). Fatores atmosféricos e oceânicos, como a Temperatura da Superfície do Mar (TSM), alteram a posição e os efeitos da ZCIT no clima local (Correia Filho et al., 2019; Jimenez et al., 2019; Pereira et al., 2014; Wu et al., 2020). Em geral, a IAV de crescimento de nossas espécies de estudo pode refletir variações de TSM que afetam a precipitação NEB (Jimenez et al., 2019). Mais especificamente, os eventos ENSO são um grande modulador da ZCIT, refletindo assim o forte efeito do ENSO na variabilidade de crescimento das florestas (Correia Filho et al., 2019; Jimenez et al., 2019; Pereira et al., 2020). As reduções de chuva durante os anos de El Niño, portanto, impulsionam o forte IAV no crescimento do tronco em florestas sazonais, consequentemente afetando o IAV no ciclo de carbono dessas florestas (Linscheid et al., 2020; Zhao et al., 2018).

As respostas ao El Niño variam entre as espécies e entre os diferentes tipos de florestas da região (Aragão et al., 2019; Nogueira Jr et al., 2019, 2017). Essas diferenças podem estar ligadas a respostas fenológicas (Amorim et al., 2009), ou a diferentes estratégias de uso da água disponível para o crescimento (Estrada-Medina et al., 2013). Em ambientes sazonais, adaptações estruturais ou estratégias de prevenção de secas são comuns e as estratégias de uso da água variam entre as espécies (Butz et al., 2018). Essas características podem favorecer o ganho de carbono, reduzir o estresse hídrico causado pela seca e modular o crescimento (Estrada-Medina et al., 2013). As compensações entre reprodução e crescimento também podem estar sob influência de eventos ENSO (Brodribb et al., 2020; Hogan et al., 2019) e, portanto, também podem impulsionar essas diferenças entre as espécies. Diferenças nas respostas de crescimento entre os locais podem estar relacionadas a diferenças de solo: Entissolos de savana (arenosos) e solos litólicos de floresta seca (FAO, 2014; Santos et al., 2011, 2018) apresentam diferentes capacidades de retenção de água. Solos rasos e solos com baixa capacidade de retenção de água podem exacerbar os efeitos negativos da seca causados pelo ENSO (Liu et al., 2020). De qualquer forma, descobrimos que as regiões de savana e floresta seca são as mais sensíveis às variações causadas pelo El Niño. Esses resultados são preocupantes considerando os aumentos previstos na frequência do El Niño devido às mudanças climáticas (Allen et al., 2017; Babst et al., 2019; Pennington et al., 2018; Silva et al., 2017).

IAV do crescimento em relação às TSMs do Oceano Atlântico

As TSMs do Oceano Atlântico também influenciam o crescimento de nossas espécies ao longo do gradiente (Fig. 5; Tabelas S1 e S2 do Apêndice). As oscilações nas TSM do Oceano Atlântico modulam a posição da ZCIT (Marengo et al., 2017) e são conhecidas por influenciar o crescimento de espécies na região (Aragão et al., 2019; Nogueira Jr et al., 2019, 2017). De acordo com as previsões de mudanças climáticas, essas flutuações serão ainda maiores no futuro (IPCC, 2014), com redução prevista das chuvas e aumento dos eventos de seca extrema ao longo do NEB (Marengo et al., 2012). Em sistemas sensíveis como florestas secas, esses cenários são preocupantes, pois reduzem a produtividade primária da vegetação e aumentam o risco de colapso no sequestro de carbono da região (Ahlström et al., 2015; Frank et al., 2015).

Mudanças de crescimento relativo: anos indicadores

Os resultados de nossas análises de ano-indicador suportam evidências de que as reduções de crescimento estão ligadas a eventos extremos de seca (Gao et al., 2018). Anos indicadores coincidiram com fortes mudanças nas TSMs do Oceano Atlântico (*H. impetiginosum* em 1990 e *H. ochraceus* em 2012) ou com a ocorrência de eventos El Niño severos (*A. multiflorum* em 2015 e *H. impetiginosum* em 1998). Juntamente com o potencial de crescimento reduzido e a resiliência da vegetação mais seca, tais eventos podem causar efeitos legados (negativos) no crescimento nos anos subsequentes (Gao et al., 2018; Kannenberg et al., 2020). Durante a seca, algumas funções vitais das árvores entram em colapso e geram mudanças abruptas de crescimento (Berdugo et al., 2020; Brodribb et al., 2020). A aridez também pode prejudicar o sistema fotossintético, inibir as interações micorrízicas e reduzir a resiliência das árvores a novos eventos de seca (Berdugo et al., 2020). Identificar os anos indicadores ajuda a entender como os fatores ambientais influenciam o crescimento das espécies IAV e, assim, podem auxiliar na mitigação dos impactos causados por eles (Gradel et al., 2017b, 2017a).

Um aumento na sensibilidade ao crescimento com o aumento do estresse hídrico ao longo do gradiente também é corroborado pelo maior número de anos indicadores observados para as espécies na floresta seca e savana (Fig. 3, setas vermelhas; Apêndice Fig. S6 e Tabela S5). Essas reduções de crescimento corroboram as reduções encontradas na produtividade de florestas secas (Chen et al., 2019; Humphrey, 2021; Piao et al., 2020b) e sugerem que as espécies de florestas secas são as mais propensas à perda de crescimento durante anos extremos (Allen et al., 2017; Babst et al., 2019; Pennington et al., 2018; Silva et al., 2017). Prevê-se que eventos climáticos extremos aumentem em força e frequência no futuro (IPCC, 2014) e as reduções de crescimento causadas por esses eventos são, portanto, preocupantes (Jimenez et al., 2019; Marengo et al., 2017, 2012; Utida et al., 2019), levantando preocupações sobre futuros aumentos nos riscos de mortalidade de árvores nessas florestas (Allen et al., 2010, 2017). Compreender as respostas diferenciais de diferentes tipos de floresta a esses eventos será crucial para seu manejo e conservação adequados no futuro (Banda-R et al., 2016; Pennington et al., 2018).

Conclusões

Em conclusão, comprovamos a formação anual de anéis de árvores para seis espécies ao longo de um gradiente de vegetação no nordeste do Brasil e mostramos seu potencial para o desenvolvimento de cronologias. As respostas de crescimento nos diferentes tipos de florestas

sazonais (floresta perene – savana – floresta seca) sugerem que a disponibilidade sazonal de água é o principal fator limitante do crescimento das árvores (Aragão et al., 2019; Babst et al., 2019; Lisi et al., 2020; López et al., 2019) e que o crescimento das árvores está sob forte efeito modulador de fenômenos climáticos globais, como eventos de El Niño (Jimenez et al., 2019). As florestas secas foram as que apresentaram maior sensibilidade de crescimento à seca e, portanto, podem ser mais vulneráveis aos efeitos das mudanças climáticas (Allen et al., 2017; Brodribb et al., 2020).

Nossas análises de anéis de árvores com espécies congêneras em um gradiente de floresta provaram ser eficazes. Embora limitada por idiosincrasias nos padrões de crescimento de cada táxon, uma abordagem usando espécies congêneras amplifica a escala espaço-temporal dos estudos de variação de crescimento de árvores. Descobrimos que as características do local são os principais moduladores da variabilidade do crescimento das árvores, superando os efeitos das semelhanças dentro dos gêneros. Estudos dendroecológicos semelhantes podem contribuir para nossa compreensão dos moduladores da dinâmica de crescimento de florestas tropicais. Estudos futuros devem aplicar uma abordagem semelhante em gradientes maiores e adicionar características ambientais adicionais (por exemplo, solo) ao analisar a variação de crescimento em anéis de árvores. Compreender a sensibilidade de diferentes florestas tropicais ao clima é fundamental para entender sua dinâmica e potencial de sequestro de carbono. Estudos como o nosso podem, assim, ser usados para orientar a tomada de decisões sobre medidas de conservação de florestas tropicais sazonalmente secas, especialmente no âmbito de futuras mudanças climáticas.

Agradecimentos

Agradecemos aos gestores das unidades de conservação e aos guias locais pelo apoio logístico em campo, especialmente José e Mauro. Agradecemos também aos amigos e colegas do Laboratório de Dendroecologia e Biologia da Madeira da Universidade Estadual de Campinas, UNICAMP, Campinas-SP, Brasil. Agradecemos à Prof^a Francisca Soares de Araújo do Departamento de Biologia da Universidade Federal do Ceará em Fortaleza, Brasil, por nos receber, pela grande ajuda na decisão dos locais de campo e pelo apoio logístico da coleta de amostras por seu projeto (CNPQ/ICMBIO/FAPs 18/2017 - Linha 1 - Caatinga CNPq nº 421350/2017-2). Agradecemos também o apoio logístico e acesso ao laboratório concedidos a nós pelo Prof. Mario Tommasiello Filho da Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz,

ESALQ-USP, Piracicaba-SP, Brasil. Este estudo foi financiado por uma Bolsa Jovem Pesquisador da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) (Processo Número 2018/01847-0) concedida ao PG. JRVA recebeu bolsas de doutorado da FAPESP (Processo nº 2018/24514-7) e da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (Fundação CAPES; Processo nº 88882.329278/2019-01). Este trabalho foi realizado com o apoio da CAPES - Código de Financiamento 001.

Referências

- Ahlstrom, A., Raupach, M.R., Schurgers, G., Smith, B., Arneth, A., Jung, M., Reichstein, M., Canadell, J.G., Friedlingstein, P., Jain, A.K., Kato, E., Poulter, B., Sitch, S., Stocker, B.D., Viovy, N., Wang, Y.P., Wiltshire, A., Zaehle, S., Zeng, N., 2015. The dominant role of semi-arid ecosystems in the trend and variability of the land CO₂ sink. *Science* 348, 895–899. <https://doi.org/10.1126/science.aaa1668>
- Ahlström, A., Xia, J., Arneth, A., Luo, Y., Smith, B., 2015. Corrigendum: Importance of vegetation dynamics for future terrestrial carbon cycling. *Environmental Research Letters* 10, 1–10. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/10/8/089501>
- Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D.D., Hogg, E.H. (Ted), Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J.-H., Allard, G., Running, S.W., Semerci, A., Cobb, N., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259, 660–684. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001>
- Allen, K., Dupuy, J.M., Gei, M.G., Hulshof, C., Medvigy, D., Pizano, C., Salgado-Negret, B., Smith, C.M., Trierweiler, A., Van Bloem, S.J., Waring, B.G., Xu, X., Powers, J.S., 2017. Will seasonally dry tropical forests be sensitive or resistant to future changes in rainfall regimes? *Environmental Research Letters* 12, 023001. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa5968>
- ANA, A.N. das Á., 2020. Séries históricas - HIDROWEB [WWW Document]. URL <http://www.snirh.gov.br/hidroweb/serieshistoricas>
- Andrade, E.M., Aquino, D. do N., Chaves, L.C.G., Lopes, F.B., 2017. Water as Capital and Its Uses in the Caatinga, in: Silva, J.M.C. da, Leal, I.R., Tabarelli, M. (Eds.), *Caatinga*. Springer International Publishing, Cham, pp. 281–302. https://doi.org/10.1007/978-3-319-68339-3_10
- Andrade, V.H.F., Machado, S. do A., Figueiredo Filho, A., Botosso, P.C., Miranda, B.P., Schöngart, J., 2019. Growth models for two commercial tree species in upland forests of the Southern Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management* 438, 215–223. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.02.030>

- Anning, A.K., Rubino, D.L., Sutherland, E.K., McCarthy, B.C., 2013. Dendrochronological analysis of white oak growth patterns across a topographic moisture gradient in southern Ohio. *Dendrochronologia* 31, 120–128. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2012.10.002>
- Aragão, J.R.V., Groenendijk, P., Lisi, C.S., 2019. Dendrochronological potential of four neotropical dry-forest tree species: Climate-growth correlations in northeast Brazil. *Dendrochronologia* 53, 5–16. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2018.10.011>
- Aragão, J.R.V., Lisi, C.S., 2019. Caatinga Tree Wood Anatomy: Perspectives on Use and Conservation. *Floresta Ambient.* 26. <https://doi.org/10.1590/2179-8087.099717>
- Araújo, F.S. de, Martins, F.R., Shepherd, G.J., 1999. Variações estruturais e florísticas do carrasco no planalto da Ibiapaba, estado do Ceará. *Revista Brasileira de Biologia* 59, 663–678. <https://doi.org/10.1590/S0034-71081999000400015>
- Asmerom, Y., Baldini, J.U.L., Prufer, K.M., Polyak, V.J., Ridley, H.E., Aquino, V.V., Baldini, L.M., Breitenbach, S.F.M., Macpherson, C.G., Kennett, D.J., 2020. Intertropical convergence zone variability in the Neotropics during the Common Era. *Sci. Adv.* 6, eaax3644. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aax3644>
- Babst, F., Bodesheim, P., Charney, N., Friend, A.D., Girardin, M.P., Klesse, S., Moore, D.J.P., Seftigen, K., Bjo, J., Dietze, M.C., Eckes, A.H., Enquist, B., Frank, D.C., Mahecha, M.D., Poulter, B., Record, S., Trouet, V., Turton, R.H., Zhang, Z., Evans, M.E.K., 2018. When tree rings go global: Challenges and opportunities for retro- and prospective insight. *Quaternary Science Reviews* 20.
- Babst, F., Bouriaud, O., Poulter, B., Trouet, V., Girardin, M.P., Frank, D.C., 2019. Twentieth century redistribution in climatic drivers of global tree growth. *Sci. Adv.* 5, eaat4313. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aat4313>
- Banda-R, K., Delgado-Salinas, A., Dexter, K.G., Linares-Palomino, R., Oliveira-Filho, A., Prado, D., Pullan, M., Quintana, C., Riina, R., Rodríguez M., G.M., Weintritt, J., Acevedo-Rodríguez, P., Adarve, J., Álvarez, E., Aranguren B., A., Arteaga, J.C., Aymard, G., Castaño, A., Ceballos-Mago, N., Cogollo, Á., Cuadros, H., Delgado, F., Devia, W., Dueñas, H., Fajardo, L., Fernández, Á., Fernández, M.Á., Franklin, J., Freid, E.H., Galetti, L.A., Gonto, R., González-M., R., Graveson, R., Helmer, E.H., Idárraga, Á., López, R., Marcano-Vega, H., Martínez, O.G., Maturo, H.M., McDonald, M., McLaren, K., Melo, O., Mijares, F., Mogni, V., Molina, D., Moreno, N. del P., Nassar, J.M., Neves, D.M., Oakley, L.J., Oatham, M., Olvera-Luna, A.R., Pezzini, F.F., Dominguez, O.J.R., Ríos, M.E., Rivera, O., Rodríguez, N., Rojas, A., Särkinen, T., Sánchez, R., Smith, M., Vargas, C., Villanueva, B., Pennington, R.T., 2016. Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science* 353, 1383. <https://doi.org/10.1126/science.aaf5080>
- Bastos, A., Friedlingstein, P., Sitch, S., Chen, C., Mialon, A., Wigneron, J.-P., Arora, V.K., Briggs, P.R., Canadell, J.G., Ciais, P., Chevallier, F., Cheng, L., Delire, C., Haverd, V., Jain, A.K., Joos, F., Kato, E., Lienert, S., Lombardozzi, D., Melton, J.R., Myneni, R., Nabel,

- J.E.M.S., Pongratz, J., Poulter, B., Rödenbeck, C., Séférian, R., Tian, H., van Eck, C., Viovy, N., Vuichard, N., Walker, A.P., Wiltshire, A., Yang, J., Zaehle, S., Zeng, N., Zhu, D., 2018. Impact of the 2015/2016 El Niño on the terrestrial carbon cycle constrained by bottom-up and top-down approaches. *Phil. Trans. R. Soc. B* 373, 20170304. <https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0304>
- Berdugo, M., Delgado-Baquerizo, M., Soliveres, S., Hernández-Clemente, R., Zhao, Y., Gaitán, J.J., Gross, N., Saiz, H., Maire, V., Lehmann, A., Rillig, M.C., Solé, R.V., Maestre, F.T., 2020. Global ecosystem thresholds driven by aridity. *Science* 367, 787–790. <https://doi.org/10.1126/science.aay5958>
- Bloom, A.A., Bowman, K.W., Liu, J., Konings, A.G., Worden, J.R., Parazoo, N.C., Meyer, V., Reager, J.T., Worden, H.M., Jiang, Z., Quetin, G.R., Smallman, T.L., Exbrayat, J.-F., Yin, Y., Saatchi, S.S., Williams, M., Schimel, D.S., 2020. Lagged effects regulate the inter-annual variability of the tropical carbon balance. *Biogeosciences* 17, 6393–6422. <https://doi.org/10.5194/bg-17-6393-2020>
- Briceño-J, A.M., Rangel-Ch, J.O., Bogino, S.M., 2016. DE *Cordia alliodora* (Ruiz & Pav.) Oken EN COLOMBIA. *Colombia Forestal* 19, 14.
- Brienen, R.J.W., Schöngart, J., Zuidema, P.A., 2016. Tree Rings in the Tropics: Insights into the Ecology and Climate Sensitivity of Tropical Trees, in: Goldstein, G., Santiago, L.S. (Eds.), *Tropical Tree Physiology*. Springer International Publishing, Cham, pp. 439–461. https://doi.org/10.1007/978-3-319-27422-5_20
- Brodribb, T.J., Powers, J., Cochard, H., Choat, B., 2020. Hanging by a thread? Forests and drought. *Science* 368, 261–266. <https://doi.org/10.1126/science.aat7631>
- Bunn, A., Korpela, M., Biondi, F., Campelo, F., Mérian, P., Qeadan, F., Zang, C., Buras, A., Cecile, J., Mudelsee, M., Schulz, M., 2017. “dplR”: Dendrochronology Program Library in R.
- Butz, P., Hölscher, D., Cueva, E., Graefe, S., 2018. Tree Water Use Patterns as Influenced by Phenology in a Dry Forest of Southern Ecuador. *Front. Plant Sci.* 9, 945. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00945>
- Camarero, J.J., Manzanedo, R.D., Sanchez-Salguero, R., Navarro-Cerrillo, R.M., 2013. Growth response to climate and drought change along an aridity gradient in the southernmost *Pinus nigra* relict forests. *Annals of Forest Science* 70, 769–780. <https://doi.org/10.1007/s13595-013-0321-9>
- Castello, A.C.D., de Souza Pereira, A.S., Messias, P.A., Scudeler, A.L., de Moura, Y.A., Koch, I., 2018. Two New Species of *Aspidosperma* (Apocynaceae) from Northeast Brazil and a Monograph of the Species from Ceará State. *Systematic Botany* 43, 1030–1045. <https://doi.org/10.1600/036364418X697742>
- Chazdon, R.L., Broadbent, E.N., Rozendaal, D.M.A., Bongers, F., Zambrano, A.M.A., Aide, T.M., Balvanera, P., Becknell, J.M., Boukili, V., Brancalion, P.H.S., Craven, D., Almeida-

Cortez, J.S., Cabral, G.A.L., de Jong, B., Denslow, J.S., Dent, D.H., DeWalt, S.J., Dupuy, J.M., Durán, S.M., Espírito-Santo, M.M., Fandino, M.C., César, R.G., Hall, J.S., Hernández-Stefanoni, J.L., Jakovac, C.C., Junqueira, A.B., Kennard, D., Letcher, S.G., Lohbeck, M., Martínez-Ramos, M., Massoca, P., Meave, J.A., Mesquita, R., Mora, F., Muñoz, R., Muscarella, R., Nunes, Y.R.F., Ochoa-Gaona, S., Orihuela-Belmonte, E., Peña-Claros, M., Pérez-García, E.A., Piotto, D., Powers, J.S., Rodríguez-Velazquez, J., Romero-Pérez, I.E., Ruíz, J., Saldarriaga, J.G., Sanchez-Azofeifa, A., Schwartz, N.B., Steininger, M.K., Swenson, N.G., Uriarte, M., van Breugel, M., van der Wal, H., Veloso, M.D.M., Vester, H., Vieira, I.C.G., Bentos, T.V., Williamson, G.B., Poorter, L., 2016. Carbon sequestration potential of second-growth forest regeneration in the Latin American tropics. *Sci. Adv.* 2, e1501639. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1501639>

Chen, C., Park, T., Wang, X., Piao, S., Xu, B., Chaturvedi, R.K., Fuchs, R., Brovkin, V., Ciais, P., Fensholt, R., Tømmervik, H., Bala, G., Zhu, Z., Nemani, R.R., Myneni, R.B., 2019. China and India lead in greening of the world through land-use management. *Nat Sustain* 2, 122–129. <https://doi.org/10.1038/s41893-019-0220-7>

Cierner, C., Boers, N., Hirota, M., Kurths, J., Müller-Hansen, F., Oliveira, R.S., Winkelmann, R., 2019. Higher resilience to climatic disturbances in tropical vegetation exposed to more variable rainfall. *Nat. Geosci.* 12, 174–179. <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0312-z>

Correia Filho, W.L.F., De Oliveira-Júnior, J.F., De Barros Santiago, D., De Bodas Terassi, P.M., Teodoro, P.E., De Gois, G., Blanco, C.J.C., De Almeida Souza, P.H., da Silva Costa, M., Gomes, H.B., Dos Santos, P.J., 2019. Rainfall variability in the Brazilian northeast biomes and their interactions with meteorological systems and ENSO via CHELSA product. *Big Earth Data* 3, 315–337. <https://doi.org/10.1080/20964471.2019.1692298>

Cybis, 2020. CooRecorder basics [WWW Document]. URL <http://www.cybis.se/forfun/dendro/helpcoorecorder7/index.php> (accessed 2.22.20).

Espinosa, C.I., Camarero, J.J., Gusmán, A.A., 2018. Site-dependent growth responses to climate in two major tree species from tropical dry forests of southwest Ecuador. *Dendrochronologia* 52, 11–19. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2018.09.004>

Estrada-Medina, H., Santiago, L.S., Graham, R.C., Allen, M.F., Jiménez-Osornio, J.J., 2013. Source water, phenology and growth of two tropical dry forest tree species growing on shallow karst soils. *Trees* 27, 1297–1307. <https://doi.org/10.1007/s00468-013-0878-9>

FAO, 2014. World reference base for soil resources 2014: international soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. FAO, Rome.

Felsenstein, J., 1985. Phylogenies and the Comparative Method. *The American Naturalist* 125, 1–15. <https://doi.org/10.1086/284325>

Fernandes, M.F., Cardoso, D., de Queiroz, L.P., 2020. An updated plant checklist of the Brazilian Caatinga seasonally dry forests and woodlands reveals high species richness and

endemism. *Journal of Arid Environments* 174, 104079. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2019.104079>

Fernández Otárola, M., Sazima, M., Solferini, V.N., 2016. Stem and crown allometry in four congeneric species of dioecious tropical trees. *Trees* 30, 2041–2049. <https://doi.org/10.1007/s00468-016-1431-4>

Fichtler, E., Worbes, M., 2012. Wood anatomical variables in tropical trees and their relation to site conditions and individual tree morphology. *IAWA Journal* 33, 119–140. <https://doi.org/10.1163/22941932-90000084>

Fontana, C., Pérez-de-Lis, G., Nabais, C., Lousada, J.L.P.C., Olmedo, G.M., Botosso, P.C., Oliveira, J.M., 2018. Climatic signal in growth-rings of *Copaifera lucens*: An endemic species of a Brazilian Atlantic forest hotspot, southeastern Brazil. *Dendrochronologia* 50, 23–32. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2018.04.004>

Frank, Dorothea, Reichstein, M., Bahn, M., Thonicke, K., Frank, David, Mahecha, M.D., Smith, P., Velde, M., Vicca, S., Babst, F., Beer, C., Buchmann, N., Canadell, J.G., Ciais, P., Cramer, W., Ibrom, A., Miglietta, F., Poulter, B., Rammig, A., Seneviratne, S.I., Walz, A., Wattenbach, M., Zavala, M.A., Zscheischler, J., 2015. Effects of climate extremes on the terrestrial carbon cycle: concepts, processes and potential future impacts. *Glob Change Biol* 21, 2861–2880. <https://doi.org/10.1111/gcb.12916>

Funceme, 2020. Postos pluviométricos. Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos - FUNCEME [WWW Document]. URL http://www.funceme.br/?page_id=2694

Gao, S., Liu, R., Zhou, T., Fang, W., Yi, C., Lu, R., Zhao, X., Luo, H., 2018. Dynamic responses of tree-ring growth to multiple dimensions of drought. *Global Change Biology* 24, 5380–5390. <https://doi.org/10.1111/gcb.14367>

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. *Journal of Visualized Experiments* 1–10. <https://doi.org/10.3791/52337>

Godoy-Veiga, M., Cintra, B.B.L., Stríkis, N.M., Cruz, F.W., Grohmann, C.H., Santos, M.S., Regev, L., Boaretto, E., Ceccantini, G., Locosselli, G.M., 2021. The value of climate responses of individual trees to detect areas of climate-change refugia, a tree-ring study in the Brazilian seasonally dry tropical forests. *Forest Ecology and Management* 488, 118971. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.118971>

Gradel, A., Ganbaatar, B., Nadaldorj, O., Dovdondemberel, B., Kusbach, A., 2017a. Climate-growth relationships and pointer year analysis of a Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.) chronology from the Mongolian mountain forest steppe compared to white birch (*Betula platyphylla* Sukaczew). *For. Ecosyst.* 4, 22. <https://doi.org/10.1186/s40663-017-0110-2>

- Gradel, A., Haensch, C., Ganbaatar, B., Dovdondemberel, B., Nadaldorj, O., Günther, B., 2017b. Response of white birch (*Betula platyphylla* Sukaczew) to temperature and precipitation in the mountain forest steppe and taiga of northern Mongolia. *Dendrochronologia* 41, 24–33. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2016.03.005>
- Granato-Souza, D., Adenesky-Filho, E., Esemann-Quadros, K., 2018. Dendrochronology and climatic signals in the wood of *Nectandra oppositifolia* from a dense rain forest in southern Brazil. *Journal of Forestry Research*. <https://doi.org/10.1007/s11676-018-0687-5>
- Harris, I., Osborn, T.J., Jones, P., Lister, D., 2020. Version 4 of the CRU TS monthly high-resolution gridded multivariate climate dataset. *Sci Data* 7, 109. <https://doi.org/10.1038/s41597-020-0453-3>
- Hogan, J.A., Nytch, C.J., Bithorn, J.E., Zimmerman, J.K., 2019. Proposing the solar wind-energy-flux hypothesis as a driver of interannual variation in tropical tree reproductive effort tropical tree reproduction (preprint). *Plant Biology*. <https://doi.org/10.1101/606871>
- Holmes, R.L., 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-ring bulletin* 43, 69–78.
- Hughes, M.K., Swetnam, T.W., Diaz, H.F. (Eds.), 2011. *Dendroclimatology, Developments in Paleoenvironmental Research*. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Humphrey, V., 2021. Soil moisture–atmosphere feedback dominates land carbon uptake variability. *Nature* 592, 18. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03325-5>
- IPCC, C.C. 2014, 2014. Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [WWW Document]. URL <http://www.ipcc.ch/report/ar5/wg2/> (accessed 4.17.17).
- Jimenez, J.C., Marengo, J.A., Alves, L.M., Sulca, J.C., Takahashi, K., Ferrett, S., Collins, M., 2019. The role of ENSO flavours and TNA on recent droughts over Amazon forests and the Northeast Brazil region. *Int J Climatol* 39, 6453. <https://doi.org/10.1002/joc.6453>
- Kannenbergh, S.A., Schwalm, C.R., Anderegg, W.R.L., 2020. Ghosts of the past: how drought legacy effects shape forest functioning and carbon cycling. *Ecol Lett* 23, 891–901. <https://doi.org/10.1111/ele.13485>
- Köppen, W., 1948. *Climatologia*. Fondo de Cultura Económica, México.
- Land, A., Remmele, S., Schönbein, J., Küppers, M., Zimmermann, R., 2017. Climate-growth analysis using long-term daily-resolved station records with focus on the effect of heavy precipitation events. *Dendrochronologia* 45, 156–164. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2017.08.005>
- Le Quéré, C., Andrew, R.M., Friedlingstein, P., Sitch, S., Hauck, J., Pongratz, J., Pickers, P.A., Korsbakken, J.I., Peters, G.P., Canadell, J.G., Arneeth, A., Arora, V.K., Barbero, L., Bastos, A.,

Bopp, L., Chevallier, F., Chini, L.P., Ciais, P., Doney, S.C., Gkritzalis, T., Goll, D.S., Harris, I., Haverd, V., Hoffman, F.M., Hoppema, M., Houghton, R.A., Hurtt, G., Ilyina, T., Jain, A.K., Johannessen, T., Jones, C.D., Kato, E., Keeling, R.F., Goldewijk, K.K., Landschützer, P., Lefèvre, N., Lienert, S., Liu, Z., Lombardozzi, D., Metzl, N., Munro, D.R., Nabel, J.E.M.S., Nakaoka, S., Neill, C., Olsen, A., Ono, T., Patra, P., Peregon, A., Peters, W., Peylin, P., Pfeil, B., Pierrot, D., Poulter, B., Rehder, G., Resplandy, L., Robertson, E., Rocher, M., Rödenbeck, C., Schuster, U., Schwinger, J., Séférian, R., Skjelvan, I., Steinhoff, T., Sutton, A., Tans, P.P., Tian, H., Tilbrook, B., Tubiello, F.N., van der Laan-Luijkx, I.T., van der Werf, G.R., Viovy, N., Walker, A.P., Wiltshire, A.J., Wright, R., Zaehle, S., Zheng, B., 2018. Global Carbon Budget 2018. *Earth Syst. Sci. Data* 10, 2141–2194. <https://doi.org/10.5194/essd-10-2141-2018>

Lemos, J.R., Meguro, M., 2010. Florística e fitogeografia da vegetação decidual da Estação Ecológica de Aiuaba, Ceará, Nordeste do Brasil 8, 10.

Linscheid, N., Estupinan-Suarez, L.M., Brenning, A., Carvalhais, N., Cremer, F., Gans, F., Rammig, A., Reichstein, M., Sierra, C.A., Mahecha, M.D., 2020. Towards a global understanding of vegetation–climate dynamics at multiple timescales. *Biogeosciences* 17, 945–962. <https://doi.org/10.5194/bg-17-945-2020>

Lisi, C.S., Pagotto, M.A., Anholetto, C.R., Nogueira, F.C., Santos, H.L., Costa, C.M., Menezes, Í.R.N., Roig Juñet, F.A., Tommasiello Filho, M., 2020. Dendroecological Studies with *Cedrela odorata* L., Northeastern Brazil, in: Pompa-García, M., Camarero, J.J. (Eds.), *Latin American Dendroecology*. Springer International Publishing, Cham, pp. 37–59. https://doi.org/10.1007/978-3-030-36930-9_3

Liu, L., Gudmundsson, L., Hauser, M., Qin, D., Li, S., Seneviratne, S.I., 2020. Soil moisture dominates dryness stress on ecosystem production globally. *Nat Commun* 11, 4892. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-18631-1>

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. <https://doi.org/10.1007/s00468-012-0764-x>

Locosselli, G.M., Krottenthaler, S., Pitsch, P., Anhuf, D., Ceccantini, G., 2017. Age and growth rate of congeneric tree species (*Hymenaea* spp. - Leguminosae) inhabiting different tropical biomes. *Erdkunde* 71, 45–57. <https://doi.org/10.3112/erdkunde.2017.01.03>

López, L., Rodríguez-Catón, M., Villalba, R., 2019. Convergence in growth responses of tropical trees to climate driven by water stress. *Ecography* 42, 1899–1912. <https://doi.org/10.1111/ecog.04296>

López, L., Villalba, R., 2020. Climate-growth relationships for *Aspidosperma tomentosum* Mart. in South American tropical dry forests. *Annals of Forest Science* 77, 96. <https://doi.org/10.1007/s13595-020-01001-8>

- Marengo, J.A., Alves, L.M., Alvala, R.C.S., Cunha, A.P., Brito, S., Moraes, O.L.L., 2017. Climatic characteristics of the 2010-2016 drought in the semiarid Northeast Brazil region. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. <https://doi.org/10.1590/0001-3765201720170206>
- 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. <https://doi.org/10.1002/joc.2254>
- Matos, M. de Q., Felfili, J.M., 2010. Florística, fitossociologia e diversidade da vegetação arbórea nas matas de galeria do Parque Nacional de Sete Cidades (PNSC), Piauí, Brasil. *Acta Bot. Bras.* 24, 483–496. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062010000200019>
- Meko, D.M., Stahle, D.W., Griffin, D., Knight, T.A., 2011. Inferring precipitation-anomaly gradients from tree rings. *Quaternary International* 235, 89–100. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2010.09.006>
- Moro, M.F., Macedo, M.B., Moura-Fé, M.M. de, Castro, A.S.F., Costa, R.C. da, 2015. Vegetação, unidades fitoecológicas e diversidade paisagística do estado do Ceará. *Rodriguésia* 66, 717–743. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201566305>
- Moro, M.F., Nic Lughadha, E., de Araújo, F.S., Martins, F.R., 2016. A Phytogeographical Metaanalysis of the Semiarid Caatinga Domain in Brazil. *The Botanical Review* 82, 91–148. <https://doi.org/10.1007/s12229-016-9164-z>
- Nogueira Jr, F. de C., Pagotto, M.A., Aragão, J.R.V., Roig, F.A., Ribeiro, A. de S., Lisi, C.S., 2019. The hydrological performance of *Prosopis juliflora* (Sw.) growth as an invasive alien tree species in the semiarid tropics of northeastern Brazil. *Biol Invasions*. <https://doi.org/10.1007/s10530-019-01994-y>
- Nogueira Jr, F. de C., Pagotto, M.A., Roig, F.A., Lisi, C.S., Ribeiro, A. de S., 2017. Responses of tree-ring growth in *Schinopsis brasiliensis* to climate factors in the dry forests of northeastern Brazil. *Trees*. <https://doi.org/10.1007/s00468-017-1642-3>
- Oliveira, P.S., Marquis, R.J. (Eds.), 2002. Relation of Soils and Geomorphic Surfaces in the Brazilian Cerrado, in: *The Cerrados of Brazil*. Columbia University Press, pp. 13–32. <https://doi.org/10.7312/oliv12042-001>
- 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 Research* 47–50.

- Pace, M.R., Lohmann, L.G., Olmstead, R.G., Angyalossy, V., 2015. Wood anatomy of major Bignoniaceae clades. *Plant Systematics and Evolution* 301, 967–995. <https://doi.org/10.1007/s00606-014-1129-2>
- Pennington, R.T., Lehmann, C.E.R., Rowland, L.M., 2018. Tropical savannas and dry forests. *Current Biology* 28, R541–R545. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.03.014>
- Pereira, G. de A., Barbosa, A.C.M.C., Torbenson, M.C.A., Stahle, D.W., Granato-Souza, D., Santos, R.M.D., Barbosa, J.P.D., 2018. The Climate Response of *Cedrela Fissilis* Annual Ring Width in the Rio São Francisco Basin, Brazil. *Tree-Ring Research* 74, 162–171. <https://doi.org/10.3959/1536-1098-74.2.162>
- Pereira, M.P.S., Justino, F., Malhado, A.C.M., Barbosa, H., Marengo, J., 2014. The influence of oceanic basins on drought and ecosystem dynamics in Northeast Brazil. *Environ. Res. Lett.* 9, 124013. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/9/12/124013>
- Pereira, M.P.S., Mendes, K.R., Justino, F., Couto, F., da Silva, A.S., da Silva, D.F., Malhado, A.C.M., 2020. Brazilian Dry Forest (Caatinga) Response To Multiple ENSO: the role of Atlantic and Pacific Ocean. *Science of The Total Environment* 705, 135717. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135717>
- Piao, S., Wang, X., Park, T., Chen, C., Lian, X., He, Y., Bjerke, J.W., Chen, A., Ciais, P., Tømmervik, H., Nemani, R.R., Myneni, R.B., 2020a. Characteristics, drivers and feedbacks of global greening. *Nat Rev Earth Environ* 1, 14–27. <https://doi.org/10.1038/s43017-019-0001-x>
- Piao, S., Wang, X., Wang, K., Li, X., Bastos, A., Canadell, J.G., Ciais, P., Friedlingstein, P., Sitch, S., 2020b. Interannual variation of terrestrial carbon cycle: Issues and perspectives. *Glob Change Biol* 26, 300–318. <https://doi.org/10.1111/gcb.14884>
- Pompa-García, M., Camarero, J.J. (Eds.), 2020. *Latin American Dendroecology: Combining Tree-Ring Sciences and Ecology in a Megadiverse Territory*. Springer International Publishing, Cham. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-36930-9>
- Poulter, B., Frank, D., Ciais, P., Myneni, R.B., Andela, N., Bi, J., Broquet, G., Canadell, J.G., Chevallier, F., Liu, Y.Y., Running, S.W., Sitch, S., van der Werf, G.R., 2014. Contribution of semi-arid ecosystems to interannual variability of the global carbon cycle. *Nature* 509, 600–603. <https://doi.org/10.1038/nature13376>
- Queiroz, L.P., Cardoso, D., Fernandes, M.F., Moro, M.F., 2017. Diversity and Evolution of Flowering Plants of the Caatinga Domain, in: Silva, J.M.C. da, Leal, I.R., Tabarelli, M. (Eds.), *Caatinga*. Springer International Publishing, Cham, pp. 23–63. https://doi.org/10.1007/978-3-319-68339-3_2
- R Core Team, 2015. R: A language and environment for statistical computing [WWW Document]. R Foundation for Statistical Computing. URL <https://www.r-project.org/> (accessed 4.17.17).

Reynolds, R.W., Smith, T.M., 1994. Improved Global Sea Surface Temperature Analyses Using Optimum Interpolation. *J. Climate* 7, 929–948. [https://doi.org/10.1175/1520-0442\(1994\)007<0929:IGSSTA>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0442(1994)007<0929:IGSSTA>2.0.CO;2)

Santos, H.G. dos, Pares, J.G., Carvalho Júnior, W., Fontana, A., Dart, R.O., Martin, A.L.S., Áglio, M.L.D., Oliveira, A.P., Souza, J.S., 2011. O novo mapa de solos do Brasil: legenda atualizada, 1ª. ed. Embrapa Solos, Rio de Janeiro.

Santos, H.G., Jacomine, P.K.T., Anjos, L.H.C., Oliveira, V.A., Lumbrreras, J.F., Coelho, M.R., Almeida, J.A., Araújo Filho, J.A., Oliveira, J.B., Cunha, T.J.F., 2018. Sistema Brasileiro de Classificação de Solos, 5a edição revista e ampliada. ed. Embrapa Solos, Brasília, DF.

Schöngart, J., Bräuning, A., Barbosa, A.C.M.C., Lisi, C.S., de Oliveira, J.M., 2017. Dendroecological Studies in the Neotropics: History, Status and Future Challenges, in: Amoroso, M.M., Daniels, L.D., Baker, P.J., Camarero, J.J. (Eds.), *Dendroecology*. Springer International Publishing, Cham, pp. 35–73. https://doi.org/10.1007/978-3-319-61669-8_3

Schulman, E., 1956. *Dendroclimatic changes in semiarid America*. University of Arizona Press, Tucson, Arizona, USA.

Schweingruberl, F.H., Aellen-Rum, K., Weber, U., Wehrli, U., 1990. Rhythmic growth fluctuations in forest trees of Central Europe and the Front Range in Colorado. *Trees* 4, 99–106.

Silva, J.M.C. da, Barbosa, L.C.F., Leal, I.R., Tabarelli, M., 2017. The Caatinga: Understanding the Challenges, in: Silva, J.M.C. da, Leal, I.R., Tabarelli, M. (Eds.), *Caatinga*. Springer International Publishing, Cham, pp. 3–19. https://doi.org/10.1007/978-3-319-68339-3_1

Silveira, A.P., Menezes, B.S. de, Loiola, M.I.B., Lima-Verde, L.W., Zanina, D.N. e, Carvalho, E.C.D. de, Souza, B.C. de, Costa, R.C. da, Mantovani, W., Menezes, M.O.T. de, Flores, L.M.A., Nogueira, F.C.B., Matias, L.Q., Barbosa, L.S., Gomes, F.M., Cordeiro, L.S., Sampaio, V. da S., Batista, M.E.P., Soares Neto, R.L., Silva, M.A.P. da, Campos, N.B., Oliveira, A.A. de, Araujo, F.S. de, 2020. Flora and Annual Distribution of Flowers and Fruits in the Ubajara National Park, Ceará, Brazil. *Floresta Ambient.* 27, e20190058. <https://doi.org/10.1590/2179-8087.005819>

Sitch, S., Smith, B., Prentice, I.C., Arneth, A., Bondeau, A., Cramer, W., Kaplan, J.O., Levis, S., Lucht, W., Sykes, M.T., Thonicke, K., Venevsky, S., 2003. Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamic global vegetation model. *Global Change Biology* 9, 161–185. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00569.x>

Soil Survey Staff (Ed.), 2014. *Keys to Soil Taxonomy*, 12ª. ed. USDA-Natural Resources Conservation Service, Washington, DC.

Speer, J.H., 2010. *Fundamentals of Tree-Ring Research*. University of Arizona Press, Tucson.

- Stan, K., Sanchez-Azofeifa, A., 2019. Tropical Dry Forest Diversity, Climatic Response, and Resilience in a Changing Climate. *Forests* 10, 443. <https://doi.org/10.3390/f10050443>
- Trouet, V., Van Oldenborgh, G.J., 2013. KNMI Climate Explorer: A Web-Based Research Tool for High-Resolution Paleoclimatology. *Tree-Ring Research* 69, 3–13. <https://doi.org/10.3959/1536-1098-69.1.3>
- Utida, G., Cruz, F.W., Etourneau, J., Bouloubassi, I., Schefuß, E., Vuille, M., Novello, V.F., Prado, L.F., Sifeddine, A., Klein, V., Zular, A., Viana, J.C.C., Turcq, B., 2019. Tropical South Atlantic influence on Northeastern Brazil precipitation and ITCZ displacement during the past 2300 years. *Sci Rep* 9, 1698. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-38003-6>
- van der Maaten-Theunissen, M., van der Maaten, E., Bouriaud, O., 2015. pointRes: An R package to analyze pointer years and components of resilience. *Dendrochronologia* 35, 34–38. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2015.05.006>
- Walter, H., Lieth, H., 1960. *Klimadiagram-Weltatlas*. Gustav Fischer Verlag 40.
- Wang, J., Zeng, N., Wang, M., 2016. Interannual variability of the atmospheric CO₂ growth rate: roles of precipitation and temperature. *Biogeosciences* 13, 2339–2352. <https://doi.org/10.5194/bg-13-2339-2016>
- Williams, B.K., Brown, E.D., 2019. Sampling and analysis frameworks for inference in ecology. *Methods Ecol Evol* 10, 1832–1842. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13279>
- Worbes, M., 2010. Wood Anatomy and Tree-Ring Structure and Their Importance for Tropical Dendrochronology, in: Junk, W.J., Piedade, M.T.F., Wittmann, F., Schöngart, J., Parolin, P. (Eds.), *Amazonian Floodplain Forests*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 329–346. https://doi.org/10.1007/978-90-481-8725-6_17
- Wu, H., Zou, Y., Alves, L.M., Macau, E.E.N., Sampaio, G., Marengo, J.A., 2020. Uncovering episodic influence of oceans on extreme drought events in Northeast Brazil by ordinal partition network approaches. *Chaos* 30, 053104. <https://doi.org/10.1063/5.0004348>
- Xu, L., Saatchi, S.S., Yang, Y., Yu, Y., Pongratz, J., Bloom, A.A., Bowman, K., Worden, J., Liu, J., Yin, Y., Domke, G., McRoberts, R.E., Woodall, C., Nabuurs, G.-J., de-Miguel, S., Keller, M., Harris, N., Maxwell, S., Schimel, D., 2021. Changes in global terrestrial live biomass over the 21st century. *Sci. Adv.* 7, eabe9829. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abe9829>
- Zang, C., Biondi, F., 2015. treeclim: an R package for the numerical calibration of proxy-climate relationships. *Ecography* 38, 431–436. <https://doi.org/10.1111/ecog.01335>
- Zhang, A., Jia, G., 2020. ENSO-driven reverse coupling in interannual variability of pantropical water availability and global atmospheric CO₂ growth rate. *Environ. Res. Lett.* 15, 034006. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ab66cc>

Zhao, L., Dai, A., Dong, B., 2018. Changes in global vegetation activity and its driving factors during 1982–2013. *Agricultural and Forest Meteorology* 249, 198–209. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.11.013>

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. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.05.006>

Zuidema, P.A., Frank, D., 2015. Forests: Tree rings track climate trade-offs. *Nature* 523, 531–531.

Apêndice

Verificação da qualidade dos dados da estação meteorológica local: correlações entre os dados de precipitação local e as temperaturas globais da superfície do mar

Nossas análises adicionais realizadas entre registros de precipitação das estações meteorológicas locais e dados interpolados de temperatura da superfície do mar (Fig. S1a, b, d, e, g e h) e dados de precipitação interpolados (Fig. S1c, f e i) indicam fortes correlações e confirmar a boa qualidade dos dados de precipitação. Mapas e correlações espaciais foram realizados usando o KNMI Climate Explorer (www.climexp.knmi.nl). Observamos relações negativas entre as temperaturas equatoriais do Pacífico e a precipitação local (Fig. S1a, b, d, e, g e h) indicando o efeito dos eventos ENSO, mas não encontramos fortes efeitos do oceano Atlântico.

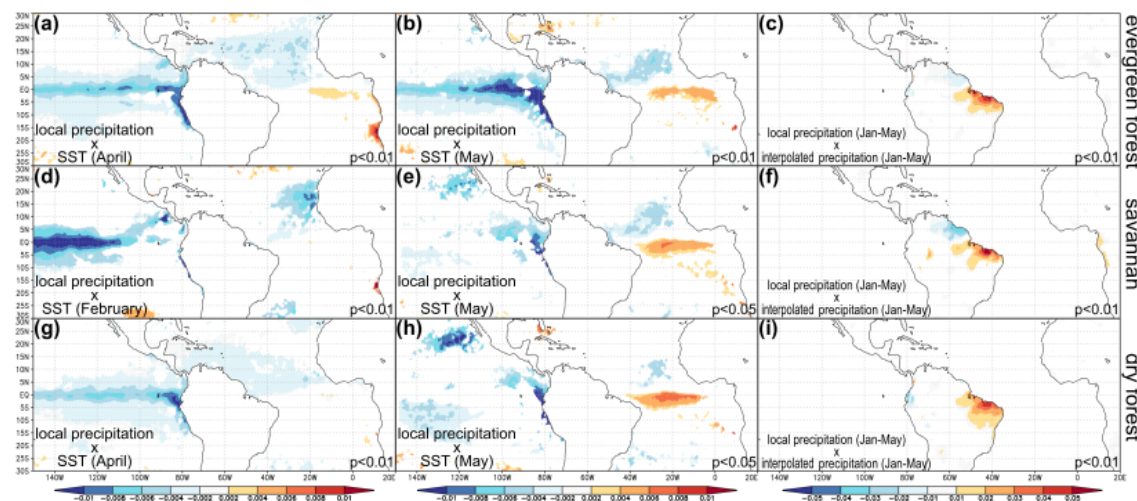


Figura S1: Correlações espaciais entre a precipitação local de três florestas tropicais no Nordeste do Brasil - floresta perene; Savana Neotropical (*Cerrado*); floresta tropical-seca (*Caatinga*) - e as temperaturas da superfície do mar (SSTs) quadriculadas nos oceanos Atlântico e Pacífico, bem como a precipitação estimada pela versão 4 do CRU TS (Harris et al., 2020). Dados de grade das reconstruções de temperatura da superfície do mar de interpolação ótima de 0,25° do Centro Nacional de Informações Ambientais (Reynolds e Smith, 1994). As correlações são entre precipitação local e mês de maior influência de SST do Pacífico (a, d e g), mês de maior influência de SST do Atlântico (b, e e h) e precipitação estimada no período entre janeiro-maio (centro da estação chuvosa - c , f e i) entre os anos de 1950-2019 são mostrados.

Testes de colinearidade entre dados climáticos

Para cada local, verificamos as correlações de todos os dados climáticos (locais e globais; função rplot em R (R Core Team, 2015) para identificar possíveis combinações de

fatores climáticos que podem causar problemas de colinearidade nas análises de crescimento climático (Fig. Apêndice S2). Por meio de agrupamento hierárquico (delineado em preto) identificamos os grupos de variáveis autocorrelacionadas em cada tipo de floresta (Fig. Apêndice S2). Em cada grupo, selecionamos as variáveis independentes que mais se relacionavam com as cronologias padrão de cada espécie /tipo floresta. As demais variáveis foram desconsideradas do estudo, para isso utilizamos o pacote corrplot no software R 3.6.3 (Friendly, 2002).

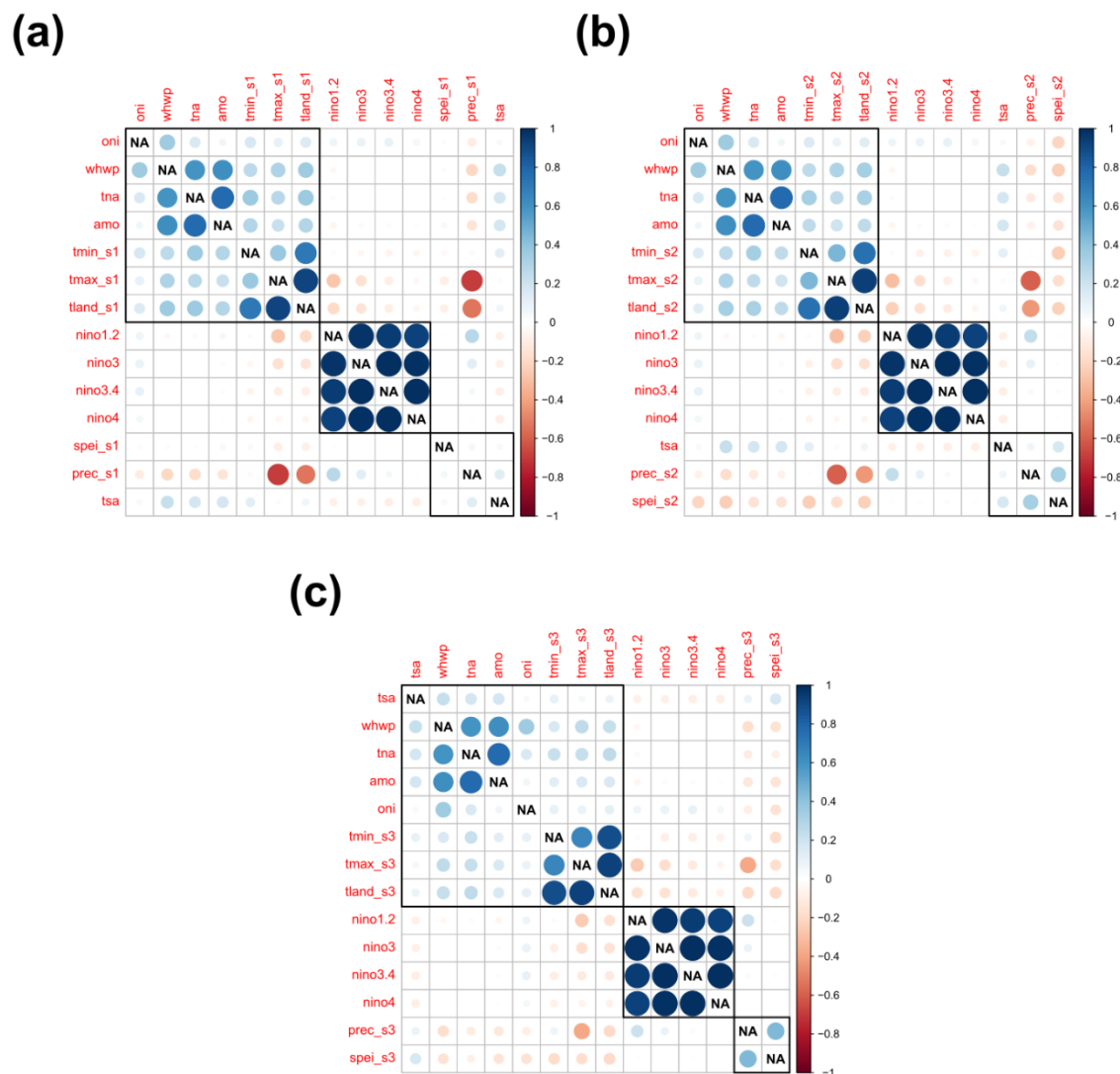


Figura S2: Correlações de Pearson organizadas hierarquicamente entre variáveis ambientais locais e globais no gradiente de vegetação estudado (sítios 1, 2 e 3). Prec: precipitação; tmax: temperatura máxima; tmin: temperatura mínima; tland: temperatura da terra; nino1.2: índice ENSO na região 1.2; nino3: índice ENSO na região 3; nino13.4: índice ENSO na região 3.4; nino4: índice ENSO na região 4; oni: índice Ocean Niño; spei: índice de seca (ver <https://climexp.knmi.nl>); amor: oscilação multidecadal do Atlântico (ver <https://www.esrl.noaa.gov/psd/forecasts/sstlim/timeseries/>); tna: temperatura do Atlântico Norte; tsa: temperatura do Atlântico sul; whwp: índice de aquecimento das águas dos oceanos Atlântico e Pacífico próximo ao Golfo do México; s1: floresta perene; s2: savana

2; s3:

floresta

seca.

Correlações entre os índices de temperatura da superfície do mar do Oceano Atlântico e o crescimento

Os índices mensais de temperatura da superfície do mar (TSM) em diferentes regiões do Oceano Atlântico foram obtidos através da North American Monitoring Agency (NOAA; www.esrl.noaa.gov/psd/forecasts/sstlim/timeseries) e através do National Center for Environmental Information (Reynolds and Smith, 1994): Índice Tropical do Atlântico Norte - TNA, Índice Tropical do Atlântico Sul - TSA, Western Hemisphere Warm Pool - WHWP.

A TNA compreende TSMs do Oceano Atlântico entre 5,5-23,5°N e 15-57,5°W e a TSA compreende TSMs do Oceano Atlântico entre 0-20°S e 10°E - 30°W. O WHWP representa o aquecimento das águas dos oceanos Atlântico e Pacífico próximas ao Golfo do México (Wang e Enfield, 2001), na região entre 7-27° N e 50-110° W.

TSMs em regiões tropicais do Oceano Atlântico afetaram o crescimento das árvores: uma espécie apresentou correlações negativas com SSTs no TNA (*A. castroanum* de floresta perene), e as duas espécies de floresta seca (de floresta seca) mostraram correlações negativas com TSMs no TSA (Fig. 5). Finalmente, o crescimento de árvores na floresta perene e savana também mostrou correlações negativas com as TSMs no Golfo do México (Fig. 5).

Em geral, os resultados dos mapas de correlação foram corroborados pelas correlações com os principais índices de TSM: o crescimento correlacionou-se negativamente com o índice de TNA para todas as espécies exceto uma e negativamente com o WHWP para todas as espécies (Tabela S1 e S2; apêndice). O crescimento correlacionou-se positivamente com a TSA para ambas as espécies de floresta perene e para as espécies de *Handroanthus* do sítio de savana, mas não mostrou correlações mensais para as outras espécies (Tabela 1 e apêndice). Apesar das correlações significativas entre crescimento e WHWP (negativo) e crescimento e TSA (positivo) para várias espécies, ambas as variáveis não tiveram efeito significativo sobre o crescimento nas regressões múltiplas (Tabela S1 e S2; apêndice).

Tabela S1: Relações entre índices de largura de anel (RWI) de três espécies arbóreas do gênero *Aspidosperma* e variáveis ambientais em três tipos de floresta: floresta perene; savana neotropical (*Cerrado*); floresta tropical seca (*Caatinga*). Valores em negrito: significantes em $p < 0,05$ a

partir das correlações de Pearson (r); Valores com *: significativos em $p < 0,05$ a partir de regressões lineares simples e múltiplas.

<i>A. castroanum</i>			Meses						
Variáveis	nov	dez	JAN	FEV	MAR	ABR	MAI	JUN	JUL
Precipitação	-0.18	0.08	0.68*	0.45	0.36*	0.67*	0.46	0.42	0.35*
Temperatura Max.	0.26	0.08	-0.36	-0.43	-0.30	-0.55	-0.38	-0.24	-0.37
El Niño 3 INDEX	-0.29	-0.33	-0.32	-0.35	-0.40	-0.46	-0.35	-0.25	-0.10
TNA Index	0.09	0.07	-0.16	-0.37	-0.43	-0.51	-0.48	-0.44*	-0.28*
TSA Index	0.44	0.35	0.33	0.34	0.34	0.35	0.36	0.22	0.15
WHWP Index	0.00	-0.12	-0.15	-0.27	-0.30	-0.40	-0.43	-0.34	-0.26
<i>A. subincanum</i>			Meses						
Variáveis	nov	dez	JAN	FEV	MAR	APR	MAI	JUN	JUL
Precipitação	0.17	0.14	0.45*	0.33	0.14	0.48*	0.49	-0.01	-
Temperatura Max.	0.00	-0.08	-0.50	-0.42	-0.37	-0.52	-0.51	-0.38	-
El Niño 3 INDEX	-0.55	-0.54*	-0.52*	-0.55*	-0.56	-0.54	-0.43	-0.34*	-
TNA Index	0.04	0.06	-0.06	-0.19	-0.31	-0.33	-0.34	-0.31	-
TSA Index	-	-	-	-	-	-	-	-	-
WHWP Index	-0.21	-0.35	-0.37	-0.39	-0.54	-0.57	-0.56	-0.52	-
<i>A. multiflorum</i>			Meses						
Variáveis	nov	dez	JAN	FEV	MAR	ABR	MAI	JUN	JUL
Precipitação	-0.17	-0.19	0.47*	0.45*	0.05	0.25	0.39*	-	-
Temperatura Max.	-0.01	0.23	-0.23	-0.42	-0.23	-0.41	-0.42	-	-
El Niño 3 INDEX	-0.29	-0.29	-0.29	-0.36	-0.40	-0.44*	-0.29*	-	-
TNA Index	0.17	0.17	0.14	-0.07	-0.27	-0.27	-0.30	-	-
TSA Index	-	-	-	-	-	-	-	-	-
WHWP Index	-0.05	-0.20	-0.25	-0.35	-0.37	-0.44	-0.37	-	-

Tabela S2: Relações entre índices de largura de anel (RWI) de três espécies de árvores do gênero *Handroanthus* e variáveis ambientais em três tipos de floresta: floresta perene; savana neotropical (*Cerrado*); floresta tropical seca (*Caatinga*). Valores em negrito: significantes em $p < 0,05$ a partir das correlações de Pearson (r); Valores com *: significativos em $p < 0,05$ a partir de regressões lineares simples e múltiplas.

<i>H. serratifolius</i>									
Variáveis	Meses								
	nov	dez	JAN	FEV	MAR	ABR	MAI	JUN	JUL
Precipitação	-0.19	-0.16	0.55*	0.41	0.44*	0.52	0.50*	0.43	0.46
Temperatura Max.	0.18	0.15	-0.25	-0.24	-0.32	-0.50	-0.51	-0.34	-0.46
El Niño 3 INDEX	-0.40	-0.44	-0.45	-0.50	-0.54	-0.59	-0.49	-0.37	-0.23
TNA Index	0.18	0.20	-0.01	-0.24	-0.29	-0.32	-0.32	-0.37	-0.27
TSA Index	0.42	0.22	0.26	0.19	0.17	0.25	0.32	0.22	0.23
WHWP Index	0.02	-0.18	-0.22	-0.31	-0.44	-0.57	-0.56	-0.47	-0.47
<i>H. ochraceus</i>									
Variáveis	Meses								
	nov	dez	JAN	FEV	MAR	ABR	MAI	JUN	JUL
Precipitação	0.10	0.06	0.48*	0.31*	0.36	0.45	0.61*	0.24	-
Temperatura Max.	0.14	0.08	-0.26	-0.28	-0.26	-0.44	-0.37	-0.21	-
El Niño 3 INDEX	-0.36	-0.39*	-0.35*	-0.42*	-0.45	-0.51	-0.39	-0.26	-
TNA Index	-	-	-	-	-	-	-	-	-
TSA Index	0.28	0.25	0.14	0.15	0.19	0.29	0.35	0.22	-
WHWP Index	0.00	-0.18	-0.25	-0.35	-0.38	-0.49	-0.44	-0.38	-
<i>H. impetiginosum</i>									
Variáveis	Meses								
	nov	dez	JAN	FEV	MAR	ABR	MAI	JUN	JUL
Precipitação	-0.13	-0.18	0.36*	0.35	0.12	0.21	0.49*	-	-
Temperatura Max.	0.00	0.19	-0.26	-0.35	-0.24	-0.38	-0.42	-	-
El Niño 3 INDEX	-0.42	-0.44*	-0.42*	-0.47*	-0.44	-0.43	-0.21	-	-
TNA Index	0.15	0.16	0.03	-0.17	-0.30	-0.35	-0.37	-	-
TSA Index	-	-	-	-	-	-	-	-	-
WHWP Index	-0.05	-0.27	-0.31	-0.37	-0.42	-0.43	-0.39	-	-

Características microscópicas da anatomia do contorno do anel

Fizemos cortes anatômicos para descrever a anatomia de nossas seis espécies de estudo para auxiliar na identificação dos limites do anel (Aragão et al., 2019). Utilizamos as metodologias de (Brown, 1919) e (Johansen, 1940), bem como as normas estabelecidas pela IAWA para esses procedimentos anatômicos.

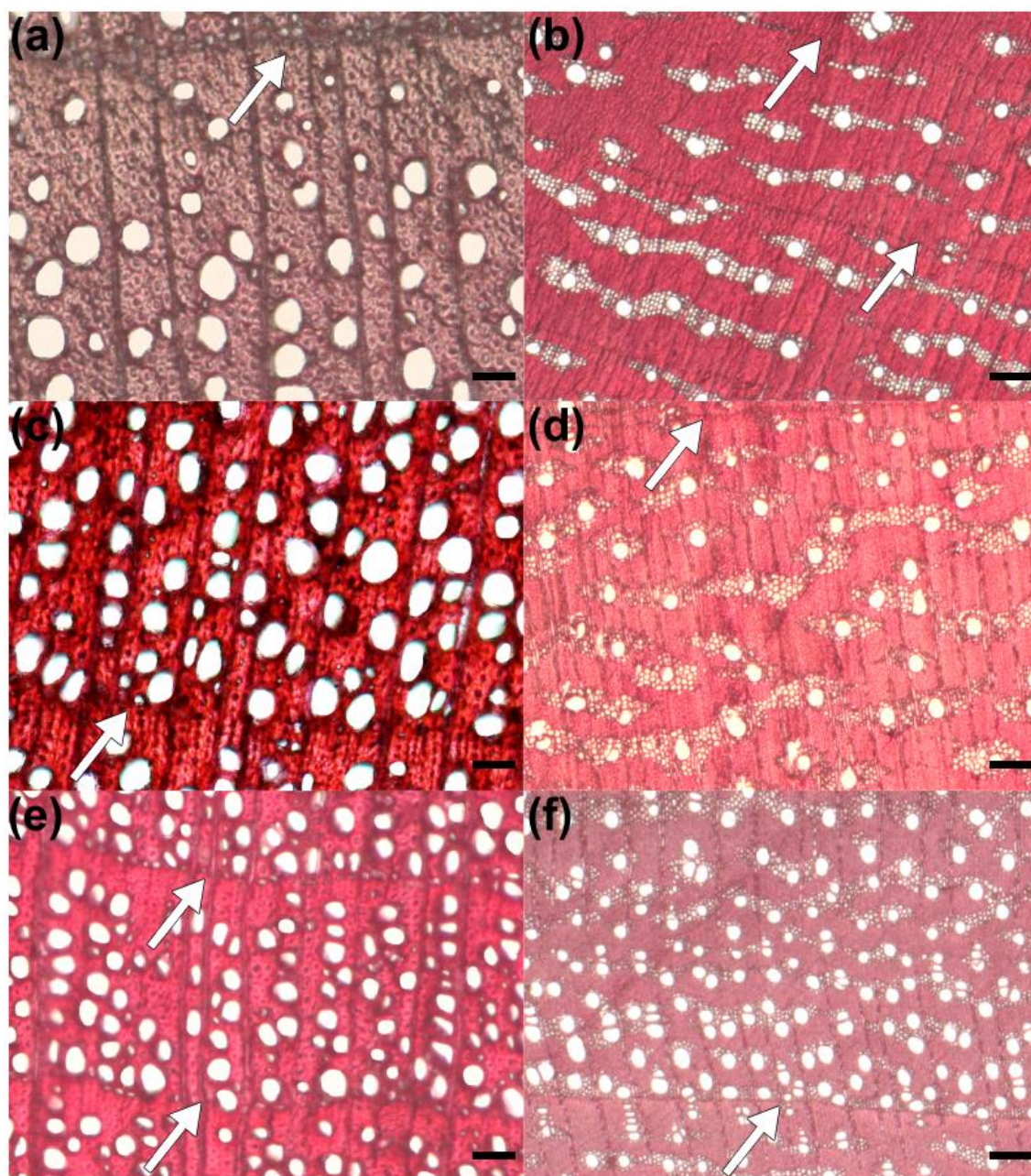


Figura S3: Imagens microscópicas em corte transversal da madeira das seis espécies estudadas. As setas brancas indicam os limites dos anéis de crescimento. Espécies: (a) *A. castroanum* ; (b) *H. serratifolius* ; (c) *A. subincanum* ; (d) *H. ochraceus* ; (e) *A. multiflorum* ; (f) *H. impetiginosum* . Barras de escala: 50 μm (a), (c), (e) e 200 μm em (b), (d), (f).

Correlações entre cronologias de locais mais resultados de regressão múltipla dentro e entre locais nas relações clima-crescimento

Para identificar possíveis semelhanças no crescimento das espécies ao longo do gradiente de vegetação, testamos as correlações de suas cronologias padrão. Para isso, utilizou-se uma matriz de correlação organizada hierarquicamente pelo nível de significância (abaixo de 5%). Usamos o pacote *corrplot* no software R 3.6.3 (Friendly, 2002).

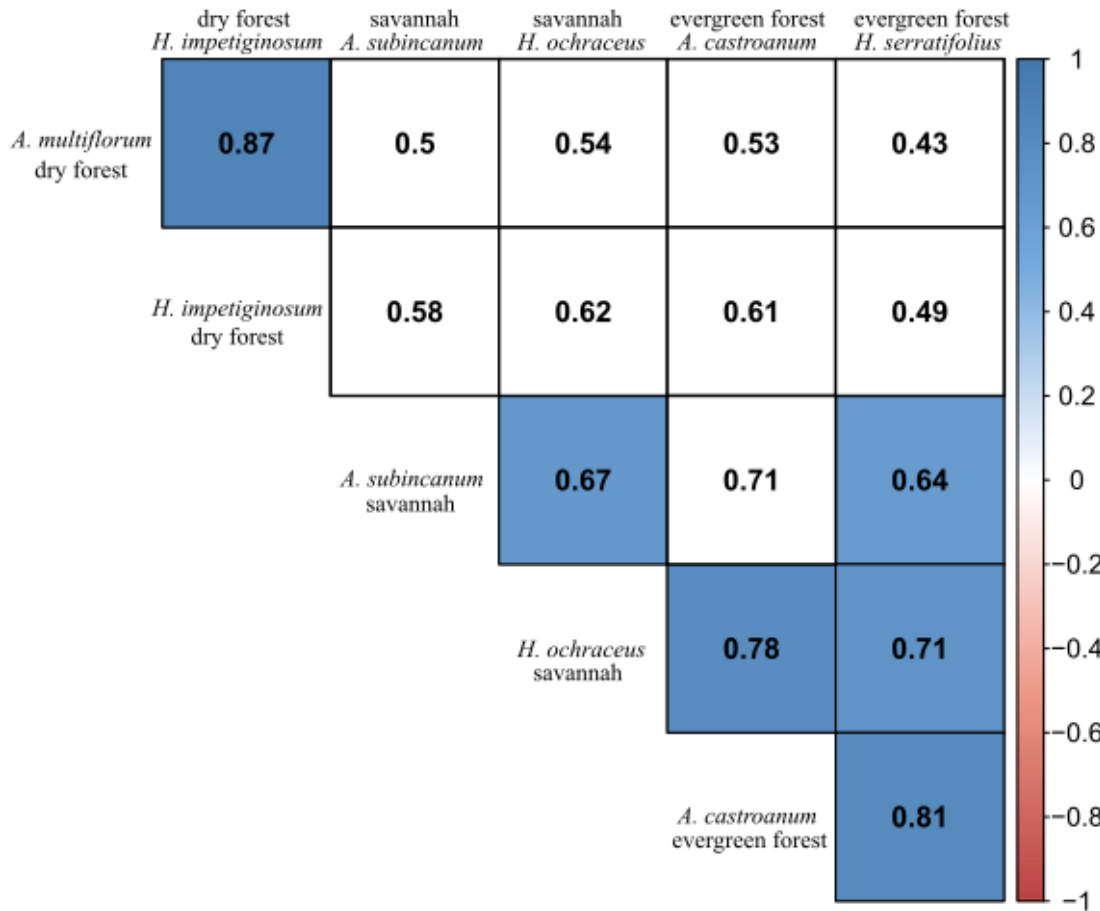


Figura S4 : Correlações de Pearson organizadas hierarquicamente entre as cronologias padrão das espécies ao longo do gradiente de vegetação estudado (floresta perene, savana e floresta seca). Molduras coloridas representam uma proporção significativa de 95%.

Em seguida, usamos modelos lineares para entender o efeito da precipitação no crescimento de diferentes tipos e gêneros florestais (Tabela S3 e S4). Para isso, foi utilizada a cronologia padrão de cada espécie como variável resposta, precipitação como variável preditora e tipo de floresta (Tabela S3) ou gênero (Tabela S4) como fator iterativo. Notamos que a precipitação afeta o crescimento de espécies de floresta seca de forma diferente em relação a outras florestas e que esse efeito não difere entre gêneros que ocorrem na mesma floresta.

Tabela S3: Resultados das análises de regressão entre cronologia (variável dependente) e precipitação sazonal por gênero (entre tipo de floresta). O coeficiente de regressão múltipla b , o erro padrão e os valores de p são mostrados. Um ponto indica p em torno de 0,05, ** a $p < 0,01$ e *** a $p < 0,001$.

<i>Aspidosperma</i>		
	Variáveis	$b \pm SE$
$R^2 = 0.4563$ (F = 16.62; df = 99)	Intercept	$0.4177 \pm 0.1153^{***}$
	Prec. sazonal	$0.0011 \pm 0.0003^{***}$
	cron <i>A. subincanum</i>	-0.0208 ± 0.1762
	cron <i>A. castroanum</i>	0.0356 ± 0.159
	Prec. sazonal:cron <i>A. subincanum</i>	$-0.0007 \pm 0.0003^{**}$
	Prec. sazonal:cron <i>A. castroanum</i>	$-0.0007 \pm 0.0003^{**}$
<i>Handroanthus</i>		
	Variáveis	$b \pm SE$
$R^2 = 0.4384$ (F = 15.46; df = 99)	Intercept	$0.4504 \pm 0.1246^{***}$
	Prec. sazonal	$0.0011 \pm 0.0003^{***}$
	cron <i>H. ochraceus</i>	-0.2413 ± 0.1905
	cron <i>H. serratifolius</i>	0.0107 ± 0.1718
	Prec. sazonal:cron <i>H. ochraceus</i>	-0.0005 ± 0.0003
	Prec. sazonal:cron <i>H. serratifolius</i>	$-0.0007 \pm 0.0003^{**}$

Tabela S4: Resultados das análises de regressão entre cronologia (variável dependente) e precipitação sazonal dentro do tipo de floresta (entre gêneros). O coeficiente de regressão múltipla b , o erro padrão e os valores de p são mostrados. ** indicam $p < 0,01$ e *** $p < 0,001$.

	Variáveis	$b \pm SE$
<i>Site 1</i> $R^2 = 0.5414$ (F = 25.98; df = 66)	Intercept	$0.4532 \pm 0.0954^{***}$
	Prec. sazonal	$0.0004 \pm 0.0001^{***}$
	Genus <i>Handroanthus</i>	0.0079 ± 0.1349
	Prec. sazonal:Genus <i>Handroanthus</i>	-0.0001 ± 0.0001
<i>Site 2</i> $R^2 = 0.4851$ (F = 20.73; df = 66)	Intercept	$0.3969 \pm 0.1325^{**}$
	Prec. sazonal	$0.0005 \pm 0.0001^{***}$
	Genus <i>Handroanthus</i>	-0.1878 ± 0.1874
	Prec. sazonal:Genus <i>Handroanthus</i>	0.0002 ± 0.0002
<i>Site 3</i> $R^2 = 0.3466$ (F = 11.67; df = 66)	Intercept	$0.4176 \pm 0.1414^{**}$
	Prec. sazonal	$0.0011 \pm 0.0003^{***}$
	Genus <i>Handroanthus</i>	0.0328 ± 0.1999
	Prec. sazonal:Genus <i>Handroanthus</i>	-0.0001 ± 0.0004

Também correlacionamos a precipitação total anual e as cronologias de cada espécie ao longo do gradiente de vegetação. Para isso foram utilizadas as correlações de Pearson simples por meio do software R 3.6.3. Observamos que houve variação nos coeficientes de correlação r entre espécies e tipos florestais. Para nossa surpresa, as correlações mais altas ocorreram na floresta mais úmida, a floresta perene (Fig. S5a e b).

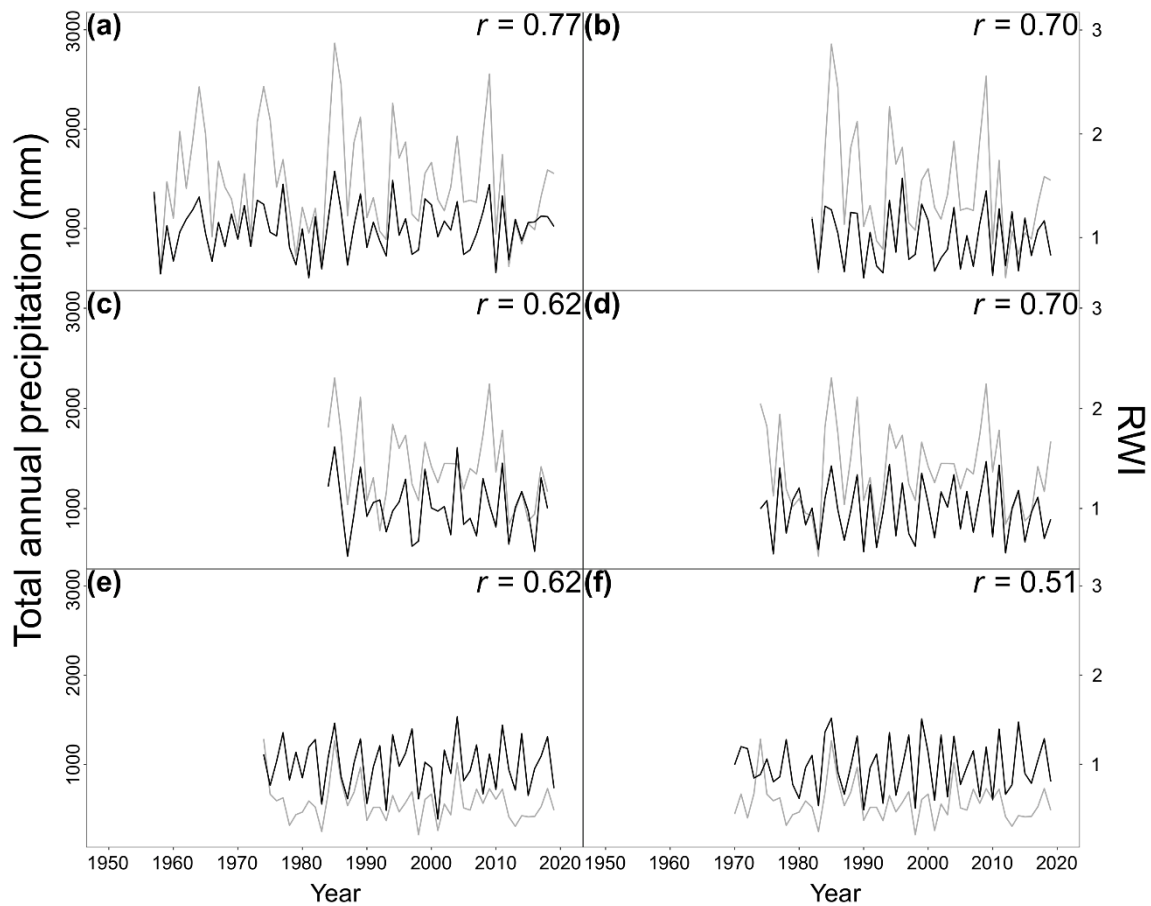


Figura S5: Relação temporal entre cronologias padrão e precipitação anual total para seis espécies em três localidades do Nordeste do Brasil. As espécies são *Aspidosperma* sp. (a), *A. subincanum* (c), *A. multiflorum*®, *H. serratifolius* (b), *H. ochraceus* (d) e *H. impetiginosum* (f). As estações meteorológicas utilizadas são dos municípios de Aiuaba e Ubajara no Ceará, para floresta seca e floresta perene, respectivamente e dos municípios de Piri-piri e Piracuruca no Piauí, para cerrado. Correlações de Pearson ® fornecidas para os anos de 1957 a 2019.

Desvios de crescimento e componentes de resiliência

Calculamos os desvios de crescimento através dos valores dos anéis das árvores sem remover as tendências ontogenéticas. Com isso buscamos possíveis reduções de crescimento ao longo do gradiente e suas causas entre as espécies. Usamos os métodos de Cropper, Neuwirth e Schweingruber para calcular os anos de ponteiro, desvios de crescimento e componentes de resiliência (Schweingruber et al., 1990; van der Maaten-Theunissen et al., 2015). As análises foram realizadas usando o pacote *pointRes* no software R 3.6.3 (Schweingruber et al., 1990; van der Maaten-Theunissen et al., 2015). Nossos resultados indicaram vários desvios de crescimento em espécies e apenas espécies de savana e floresta seca com desvios de crescimento significativos (acima de 40% em pelo menos 5 raios). Para essas espécies os desvios negativos chegaram a 89% e, em alguns anos, a resiliência relativa foi de 22%, indicando alta sensibilidade das florestas secas a distúrbios ambientais.

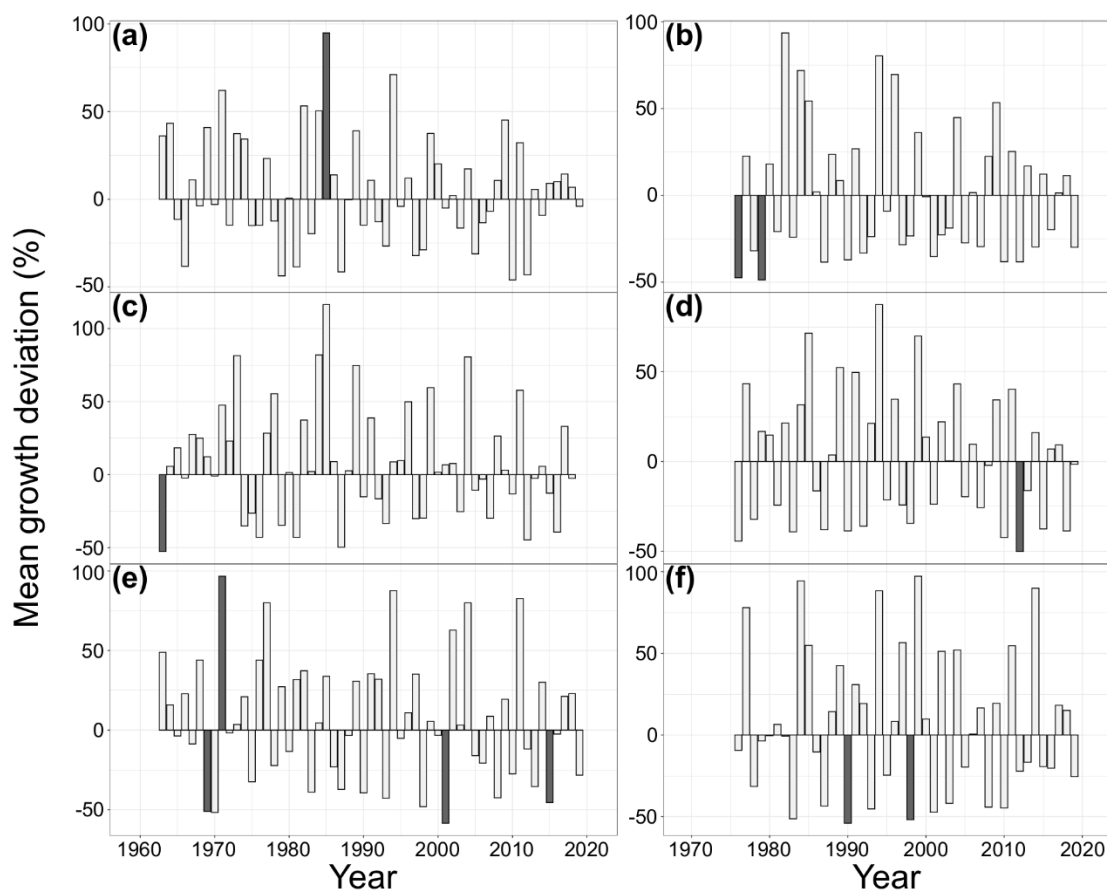


Figura S6: Gráfico de barras do desvio médio do crescimento calculado pelo método de Cropper e Neuwirth, em janelas de 4 anos e plotado para o período 1963-2019. Os anos com variação significativa ($p < 0,05$) de crescimento (60% positivo ou 40% negativo) estão destacados em cinza escuro. *Aspidosperma castroanum* (a) floresta perene, *A. subincanum* (c) savana, *A. multiflorum* (e) floresta seca, *Handroanthus serratifolius* (b) floresta perene, *H. ochraceus* (d) savana e *H. impetiginosum* (f) floresta seca.

Tabela S5 : Desvio de crescimento negativo (%) significativo (acima de 5 raios) para análises de componentes de resiliência (resiliência, recuperação, resiliência e resiliência relativa) para anos identificados como indicadores de crescimento negativos para *H. ochraceus* de savana e as duas espécies de floresta seca: *A. multiflorum* e *H. impetiginosum*. N° indica o número de raios com anos com redução de crescimento (maiores que 40% de redução de crescimento).

Espécie	Ano	Nº	desvio negativo (em) %
<i>A. multiflorum</i>	2001	48	89.58
<i>A. multiflorum</i>	2015	46	76.09
<i>H. impetiginosum</i>	1990	38	78.95
<i>H. impetiginosum</i>	1998	52	76.92
<i>H. ochraceus</i>	2012	53	77.36

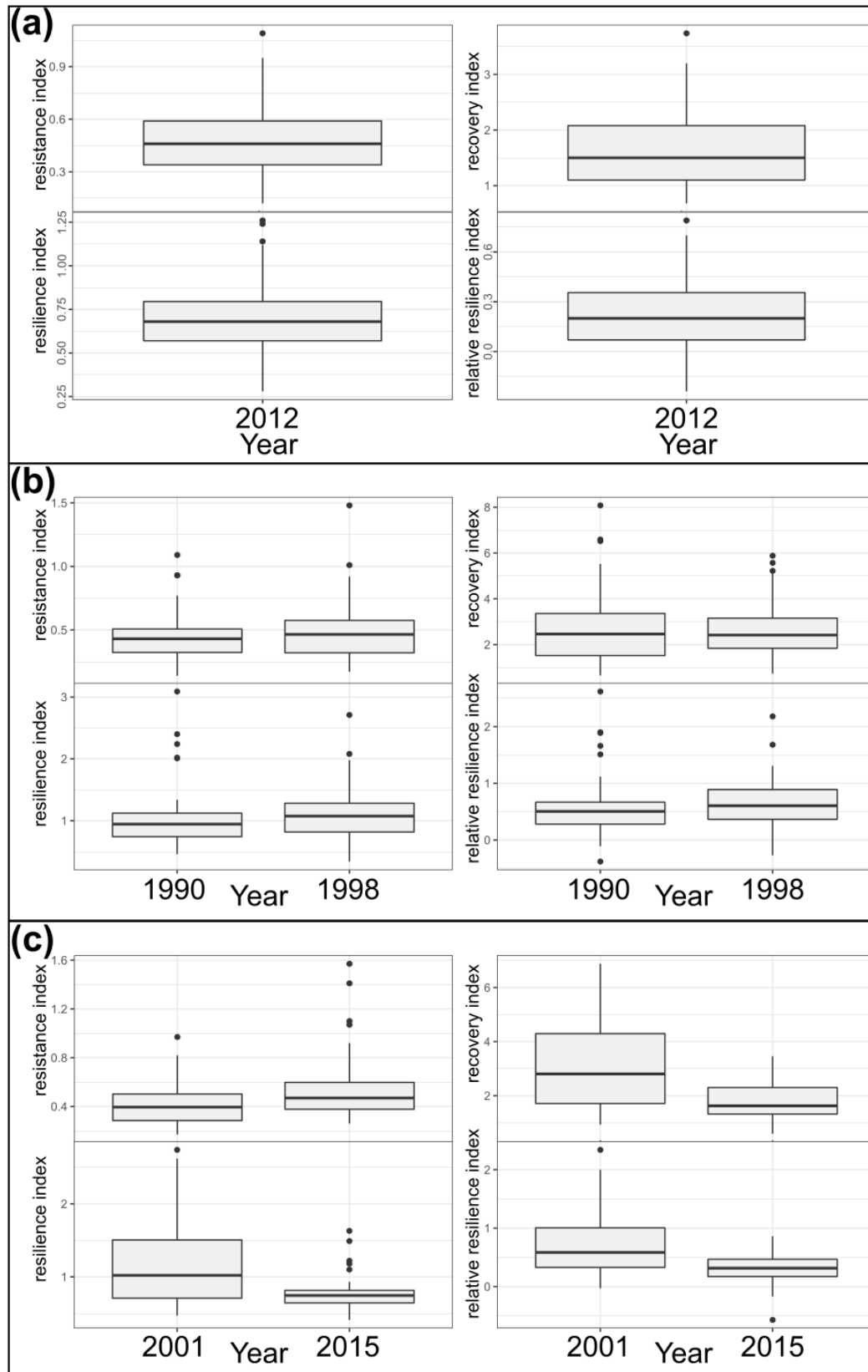


Figura S7: Boxplots de componentes de resiliência (resiliência, recuperação, resiliência e resiliência relativa) para anos identificados como indicadores de crescimento negativos para *H. ochraceus* (a) de savana e as duas espécies de floresta seca: *A. multiflorum* (b) e *H. impetiginosum* (c).

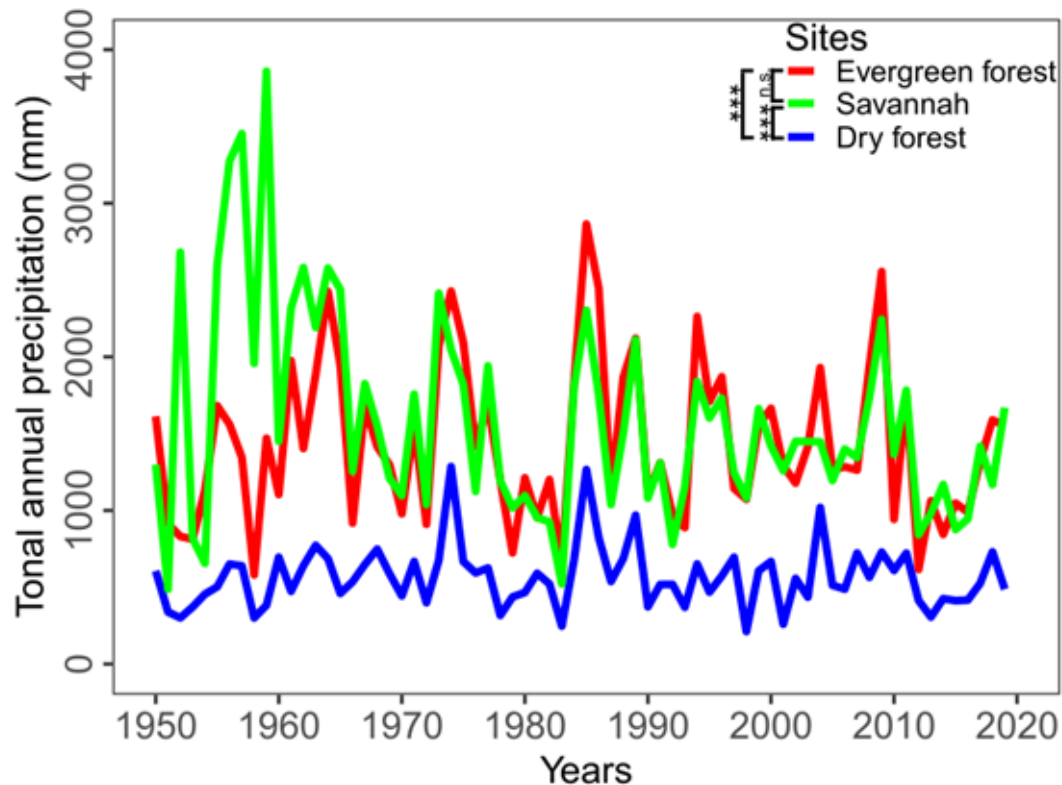
Informações básicas das cronologias e clima ao longo do gradiente de vegetação

Aqui fornecemos informações sobre nossas cronologias padrão, diferenças entre precipitação ao longo do gradiente de vegetação e sua forte relação com a temperatura. Na Tabela S6 estão as cronologias padrão que construímos para cada espécie ao longo do gradiente florestal e que comparamos com o clima. Na Figura S8 testamos as diferenças na precipitação total anual entre os tipos de floresta (floresta perene - savana - floresta seca). O teste realizado foi uma análise de variância (ANOVA) de medidas repetidas e teste t pareado entre tipos de floresta (entre 1950-2019). Notamos que a floresta seca difere significativamente de outras florestas na quantidade de precipitação que recebe (Fig S8 linha azul). Também testamos a relação entre temperatura máxima e precipitação em diferentes tipos de floresta usando modelos de regressão linear (Tabela S7). Os resultados mostram que a temperatura afeta significativamente a precipitação em todas as florestas estudadas (Tabela S7). No entanto, o efeito varia entre florestas (R^2), sendo maior na floresta perene e menor na savana (Tabela S7).

Tabela S6: Cronologias padrão *A. castroanum* (AC), *A. subincanum* (AS), *A. multiflorum* (AM), *H. serratifolius* (HS), *H. ochraceus* (HO), *H. impetiginosum* (HI) em locais de coleta de árvores (EF – floresta perene, SA – savana e DF – floresta seca) em regressão linear e spline cúbico com 50% de filtro.

Ano	AC-EF	AS-SA	AM-DF	HS-EF	HO-SA	HI-DF
1957	1.372	-	-	-	-	-
1958	0.542	-	-	-	-	-
1959	1.027	-	-	-	-	-
1960	0.671	-	-	-	-	-
1961	0.964	-	-	-	-	-
1962	1.092	-	-	-	-	-
1963	1.187	-	-	-	-	-
1964	1.316	-	-	-	-	-
1965	0.947	-	-	-	-	-
1966	0.669	-	-	-	-	-
1967	1.060	-	-	-	-	-
1968	0.817	-	-	-	-	-
1969	1.146	-	-	-	-	-
1970	0.892	-	-	-	-	0.996
1971	1.230	-	-	-	-	1.200
1972	0.819	-	-	-	-	1.177
1973	1.284	-	-	-	-	0.848
1974	1.243	-	1.112	-	0.997	0.887
1975	0.962	-	0.764	-	1.077	1.061
1976	0.924	-	1.034	-	0.546	0.806
1977	1.445	-	1.356	-	1.402	0.861
1978	0.808	-	0.826	-	0.754	1.278
1979	0.635	-	1.137	-	1.081	0.776
1980	0.995	-	0.850	-	1.205	0.619
1981	0.502	-	1.193	-	0.836	0.965
1982	1.117	-	1.279	1.182	1.003	1.101
1983	0.593	-	0.555	0.698	0.591	0.539
1984	1.087	1.220	1.077	1.304	1.097	1.362
1985	1.575	1.615	1.463	1.269	1.425	1.518
1986	1.179	1.069	0.863	1.045	0.987	0.917
1987	0.631	0.523	0.615	0.673	0.683	0.665
1988	1.028	0.945	1.016	1.244	0.977	0.974
1989	1.347	1.415	1.287	1.235	1.336	1.318
1990	0.808	0.923	0.563	0.613	0.568	0.490
1991	1.063	1.060	0.973	1.051	1.235	0.962
1992	0.874	1.086	1.209	0.729	0.608	1.117
1993	0.724	0.767	0.486	0.662	0.961	0.566
1994	1.483	0.976	1.334	1.360	1.440	1.356
1995	0.932	1.066	0.979	0.861	0.727	0.655
1996	1.097	1.293	1.127	1.573	1.253	0.978
1997	0.739	0.624	1.399	0.792	0.748	1.328
1998	0.784	0.675	0.614	0.840	0.623	0.511
1999	1.298	1.392	1.024	1.324	1.352	1.511
2000	1.238	1.006	0.965	1.167	1.054	1.133
2001	0.916	0.974	0.389	0.679	0.709	0.599
2002	1.074	1.020	1.161	0.805	1.165	1.328
2003	0.984	0.739	0.900	0.888	1.014	0.636
2004	1.269	1.608	1.534	1.290	1.337	1.316
2005	0.738	0.842	0.819	0.699	0.796	0.775
2006	0.784	0.902	0.928	1.020	1.169	0.971
2007	0.945	0.727	1.219	0.724	0.762	1.153
2008	1.165	1.298	0.670	1.136	1.118	0.638
2009	1.442	1.034	1.115	1.450	1.467	1.195
2010	0.556	0.816	0.720	0.637	0.715	0.604

2011	1.327	1.453	1.442	1.279	1.433	1.395
2012	0.684	0.644	0.942	0.731	0.556	0.665
2013	1.092	1.010	0.713	1.250	1.001	0.772
2014	0.879	1.170	1.346	0.683	1.179	1.475
2015	1.059	0.974	0.653	1.189	0.665	0.898
2016	1.066	0.573	0.953	0.828	0.962	0.789
2017	1.123	1.307	1.092	1.073	1.111	1.044
2018	1.119	1.001	1.311	1.163	0.700	1.289
2019	1.020	-	0.734	0.829	0.892	0.810



Figura

S8: Diferenças entre a precipitação total anual de três tipos de floresta no Nordeste do Brasil. As estações meteorológicas utilizadas são dos municípios de Aiuaba e Ubajara no Ceará, para floresta seca e floresta perene, respectivamente e dos municípios de Piripiri e Piracuruca no Piauí, para cerrado. *** indicar $p < 0.001$ sob ANOVA de medidas repetidas e teste t pareado entre tipos de floresta no período entre 1950-2019. ns indicam diferenças não significativas.

Tabela S7 : Resultados da regressão linear entre precipitação e temperatura máxima (Tmax) anual por tipo de floresta no período entre 1950–2019. Os valores do coeficiente de regressão b, erro padrão e p são mostrados. ** $p < 0.01$ e *** $p < 0.001$.

Variáveis		$b \pm SE$
$R^2 = 0.366$ (F = 34.4; df = 68)	Intercept.	$24338.8 \pm 3904.6^{***}$
	Tmax floresta perene	$-722.7 \pm 123.2^{***}$
$R^2 = 0.1025$ (F = 7.77; df = 68)	Intercept.	$18408.4 \pm 6037.8^{**}$
	Tmax savana	$-522.6 \pm 187.5^{**}$
$R^2 = 0.2218$ (F = 19.38; df = 68)	Intercept.	$8936.31 \pm 1901.22^{***}$
	Tmax floresta seca	$-264.75 \pm 60.14^{***}$

Referências

- Aragão, J.R.V., Groenendijk, P., Lisi, C.S., 2019. Dendrochronological potential of four neotropical dry-forest tree species: Climate-growth correlations in northeast Brazil. *Dendrochronologia* 53. 5–16. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2018.10.011>
- Brown, F.B.H., 1919. The Preparation and Treatment of Woods for Microscopic Study. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 46. 1–127. <https://doi.org/10.2307/2479494>
- Friendly, M., 2002. Corrgrams: Exploratory Displays for Correlation Matrices. *The American Statistician* 56. 316–324.
- Johansen, D.A., 1940. *Plant Microtechnique*. McGraw-Hill Book Co. Inc.
- R Core Team, 2015. R: A language and environment for statistical computing [WWW Document]. R Foundation for Statistical Computing. URL <https://www.r-project.org/> (accessed 4.17.17).
- Reynolds, R.W., Smith, T.M., 1994. Improved Global Sea Surface Temperature Analyses Using Optimum Interpolation. *J. Climate* 7. 929–948. [https://doi.org/10.1175/1520-0442\(1994\)007<0929:IGSSTA>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0442(1994)007<0929:IGSSTA>2.0.CO;2)
- Schweingruber, F.H., Aellen-Rum, K., Weber, U., Wehrli, U., 1990. Rhythmic growth fluctuations in forest trees of Central Europe and the Front Range in Colorado. *Trees* 4. 99–106.
- van der Maaten-Theunissen, M., van der Maaten, E., Bouriaud, O., 2015. pointRes: An R package to analyze pointer years and components of resilience. *Dendrochronologia* 35. 34–38. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2015.05.006>
- Wang, C., Enfield, D.B., 2001. The Tropical Western Hemisphere Warm Pool. *Geophys. Res. Lett.* 28. 1635–1638. <https://doi.org/10.1029/2000GL011763>

Efeitos de gradientes ambientais na eficiência do uso da água de florestas tropicais sazonais: uma abordagem multi-proxy sobre traços funcionais de madeira

Aragão, José Roberto V.^{1*}; Quintilhan, Manolo T.¹; Ortega Rodriguez, Daigard R.²; Cintra, Bruno B. L.³; Araújo, Francisca S.⁴; Tomazello-Filho, Mário²; Zuidema, Pieter A.⁵; Groenendijk, Peter¹;

¹Departamento de Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, Caixa Postal: 6109, Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), 13083-970, Campinas, SP, Brasil.

²Universidade de São Paulo, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Departamento de Ciencias Florestais, Av. P'adia Dias Nº 11, 13418-900 Piracicaba, São Paulo, Brasil.

³Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Rua do Matão 277, 05508-090 São Paulo, Brasil.

⁴Departamento de Biologia, Universidade Federal do Ceará (UFC), Fortaleza, CE, Brasil.

⁵Forest Ecology & Forest Management Group, Universidade de Wageningen, Wageningen, Holanda.

*autor correspondente: craniusru@gmail.com

Normas da Revista: Global Change Biology

RESUMO

As florestas sazonais desempenham um papel-chave na prestação de serviços ecossistêmicos em regiões tropicais. No entanto, o avanço do aquecimento global tem aumentado a variabilidade de seu crescimento e limitado seu potencial de prestação destes serviços. O estudo da eficiência do uso da água (iEUA) e demais traços físicoquímicos (anatomia, densidade e elementos químicos) do lenho das árvores pode identificar as variações e quais os fatores ambientais que interferem na produtividade destas florestas. Neste trabalho, através dos anéis de crescimento, analisamos diversos traços químico-físicos da madeira dentro de classes diamétricas de tamanho (SCI) de 8 cm para compreender mudanças temporais na iEUA, sua relação com crescimento e e traços físicoquímicos do lenho, além de suas diferenças entre tipos florestais distintos (floresta perene – savana – floresta seca). Para isto foram selecionamos espécies congêneras de dois gêneros neotropicais comuns: *Aspidosperma* e *Handroanthus*. e quantificamos suas mudanças na iEUA ao longo do tempo, sua relação com estrutura e química do lenho, além das diferenças entre tipos florestais distintos. Descobrimos que a iEUA aumentou ao longo do tempo em todas as florestas sazonais, independentemente do tipo florestal, à exceção de *H. serratifolius* (floresta perene). Esse aumento foi influenciado positivamente pela temperatura máxima e eventos El Niño na savana e floresta seca, sendo que nesta última a variação na iEUA de *A. multiflorum* teve relação significativa com a frequência dos elementos de vaso no xilema e a concentração de Fe, S e K/Ca. Nossos resultados mostram que o aumento na iEUA não promoveu o crescimento das matas sazonais e que a floresta seca sofre mais com as pressões ambientais sobre a iEUA. Os ajustes hidráulicos (elementos de vaso x iEUA) e as interações simbióticas (S x iEUA) que encontramos para *A. multiflorum* (floresta seca) mostram sua susceptibilidade às variações climáticas e a importância da utilização de mais de uma estratégia para suportar o estresse hídrico em florestas secas. Além disto, nossos achados apontam para a vulnerabilidade das florestas secas aos efeitos negativos provocados

pelo avanço das mudanças no clima. Estas informações mostram o impacto da escassez hídrica na produtividade de florestas sazonais, as estratégias utilizadas pelas espécies para suportá-la e devem servir de base para implantação de medidas de mitigação das mudanças no clima em terras áridas.

Palavras-chave: Anéis de árvores, florestas tropicais sazonais, química do xilema secundário, mudanças climáticas, gradiente ambiental.

Introdução

As florestas tropicais são extremamente importantes pois prestam inúmeros serviços ecossistêmicos, como o sequestro de carbono e manutenção de recursos hídricos (Chazdon et al., 2011; Le Quéré et al., 2018). Dentre elas, as florestas sazonalmente secas exercem um papel-chave como sumidouro de carbono que acontece em ciclos sazonais de produtividade (Linscheid et al., 2020; Piao et al., 2020a, 2020b; Sitch et al., 2003). De acordo com modelos recentes, estas florestas sofrerão perdas de produtividade e aumento na variabilidade de sua estação de crescimento num futuro próximo (Piao et al., 2020b). Isto é resultado dos efeitos do aquecimento global na variação no sistema atmosférico que determina o clima da região onde ocorrem (Asmerom et al., 2020). Embora as previsões apontem para reduções no crescimento e no sumidouro de carbono destas florestas, pouco se sabe sobre as respostas de diferentes populações/espécies/matras a estas mudanças e como elas variam ao longo do tempo (Babst et al., 2019; Frank et al., 2015; Pennington et al., 2018).

Uma saída para compreender como diferentes tipos florestais respondem às mudanças no clima é a eficiência intrínseca do uso da água (iEUA), razão entre dióxido de carbono assimilado na fotossíntese e perda de água na transpiração (Dekker et al., 2016; van der Sleen et al., 2017, 2014). Geralmente este traço é avaliado a nível foliar ou xilemático, através dos anéis de crescimento do lenho de espécies arbóreas que possuem registros isotópicos de décadas (van der Sleen et al., 2017). De acordo com a teoria de efeito de fertilização por carbono – EFC, o aumento de CO₂ atmosférico deve favorecer a absorção de carbono, promover o crescimento e potencializar a iEUA de espécies vegetais ao redor do planeta (Brienen et al., 2011). No entanto, em regiões tropicais o efeito das mudanças climáticas pode anular ou inverter esse processo (Wang et al., 2020). Estimativas recentes mostram que no último século a iEUA aumentou em florestas sazonais do nordeste brasileiro em função da variação em temperatura e umidade (Dekker et al., 2016). Nestas florestas as espécies são mais susceptíveis a riscos causados por oscilações climáticas (Adams et al., 2014), e suas taxas de mudança de iEUA equivalem ao dobro das demais florestas tropicais úmidas (~4000 mm) (Adams et al., 2019). No entanto, não se sabe ao certo como os limites destas taxas de mudanças variam ou como a disponibilidade de nutrientes e água influencia este processo (Adams et al., 2019). Para isso, análises entre a iEUA e demais características do lenho são necessários para entender como as espécies respondem às variações ambientais ao longo do tempo (Brienen et al., 2016).

Os elementos de vaso do xilema secundário tem se mostrado um proxy promissor em análises sobre variações ambientais, visto que é um tipo de célula fundamental para o transporte

de água e apresenta relação com a iEUA (Apgaua et al., 2017). As diferentes estratégias de eficiência-segurança hidráulica da madeira variam entre grupos funcionais de espécies vegetais e modulam a variação na iEUA (Apgaua et al., 2017; Fichot et al., 2009; Martin-Benito et al., 2017). Mudanças no arranjo dos elementos de vaso são sinais adaptativos das espécies às mudanças ambientais (Carlquist, 2012) e modulam o funcionamento de seu lenho próximo ao limite de segurança hidráulica (Choat, 2013). No entanto, não há um consenso sobre a relação entre iEUA e vasos. Espera-se que haja a covariação entre iEUA e vasos (Apgaua et al., 2017; Martin-Benito et al., 2017), mas nem sempre esse padrão geral é observado (Locosselli et al., 2013), sendo que, em condições hídricas limitantes esta relação é invertida (Fichot et al., 2009). Embora não haja consenso sobre relação entre iEUA e anatomia, variações nos elementos de vaso podem estar associadas a mudanças na densidade e concentração de nutrientes da madeira e representar aumento ou queda de biomassa arbórea (Hevia et al., 2019; Ortega Rodriguez et al., 2018).

A densidade da madeira está relacionada à interação de diferentes características do xilema e à partição do volume da madeira para o parênquima axial, paredes da fibra e lúmen da fibra (Janssen et al., 2020; Ziemińska et al., 2013). Os trade-offs na partição do volume do xilema em diferentes tecidos (e, conseqüentemente, a densidade da madeira) são trade-offs fundamentais entre a biomecânica, a eficiência do transporte de água e o armazenamento de água, nutrientes e carboidratos (Gleason et al., 2016; Janssen et al., 2020; Pratt and Jacobsen, 2017). O uso da densidade da madeira como um indicador das propriedades hidráulicas que emergem do xilema foi pouco estudado nos trópicos (ver, Anderegg & Meinzer, 2015; Janssen et al., 2020; Lachenbruch & McCulloh, 2014; Patiño et al., 2012). No entanto, as relações entre a densidade das fibras de madeira, a resistência à flexão dos vasos e a embolia do xilema sugerem que a densidade da madeira pode ser um proxy da segurança hidráulica e ser crucial na compreensão da resistência à seca em comunidades de plantas neotropicais (Anderegg and Meinzer, 2015; Janssen et al., 2020).

Neste sentido, a dendroquímica dos anéis de crescimento auxilia a identificar mudanças pretéritas na química do solo, sua variação ao longo do tempo e seus efeitos sobre o crescimento arbóreo (Binda et al., 2021; Durand et al., 2020; Ortega Rodriguez et al., 2018). Através dela é possível compreender como as espécies arbóreas ajustaram seu crescimento ao longo do tempo de acordo com as condições edafoclimáticas dos locais onde ocorrem e.g.: Mn e Fe - pH do solo Kogelmann & Sharpe, 2006; Kuang et al., 2008; Scharnweber et al., 2016; S - arquitetura da célula; K e Ca - atividade cambial Fromm, 2010. Razões molares (e.g.: Ca/Mn e K/Ca)

podem favorecer o crescimento do lenho e promover a diferenciação de células xilemáticas de acordo com as condições ambientais – disponibilidade hídrica (Hevia et al., 2018; Ortega Rodriguez et al., 2018). A concentração destes nutrientes na madeira pode variar sazonalmente e, em regiões tropicais está associada às chuvas (Hevia et al., 2018; Ortega Rodriguez et al., 2018; Poussart et al., 2006). Em altas concentrações, alguns elementos podem ser fitotóxicos (e.g.: Mn), ou promover a deficiência em outros elementos (e.g.: Ca e Fe), reduzindo o crescimento arbóreo (Kogelmann and Sharpe, 2006). Em outros casos, podem indicar associações micorrízicas promovidas pelas espécies vegetais (e.g.: S) que auxiliam a vegetação a enfrentar o estresse ambiental (Fairchild et al., 2009; Fike et al., 2016; Raven et al., 2018). Contudo, variações nos elementos químicos no lenho são registros fundamentais sobre as diversas estratégias de crescimento arbóreo e podem ajudar a entender como as espécies e florestas distintas respondem às pressões ambientais (Hevia et al., 2019; Ortega Rodriguez et al., 2018; Pereira et al., 2021).

Aqui apresentamos um trabalho que, através dos anéis de crescimento, analisamos diversos traços químico-físicos da madeira para compreender como a iEUA varia ao longo do tempo e entre três tipos florestais distintos e uma vegetação sazonal neotropical. Para isto selecionamos espécies congêneres do gênero *Aspidosperma* e *Handroanthus* distribuídas em um gradiente de floresta sempre-verde-savana-floresta seca no nordeste do Brasil. Através das amostras sincronizadas por Aragão et al. (2022), aplicamos o método de isolamento por classe diamétrica de tamanho (SCI; Peters et al., 2015) e selecionamos a classe mais representativa para o gradiente de vegetação (8 cm). Selecionamos o ano/anel em que cada amostra atingiu o SCI, bem como os dois anéis anteriores e seguintes, para as análises. Sobre estas amostras foram realizadas análises de crescimento (incremento diamétrico médio), anatômicas (elementos de vaso), isotópicas ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ e iEUA), densitométricas e químicas da madeira (Ca, K, Fe, Mn, S, Ca/Mn, Ca/Fe, K/Ca). Os resultados de iEUA foram confrontados com o tempo, com os demais traços e com variáveis ambientais que interferem sobre o crescimento das espécies selecionadas (precipitação, temperatura e El Niño; ver (Aragão et al., 2022). Nossas hipóteses são: 1) Independente dos tipos florestais ou das taxas de incremento a iEUA aumenta ao longo do tempo; 2) O aumento na iEUA está associado positivamente à temperatura e negativamente à precipitação;; 3) Eventos El Niño promovem o aumento na iEUA ao longo do gradiente de vegetação; 4) A estrutura dos elementos de vaso do lenho influenciam a iEUA ao longo do gradiente de vegetação; 5) A concentração de S, Ca, K, Fe e Mn no lenho das espécies provoca mudanças na iEUA.

Materiais e métodos

Área de estudo

As árvores foram amostradas em três florestas tropicais sazonalmente secas nos estados do Ceará e Piauí, no nordeste do Brasil (como descrito por Aragão et al. 2022). As localidades compreendem um gradiente de tipos de vegetação apresentando florestas secas, savana e floresta perene (Fernandes et al., 2020; Queiroz et al., 2017; Silveira et al., 2020). O sítio 1 (3°54'34"S e 40°59'24"W) é caracterizado como uma floresta perenifólia (Silveira et al., 2020) com forte influência taxonômica na Amazônia (Moro et al., 2015) de clima transitório entre savana tropical (Aw) e semi-árida (BSh) (Köppen, 1948). As temperaturas médias variam entre 22 ° e 24 ° C e a precipitação média anual é de 1.460 mm, concentrada principalmente entre os meses de fevereiro-março-abril (Araújo et al., 1999). O local 2 (04°02'08"S e 41°40'45"W) é caracterizado como uma vegetação de savana neotropical (Cerrado) (Oliveira e Marquis, 2002) de clima também transitório entre savana tropical (Aw) e semi-árido (BSh), temperaturas médias entre 25 ° e 28 ° C e precipitação média anual é de 1.350mm com um pico entre abril-março (Andrade et al., 2017; Matos e Felfili, 2010). O local 3 (06°36'00"S e 40°10'00"O) é caracterizado como uma vegetação típica de floresta seca neotropical (Caatinga) de clima semi-árido (BSh), característico de estepes quentes (Köppen, 1948), com temperatura média entre 24 ° e 28 ° C e a precipitação média anual é de 560mm, concentrada entre janeiro e abril (Lemos e Meguro, 2010).

Espécies estudadas

Amostras de seis espécies de árvores, três do gênero *Aspidosperma* e três do gênero *Handroanthus*, foram selecionadas com base no trabalho desenvolvido por Aragão et al. (2022). Na floresta perene, utilizamos amostras de *Aspidosperma castroanum* A.C.D. (Apocynaceae) e *Handroanthus serratifolius* (Vahl) S.Grose (Bignoniaceae), na savana de *Aspidosperma subincanum* Mart. e *Handroanthus ochraceus* (Cham.) Mattos, e na floresta seca de *Aspidosperma multiflorum* A. DC. e *Handroanthus impetiginosum* (Mart. ex DC.) Mattos. Essas espécies possuem alta relevância ecológica e econômica para a região (Fernandes et al., 2020; Queiroz et al., 2017), bem como apresentam crescimento dependente da sazonalidade hídrica ao longo do gradiente de vegetação (Aragão et al., 2022).

Mensuração de crescimento e isolamento em classes de tamanho (SCI)

Das amostras coletadas e mensuradas por Aragão et al. (2022), convertemos as espessuras dos anéis de crescimento em crescimento cumulativo em diâmetro por idade cambial somando os incrementos em diâmetro consecutivos à (eventual) distância estimada do anel mais interno até a medula. Posteriormente os corrigimos de acordo com o diâmetro em campo, como sugerido por outros autores (van der Sleen et al., 2014). Através do diâmetro cumulativo calculamos o isolamento em classes diamétricas de tamanho (SCI: 8 cm, mais representativo entre as espécies) para todos os indivíduos/espécies. Seleccionamos o ano/anel em que cada amostra atingiu a classe de 8cm do SCI, bem como os dois anéis anteriores e seguintes (5 anéis/avaliação; Fig. 1) para representar a variação média crescimento na SCI de 8 cm (e.g.: van der Sleen et al., 2014). As médias foram calculadas para no mínimo 4 anos, nos casos de faltarem anéis nas extremidades das amostras (próximo à casca, ou quando a amostra não chegou próxima à medula). Utilizamos o padrão de análise em SCI para padronizar as medições dentro da mesma fase ontogenética ao longo do tempo (Peters et al., 2015). Esta ferramenta já é utilizada com frequência em estudos comparativos (Landis e Peart, 2005; van der Sleen et al., 2015, 2014), como o que apresentamos aqui.

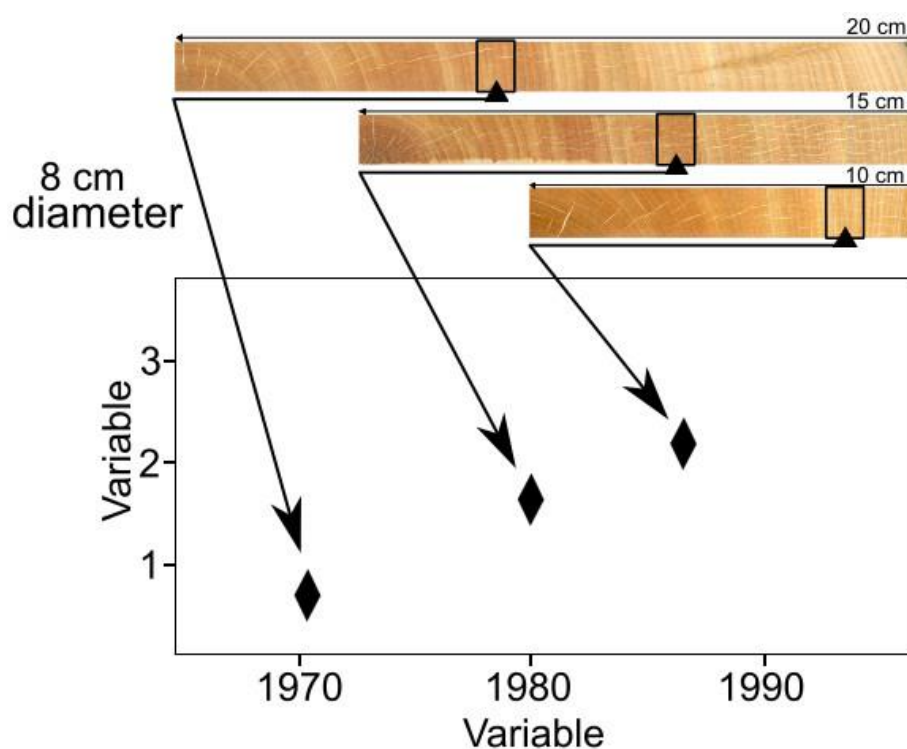


Figura 1: Ilustração da amostragem de isolamento por classe de tamanho (SCI), através dos anéis de crescimento.

Análise de iEUA

Para a extração da celulose seguimos os métodos de amostragem, proposto por (Kagawa et al., 2015), e químico proposto por (Wieloch et al., 2011). As análises isotópicas foram realizadas no Laboratório de Isótopos Estáveis do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo por meio de espectrometria de massa de razão isotópica. A eficiência intrínseca do uso de água (iEUA) foi calculada com base nos valores medidos de $\delta^{13}\text{C}$. O cálculo foi realizado de forma independente para cada árvore individual, usando as seguintes fórmulas:

*Discriminação de isótopos de carbono da planta (D13C) (Farquhar et al., 1989):

$$\Delta^{13}\text{C} = \frac{(\delta^{13}\text{C}_a - \delta^{13}\text{C}_p)}{1 + (\delta^{13}\text{C}_p/1,000)}$$

*Concentrações de CO₂ no mesófilo da folha (c_i) (Feng, 1998):

$$c_i = c_a \frac{(\Delta^{13}\text{C} - a)}{b - a}$$

onde $a=-4,4\%$ é a discriminação resultante da difusão de CO₂ através dos estômatos, e $b=-27\%$ é o fracionamento associado a reação de carboxilação pela enzima RUBISCO, que possui maior afinidade por $^{12}\text{CO}_2$ do que por $^{13}\text{CO}_2$.

*Eficiência intrínseca do uso da água (iEUA) (Feng, 1999):

A partir dos valores de c_i calculados com as equações 1 e 2 (numerar equações), a iEUA foi calculada para cada amostra, como

$$iEUA = \frac{(c_a - c_i)}{1.6}$$

Tanto para o cálculo de c_i como de iEUA, nós utilizamos valores médios de d13C do CO₂ atmosférico ($\delta^{13}\text{CO}_2$) e de concentração de CO₂ atmosférico (c_a). Os valores médios de $\delta^{13}\text{CO}_2$ e de c_a foram calculados para períodos de 5 anos, terminando no ano correspondente ao anel mais jovem de cada amostra de madeira (Fig. 1). Para isso foram usados valores de d13Ca e c_a obtidos a partir da série histórica de Mauna Loa fornecida inicialmente por (Keeling et al., 2005) e disponível em https://scrippsco2.ucsd.edu/data/atmospheric_co2/mlo.html.

Análises anatômicas de elementos de vaso

Para as análises anatômicas, as amostras de SCI de cada indivíduo/espécie foram amaciadas em solução de água / glicerina (3: 1) e seccionadas no plano anatômico transversal. As secções foram clarificadas com hipoclorito de sódio (20%), desidratadas em série alcoólica (30-50%) e coradas com Safranin alcoólica (1%) (Johansen, 1940). Os tecidos foram visualizados em microscópio Bioval sob luz transmitida em aumento de $40\times$ e $100\times$ e fotografados com câmera digital acoplada ao microscópio. A caracterização dos elementos anatômicos foi realizada de acordo com as normas da International Association of Wood Anatomists (IAWA) (Wheeler et al., 1989), e sua mensuração foi realizada por meio do programa ImageJ (versão 1.53a para Windows). A frequência dos vasos por mm^2 (VF) e diâmetro do vaso (VD, mm) foram medidos para cada seção. Foi calculado também o índice de vulnerabilidade ($VI = (VD/VF) \cdot 1000$) (Carlquist, 1977) para cada amostra.

Análise química do lenho por pXRF

As amostras do lenho das seis espécies estudadas, referentes à SCI de 8 cm, passaram pela quantificação de enxofre (S), potássio (K), cálcio (Ca), manganês (Mn) e ferro (Fe). As medidas foram realizadas em espectrômetro portátil pXRF, modelo Tracer III-SD (Bruker AXS, Madison, Wisconsin, EUA), equipado com tubo de raios X 4 W Rh e drift de silicone resfriado por Peltier X-Flash® 10 mm² X-Flash® detector. O tubo foi configurado para tensão de 40 kV e corrente de 30 μA (Costa et al., 2020). O tempo de varredura foi de 60 s, realizado sob vácuo. Três leituras foram feitas de cada amostra de madeira em três pontos diferentes, e foi então calculada a média para serem consideradas para o processamento de espectros. Os espectros adquiridos foram normalizados pelo tempo vivo do detector (38 s) e avaliados em contagens de fótons por segundo (cps) (Tavares et al., 2021). As linhas K de S, K, Ca, Mn e Fe foram normalizadas pelo pico de Compton. As linhas de emissão de XRF foram obtidas por meio do software Artax® (Bruker AXS, Madison, EUA) e processadas em Excel (Microsoft Corporation, Redmond, WA, EUA).

Análise de densitometria de raios-X

Aplicamos na mesma classe de SCI em todas as amostras a análise de densitometria de raios-X. Par isto, preparamos as amostras retirando uma secção transversal de aproximadamente 2 mm de espessura com uma serra circular dupla paralela e as acondicionamos em câmara climática a 20 ° C e 60% de umidade relativa até atingir um estado estável de teor de umidade de 12% (Tomazello et al., 2008). As amostras foram então digitalizadas com uma escala de calibração de acetato de celulose usando uma câmara de densitometria de raios-X (Faxitron MX20-DC12, Faxitron X-Ray, Illinois, EUA). As imagens digitalizadas (.TIF, resolução 513 ppi) foram analisadas utilizando o software WinDendro® (Regent Instruments Inc.) para gerar perfis de densidade (resolução de 0,025 mm) abrangendo os cinco anéis de crescimento que representam a SCI (intervalo de 1,7 µm). Os valores médios de densidade (g cm³) para cada amostra foram utilizados nas comparações entre espécies/sítios.

Dados climáticos

Os dados de precipitação foram obtidos de estações meteorológicas próximas aos locais de estudo: para floresta sempre-verde do município de Ubajara no estado do Ceará, para savana dos municípios de Piripiri e Piracuruca, estado do Piauí, e para floresta seca do município Município de Aiuaba, estado do Ceará. Os dados foram obtidos no site da Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos - FUNCEME (Funceme, 2020) e para o cerrado (no estado do Piauí) na plataforma HIDROWEB (ANA, 2020). Para os dados de temperatura utilizamos dados interpolados CRU TS v.4 (Harris et al., 2020) correspondentes aos locais estudados, obtidos do KNMI Climate Explorer (<https://climexp.knmi.nl>; Trouet & Van Oldenborgh, 2013). Usamos reconstruções SST com interpolação ótima de 0,25 ° do National Center for Environmental Information (Reynolds and Smith, 1994). Os dados de El Niño Oscilação Sul (ENSO), foram obtidos por meio da Agência de Monitoramento da América do Norte (NOAA; www.esrl.noaa.gov/psd/forecasts/sstlim/timeseries). O índice El Niño 3 consiste em anomalias da temperatura do oceano no Pacífico entre 90 ° -150 ° W e 5 ° N-5 ° S. A seleção destas variáveis se deu por suas relações significativas com o crescimento de todas as espécies ao longo do tempo e do gradiente de vegetação (Aragão et al., 2022). Todos os dados utilizados se referem à média de 5 anos, de acordo com o SCI.

Análises estatísticas

Todas as variáveis biológicas referentes ao lenho (iEUA, VF, VD, VI, densidade, diâmetro de crescimento, S, K, Fe, Ca, Mn) foram comparadas dentre as espécies dos gêneros *Aspidosperma* e *Handroanthus* ao longo do gradiente de vegetação através de análise de variância e teste Tukey. Utilizamos a análise de componentes principais (PCA) para entender como traços de densidade, estruturais (VF, VD e VI) e químicos (S, K, Ca, Fe, Mn) de madeira se agrupam entre espécies do mesmo gênero distribuídas ao longo do gradiente e posteriormente identificar seu efeito sobre a iEUA. Utilizamos modelos lineares simples para identificar o efeito do tempo, do clima, das variações estruturais (VF, VD e VI) e químicas (S, K, Ca, Fe, Mn, Ca/Mn, Fe/Mn e K/Ca) da madeira sobre a iEUA. Por fim, realizamos análises de regressões lineares múltiplas (método backward) e análise de caminhos (regression tree – recursive partitioning – rpart package in R e.g. Therneau & Atkinson, 2019) para identificar, dentre todas as variáveis, quais interferem diretamente sobre a iEUA e qual o caminho percorrem para isto. Para essas análises utilizamos o software R, versão 3.6.3 (R Core Team, 2015).

Resultados

Na maioria dos traços bióticos avaliados, encontramos diferenças significativas entre as espécies congêneres de *Aspidosperma* e *Handroanthus* ao longo do gradiente (Fig. 2). Dentre as espécies de *Aspidosperma*, observamos que não há diferenças significativas em relação a iEUA ao longo do gradiente (Fig. 2). Já para espécies do gênero *Handroanthus*, observamos que o gradiente florestal influencia significativamente a iEUA, aumentando-a gradativamente à medida que a disponibilidade hídrica diminui (Fig. 2). Este mesmo padrão é mesmo observado para os valores de densidade da madeira de *Aspidospermas* e *Handroanthus* (Fig. 2). Embora semelhantes, não encontramos efeitos da densidade sobre a iEUA.

Para o diâmetro de crescimento, encontramos diferenças apenas entre *A. subincanum* (savana) suas congêneres e entre *H. serratifolius* (floresta sempre-verde) × *H. impetiginosum* (floresta seca) (Fig. 2). Em relação à estrutura dos elementos de vaso (VF, VD e VI), as espécies de matas secas diferem das significativamente das demais pela maior VF e menor VD e VI (Fig. 2). Por fim, a maioria das concentrações (CPS) de elementos químicos no lenho (S, K, Ca, Fe e Mn) e suas razões elementares (K/Ca, Ca/Mn e Fe/Mn) se mostraram distintas (Fig. 2). Vale destacar as diferenças em cálcio, manganês e enxofre, dentre as congêneres de *Aspidosperma* e *Handroanthus*, especialmente para as áreas de florestas secas (Fig. 2).

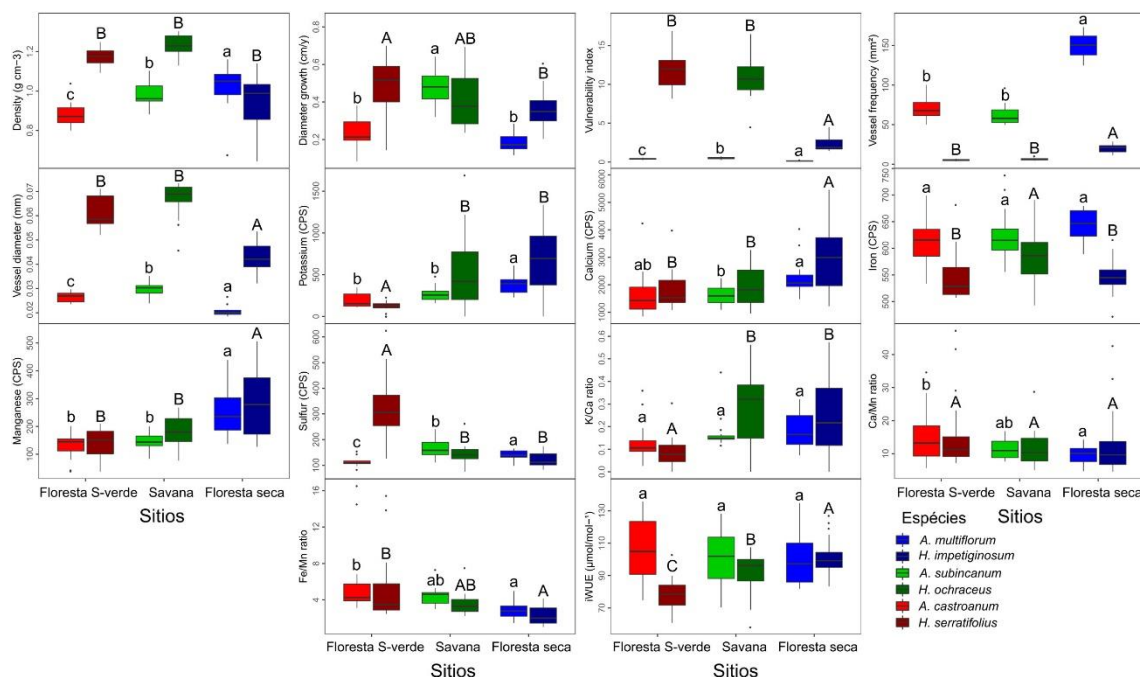


Figura 2: Boxplots mostrando (a) densidade da madeira, (b) diâmetro de crescimento, (c) índice de vulnerabilidade, (d) frequência de vasos, (e) diâmetro de vasos, (f) potássio, (g) cálcio, (h) ferro, (i) manganês, (j) enxofre, (l) razão potássio/cálcio, (m) razão cálcio/manganês, (n) razão ferro/manganês e (o) eficiência intrínseca do uso de água de espécies congêneres de *Aspidosperma* e *Handroanthus* distribuídas em um gradiente neotropical de florestas sazonais. Cada caixa abrange o 25º ao 75º percentis; a mediana é indicada pela linha vertical central e as outras linhas verticais fora da caixa indicam os percentis 10 e 90. Os pontos indicam outliers. ANOVAS de uma via foram realizadas nos dados e as diferenças significativas entre os grupos são indicadas por letras diferentes (minúsculas representam o gênero *Aspidosperma* e maiúsculas o gênero *Handroanthus*) com base nos testes de Tukey com um nível de confiança de 0.05.

Observamos que a iEUA aumenta significativamente ao longo do tempo em todas as espécies distribuídas ao longo do gradiente, com exceção de *H. serratifolius* (floresta sempre-verde) (Fig. 3). Em contrapartida, apenas *H. serratifolius* (floresta sempre-verde) apresentou mudança significativa no diâmetro de crescimento ao longo do tempo, com redução de até 52% (Fig. 3). As maiores inclinações das regressões entre iEUA $\times$ tempo foram observadas na floresta seca, especialmente em *A. multiflorum* (Fig. 3). Observamos que independentemente do tipo de floresta, a iEUA aumenta ao longo do tempo e florestas secas apresentam maiores taxas de mudança em relação às demais matas (inclinação da regressão Fig. 3). Em relação ao diâmetro de crescimento, apenas as florestas sempre-verde e seca apresentaram mudanças significativas ao longo do tempo, com reduções no crescimento de 44% e 41%, respectivamente (Fig. 3). Não encontramos relações significativas entre mudanças no diâmetro de crescimento e iEUA ao longo do tempo.

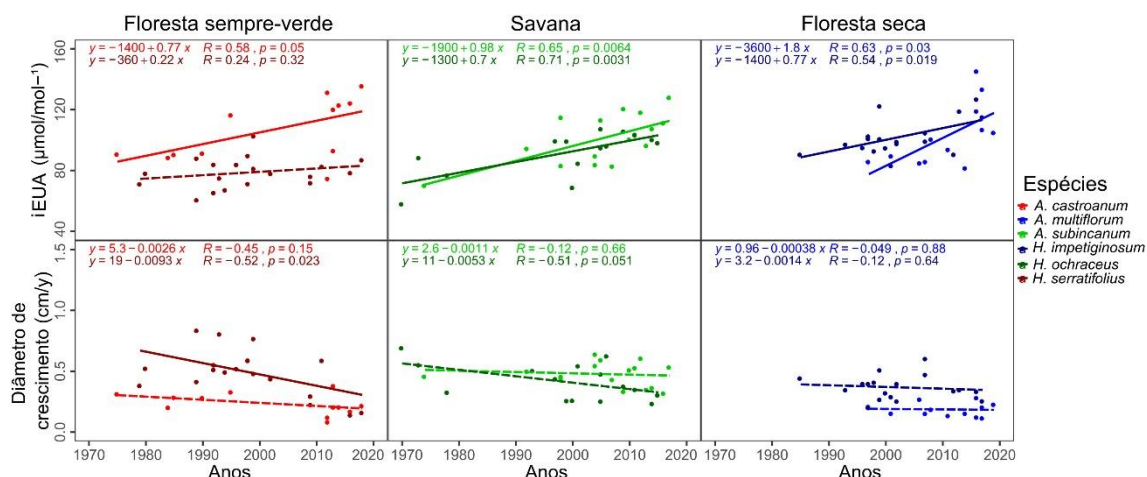


Figura 3: Relações entre o tempo e a eficiência intrínseca do uso da água (iEUA) e diâmetro de crescimento de espécies congêneres de *Aspidosperma* e *Handroanthus* distribuídas ao longo de um gradiente florestal sazonal no nordeste do Brasil. Linhas tracejadas indicam ausência de significância ($p > 0.05$) e linhas preenchidas indicam significância ($p < 0.05$).

O aumento da iEUA que encontramos está associado, em algumas espécies, com a temperatura máxima ao longo do gradiente de vegetação e com eventos El Niño (Fig. 4). Em *A. subincanum* (savana) e *H. impetiginosum* (floresta seca) encontramos um efeito significativo positivo da temperatura máxima sobre o aumento da iEUA (Fig. 4). As demais espécies, com exceção de *H. serratifolius*, também apresentaram tendências (n.s. $p < 0.05$) semelhantes as observadas em *A. subincanum* (savana) e *H. impetiginosum* (Fig. 4). Em relação aos eventos El Niño, apenas as espécies de matas secas (*A. multiflorum* e *H. impetiginosum*) sofreram mudanças significativas na iEUA ($p < 0.05$), com aumento de até 60% provocado por eventos El Niño (Fig. 4). Nossos resultados mostraram também que não há relação direta entre iEUA e precipitação, independente das espécies e sítios analisados (Fig. 4).

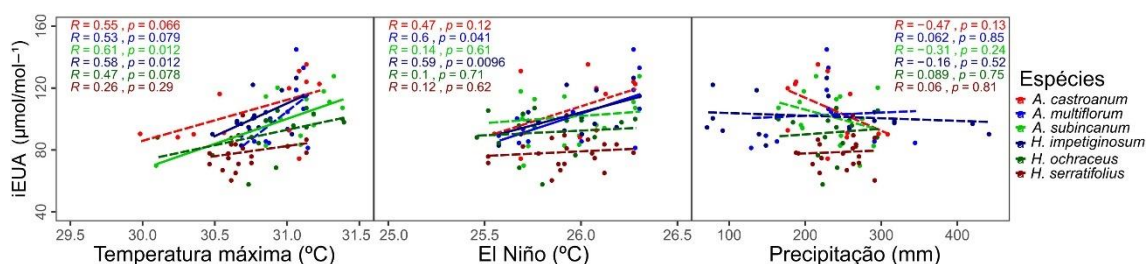


Figura 4: Relações entre eficiência intrínseca do uso da água (iEUA) e temperatura máxima, El Niño e precipitação para espécies congêneres de *Aspidosperma* e *Handroanthus* distribuídas ao longo de um gradiente florestal sazonal no nordeste do Brasil. Linhas tracejadas indicam ausência de significância ($p > 0.05$) e linhas preenchidas indicam significância ($p < 0.05$).

A análise multivariada PCA identificou dois eixos principais de ordenação que explicaram 60.1% da variação em espécies congêneres de *Aspidosperma* e 61.9% das espécies de *Handroanthus* (Fig. 5). O primeiro eixo PCA para espécies de *Aspidosperma* (42.4%)

identificou a formação de grupos por sítio, com a espécie de floresta seca (*A. multiflorum*) no lado negativo sendo associada à frequência de vasos (VF) e concentração de manganês (Mn) na madeira e no lado positivo do eixo as espécies de floresta sempre-verde (*A. castroanum*) e savana (*A. subincanum*), associadas ao diâmetro de vasos (VD) e índice de vulnerabilidade (VI) (Fig. 5). Para as congêneres de *Handroanthus*, o eixo 1 (47.4%) identificou os mesmos grupos por sítio, com a espécie de floresta seca (*H. impetiginosum*) no lado negativo sendo associada à frequência de vasos (VF) e no lado positivo do eixo as espécies de floresta sempre-verde (*H. serratifolius*) e savana (*H. ochraceus*), associadas ao diâmetro de vasos (VD), índice de vulnerabilidade (VI) e densidade (Fig. 5).

Do segundo eixo (17.7%), *A. multiflorum* (mata seca) teve relação negativa com concentrações de ferro (Fe), enquanto *A. castroanum* e *A. subincanum* tiveram associação negativa com concentrações enxofre (S) (Fig. 5). Para *H. impetiginosum* (mata seca) a principal associação negativa no eixo 2 (14.5%) ocorreu com concentrações de potássio (K), enquanto suas congêneres de mata sempre-verde (*H. serratifolius*) e savana (*H. ochraceus*) possuem associação negativa com concentrações de ferro (Fe) e positiva com enxofre (S) (Fig. 5).

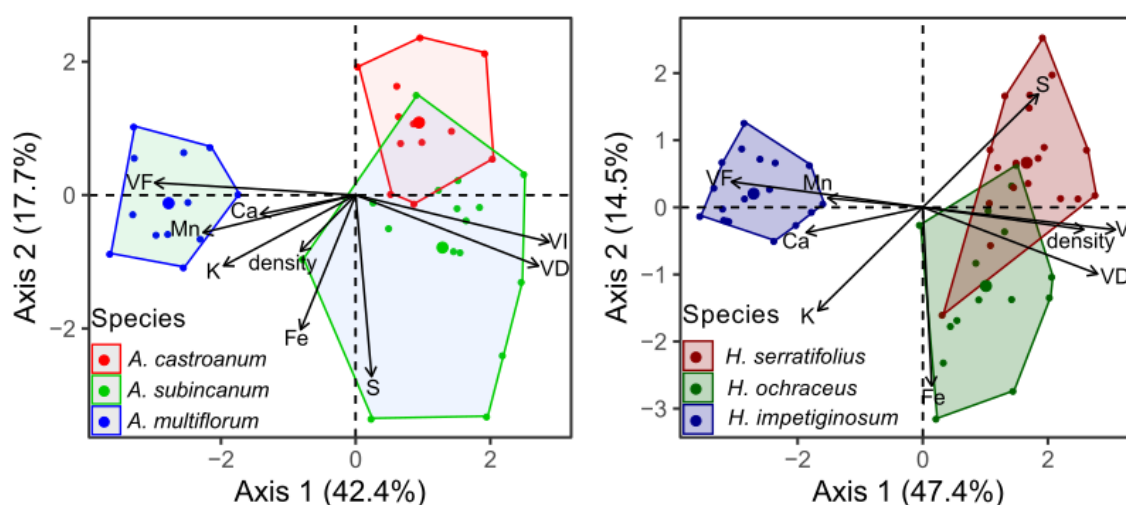


Figura 5: Análise dos componentes principais das médias dos caracteres da madeira de seis espécies congêneres de *Aspidosperma* e *Handroanthus* distribuídos ao longo de um gradiente florestal sazonal no nordeste do Brasil. Os pesos das características são plotados como vetores cujo comprimento e direção representam a contribuição da variável na explicação do padrão de agrupamento.

A partir dos resultados da PCA, confrontamos as variáveis que apresentaram contribuição acima de 10% em cada eixo com a iEUA. Encontramos relações estruturais anatômicas entre frequência e diâmetro dos vasos das espécies na savana e floresta seca (Fig. 6). Estes resultados seguem o padrão de *trade-off* funcional já descrito para o xilema secundário que envolve segurança e eficiência hidráulica. À medida que a frequência de vasos aumenta,

seu diâmetro diminui e modula o ajuste hidráulico do lenho. Observamos que as espécies de matas secas possuem maior frequência de vasos (VF) com menor diâmetro (VD) que suas congêneres e que este padrão varia gradativamente de acordo com a disponibilidade hídrica ao longo do gradiente florestal (Fig. 6). Encontramos também o efeito positivo do aumento na frequência de vasos (VF) e negativo do aumento no índice de vulnerabilidade (razão entre VF e VD) sobre a iEUA em *A. multiflorum*, sugerindo que em mata secas os ajustes estruturais no xilema aumentam sua segurança hidráulica e a iEUA (Fig. 6). Estes resultados confirmam as observações encontradas a partir da PCA, onde variações anatômicas são responsáveis por grande parte da variação entre grupos (Fig. 5).

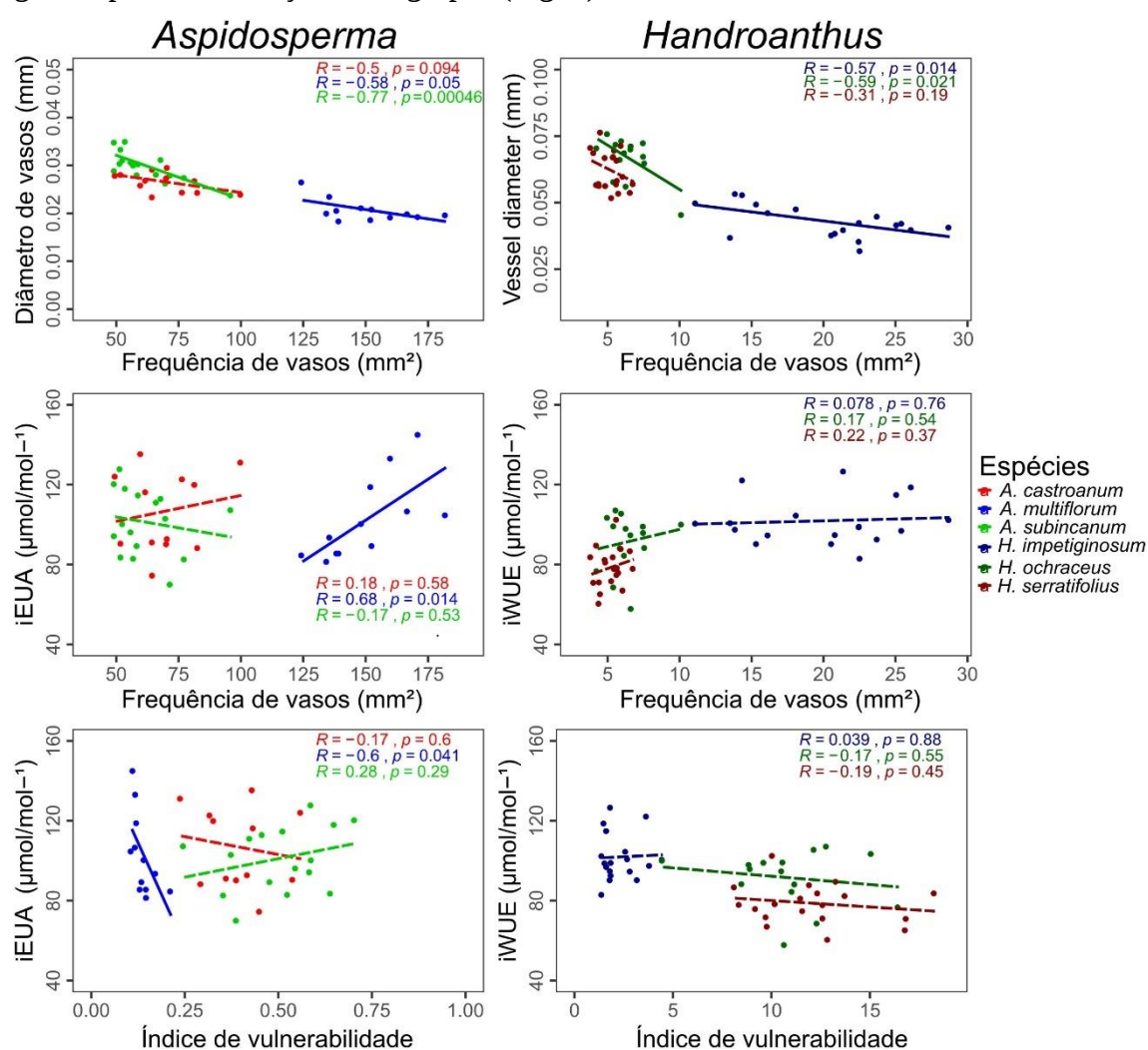


Figura 6: Relações entre frequência e diâmetro de vasos; eficiência intrínseca do uso da água (iEUA) e índice de vulnerabilidade para espécies congêneres de *Aspidosperma* e *Handroanthus* distribuídas ao longo de um gradiente florestal sazonal no nordeste do Brasil. Linhas tracejadas indicam ausência de significância ($p < 0.05$) e linhas preenchidas indicam significância ($p < 0.05$).

Em relação às características químicas da madeira, já discriminadas na ordenação por PCA, observamos efeitos significativos sobre a iEUA de *A. multiflorum* e *H. impetiginosum* na

floresta seca (Fig. 7). O aumento nas concentrações de ferro e enxofre mostraram efeitos negativos sobre a iEUA de *A. multiflorum*, enquanto as altas proporções de enxofre impulsionaram a iEUA de *H. impetiginosum* (Fig. 7). Em contrapartida o aumento da razão elemental potássio/cálcio (K/Ca) mostrou efeitos positivos sobre a iEUA de *A. multiflorum* (Fig. 7).

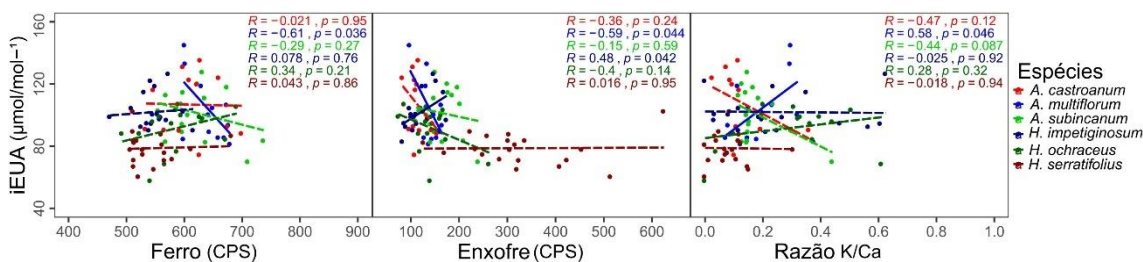


Figura 7: Relações entre concentrações ferro, enxofre e razão elemental potássio/cálcio (K/Ca) com a eficiência intrínseca do uso da água (iEUA) de espécies congêneres de *Aspidosperma* e *Handroanthus* distribuídas ao longo de um gradiente florestal sazonal no nordeste do Brasil. Linhas tracejadas indicam ausência de significância ($p > 0.05$) e linhas preenchidas indicam significância ($p < 0.05$).

Os resultados das regressões múltiplas mostraram que as concentrações de enxofre na madeira, índice de vulnerabilidade, temperatura máxima e eventos El Niño são os principais agentes moduladores da iEUA dentre as espécies congêneres de *Aspidosperma* e *Handroanthus* (Tab. 2). Como visto anteriormente, os efeitos ambientais de temperatura máxima e El Niño impulsionam positivamente a iEUA (Fig. 5), enquanto o aumento em concentrações de enxofre no lenho e do índice de vulnerabilidade geram efeitos negativos (Fig. 6 e 8). Em sua maioria, estes efeitos foram observados em florestas secas, indicando forte ligação estrutural (anatômica), nutricional/elementar e climática das espécies com o déficit hídrico.

Tabela 2: Resultados de análises de regressão múltipla entre iEUA (variável dependente) e valores de concentração de S (CPS), El Niño, temperatura máxima e índice de vulnerabilidade para espécies congêneres de *Aspidosperma* e *Handroanthus* distribuídas ao longo de um gradiente florestal sazonal no nordeste do Brasil. O coeficiente de regressão múltipla b e erro padrão são mostrados. * Indica $p < 0.05$, ** $p < 0.01$ e *** $p < 0.001$.

Variáveis	$b \pm SE$
Intercept	$-826.22 \pm 196.6^{***}$
Enxofre (CPS)	$-0.03764 \pm 0.01756^*$
El Niño	$14.43726 \pm 6.53119^*$
Temperatura máxima	$18.12655 \pm 5.52133^{**}$
Índice de vulnerabilidade	$-0.98206 \pm 0.3102^{**}$
$R^2 = 0.45$ ($F = 17.67$; $df = 87$)	

Por fim, a análise de árvore de decisão por particionamento recursivo mostrou como os efeitos de concentração de enxofre no lenho, índice de vulnerabilidade, temperatura máxima e El Niño sobre iEUA se dividem (Fig. 8). Quando as concentrações (CPS) de enxofre no lenho são iguais ou superiores a 206, as espécies (22%) tendem a sofrer com os efeitos de El Niño (Fig. 8). Nesta situação, apenas *H. serratifolius* responde ao El Niño, com tendência (não significativa) de aumento na iEUA (Fig. 2 e 5). Se tais concentrações forem inferiores a 206, prevalecem os efeitos da temperatura máxima sobre as congêneres de *Aspidosperma* e *Handroanthus* (78%), à exceção de *H. serratifolius*. O aumento na temperatura máxima também gera efeitos (*A. subincanum* e *H. impetiginosum*) ou tendências positivas (*A. castroanum*, *A. multiflorum* e *H. ochraceus*) sobre a iEUA (Fig. 4).

Quando a temperatura máxima não ultrapassa 31 °C (51%), os efeitos negativos do índice de vulnerabilidade sobre a iEUA são acentuados, especificamente para *A. multiflorum* (floresta seca; VI < 9.1). Caso o contrário ($T_{max} > 31$ °C; 27%), os efeitos de El Niño sobre iEUA se tornam mais evidentes. Nesta situação, apenas as espécies de matas secas respondem ao El Niño, com aumento significativo da iEUA provocado por tais eventos. Contudo, respostas químicas do lenho e ambientais (T_{max} e El Niño) atuam inicialmente no impulsionamento da iEUA, seguidas por efeitos estruturais anatômicos (VI) em paralelo a ocorrência de eventos (El Niño) que intensificam o déficit hídrico na região estudada.

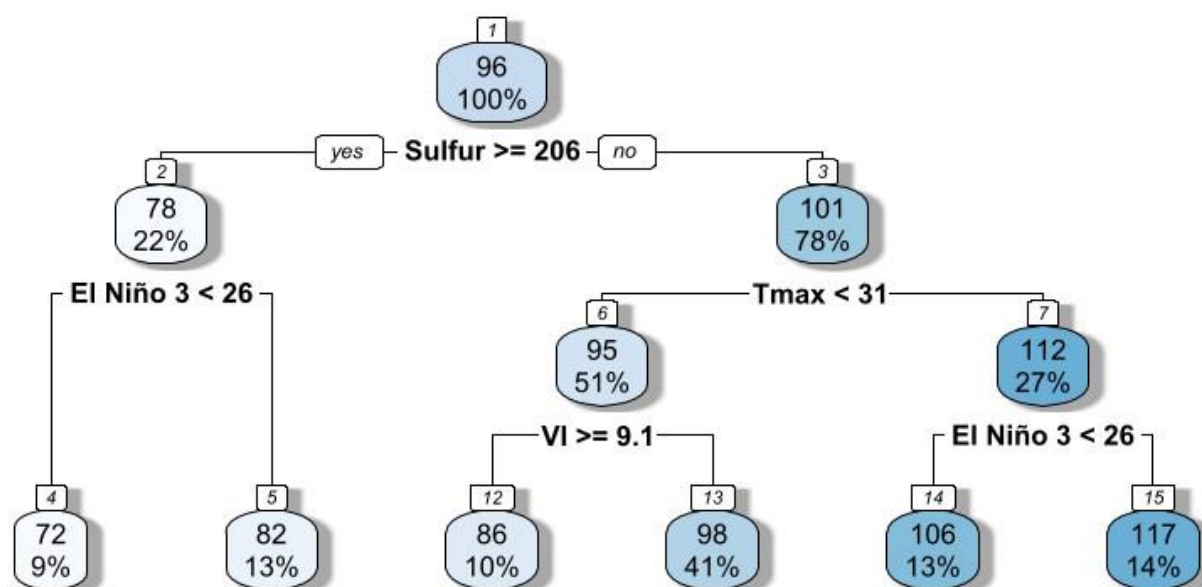


Figura 8: Árvore de decisão dos efeitos de características físico-químicas de espécies congêneres de *Aspidosperma* e *Handroanthus* e climática do local onde ocorrem sobre a iEUA.

Discussão

Esta é a primeira avaliação integrada das respostas da iEUA e físico-químicas do lenho de árvores tropicais à variabilidade climática em um gradiente de chuva em diferentes tipos de floresta tropical sazonal. Em todos os tipos de vegetação e na maioria das espécies (exceto *H. serratifolius*), encontramos um aumento progressivo na iEUA ao longo do tempo. Variações na temperatura máxima e ocorrência eventos El Niño promoveram este aumento, especialmente em florestas secas. Características estruturais e químicas do lenho divergiram entre as espécies congêneres ao longo do gradiente, segregando-as em grupos distintos por tipo florestal. Dentre esses grupos, o ajuste hidráulico induzido pelos elementos de vaso e a nutrição capturada pelos componentes químicos do lenho como, Fe, S e K/Ca indicam que a mata mais sensível a variações na iEUA é a floresta seca.

iEUA e características físico-químicas do lenho ao longo do gradiente

Os gêneros *Aspidosperma* e *Handroanthus* apresentaram diferenças na iEUA e densidade do lenho similar à observada entre diferentes tipos funcionais de plantas (MacFarlane, 2020; Mathias and Thomas, 2021; Silva et al., 2014). Enquanto as congêneres de *Aspidosperma* (caducifólia) não diferiram na iEUA e aumentaram a densidade ao longo do gradiente, as espécies de *Handroanthus* (semidecídua) tiveram um aumento gradativo na iEUA à medida que o gradiente florestal se tornava mais seco, sem mudanças significativas na densidade (Fig. 2). As diferenças na iEUA são explicadas pelas estratégias fisiológicas e fenológicas de grupos funcionais distintos que interagem de forma variada com o CO₂ atmosférico através das folhas (Mathias and Thomas, 2021). Já para a densidade do lenho, diferentes tipos funcionais apresentam uma variedade de estratégias de crescimento (lento ou rápido) que explicam a dureza e condutividade do xilema secundário (MacFarlane, 2020; Silva et al., 2014).

Embora os gêneros pertençam a grupos funcionais distintos, nossos resultados confirmaram que padrões de crescimento (Aragão et al., 2019; Gao et al., 2018) e estruturas anatômicas do lenho em espécies de matas secas são modulados pela disponibilidade hídrica (Fig. 2) (Battipaglia et al., 2010; García-Cervigón et al., 2021). Nestas regiões, o crescimento é limitado pelo clima (precipitação e temperatura) (Aragão et al., 2019) e variações nas células

de xilema secundário favorecem a segurança hidráulica diante do estresse hídrico (Baas et al., 2013; Carlquist, 2010; García-Cervigón et al., 2021).

Constatamos ainda uma grande variação nos elementos químicos no lenho, com diferenças entre espécies e sítios que podem estar associadas a características locais como sazonalidade hídrica (Hevia et al., 2018) ou pH do solo (Kogelmann and Sharpe, 2006; Kuang et al., 2008; Scharnweber et al., 2016). Associações micorrízicas também podem interferir na disponibilidade de nutrientes como o enxofre e tornar sua concentração altamente variável no solo ao longo do tempo (Fairchild et al., 2009; Fike et al., 2016; Kumar et al., 2021). Em alguns casos, esta variação torna sua concentração no lenho dependente do metabolismo de cada táxon (Durand et al., 2020; Kumar et al., 2021). Há ainda a interação entre as concentrações de nutrientes como o manganês, que pode inibir a captação de Ca, K, Mg, Fe e P nas plantas, aumentando sua variabilidade no lenho ao longo do tempo (Kogelmann and Sharpe, 2006). Sobre tudo, nossos resultados corroboram as diferenças entre populações em tipos de solo distintos e a variabilidade de estratégias de espécies arbóreas para estocar os nutrientes nas suas estruturas (Durand et al., 2020; Hevia et al., 2018; Kumar et al., 2021; Ortega Rodriguez et al., 2018).

O aumento da iEUA ao longo do tempo em florestas sazonais

O crescimento arbóreo é resultado de inúmeros processos que dependem de condições ambientais e disponibilidade de recursos para acontecer (Rahman et al., 2019). Em florestas tropicais, condições de temperatura e disponibilidade de água são os principais fatores limitantes ao crescimento (Clark and Clark, 2011). Agregados às concentrações de CO₂ atmosférico, estes fatores também são responsáveis por mudanças na iEUA ao longo do tempo em florestas tropicais (Rahman et al., 2019). A elevação nas concentrações de CO₂ atmosférico nas últimas décadas têm promovido o aumento na iEUA e crescimento de algumas espécies tropicais (Brienen et al., 2011). No entanto, esse efeito pode ser anulado por pressões climáticas locais e não implicar no aumento paralelo entre iEUA e crescimento arbóreo (van der Sleen et al., 2014).

Nas florestas tropicais sazonais que estudamos, o aumento da iEUA de espécies arbóreas não foi acompanhado pelo crescimento radial, de forma limiar ao observado por van der Sleen et al. (2014). Isto indica um possível antagonismo entre os efeitos das mudanças climáticas e da fertilização por CO₂ (Rahman et al., 2019). Neste caso as limitações climáticas locais podem

inibir o crescimento arbóreo e agir como tampão sobre os efeitos da elevação do CO₂ (Wang et al., 2020). Em regiões tropicais o aumento na variabilidade climática (Asmerom et al., 2020) e redução na estação de crescimento da vegetação (Piao et al., 2020a) são exemplos claros da pressão ambiental enfrentada por espécies vegetais. Dentre elas, as florestas secas são as mais sujeitas as taxas de mudança no clima (Asmerom et al., 2020) e na iEUA das espécies arbóreas (Adams et al., 2019), o que as tornam vulneráveis às mudanças ambientais (Allen et al., 2017; Frank et al., 2015). As inclinações acentuadas em regressões para iEUA na floresta seca corroboram a sensibilidade deste tipo florestal ao clima e preocupam quanto à sua vulnerabilidade diante de cenários de mudanças climáticas (Adams et al., 2019; Asmerom et al., 2020; Pennington et al., 2018).

Os efeitos de temperatura máxima e El Niño sobre iEUA

Em florestas sazonais, os efeitos do aquecimento global potencializam o déficit hídrico sobre a vegetação, limitando seu crescimento, condutividade hidráulica e sumidouro de carbono (García-Cervigón et al., 2021). O aumento de temperatura e escassez hídrica pode também reduzir a resiliência da WUE em ambientes mais secos e gerar perda de produtividade em todo o ecossistema (Ponce-Campos et al., 2013). Eventos El Niño potencializam os danos provocados pela seca sazonal nestes ambientes, tornando as florestas mais secas e os indivíduos mais jovens vulneráveis ao clima (Palomo-Kumul, 2021). Nossos resultados sustentam estes efeitos da temperatura e redução umidade sobre iEUA, corroboram outras pesquisas (Dekker et al., 2016), e alertam para os efeitos de El Niño sobre a iEUA de floresta seca (Palomo-Kumul, 2021). Neste sentido, a alta sensibilidade climática de espécies arbóreas em ambientes xéricos pode induzir o aumento na mortalidade e perda de biodiversidade diante dos cenários de aquecimento global (Anderegg et al., 2020, 2019; Brodribb et al., 2020). Estas florestas são sumidouros sazonais de carbono (Linscheid et al., 2020; Piao et al., 2020a, 2020b) e seu declínio pode comprometer o equilíbrio no balanço de gases de efeito estufa, contribuindo ainda mais para mudanças climáticas (Ahlstrom et al., 2015; Frank et al., 2015; Poulter et al., 2014).

A relação entre anatomia e iEUA

A repadronização dos elementos de vasos em plantas vasculares é um mecanismo conhecido de adaptação a mudanças ambientais (Carlquist, 2012). Durante o processo

evolutivo, alterações na estrutura e arranjo de vasos foi fundamental para a colonização de novos ambientes (Baas and Wheeler, 2011; Pittermann, 2010). O transporte de água, crescimento e sobrevivência ao estresse ambiental tornaram os ajustes nos vasos agentes moduladores de produtividade e sucesso na distribuição de alguns táxons (Baas et al., 2016, 2013; Baas and Wheeler, 1991). O arranjo destas células no xilema secundário apresenta um *trade-off* entre eficiência-segurança hidráulica, que varia entre grupos funcionais de espécies vegetais e modula a iEUA de acordo com a disponibilidade hídrica de cada ambiente (Apgaua et al., 2017; Fichot et al., 2009; Martin-Benito et al., 2017). Nossos resultados corroboram o efeito do elemento de vaso sobre a iEUA, exclusivamente em matas secas, e apontam o aumento na segurança hidráulica como modulador da iEUA nestas florestas (Apgaua et al., 2017; Fichot et al., 2009; Martin-Benito et al., 2017).

Em Angiospermas, o arranjo dos elementos de vaso no lenho faz com que as espécies operem no limite de sua margem de segurança hidráulica, tornando-as vulneráveis às mudanças no clima (Choat, 2013). Esta sensibilidade pode provocar mudanças repentinas nos elementos de vaso, comprometendo o funcionamento (Fichtler and Worbes, 2012) e a sobrevivência das espécies arbóreas (Anderegg et al., 2020, 2019). Nas matas secas, a dependência do clima é ainda maior, o que torna a vegetação sujeita à variabilidade no déficit hídrico (Ahlstrom et al., 2015; Allen et al., 2010, 2017; Frank et al., 2015; Poulter et al., 2014). Como resultado disto, estas florestas podem apresentar aumento na mortalidade arbórea (Anderegg et al., 2020, 2019), ou redução na produtividade e incremento radial à medida que os eventos de déficit hídrico se intensificam (Rodriguez-Zaccaro and Groover, 2019; Stan et al., 2021). Acreditamos que a relação entre anatomia e iEUA das espécies de matas secas está associada ao limite de segurança hidráulica do lenho (Choat, 2013; Pittermann, 2010) e que a forte relação que encontramos entre El Niño e iEUA confirma a vulnerabilidade destas matas ao déficit hídrico (Apgaua et al., 2017; Fichot et al., 2009; Martin-Benito et al., 2017). Contudo, o ajuste hidráulico observado sobre os elementos de vaso do lenho foi capaz de identificar os efeitos do déficit hídrico ao longo do tempo (Pellizzari et al., 2016) e sobre a iEUA de florestas secas (Apgaua et al., 2017; Fichot et al., 2009; Martin-Benito et al., 2017).

A relação entre nutrientes (S, Fe e K/Ca) e iEUA

Assim como a disponibilidade hídrica, a nutrição é um dos principais fatores limitantes do crescimento vegetal (Sands and Mulligan, 1990). As características físicas, concentrações

de elementos químicos e associações micorrízicas nos solos promovem ou limitam a diversidade de espécies arbóreas ao longo de gradientes ambientais (DeForest and Snell, 2020; Rodrigues et al., 2016). Nas florestas sazonais que estudamos, a capacidade de retenção de água no solo ao longo do tempo e sua riqueza mineral são as principais características que distinguem as diversas unidade florísticas (Santos et al., 2012). Na mata seca observamos uma forte relação de macro e micronutrientes com a iEUA (Fig. 6), que corroboram esse efeito dos solos sobre a vegetação (DeForest and Snell, 2020; Rodrigues et al., 2016; Santos et al., 2012).

O Fe, micronutriente mais requerido pelas plantas está envolvido na síntese da clorofila (Peterson and Anderson, 1990), e promove a produtividade e induz o aumento no crescimento arbóreo da vegetação quando disponível no solo é um elemento limitante ao crescimento vegetal dada sua escassez nos solos (Amelung et al., 2018). A limitação da captação de Fe nas arvores (como na floresta seca) pode estar condicionada pela alta concentração de Mn (Twyman, 1951), e solos mais ácidos representada por baixos valores de Ca/Mn e Fe/Mn. Sua presença no lenho indica que as espécies arbóreas ocorrem em solos com pH e acidez elevados (Kogelmann and Sharpe, 2006). Mn (mais abundante em florestas secas) pode resultar tóxico em solos ácidos (Kogelmann and Sharpe, 2006), e inibir a captação de Ca, K, Mg, Fe e P nos locais de troca catiônica do xilema (Broadley et al., 2012; George et al., 2012). No caso particular de *A. multiflorum* (floresta seca), a relação negativa significativa entre as concentrações de Fe e a iEUA que encontramos podem indicar que este elemento traço é fundamental limitante no ajuste hidráulico em condições de maior aridez. O Fe pode suprimir o crescimento quando associado a condições de déficit hídrico (Buras et al., 2020). As quedas abruptas de crescimento observados na floresta seca (Aragão et al., 2022), e o efeito negativo sobre a iEUA que observamos aqui apontam para uma limitação na produtividade de *A. multiflorum* provocada por concentrações de Fe. Estes resultados corroboram a supressão de crescimento modulada por Fe e reiteram os efeitos nutricionais sobre o crescimento de espécies sob déficit hídrico (Buras et al., 2020).

Por outro lado, a razão elementar K/Ca apresentou um efeito positivo sobre a iEUA, também em *A. multiflorum* (Fig. 7). Isoladamente, o aumento as concentrações de K e Ca apontam para uma maior atividade cambial e produção de novas células do lenho (Fromm, 2010). Já o aumento da razão elementar K/Ca promove, além do crescimento, a diferenciação das células do xilema secundário de acordo com a disponibilidade hídrica (Hevia et al., 2018; Ortega Rodriguez et al., 2018). Embora não haja relação direta, nossos resultados sugerem que a K/Ca promove a diferenciação celular de vasos (+VF), aumentando a segurança hidráulica no

lenho e contribuindo para o ajuste da iEUA. Logo, o balanço na iEUA de *A. multiflorum* está vulnerável à variabilidade climática na mata seca, já que as concentrações destes nutrientes podem variar sazonalmente de acordo com a precipitação (Hevia et al., 2018; Ortega Rodriguez et al., 2018; Poussart et al., 2006). Esta sensibilidade climática preocupa, já que a previsão pra regiões de florestas secas é de aumento da variabilidade climática e no número de eventos de secas severas (Ahlstrom et al., 2015; Asmerom et al., 2020; Frank et al., 2015). Porém, adaptações para captação, estoque e uso de nutrientes como K e Ca podem auxiliar na sobrevivência em condições severas de seca (George et al., 2012).

O S também gerou efeitos significativos sobre a iEUA das espécies de matas secas (Fig. 7). Os efeitos foram distintos entre *A. multiflorum* e *H. impetiginosum*, e podem ter origem na alta variabilidade de S no ambiente (Kumar et al., 2021) ou em como ele é armazenado no lenho (Fairchild et al., 2009; Fike et al., 2016; Raven et al., 2018). O S está associado ao crescimento, à formação da arquitetura das células (Fairchild et al., 2009; Fike et al., 2016; Raven et al., 2018) e sua absorção acontece por meio de associações com micorrizas do solo, podendo ser afetada por fatores ambientais adversos como calor, frio e déficit hídrico (Herscbach and Rennenberg, 2001). Através a interação com micorriza a matéria orgânica do solo é quebrada disponibilizando enxofre às plantas (Gahan and Schmalenberger, 2014). Ao longo do trajeto de transporte a glutathione (GSH, componente essencial do sistema de defesa da planta para o estresse abiótico e biótico) favorece o movimento e regula a nutrição de S em forma de sulfato (Herscbach and Rennenberg, 2001). Em seguida, ambos são descarregados do floema para armazenamento no xilema nas células do parênquima axial e radial (Herscbach and Rennenberg, 2001). Seus efeitos são capazes de melhorar a resistência à seca de espécies de florestas sazonais, auxiliando na recuperação após eventos severos de déficit hídrico (Pereira et al., 2021).

H. impetiginosum, através de suas estruturas parênquimáticas aliformes abundantes (Fig. 1 apêndice), consegue armazenar o S reduzido (Fairchild et al., 2009; Fike et al., 2016; Raven et al., 2018) e utilizá-lo diretamente na síntese proteica que promove a formação de novas células para diferentes partes da árvore (Herscbach and Rennenberg, 2001). Esta capacidade de reter S reduzido (associado ao GSH) favorece a iEUA para enfrentar a seca (Pereira et al., 2021) através de melhora na fotossíntese, ajuste osmótico e redução do estresse oxidativo (Li and Yi, 2021). Em contrapartida, o parênquima difuso e escasso (Fig. 1 apêndice) faz com que *A. multiflorum* apresente dificuldades para distribuir o S e seus moduladores (e.g.: GSH) nos diferentes tecidos da árvore, gerando uma relação negativa do S com a iEUA, (Herscbach and

Rennenberg, 2001; Pereira et al., 2021). Neste sentido, a redução na iEUA de *A. multiflorum* parece indicar que o estresse hídrico e deficiência de S (sulfato) no solo aumentam a concentração de sulfato nos tecidos xilemáticos, limitando-a em outras partes da árvore como brotos e folhas (Herschbach and Rennenberg, 2001), diminuindo o ajuste osmótico e elevando o estresse oxidativo sobre a espécie (Li and Yi, 2021).

Estas diferentes estratégias são uma prova da variedade de uso dos nutrientes do solo por espécies arbóreas (Durand et al., 2020; Hevia et al., 2018; Kumar et al., 2021; Ortega Rodriguez et al., 2018) e de como a disponibilidade hídrica sazonal influencia nestes padrões (Hevia et al., 2018; Ortega Rodriguez et al., 2018). Sobretudo, indicam a forte associação das espécies de matas secas com micorrizas (Fairchild et al., 2009; Fike et al., 2016; Gahan and Schmalenberger, 2014; Raven et al., 2018) e a utilização do S resultante desta interação no ajuste de iEUA sob déficit hídrico (Pereira et al., 2021). Em *A. multiflorum* esse efeito parece indicar que a iEUA depende de ajustes na arquitetura do lenho promovidos pelo S (Fairchild et al., 2009; Fike et al., 2016; Raven et al., 2018) para reduzir o efeito estressante da seca (Pereira et al., 2021).

O efeito sinérgico de características físico-químicas do lenho e clima sobre iEUA

Quando unidas num único modelo para todas as espécies, variações climáticas (temperatura máxima e El Niño) e características físico-químicas do lenho (VI e S) se mostraram significativas sobre a variação na iEUA (Fig. 8). Os resultados da regressão múltipla (RLM) reiteraram os efeitos negativos das temperaturas elevadas e da escassez hídrica provocada por El Niño sobre a iEUA das florestas sazonais que estudamos (Dekker et al., 2016; Palomo-Kumul, 2021). Pressões como estas afetam diretamente a segurança hidráulica do lenho de espécies arbóreas (como observado no VI de *A. multiflorum*), modulam sua iEUA e as tornam vulneráveis à mudanças na disponibilidade hídrica (Apgaua et al., 2017; Fichot et al., 2009; Martin-Benito et al., 2017). Em ambientes estressantes como as florestas sazonais, as espécies buscam estratégias distintas para suportar a variação ambiental (Santos et al., 2012). A associação com micorrizas é uma alternativa utilizada por estas espécies para suportar os efeitos do estresse hídrico (Pereira et al., 2021). A influência de S sobre iEUA que observamos em nossos resultados de RLM corroboram a utilização deste tipo de associação diante do estresse hídrico (Pereira et al., 2021). Estes resultados mostram ainda que a utilização dos

nutrientes, como o enxofre, é diversa entre as espécies estudadas (Durand et al., 2020; Hevia et al., 2018; Kumar et al., 2021; Ortega Rodriguez et al., 2018).

A análise de caminhos (regression trees) mostrou que a primeira linha de influência sobre a iEUA é a de concentrações de S (Fig. 8), corroborando a importância das adaptações anatômicas do xilema das espécies para armazenar do elemento e os componentes associados (e.g. GSH) que auxiliaram na estas interações para o funcionamento arbóreo melhoria da fotossíntese da planta, defesa antioxidante e ajuste osmótico (Fairchild et al., 2009; Fike et al., 2016; Herschbach and Rennenberg, 2001; Raven et al., 2018). Temperatura máxima e El Niño vem em seguida, confirmando que em florestas sazonais a iEUA depende diretamente do clima (Dekker et al., 2016; Palomo-Kumul, 2021). Ajustes anatômicos nos elementos de vaso (VI) também influenciaram a iEUA, reiterando a importância do trade-off hidráulico entre segurança e eficiência para manutenção das espécies de florestas sazonais (Apgaua et al., 2017; Fichot et al., 2009; Martin-Benito et al., 2017).

Conclusões

Em conclusão, constatamos o aumento na eficiência do uso da água (iEUA) para as espécies de *Aspidosperma* e *Handroanthus* ao longo dos distintos tipos de florestas sazonais brasileiras, à exceção de *H. serratifolius* (floresta perene). Em contrapartida, este aumento não promoveu o crescimento da vegetação (van der Sleen et al., 2014) e pode indicar que as pressões provocadas pelas mudanças no clima atuam como tampão para o efeito de fertilização por CO₂ (Rahman et al., 2019; Wang et al., 2020). Observamos diferenças na iEUA e demais traços físicoquímicos das espécies congêneres entre os tipos florestais, a variação na disponibilidade hídrica modula tais características ao longo de gradientes ambientais (Baas et al., 2013; Carlquist, 2010; García-Cervigón et al., 2021). A relação com a temperatura máxima e eventos de El Niño mostram que as mudanças na iEUA, especialmente na floresta seca, são moduladas por estes fatores (Dekker et al., 2016; Palomo-Kumul, 2021). Diante do aquecimento global em curso, esta sensibilidade ao clima preocupa, já que são previstos aumento na frequência dos El Niño e fortes ondas de calor para as regiões onde estas matas ocorrem (Palomo-Kumul, 2021).

A *A. multiflorum* (floresta seca) foi a espécie que apresentou o maior número de mudanças nas características físicoquímicas do lenho associadas à iEUA. Os ajustes na frequência dos elementos de vaso desta espécie corroboram que a iEUA é modulada por alterações hidráulicas do xilema secundário, especialmente sob estresse hídrico (Apgaua et al.,

2017). Já a forte relação que iEUA desta espécie teve com as concentrações de Fe, S e K/Ca indicam sua dependência das características edáficas locais para seu balanço hídrico. Neste sentido, a relação do enxofre com a iEUA de *A. multiflorum* foi a nossa principal surpresa, indicando que esta espécie se utiliza de interações micorrízicas para auxiliar em seu balanço hídrico e suportar a seca (Pereira et al., 2021). Como o S está associado ao crescimento e à formação da arquitetura das células (Fairchild et al., 2009; Fike et al., 2016; Raven et al., 2018), suspeitamos que ele possa agir na produção de células do xilema que auxiliem na manutenção durante a seca. Estudos futuros devem se concentrar em ampliar estes experimentos, diversificando as espécies estudadas e ampliando as séries temporais de análise. Contudo, nossos resultados mostram que as florestas secas são vulneráveis aos efeitos negativos provocados pelo avanço das mudanças no clima. Entender os efeitos da escassez hídrica na produtividade de florestas sazonais e suas estratégias para suportá-la podem auxiliar no entendimento do ciclo de carbono futuro e servir de base para medidas de mitigação das mudanças no clima.

Agradecimentos

Agradecemos aos gestores das unidades de conservação e aos guias locais pelo apoio logístico em campo, especialmente José e Mauro. Agradecemos também aos amigos e colegas do Laboratório de Dendroecologia e Biologia da Madeira da Universidade Estadual de Campinas, UNICAMP, Campinas-SP, Brasil. Agradecemos também o apoio logístico e acesso ao laboratório concedidos a nós pelo Profº. Francisco William da Cruz Júnior, do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo, USP, São Paulo, Brasil. Este estudo foi financiado por uma Bolsa Jovem Pesquisador da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) (Processo Número 2018/01847-0) concedida ao PG. JRVA recebeu bolsas de doutorado da FAPESP (Processo nº 2018/24514-7) e da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (Fundação CAPES; Processo nº 88882.329278/2019-01). Este trabalho foi realizado com o apoio da CAPES - Código de Financiamento 001.

Referências

Adams, H.R., Barnard, H.R., Loomis, A.K., 2014. Topography alters tree growth–climate relationships in a semi-arid forested catchment. *Ecosphere* 5, art148. <https://doi.org/10.1890/ES14-00296.1>

Adams, M.A., Buckley, T.N., Turnbull, T.L., 2019. Rainfall drives variation in rates of change in intrinsic water use efficiency of tropical forests. *Nat. Commun.* 10, 3661. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-11679-8>

Ahlstrom, A., Raupach, M.R., Schurgers, G., Smith, B., Arneth, A., Jung, M., Reichstein, M., Canadell, J.G., Friedlingstein, P., Jain, A.K., Kato, E., Poulter, B., Sitch, S., Stocker, B.D., Viovy, N., Wang, Y.P., Wiltshire, A., Zaehle, S., Zeng, N., 2015. The dominant role of semi-arid ecosystems in the trend and variability of the land CO₂ sink. *Science* 348, 895–899. <https://doi.org/10.1126/science.aaa1668>

Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D.D., Hogg, E.H. (Ted), Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J.-H., Allard, G., Running, S.W., Semerci, A., Cobb, N., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For. Ecol. Manag.* 259, 660–684. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001>

Allen, K., Dupuy, J.M., Gei, M.G., Hulshof, C., Medvigy, D., Pizano, C., Salgado-Negret, B., Smith, C.M., Trierweiler, A., Van Bloem, S.J., Waring, B.G., Xu, X., Powers, J.S., 2017. Will seasonally dry tropical forests be sensitive or resistant to future changes in rainfall regimes? *Environ. Res. Lett.* 12, 023001. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa5968>

Amelung, W., Blume, H.-P., Fleige, H., Horn, R., Kandeler, E., Kögel-Knabner, I., Kretschmar, R., Stahr, K., Wilke, B.-M., 2018. Scheffer/Schachtschabel Lehrbuch der Bodenkunde. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-55871-3>

ANA, A.N. das Á., 2020. Séries históricas - HIDROWEB [WWW Document]. URL <http://www.snirh.gov.br/hidroweb/serieshistoricas>

Anderegg, W.R.L., Anderegg, L.D.L., Kerr, K.L., Trugman, A.T., 2019. Widespread drought-induced tree mortality at dry range edges indicates that climate stress exceeds species' compensating mechanisms. *Glob. Change Biol.* 25, 3793–3802. <https://doi.org/10.1111/gcb.14771>

Anderegg, W.R.L., Meinzer, F.C., 2015. Wood Anatomy and Plant Hydraulics in a Changing Climate, in: Hacke, U. (Ed.), *Functional and Ecological Xylem Anatomy*. Springer International Publishing, Cham, pp. 235–253.

Anderegg, W.R.L., Trugman, A.T., Badgley, G., Konings, A.G., Shaw, J., 2020. Divergent forest sensitivity to repeated extreme droughts. *Nat. Clim. Change* 10, 1091–1095. <https://doi.org/10.1038/s41558-020-00919-1>

Andrade, E.M., Aquino, D. do N., Chaves, L.C.G., Lopes, F.B., 2017. Water as Capital and Its Uses in the Caatinga, in: Silva, J.M.C. da, Leal, I.R., Tabarelli, M. (Eds.), *Caatinga*. Springer International Publishing, Cham, pp. 281–302. https://doi.org/10.1007/978-3-319-68339-3_10

- Apgaua, D.M.G., Tng, D.Y.P., Cernusak, L.A., Cheesman, A.W., Santos, R.M., Edwards, W.J., Laurance, S.G.W., 2017. Plant functional groups within a tropical forest exhibit different wood functional anatomy. *Funct. Ecol.* 31, 582–591. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12787>
- Aragão, J.R.V., Groenendijk, P., Lisi, C.S., 2019. Dendrochronological potential of four neotropical dry-forest tree species: Climate-growth correlations in northeast Brazil. *Dendrochronologia* 53, 5–16. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2018.10.011>
- Aragão, J.R.V., Zuidema, P.A., Groenendijk, P., 2022. Climate-growth relations of congeneric tree species vary across a tropical vegetation gradient in Brazil. *Dendrochronologia* 71, 125913. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2021.125913>
- Araújo, F.S. de, Martins, F.R., Shepherd, G.J., 1999. Variações estruturais e florísticas do carrasco no planalto da Ibiapaba, estado do Ceará. *Rev. Bras. Biol.* 59, 663–678. <https://doi.org/10.1590/S0034-71081999000400015>
- Asmerom, Y., Baldini, J.U.L., Prufer, K.M., Polyak, V.J., Ridley, H.E., Aquino, V.V., Baldini, L.M., Breitenbach, S.F.M., Macpherson, C.G., Kennett, D.J., 2020. Intertropical convergence zone variability in the Neotropics during the Common Era. *Sci. Adv.* 6, eaax3644. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aax3644>
- Baas, P., Battipaglia, G., De Micco, V., Lens, F., Wheeler, E.A. (Eds.), 2013. Wood structure in plant biology and ecology. Brill, Leiden.
- Baas, P., Beeckman, H., Cufar, K., De Micco, V., 2016. Functional Traits in Wood Anatomy. *IAWA J.* 37, 124–126. <https://doi.org/10.1163/22941932-20160139>
- Baas, P., Wheeler, E.A., 2011. Wood anatomy and climate change, in: Hodkinson, T., Jones, M., Waldren, S., Parnell, J. (Eds.), *Climate Change, Ecology and Systematics*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 141–155. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511974540.007>
- 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 J.* 12, 275–318. <https://doi.org/10.1163/22941932-90001256>
- Babst, F., Bouriaud, O., Poulter, B., Trouet, V., Girardin, M.P., Frank, D.C., 2019. Twentieth century redistribution in climatic drivers of global tree growth. *Sci. Adv.* 5, eaat4313. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aat4313>
- Battipaglia, G., De Micco, V., Brand, W.A., Linke, P., Aronne, G., Saurer, M., Cherubini, P., 2010. Variations of vessel diameter and $\delta^{13}\text{C}$ in false rings of *Arbutus unedo* L. reflect different environmental conditions. *New Phytol.* 188, 1099–1112. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03443.x>
- Binda, G., Di Iorio, A., Monticelli, D., 2021. The what, how, why, and when of dendrochemistry: (paleo)environmental information from the chemical analysis of tree rings. *Sci. Total Environ.* 758, 143672. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.143672>

Brienen, R.J.W., Schöngart, J., Zuidema, P.A., 2016. Tree Rings in the Tropics: Insights into the Ecology and Climate Sensitivity of Tropical Trees, in: Goldstein, G., Santiago, L.S. (Eds.), *Tropical Tree Physiology*. Springer International Publishing, Cham, pp. 439–461. https://doi.org/10.1007/978-3-319-27422-5_20

Brienen, R.J.W., Wanek, W., Hietz, P., 2011. Stable carbon isotopes in tree rings indicate improved water use efficiency and drought responses of a tropical dry forest tree species. *Trees* 25, 103–113. <https://doi.org/10.1007/s00468-010-0474-1>

Broadley, M., Brown, P., Cakmak, I., Rengel, Z., Zhao, F., 2012. Function of Nutrients, in: Marschner's *Mineral Nutrition of Higher Plants*. Elsevier, pp. 191–248. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384905-2.00007-8>

Brodribb, T.J., Powers, J., Cochard, H., Choat, B., 2020. Hanging by a thread? Forests and drought. *Science* 368, 261–266. <https://doi.org/10.1126/science.aat7631>

Buras, A., Hirsch, F., Schneider, A., Scharnweber, T., van der Maaten, E., Cruz-García, R., Raab, T., Wilmking, M., 2020. Reduced above-ground growth and wood density but increased wood chemical concentrations of Scots pine on relict charcoal hearths. *Sci. Total Environ.* 717, 137189. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.137189>

Carlquist, S., 2012. How wood evolves: a new synthesis. *Botany* 90, 40.

Carlquist, S., 2010. *Comparative Wood Anatomy: Systematic, Ecological, and Evolutionary Aspects of Dicotyledon Wood*, 2., nd completely rev. ed. Softcover version of original hardcover edition 2001. ed, Springer Series in Wood Science. Springer Berlin, Berlin.

Carlquist, S., 1977. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *Am. J. Bot.* 886–896.

Chazdon, R.L., Chao, A., Colwell, R.K., Lin, S.-Y., Norden, N., Letcher, S.G., Clark, D.B., Finegan, B., Arroyo, J.P., 2011. A novel statistical method for classifying habitat generalists and specialists. *Ecology* 92, 1332–1343.

Choat, B., 2013. Predicting thresholds of drought-induced mortality in woody plant species. *Tree Physiol.* 33, 669–671. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpt046>

Clark, D.A., Clark, D.B., 2011. Assessing Tropical Forests' Climatic Sensitivities with Long-term Data. *Biotropica* 43, 31–40. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2010.00654.x>

Costa, T.G., Nunes, L.C., Feresin Gomes, M.H., Almeida, E., Pereira de Carvalho, H.W., 2020. Direct determination of mineral nutrients in soybean leaves under vivo conditions by portable X-ray fluorescence spectroscopy. *X-Ray Spectrom.* 49, 274–283. <https://doi.org/10.1002/xrs.3111>

DeForest, J.L., Snell, R.S., 2020. Tree growth response to shifting soil nutrient economy depends on mycorrhizal associations. *New Phytol.* 225, 2557–2566. <https://doi.org/10.1111/nph.16299>

- Dekker, S.C., Groenendijk, M., Booth, B.B.B., Huntingford, C., Cox, P.M., 2016. Spatial and temporal variations in plant water-use efficiency inferred from tree-ring, eddy covariance and atmospheric observations. *Earth Syst. Dyn.* 7, 525–533. <https://doi.org/10.5194/esd-7-525-2016>
- Durand, M., Rose, C., Dupouey, J.-L., Legout, A., Ponton, S., 2020. Do tree rings record changes in soil fertility? Results from a *Quercus petraea* fertilization trial. *Sci. Total Environ.* 712, 136148. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.136148>
- Fairchild, I.J., Loader, N.J., Wynn, P.M., Frisia, S., Thomas, P.A., Lageard, J.G.A., Momi, A. de, Hartland, A., Borsato, A., Porta, N.L., Susini, J., 2009. Sulfur Fixation in Wood Mapped by Synchrotron X-ray Studies: Implications for Environmental Archives. *Environ. Sci. Technol.* 43, 1310–1315. <https://doi.org/10.1021/es8029297>
- Farquhar, G.D., Ehleringer, J.R., Hubick, K.T., 1989. Carbon Isotope Discrimination and Photosynthesis. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 40:503-537, 35.
- Feng, X., 1999. Trends in intrinsic water-use efficiency of natural trees for the past 100-200 years: A response to atmospheric CO₂ concentration. *Geochim. Cosmochim. Acta* 63, 1891–1903. [https://doi.org/10.1016/S0016-7037\(99\)00088-5](https://doi.org/10.1016/S0016-7037(99)00088-5)
- Feng, X., 1998. Long-term $\delta^{13}C$ response of trees in western North America to atmospheric CO₂ concentration derived from carbon isotope chronologies. *Oecologia* 117, 19–25. <https://doi.org/10.1007/s004420050626>
- Fernandes, M.F., Cardoso, D., de Queiroz, L.P., 2020. An updated plant checklist of the Brazilian Caatinga seasonally dry forests and woodlands reveals high species richness and endemism. *J. Arid Environ.* 174, 104079. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2019.104079>
- Fichot, R., Laurans, F., Monclus, R., Moreau, A., Pilate, G., Brignolas, F., 2009. Xylem anatomy correlates with gas exchange, water-use efficiency and growth performance under contrasting water regimes: evidence from *Populus deltoides* x *Populus nigra* hybrids. *Tree Physiol.* 29, 1537–1549. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpp087>
- Fichtler, E., Worbes, M., 2012. Wood anatomical variables in tropical trees and their relation to site conditions and individual tree morphology. *IAWA J.* 33, 119–140. <https://doi.org/10.1163/22941932-90000084>
- Fike, D.A., Bradley, A.S., Leavitt, W.D., 2016. *Geomicrobiology Of Sulfur* 37.
- Frank, Dorothea, Reichstein, M., Bahn, M., Thonicke, K., Frank, David, Mahecha, M.D., Smith, P., Velde, M., Vicca, S., Babst, F., Beer, C., Buchmann, N., Canadell, J.G., Ciais, P., Cramer, W., Ibrom, A., Miglietta, F., Poulter, B., Rammig, A., Seneviratne, S.I., Walz, A., Wattenbach, M., Zavala, M.A., Zscheischler, J., 2015. Effects of climate extremes on the terrestrial carbon cycle: concepts, processes and potential future impacts. *Glob. Change Biol.* 21, 2861–2880. <https://doi.org/10.1111/gcb.12916>

- Fromm, J., 2010. Wood formation of trees in relation to potassium and calcium nutrition. *Tree Physiol.* 30, 1140–1147. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq024>
- Funceme, 2020. Postos pluviométricos. Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos - FUNCEME [WWW Document]. URL http://www.funceme.br/?page_id=2694
- Gahan, J., Schmalenberger, A., 2014. The role of bacteria and mycorrhiza in plant sulfur supply. *Front. Plant Sci.* 5. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00723>
- Gao, S., Liu, R., Zhou, T., Fang, W., Yi, C., Lu, R., Zhao, X., Luo, H., 2018. Dynamic responses of tree-ring growth to multiple dimensions of drought. *Glob. Change Biol.* 24, 5380–5390. <https://doi.org/10.1111/gcb.14367>
- García-Cervigón, A.I., Mercado, L.N., Mendivelso, H.A., Toledo, M., Camarero, J.J., 2021. Adjusting xylem anatomy and growth to inter-annual climate variability in two Fabaceae species (*Centrolobium microchaete*, *Cenostigma pluviosum*) from Bolivian dry tropical forests. *Dendrochronologia* 67, 125840. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2021.125840>
- George, E., Horst, W.J., Neumann, E., 2012. Adaptation of Plants to Adverse Chemical Soil Conditions, in: *Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants*. Elsevier, pp. 409–472. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384905-2.00017-0>
- 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 Phytol.* 209, 123–136. <https://doi.org/10.1111/nph.13646>
- Harris, I., Osborn, T.J., Jones, P., Lister, D., 2020. Version 4 of the CRU TS monthly high-resolution gridded multivariate climate dataset. *Sci. Data* 7, 109. <https://doi.org/10.1038/s41597-020-0453-3>
- Herschbach, C., Rennenberg, H., 2001. Sulfur nutrition of deciduous trees. *Naturwissenschaften* 88, 25–36. <https://doi.org/10.1007/s001140000200>
- Hevia, A., Sánchez-Salguero, R., Camarero, J.J., Buras, A., Sangüesa-Barreda, G., Galván, J.D., Gutiérrez, E., 2018. Towards a better understanding of long-term wood-chemistry variations in old-growth forests: A case study on ancient *Pinus uncinata* trees from the Pyrenees. *Sci. Total Environ.* 625, 220–232. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.12.229>
- Hevia, A., Sánchez-Salguero, R., Camarero, J.J., Querejeta, J.I., Sangüesa-Barreda, G., Gazol, A., 2019. Long-term nutrient imbalances linked to drought-triggered forest dieback. *Sci. Total Environ.* 690, 1254–1267. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.06.515>

Janssen, T.A.J., Hölttä, T., Fleischer, K., Naudts, K., Dolman, H., 2020. Wood allocation trade-offs between fiber wall, fiber lumen, and axial parenchyma drive drought resistance in neotropical trees. *Plant Cell Environ.* 43, 965–980. <https://doi.org/10.1111/pce.13687>

Johansen, D.A., 1940. *Plant Microtechnique*. McGraw-Hill Book Co. Inc.

Kagawa, A., Sano, M., Nakatsuka, T., Ikeda, T., Kubo, S., 2015. An optimized method for stable isotope analysis of tree rings by extracting cellulose directly from cross-sectional laths. *Chem. Geol.* 393–394, 16–25. <https://doi.org/10.1016/j.chemgeo.2014.11.019>

Keeling, C.D., Piper, S.C., Bacastow, R.B., Wahlen, M., Whorf, T.P., Heimann, M., Meijer, H.A., 2005. Atmospheric CO₂ and ¹³CO₂ Exchange with the Terrestrial Biosphere and Oceans from 1978 to 2000: Observations and Carbon Cycle Implications, in: Baldwin, I.T., Caldwell, M.M., Heldmaier, G., Jackson, R.B., Lange, O.L., Mooney, H.A., Schulze, E.-D., Sommer, U., Ehleringer, J.R., Denise Dearing, M., Cerling, T.E. (Eds.), *A History of Atmospheric CO₂ and Its Effects on Plants, Animals, and Ecosystems*, Ecological Studies. Springer-Verlag, New York, pp. 83–113. https://doi.org/10.1007/0-387-27048-5_5

Kogelmann, W.J., Sharpe, W.E., 2006. Soil Acidity and Manganese in Declining and Nondeclining Sugar Maple Stands in Pennsylvania. *J. Environ. Qual.* 35, 433–441. <https://doi.org/10.2134/jeq2004.0347>

Köppen, W., 1948. *Climatologia*. Fondo de Cultura Económica, México.

Kuang, Y.W., Wen, D.Z., Zhou, G.Y., Chu, G.W., Sun, F.F., Li, J., 2008. Reconstruction of soil pH by dendrochemistry of Masson pine at two forested sites in the Pearl River Delta, South China. *Ann. For. Sci.* 65, 804–804. <https://doi.org/10.1051/forest:2008070>

Kumar, Suresh, Kumar, Santosh, Mohapatra, T., 2021. Interaction Between Macro- and Micro-Nutrients in Plants. *Front. Plant Sci.* 12, 665583. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.665583>

Lachenbruch, B., McCulloh, K.A., 2014. Traits, properties, and performance: how woody plants combine hydraulic and mechanical functions in a cell, tissue, or whole plant. *New Phytol.* 204, 747–764. <https://doi.org/10.1111/nph.13035>

Landis, R.M., Peart, D.R., 2005. EARLY PERFORMANCE PREDICTS CANOPY ATTAINMENT ACROSS LIFE HISTORIES IN SUBALPINE FOREST TREES. *Ecology* 86, 63–72. <https://doi.org/10.1890/03-0848>

Le Quéré, C., Andrew, R.M., Friedlingstein, P., Sitch, S., Hauck, J., Pongratz, J., Pickers, P.A., Korsbakken, J.I., Peters, G.P., Canadell, J.G., Arneeth, A., Arora, V.K., Barbero, L., Bastos, A., Bopp, L., Chevallier, F., Chini, L.P., Ciais, P., Doney, S.C., Gkritzalis, T., Goll, D.S., Harris, I., Haverd, V., Hoffman, F.M., Hoppema, M., Houghton, R.A., Hurtt, G., Ilyina, T., Jain, A.K., Johannessen, T., Jones, C.D., Kato, E., Keeling, R.F., Goldewijk, K.K., Landschützer, P., Lefèvre, N., Lienert, S., Liu, Z., Lombardozzi, D., Metzl, N., Munro, D.R., Nabel, J.E.M.S., Nakaoka, S., Neill, C., Olsen, A., Ono, T., Patra, P., Peregon, A., Peters, W., Peylin, P., Pfeil, B., Pierrot, D., Poulter, B., Rehder, G., Resplandy, L., Robertson, E., Rocher, M., Rödenbeck,

C., Schuster, U., Schwinger, J., Séférián, R., Skjelvan, I., Steinhoff, T., Sutton, A., Tans, P.P., Tian, H., Tilbrook, B., Tubiello, F.N., van der Laan-Luijkx, I.T., van der Werf, G.R., Viovy, N., Walker, A.P., Wiltshire, A.J., Wright, R., Zaehle, S., Zheng, B., 2018. Global Carbon Budget 2018. *Earth Syst. Sci. Data* 10, 2141–2194. <https://doi.org/10.5194/essd-10-2141-2018>

Lemos, J.R., Meguro, M., 2010. Florística e fitogeografia da vegetação decidual da Estação Ecológica de Aiuaba, Ceará, Nordeste do Brasil 8, 10.

Li, L., Yi, H., 2021. The Enhancement of Drought Tolerance in Arabidopsis Plants Induced by Pretreatment with Sulfur Dioxide (preprint). In Review. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-627672/v1>

Linscheid, N., Estupinan-Suarez, L.M., Brenning, A., Carvalhais, N., Cremer, F., Gans, F., Rammig, A., Reichstein, M., Sierra, C.A., Mahecha, M.D., 2020. Towards a global understanding of vegetation–climate dynamics at multiple timescales. *Biogeosciences* 17, 945–962. <https://doi.org/10.5194/bg-17-945-2020>

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. <https://doi.org/10.1007/s00468-012-0764-x>

MacFarlane, D.W., 2020. Functional Relationships Between Branch and Stem Wood Density for Temperate Tree Species in North America. *Front. For. Glob. Change* 3, 63. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2020.00063>

Martin-Benito, D., Anchukaitis, K., Evans, M., del Río, M., Beeckman, H., Cañellas, I., 2017. Effects of Drought on Xylem Anatomy and Water-Use Efficiency of Two Co-Occurring Pine Species. *Forests* 8, 332. <https://doi.org/10.3390/f8090332>

Mathias, J.M., Thomas, R.B., 2021. Global tree intrinsic water use efficiency is enhanced by increased atmospheric CO₂ and modulated by climate and plant functional types. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 118, e2014286118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2014286118>

Matos, M. de Q., Felfili, J.M., 2010. Florística, fitossociologia e diversidade da vegetação arbórea nas matas de galeria do Parque Nacional de Sete Cidades (PNSC), Piauí, Brasil. *Acta Bot. Bras.* 24, 483–496. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062010000200019>

Moro, M.F., Macedo, M.B., Moura-Fé, M.M. de, Castro, A.S.F., Costa, R.C. da, 2015. Vegetação, unidades fitoecológicas e diversidade paisagística do estado do Ceará. *Rodriguésia* 66, 717–743. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201566305>

Oliveira, P.S., Marquis, R.J. (Eds.), 2002. Relation of Soils and Geomorphic Surfaces in the Brazilian Cerrado, in: *The Cerrados of Brazil*. Columbia University Press, pp. 13–32. <https://doi.org/10.7312/oliv12042-001>

- Ortega Rodriguez, D.R., Carvalho, H.W.P. de, Tomazello-Filho, M., 2018. Nutrient concentrations of 17- year-old *Pinus taeda* annual tree-rings analyzed by X-ray fluorescence microanalysis. *Dendrochronologia* 52, 67–79. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2018.09.009>
- Palomo-Kumul, J., 2021. El Niño-Southern Oscillation affects the water relations of tree species in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Sci. Rep.* 15.
- Patiño, S., Fyllas, N.M., Baker, T.R., Paiva, R., Quesada, C.A., Santos, A.J.B., Schwarz, M., ter Steege, H., Phillips, O.L., Lloyd, J., 2012. Coordination of physiological and structural traits in Amazon forest trees. *Biogeosciences* 9, 775–801. <https://doi.org/10.5194/bg-9-775-2012>
- Pellizzari, E., Camarero, J.J., Gazol, A., Sangüesa-Barreda, G., Carrer, M., 2016. Wood anatomy and carbon-isotope discrimination support long-term hydraulic deterioration as a major cause of drought-induced dieback. *Glob. Change Biol.* 22, 2125–2137. <https://doi.org/10.1111/gcb.13227>
- Pennington, R.T., Lehmann, C.E.R., Rowland, L.M., 2018. Tropical savannas and dry forests. *Curr. Biol.* 28, R541–R545. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.03.014>
- Pereira, S., Santos, M., Leal, I., Tabarelli, M., Santos, M.G., 2021. Arbuscular mycorrhizal inoculation increases drought tolerance and survival of *Cenostigma microphyllum* seedlings in a seasonally dry tropical forest. *For. Ecol. Manag.* 492, 119213. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119213>
- Peters, R.L., Groenendijk, P., Vlam, M., Zuidema, P.A., 2015. Detecting long-term growth trends using tree rings: a critical evaluation of methods. *Glob. Change Biol.* 21, 2040–2054. <https://doi.org/10.1111/gcb.12826>
- Peterson, D.L., Anderson, D.R., 1990. Content of chemical elements in tree rings of lodgepole pine and whitebark pine from a subalpine Sierra Nevada forest (No. PSW-RP-200). U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Research Station, Berkeley, CA. <https://doi.org/10.2737/PSW-RP-200>
- Piao, S., Wang, X., Park, T., Chen, C., Lian, X., He, Y., Bjerke, J.W., Chen, A., Ciais, P., Tømmervik, H., Nemani, R.R., Myneni, R.B., 2020a. Characteristics, drivers and feedbacks of global greening. *Nat. Rev. Earth Environ.* 1, 14–27. <https://doi.org/10.1038/s43017-019-0001-x>
- Piao, S., Wang, X., Wang, K., Li, X., Bastos, A., Canadell, J.G., Ciais, P., Friedlingstein, P., Sitch, S., 2020b. Interannual variation of terrestrial carbon cycle: Issues and perspectives. *Glob. Change Biol.* 26, 300–318. <https://doi.org/10.1111/gcb.14884>
- Pittermann, J., 2010. The evolution of water transport in plants: an integrated approach. *Geobiology* 8, 112–139. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4669.2010.00232.x>
- Ponce-Campos, G.E., Moran, M.S., Huete, A., Zhang, Y., Bresloff, C., Huxman, T.E., Eamus, D., Bosch, D.D., Buda, A.R., Gunter, S.A., Scalley, T.H., Kitchen, S.G., McClaran, M.P.,

- McNab, W.H., Montoya, D.S., Morgan, J.A., Peters, D.P.C., Sadler, E.J., Seyfried, M.S., Starks, P.J., 2013. Ecosystem resilience despite large-scale altered hydroclimatic conditions. *Nature* 494, 349–352. <https://doi.org/10.1038/nature11836>
- Poulter, B., Frank, D., Ciais, P., Myneni, R.B., Andela, N., Bi, J., Broquet, G., Canadell, J.G., Chevallier, F., Liu, Y.Y., Running, S.W., Sitch, S., van der Werf, G.R., 2014. Contribution of semi-arid ecosystems to interannual variability of the global carbon cycle. *Nature* 509, 600–603. <https://doi.org/10.1038/nature13376>
- Poussart, P.M., Myneni, S.C.B., Lanzirotti, A., 2006. Tropical dendrochemistry: A novel approach to estimate age and growth from ringless trees. *Geophys. Res. Lett.* 33, L17711. <https://doi.org/10.1029/2006GL026929>
- Pratt, R.B., Jacobsen, A.L., 2017. Conflicting demands on angiosperm xylem: Tradeoffs among storage, transport and biomechanics: Tradeoffs in xylem function. *Plant Cell Environ.* 40, 897–913. <https://doi.org/10.1111/pce.12862>
- Queiroz, L.P., Cardoso, D., Fernandes, M.F., Moro, M.F., 2017. Diversity and Evolution of Flowering Plants of the Caatinga Domain, in: Silva, J.M.C. da, Leal, I.R., Tabarelli, M. (Eds.), *Caatinga*. Springer International Publishing, Cham, pp. 23–63. https://doi.org/10.1007/978-3-319-68339-3_2
- R Core Team, 2015. R: A language and environment for statistical computing [WWW Document]. R Found. Stat. Comput. URL <https://www.r-project.org/> (accessed 4.17.17).
- Rahman, M., Islam, M., Gebrekirstos, A., Bräuning, A., 2019. Trends in tree growth and intrinsic water-use efficiency in the tropics under elevated CO₂ and climate change. *Trees* 33, 623–640. <https://doi.org/10.1007/s00468-019-01836-3>
- Raven, M.R., Fike, D.A., Gomes, M.L., Webb, S.M., Bradley, A.S., McClelland, H.-L.O., 2018. Organic carbon burial during OAE2 driven by changes in the locus of organic matter sulfurization. *Nat. Commun.* 9, 3409. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-05943-6>
- Reynolds, R.W., Smith, T.M., 1994. Improved Global Sea Surface Temperature Analyses Using Optimum Interpolation. *J. Clim.* 7, 929–948. [https://doi.org/10.1175/1520-0442\(1994\)007<0929:IGSSTA>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0442(1994)007<0929:IGSSTA>2.0.CO;2)
- Rodrigues, P.M.S., Schaefer, C.E.G.R., Silva, J. de O., Ferreira Júnior, W.G., dos Santos, R.M., Neri, A.V., 2016. The influence of soil on vegetation structure and plant diversity in different tropical savannic and forest habitats. *J. Plant Ecol.* rtw135. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtw135>
- Rodriguez-Zaccaro, F.D., Groover, A., 2019. Wood and water: How trees modify wood development to cope with drought. *PLANTS PEOPLE PLANET* 1, 346–355. <https://doi.org/10.1002/ppp3.29>
- Sands, R., Mulligan, D.R., 1990. Water and nutrient dynamics and tree growth. *For. Ecol. Manag.* 30, 91–111. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(90\)90129-Y](https://doi.org/10.1016/0378-1127(90)90129-Y)

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. <https://doi.org/10.1002/ece3.91>

Scharnweber, T., Hevia, A., Buras, A., van der Maaten, E., Wilmking, M., 2016. Common trends in elements? Within- and between-tree variations of wood-chemistry measured by X-ray fluorescence — A dendrochemical study. *Sci. Total Environ.* 566–567, 1245–1253. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.05.182>

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. *Braz. J. Bot.* 37, 229–237. <https://doi.org/10.1007/s40415-014-0063-4>

Silveira, A.P., Menezes, B.S. de, Loiola, M.I.B., Lima-Verde, L.W., Zanina, D.N. e, Carvalho, E.C.D. de, Souza, B.C. de, Costa, R.C. da, Mantovani, W., Menezes, M.O.T. de, Flores, L.M.A., Nogueira, F.C.B., Matias, L.Q., Barbosa, L.S., Gomes, F.M., Cordeiro, L.S., Sampaio, V. da S., Batista, M.E.P., Soares Neto, R.L., Silva, M.A.P. da, Campos, N.B., Oliveira, A.A. de, Araujo, F.S. de, 2020. Flora and Annual Distribution of Flowers and Fruits in the Ubajara National Park, Ceará, Brazil. *Floresta E Ambiente* 27, e20190058. <https://doi.org/10.1590/2179-8087.005819>

Sitch, S., Smith, B., Prentice, I.C., Arneth, A., Bondeau, A., Cramer, W., Kaplan, J.O., Levis, S., Lucht, W., Sykes, M.T., Thonicke, K., Venevsky, S., 2003. Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamic global vegetation model. *Glob. Change Biol.* 9, 161–185. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00569.x>

Stan, K.D., Sanchez-Azofeifa, A., Duran, S.M., Guzman Q, J.A., Hesketh, M., Laakso, K., Portillo-Quintero, C., Rankine, C., Doetterl, S., 2021. Tropical dry forest resilience and water use efficiency: an analysis of productivity under climate change. *Environ. Res. Lett.* 16, 054027. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/abf6f3>

Tavares, T.R., Molin, J.P., Javadi, S.H., 2021. Combined Use of Vis-NIR and XRF Sensors for Tropical Soil Fertility Analysis: Assessing Different Data Fusion Approaches 23.

Therneau, T.M., Atkinson, E.J., 2019. An Introduction to Recursive Partitioning Using the RPART Routines. *Mayo Fund.* 60.

Tomazello, M., Brazolin, S., Chagas, M.P., Oliveira, J.T.S., Ballarin, A.W., Benjamin, C.A., 2008. APPLICATION OF X-RAY TECHNIQUE IN NONDESTRUCTIVE EVALUATION OF EUCALYPT WOOD. *Maderas Cienc. Tecnol.* 10. <https://doi.org/10.4067/S0718-221X2008000200006>

Trouet, V., Van Oldenborgh, G.J., 2013. KNMI Climate Explorer: A Web-Based Research Tool for High-Resolution Paleoclimatology. *Tree-Ring Res.* 69, 3–13. <https://doi.org/10.3959/1536-1098-69.1.3>

Twyman, E.S., 1951. THE IRON AND MANGANESE REQUIREMENTS OF PLANTS. *New Phytol.* 50, 210–226. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1951.tb05186.x>

van der Sleen, P., Groenendijk, P., Vlam, M., Anten, N.P.R., Boom, A., Bongers, F., Pons, T.L., Terburg, G., Zuidema, P.A., 2014. No growth stimulation of tropical trees by 150 years of CO₂ fertilization but water-use efficiency increased. *Nat. Geosci.* 8, 24–28. <https://doi.org/10.1038/ngeo2313>

van der Sleen, P., Vlam, M., Groenendijk, P., Anten, N.P.R., Bongers, F., Bunyavejchewin, S., Hietz, P., Pons, T.L., Zuidema, P.A., 2015. 15N in tree rings as a bio-indicator of changing nitrogen cycling in tropical forests: an evaluation at three sites using two sampling methods. *Front. Plant Sci.* 6. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00229>

van der Sleen, P., Zuidema, P.A., Pons, T.L., 2017. Stable isotopes in tropical tree rings: theory, methods and applications. *Funct. Ecol.* <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12889>

Wang, S., Zhang, Y., Ju, W., Chen, J.M., Ciais, P., Cescatti, A., Sardans, J., Janssens, I.A., Wu, M., Berry, J.A., Campbell, E., Fernández-Martínez, M., Alkama, R., Sitch, S., Friedlingstein, P., Smith, W.K., Yuan, W., He, W., Lombardozzi, D., Kautz, M., Zhu, D., Lienert, S., Kato, E., Poulter, B., Sanders, T.G.M., Krüger, I., Wang, R., Zeng, N., Tian, H., Vuichard, N., Jain, A.K., Wiltshire, A., Haverd, V., Goll, D.S., Peñuelas, J., 2020. Recent global decline of CO₂ fertilization effects on vegetation photosynthesis. *Science* 370, 1295–1300. <https://doi.org/10.1126/science.abb7772>

Wheeler, E.A., Baas, P., Gasson, P.E., 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification 221–332.

Wieloch, T., Helle, G., Heinrich, I., Voigt, M., Schyma, P., 2011. A novel device for batch-wise isolation of α -cellulose from small-amount wholewood samples. *Dendrochronologia* 29, 115–117. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2010.08.008>

Ziemińska, K., Butler, D.W., Gleason, S.M., Wright, I.J., Westoby, M., 2013. Fibre wall and lumen fractions drive wood density variation across 24 Australian angiosperms. *AoB PLANTS* 5. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plt046>

Apêndice

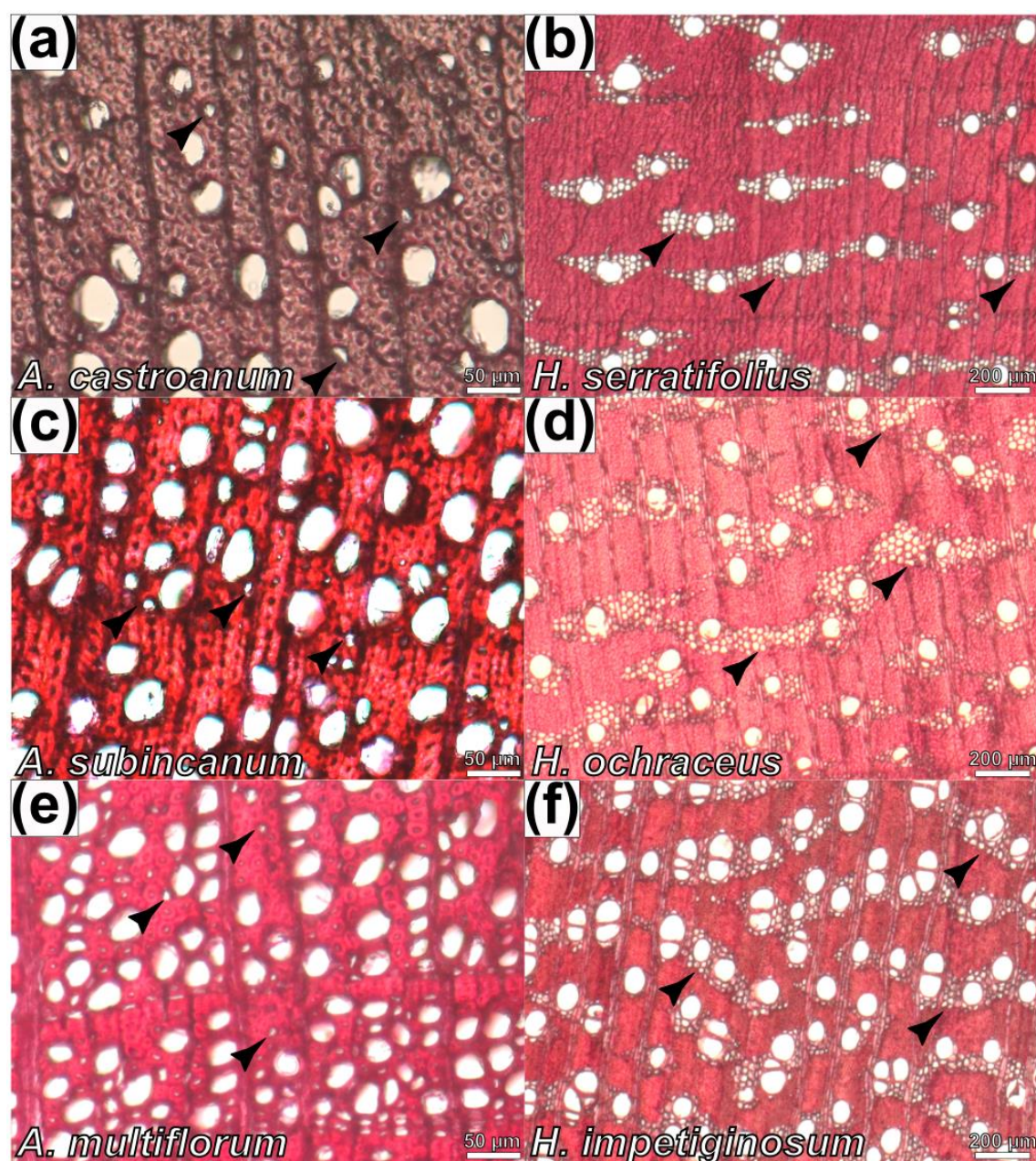


Figura 1: Imagens microscópicas de corte transversal da madeira das seis espécies estudadas. Setas pretas indicam o tipo de parênquima axial das espécies. Espécies: (a) *A. castroanum*; (b) *H. serratifolius*; (c) *A. subincanum*; (d) *H. ochraceus*; (e) *A. multiflorum*; (f) *H. impetiginosum*.

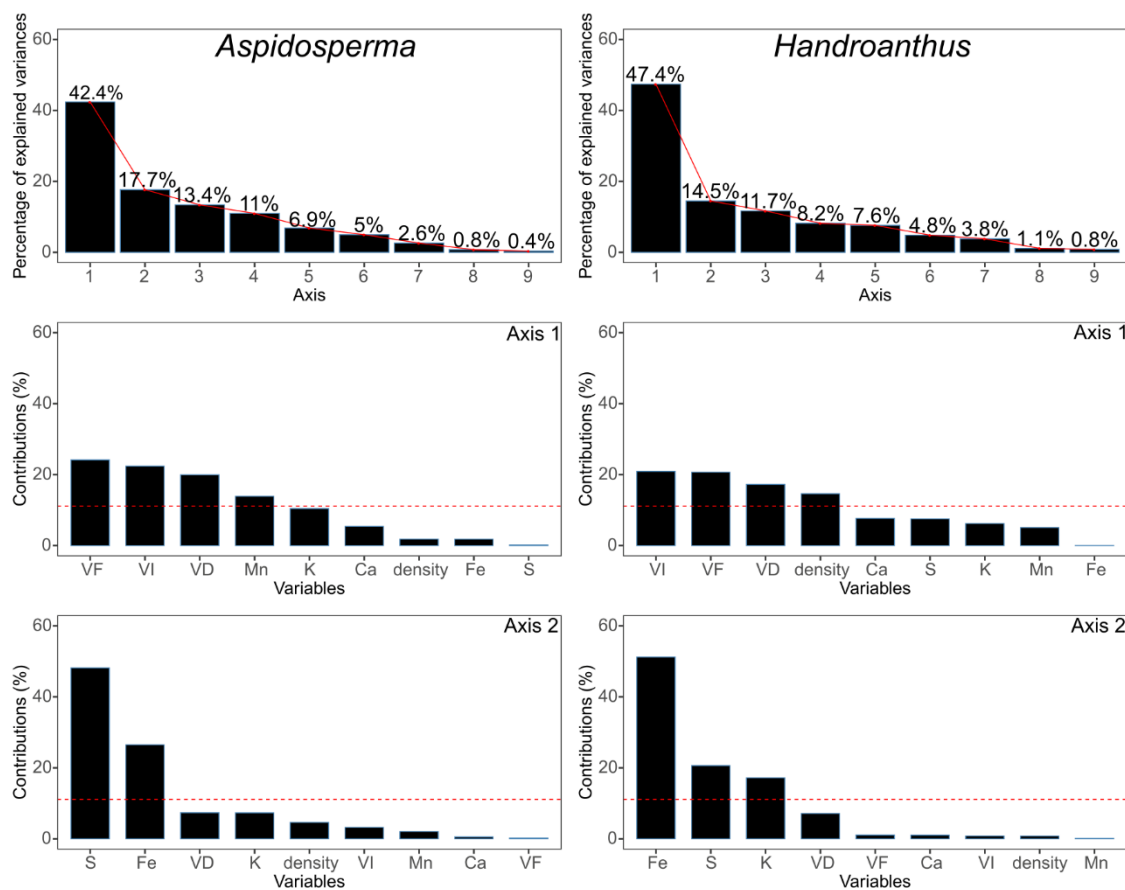


Figura 2: Percentagem de variância explicada e de contribuição das variáveis físico-químicas por eixo da análise de componentes principais (PCA) para espécies do gênero *Aspidosperma* e *Handroanthus* distribuídas ao longo de um gradiente de floresta neotropical.

Modelos de crescimento de espécies arbóreas congêneras de *Aspidosperma* e *Handroanthus* para auxiliar o manejo de florestas tropicais ao longo de um gradiente de florestas tropicais sazonais

Aragão, José Roberto V.^{1*}; Groenendijk, Peter¹

¹Departamento de Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, Caixa Postal: 6109, Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), 13083-970, Campinas, SP, Brasil.

* autor correspondente: craniusru@gmail.com

Normas da Revista: Forest Ecology and Management

RESUMO

As florestas tropicais sazonalmente secas são importantes sumidouros de carbono que sofrem com o aumento do déficit hídrico provocado pelo aquecimento global. Estas matas estão sob forte impacto de ações antropogênicas de uso da terra, que reduzem as áreas florestadas e intensificam as pressões climáticas. No Brasil, as práticas de manejo previstas na legislação não garantem a sustentabilidade no uso desta vegetação, tornando-a ainda mais vulnerável. Aqui nós buscamos integrar o estudo do crescimento de florestas secas, através dos anéis de crescimento, ao manejo sustentável projetado por modelos de corte orientado pelo crescimento (GOL) e projeções de rendimento através de ciclos de corte. Para isto, selecionamos espécies arbóreas congêneras de *Aspidosperma* e *Handroanthus*, distribuídas ao longo de um gradiente de matas sazonais (floresta perene – savana – florestas seca) no nordeste do Brasil. Utilizamos as larguras dos anéis de crescimento das árvores para calcular o diâmetro de crescimento, diâmetro cumulativo, diâmetro mínimo de corte (MLD), ciclo de corte (FC), além das taxas de incremento de volume anual corrente (CAI+) e médio (MAI+) para as espécies estudadas. Por meio de equações alométricas, percentagem de morte e intensidade de corte, calculamos por reamostragem a trajetória de crescimentos das árvores ao longo do gradiente e seu rendimento após dois ciclos de corte. Nossos resultados mostram que as espécies de matas secas foram as que apresentaram menor crescimento em relação as suas congêneras de outros tipos florestais. Observamos também limites de extração distintos entre as espécies congêneras de *Aspidosperma* e *Handroanthus*, a depender do tipo florestal. Apenas *A. castroanum* (floresta perene), apresentou rendimento próximo ao considerável sustentável (~80%), enquanto as demais espécies tiveram um rendimento médio baixo, entre 10-30%. Estas diferenças mostram que o tipo de manejo florestal deve atender às variações socioambientais ao longo de gradientes florestais e que as matas secas são as que mais demoram a se recuperar após o manejo. Sugerimos então a redução na intensidade de manejo nas florestas sazonais, especialmente nas matas secas, bem como uma investigação sobre a mudança entre classes diamétricas ao longo de tipos florestais distintos. Isto viabilizará práticas de manejo sustentável e auxiliará na manutenção futura destas florestas.

Palavras-chave: Anéis de árvores, florestas tropicais sazonalmente secas, efeitos da seca, mudanças climáticas, gradiente ambiental.

Introdução

As florestas secas ocorrem em climas sazonais, possuem alta diversidade de espécies e representam 42% de todas as florestas tropicais (Quesada et al., 2009). Elas são importantes reguladoras do clima global e atuam como sumidouros sazonais de carbono (Linscheid et al., 2020; Piao et al., 2020) modulados pela IAV de precipitação e temperatura (Ahlström et al., 2015; Asmerom et al., 2020; Yue et al., 2020). A susceptibilidade ao clima torna as matas secas vulneráveis aos efeitos negativos provocados pelo aquecimento global (Brodribb, 2020). O aumento da temperatura e déficit hídrico, tem provocado queda no crescimento (Sanginés de Cárcer et al., 2018; Yuan et al., 2019) e aumento da mortalidade arbórea nestas matas (Allen et al., 2015). De acordo com projeções futuras, estas pressões tendem a se agravar (Humphrey, 2021; Humphrey et al., 2018) e podem afetar negativamente a vida de 93% de pessoas que dependem das florestas secas (Burrell et al., 2020).

Na América Latina, estas matas estão entre as mais degradadas, com menos de 10% de sua estrutura original intacta (Pennington et al., 2018). Nas últimas três décadas a degradação florestal avançou 88%, reduzindo em $89,5 \pm 11$ Mha as florestas secas da região (Zalles et al., 2021). Este uso indiscriminado do recurso florestal prejudica o sumidouro de carbono (Xu et al., 2021) e interfere no ciclo hidrológico local, aumentando processos de erosão e os danos causados pela seca (Zhang and Wei, 2021). O aumento da mortalidade de plântulas e do nanismo de algumas espécies vegetais são reflexo desta degradação (Schulz et al., 2018). Após a exploração dos recursos florestais e perda de produtividade nos sistemas de cultivo, as populações locais vendem ou abandonam as áreas matas secas (Tabarelli et al., 2017). Isto favorece a aquisição de terras em grande escala e o aumento na degradação destes ecossistemas, que dependem da fragilidade de políticas locais para o manejo adequado (Davis et al., 2020).

As soluções mais eficazes para reduzir tais impactos passam por ações que limitam o desmatamento e promovam a restauração florestal (Bastin et al., 2019). Para isto, são necessárias ações de manejo florestal que explorem o potencial máximo de estoque de biomassa das florestas (Erb et al., 2018). Tais ações devem ser capazes de mitigar e adaptar o manejo florestal aos efeitos de mudanças climáticas, especialmente para populações que dependem da floresta para subsistência (Keenan, 2016). Manter a estabilidade do recurso madeireiro favorece estas populações e garante o equilíbrio ambiental sobre a vegetação preservada (Bettinger et al., 2017). Além disto, o manejo de impacto reduzido (RIL) pode inibir em até 50% as emissões de carbono por desmatamento, além de proteger o bem-estar social e a biodiversidade local

(Sasaki et al., 2016). Esse carbono estocado pode ser negociado na forma de crédito e utilizado na mitigação dos efeitos de mudanças climáticas (Barbier et al., 2020; Juutinen et al., 2018; Lippke et al., 2011).

Nas matas secas do Brasil, o manejo florestal sustentável foi implementado a pouco mais de uma década, através da Portaria Federal nº 01 de 25 de junho de 2009 (Brasil, 2009). Seu regimento prevê o corte raso da vegetação e tempo de restauração de 15 anos para as áreas manejadas (Brasil, 2009). Estas práticas não garantem a sustentabilidade do manejo (Gupta and Vegelin, 2016), estão enviesadas quanto as diretrizes de uso da vegetação e desconsideram a importância das matas secas para a população local (Albuquerque et al., 2017; Faggin and Behagel, 2018). Para mudar este cenário são necessárias aprovações de leis baseadas em estudos de manejo das florestas secas e a participação de agentes locais na tomada de decisão (Faggin and Behagel, 2018; Gupta and Vegelin, 2016; Sani et al., 2021). No entanto, pesquisas que investigam aspectos ecológicos, uso e manejo dos diversos tipos florestais ainda são escassos para as matas secas brasileiras (Albuquerque et al., 2017).

Compreender a variabilidade no crescimento de espécies arbóreas dispersas ao longo de gradientes ambientais pode ser útil para isto (Ligot et al., 2019). Através de padrões de crescimento é possível identificar as pressões ambientais e históricos de perturbação sobre diferentes tipos de floresta (Milodowski et al., 2021). Além disto, eles podem servir de base para definir ciclos de corte sustentáveis e subsidiar leis que garantam o manejo florestal adequado (Miranda et al., 2018). Um exemplo disto é a extração de madeira orientada pelo crescimento (GOL) usada como métrica para abordar a exploração das espécies arbóreas através de seus anéis de crescimento (Pinto and Schöngart, 2020; Rosa et al., 2017; Schöngart, 2008). Este método permite identificar o melhor período para extrair madeira (Andrade et al., 2019; Junk et al., 2011; Pinto and Schöngart, 2020; Rosa et al., 2017) e a variação na produtividade de tipos florestais distintos de acordo com as limitações de cada ambiente (De Ridder et al., 2013). Outra possibilidade é a simulação, através anéis de crescimento, de ciclos de corte programados para identificar a sobrevivência e a recuperação florestal após eventos de colheita (Brienen and Zuidema, 2006). Por meio dela é possível fazer previsões realistas para a exploração de madeira aplicando diferentes ciclos de corte a espécies com taxas de crescimento e morte distintas (Rozendaal et al., 2010). Esta técnica permite identificar cenários de melhor rendimento madeireiro em florestas tropicais, apenas modulando a intensidade de extração deste recurso (Groenendijk et al., 2017).

Diante disto, construímos modelos de crescimento projetado através de duas metodologias baseadas nos anéis das árvores para estimar ciclos de corte, recuperação e sobrevivência pós colheita ao longo de um gradiente de vegetação sazonal neotropical. Para isto selecionamos espécies congêneres do gênero *Aspidosperma* e *Handroanthus* distribuídas em um gradiente de floresta perene-savana-floresta seca no nordeste do Brasil. Utilizamos as amostras sincronizadas por Aragão et al. 2021 para calcular o diâmetro anual e acumulado para cada população de congêneres, além de altura e diâmetro de campo a fim de comparar a estrutura da vegetação ao longo do gradiente. Em seguida aplicamos o método corte orientado pelo crescimento (GOL) e de ciclos de corte programados para identificar o melhor momento para o corte de madeira e sua recuperação após a colheita. Para observar o processo de recuperação após o corte, projetamos ciclos de corte baseados na legislação vigente para as matas secas brasileiras e os estimados pelo método GOL. Nossas hipóteses são: 1) O crescimento diamétrico anual e absoluto varia ao longo do gradiente de vegetação; 2) O ciclo de corte orientado pelo crescimento (GOL) varia ao longo do gradiente de vegetação; 3) A recuperação após o ciclo de corte muda de acordo com gradiente de vegetação; 4) A recuperação de volume de madeira explorado (m³) será inferior a 100% tanto para os ciclos de corte estipulados por lei (15 anos) quanto para os determinadas pelo método GOL por espécie.

Material e métodos

Área de estudo

Estudamos três florestas tropicais sazonais secas no nordeste do Brasil, distribuídas entre os estados do Ceará e Piauí (NEB; Fig. 1). Estas matas estão em um gradiente de tipos de vegetação composto por floresta perene, savana e florestas seca (Fernandes et al., 2020; Queiroz et al., 2017; Silveira et al., 2020). A floresta perene (3°54'34"S and 40°59'24"W) é caracterizada como perenifólia (Silveira et al., 2020) com características taxonômicas de florestas Amazônicas (Moro et al., 2015) e clima transitório entre savana tropical (Aw) e semi-árida (BSh) (Köppen, 1948). A savana (04°02'08"S and 41°40'45"W) também possui clima transitório entre savana tropical (Aw) e semi-árido (BSh), com a ocorrência de espécies de raízes profundas e algum grau de caducifólia, típicas de Cerrado neotropical (Oliveira and Marquis, 2002). A floresta seca (06°36'00"S and 40°10'00"O) apresenta características de mata neotropical seca (Caatinga), onde as espécies são em sua maioria caducas e o clima é semi-

árido (BSh), característico de estepes quentes (Köppen, 1948). As temperaturas médias anuais variam de 22° a 28° C ao longo do gradiente de vegetação, sendo mais amenas na floresta perene (22 ° e 24 ° C) e mais elevadas na savana (25 ° e 28 ° C) (Andrade et al., 2017; Araújo et al., 1999; Lemos and Meguro, 2010; Matos and Felfili, 2010). A precipitação média anual varia entre 1.460 mm na mata perene (Araújo et al., 1999), 1.350 mm na savana (Andrade et al., 2017; Matos and Felfili, 2010) e 560 mm na mata seca (Lemos and Meguro, 2010) e os meses onde acontecem as maiores concentrações de chuva estão entre janeiro-abril (Andrade et al., 2017; Araújo et al., 1999; Lemos and Meguro, 2010; Matos and Felfili, 2010).

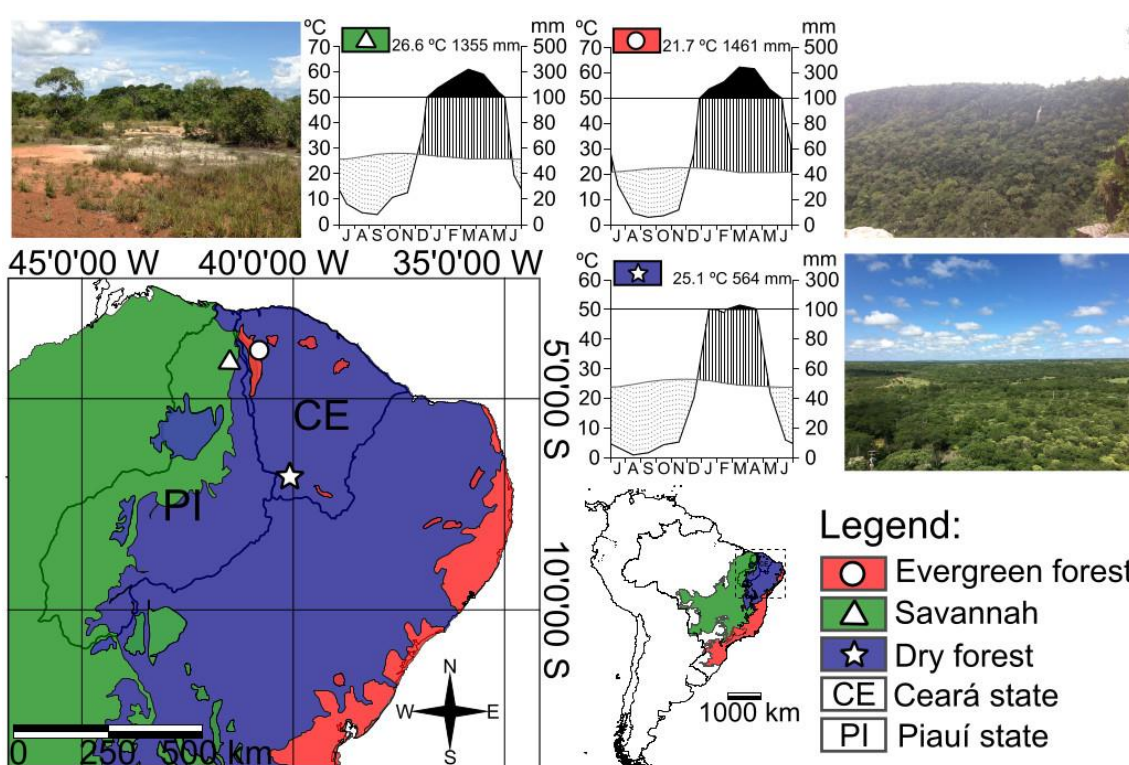


Figura 1. Localização dos três locais de estudo ao longo de um gradiente de vegetação sazonal neotropical (classificado conforme Olson et al., 2001) nos estados do Ceará (CE) e Piauí (PI) no Nordeste do Brasil: floresta perene (vermelha) no Parque Nacional de Ubajara, savana (verde) no Parque Nacional das Sete Cidades e floresta seca (verde) na Estação Ecológica de Aiuaba. Diagramas climáticos para o período de 1978-2018 (cf. Walter and Lieth, 1960) para cada local também são fornecidos: linhas cinzas mostram temperaturas médias mensais, linhas pretas mostram precipitação média, área pontilhada mostra meses com déficit hídrico (quando a curva de precipitação < curva de temperatura), áreas com linhas verticais indicam a estação chuvosa (precipitação > temperatura), áreas pretas indicam períodos com precipitação > 100 mm.

Espécies estudadas

Estudamos seis espécies de árvores que apresentam anéis de crescimento anuais e cronologias montadas por Aragão et al., 2021. Três são do gênero *Aspidosperma* e três do

gênero *Handroanthus*. Foram utilizadas amostras de *Aspidosperma castroanum* A.C.D. (Apocynaceae) e *Handroanthus serratifolius* (Vahl) S.Grose (Bignoniaceae) na floresta perene, de *Aspidosperma subincanum* Mart. e *Handroanthus ochraceus* (Cham.) Mattos na savana, e de *Aspidosperma multiflorum* A. DC. e *Handroanthus impetiginosum* (Mart. ex DC.) Mattos na floresta seca. Essas espécies possuem alta relevância ecológica e econômica para a região (Fernandes et al., 2020; Queiroz et al., 2017) e ocorrem ao longo do gradiente analisado (Araújo et al., 1999; Castello et al., 2018; Lemos and Meguro, 2010; Matos and Felfili, 2010; Moro et al., 2015; Silveira et al., 2020). Além disto, apresentam crescimento dependente da sazonalidade hídrica, que varia ao longo gradiente de acordo com o tipo florestal (Aragão et al., 2021).

Medidas de campo

Em campo, com o auxílio de fita diamétrica foram medidos o diâmetro na altura do peito (DAP-1.30 m) de ~20 indivíduos de cada espécie arbórea por tipo de mata (total de 120 árvores). Para estes indivíduos foi estimada a altura com base em uma régua de 5 m. De cada árvore, entre 3-4 núcleos de madeira foram amostrados com uma broca de incremento (diâmetro interno de 15 mm) no DAP para estimar a idade da árvore e as taxas de incremento de diâmetro. Todos os indivíduos foram marcados e georreferenciados.

Análise de anéis de crescimento

Todas as amostras foram secas à temperatura do ar e fixadas em suportes de madeira. Em seguida elas foram polidas com lixa cada vez mais fina (grão de 60 a 2000), seus anéis de crescimento foram demarcados em um estereomicroscópio Leica® (amplificação de 10x a 40x) e digitalizados com resolução de 2400 dpi (EPSON Perfections V800 Photo Scanner) no formato ".tif". Os limites dos anéis de espécies do gênero *Aspidosperma* são distintos por linha de parênquima marginal (Fig. 2a, c e e) e os de *Handroanthus* por zona fibrosa (Fig. 2b, d e f), como descrito por Araújo et al., 2021.

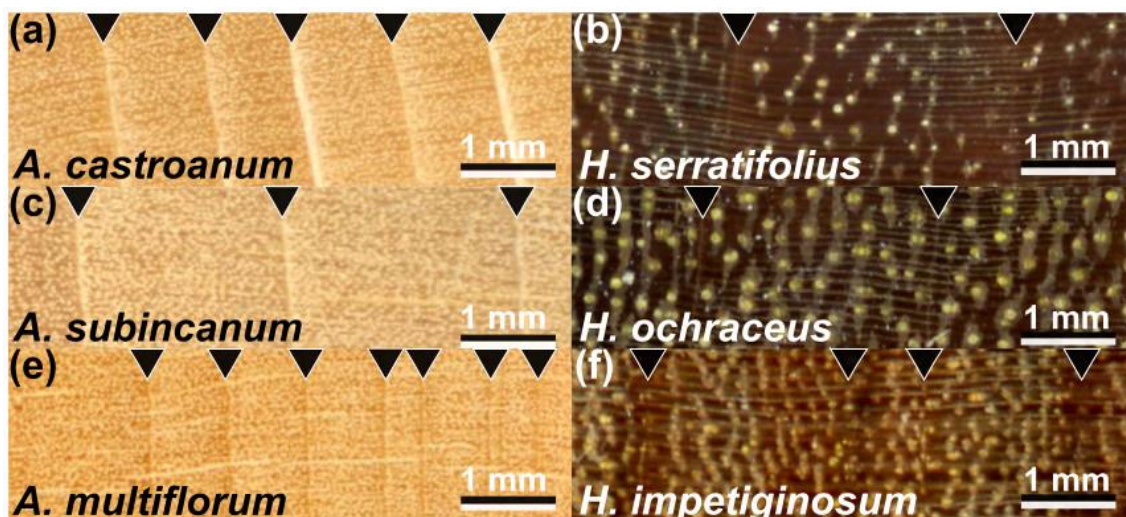


Figura 2: Imagens transversais macroscópicas da madeira das espécies congêneras 2×3 estudadas: 2 gêneros (*Aspidosperma* e *Handroanthus*) em três tipos de floresta: floresta perene; savana; floresta seca. Os limites verdadeiros do anel são indicados por triângulos pretos.

As larguras dos anéis foram medidas e cruzadas usando o software Coorecoder e CDendro (versão 9.4 para Windows; Cybis, 2020) com uma precisão de 0,01 mm. Foi realizado um controle estatístico de qualidade desta datação cruzada utilizando o software COFECHA (Holmes, 1983) para solucionar possíveis erros de marcação. Informações detalhadas podem ser encontradas em Aragão et al., 2021. Desconsideramos alguns raios (~10%) devido a crescimento anômalo (entre 6-8 raios por espécie, com até 3 árvores excluídas). As séries radiais sincronizadas dentro e entre indivíduos das populações ao longo do gradiente foram utilizadas para o cálculo de incremento radial anual e cumulativo.

Diâmetro de crescimento e cumulativo

Sobre os valores de crescimento acumulado, obtidos através dos anéis de crescimento, aplicamos uma correção pelo diâmetro mensurado em campo (10%) a fim de corrigir possíveis vieses amostrais de mensuração (diferenças no diâmetro provocadas pela casca). Em seguida, calculamos o diâmetro acumulado (cm) e de crescimento (cm/yr) por indivíduo de cada espécie/tipo florestal. Para identificar possíveis diferenças significativas de diâmetro acumulado e de crescimento entre as espécies congêneras ao longo do gradiente florestal, aplicamos o teste de Kruskal-Wallis ($p < 0.05$) seguido de teste Nemenyi ($p < 0.05$; distância de Tukey). Através do diâmetro acumulado, identificamos a idade em que cada espécie atinge o MLD de 15 cm estabelecido pela legislação brasileira, e as comparamos por meio de teste t e ANOVA seguida de teste Tukey.

Modelos de crescimento: conceito GOL

Através das taxas médias de incremento obtidas através dos anéis de crescimento, foram construídas curvas de crescimento de diâmetro cumulativo (Brienen et al., 2010; Brienen and Zuidema, 2006; Schöngart, 2008). O crescimento radial de cada indivíduo (média entre as 3-4 amostras radiais) foi corrigido pelo DAP mensurado em campo, aumentando ou diminuindo de acordo com as taxas de incremento ao longo do tempo. Indivíduos com mais de 5 anéis ausentes até a medula foram descartados desta etapa. Usando um modelo de regressão sigmoidal, ajustamos as curvas de diâmetro cumulativo individuais para uma relação média de tamanho-idade F1 (Schöngart, 2008). Também ajustamos a relação entre a altura da árvore e o DAP para todos os indivíduos por meio da F2 (Schöngart, 2008). Desta forma estimamos a altura das árvores ao longo do tempo substituindo seu DAP na relação idade-diâmetro pelo modelo de regressão diâmetro-altura (Schöngart, 2008).

$$F1: DBH = a / (1 + \left(\frac{b}{age}\right)^c)$$

$$F2: H = \frac{DBH \times d}{(DBH + e)}$$

onde H é a altura total da árvore (m), DAP é o diâmetro na altura do peito (cm), ano é a idade estimada da árvore e a, b, c, d e e são os parâmetros da equação obtidos durante o ajuste não linear.

Para estimar o crescimento de volume para cada idade das árvores das espécie estudadas utilizamos a F3 (Cannell, 1984).

$$F3: V_t = \pi (DBH_t / 2)^2 H_t f$$

Onde V_t é o volume na idade t; DBH_t é o DBH na idade t; H_t é a altura da árvore na idade t e f é o fator de forma (a relação entre o volume da árvore e o volume de um cilindro com o mesmo diâmetro e altura basal). Aqui usamos o fator de forma 0.8 de acordo com o observado para florestas sazonais estudadas (Pereira et al., 2021).

Através dos valores de crescimento acumulado (CG), altura e volume ao longo do tempo (t), calculamos a taxa de incremento de volume anual corrente (CAI) e a taxa de incremento de volume anual média (MAI) para cada idade da árvore através das equações F4 e F5 (Schöngart, 2008).

$$F4: CAI = CG_{(t+1)} - CG_t$$

$$F5: MAI = CG_t/t$$

Estimamos os diâmetros mínimos de corte (MLDs) e ciclos de corte (FCs) específicos para as espécies aplicando o conceito GOL com base no modelo de crescimento em volume (Schöngart, 2008). Através dele é possível estimar o período mais proveitoso para exploração madeireira, quando as idades de incremento de volume corrente máximo (CAI+) e médio (MAI+) se cruzam. De acordo Schöngart (2008), neste período a extração da madeira aproveita ao máximo o potencial de crescimento em volume de uma espécie. O FC é estimada pelo tempo médio que a espécie leva para passar por classes de 10 cm de diâmetro até atingir o MLD definido (Andrade et al., 2019).

Modelos de crescimento: projeções de ciclos de corte

Através do crescimento observado pelos anéis das árvores das seis espécies, simulamos trajetórias de crescimento para 2000 indivíduos/espécies/tipo florestal, por meio de reamostragem (Brienen and Zuidema, 2006). Em seguida, simulamos o crescimento em volume (m³) para estes mesmos indivíduos utilizando as equações alométricas F3 (Cannell, 1984) e as desenvolvidas por Sampaio & Silva (2005). Com base nestes valores calculamos ciclos de corte e recuperação de acordo com os MLDs e FCs previstos na legislação (Brasil, 2009) e estimados pelo método GOL (Schöngart, 2008). Utilizamos taxas de mortalidade (1.5%), intensidade de corte (100%) e de sobrevivência (((100-1.5)/100)^{MLD}) fixas para todas as espécies, onde apenas o MLD varia de acordo com o crescimento de cada espécie (Brienen and Zuidema, 2006).

Resultados

Idade e crescimento em diâmetro

Através da mensuração dos anéis de crescimento encontramos médias de idade que variaram entre 35-63 anos, sendo as populações de *A. castroanum* (mata perene) e *H. ochraceus* (savana) as mais longevas (71 e 77 anos, respectivamente) (Tab. 1). Já para o diâmetro médio das populações, observamos variações entre 10.6-19.1 cm, onde *A. subincanum* (savana) e *H. serratifolius* (mata perene) tiveram os maiores diâmetros médios dentre todas as espécies (Tab. 1). Dentre as espécies do gênero *Aspidosperma*, observamos que o diâmetro cumulativo de *A.*

subincanum (savana) foi significativamente maior que o de suas congêneres, que não diferem entre si ($p = 0.0014$ teste de Kruskal=Wallis; Fig. 3a). Esta diferença também foi observada sobre a idade das árvores de *A. subincanum* (savana), que foi significativamente menor em relação às suas congêneres ($p = 7e-04$ teste de Kruskal=Wallis; Fig. 3a). Já para as espécies do gênero *Handroanthus*, não observamos diferenças significativas no diâmetro cumulativo ou na idade dentre as congêneres (Fig. 3b).

Tabela 1: Número de árvores (raios), média de idade (máxima), diâmetro (máximo) e altura (máxima) de espécies congêneras 2×3 estudadas: 2 gêneros (*Aspidosperma* e *Handroanthus*) em três tipos de floresta: floresta perene; savana; floresta seca.

Espécies	Tipo florestal	# trees (radii)	Mean age (max)	Mean $\varnothing$ (max)	Mean height (max)
<i>A. castroanum</i>	perene	14 (52)	63 (71)	12.5 (19.7)	9.7 (15)
<i>A. subincanum</i>	savana	13 (51)	35 (68)	15.4 (34.4)	9.2 (14)
<i>A. multiflorum</i>	seca	18 (66)	46 (61)	10.6 (12.7)	10.2 (16)
<i>H. serratifolius</i>	perene	14 (49)	38 (48)	19.1 (27.2)	10.9 (17)
<i>H. ochraceus</i>	savana	20 (60)	46 (77)	15.9 (28.0)	12.3 (16)
<i>H. impetiginosus</i>	seca	21 (81)	47 (62)	14.6 (33.7)	10.2 (16)

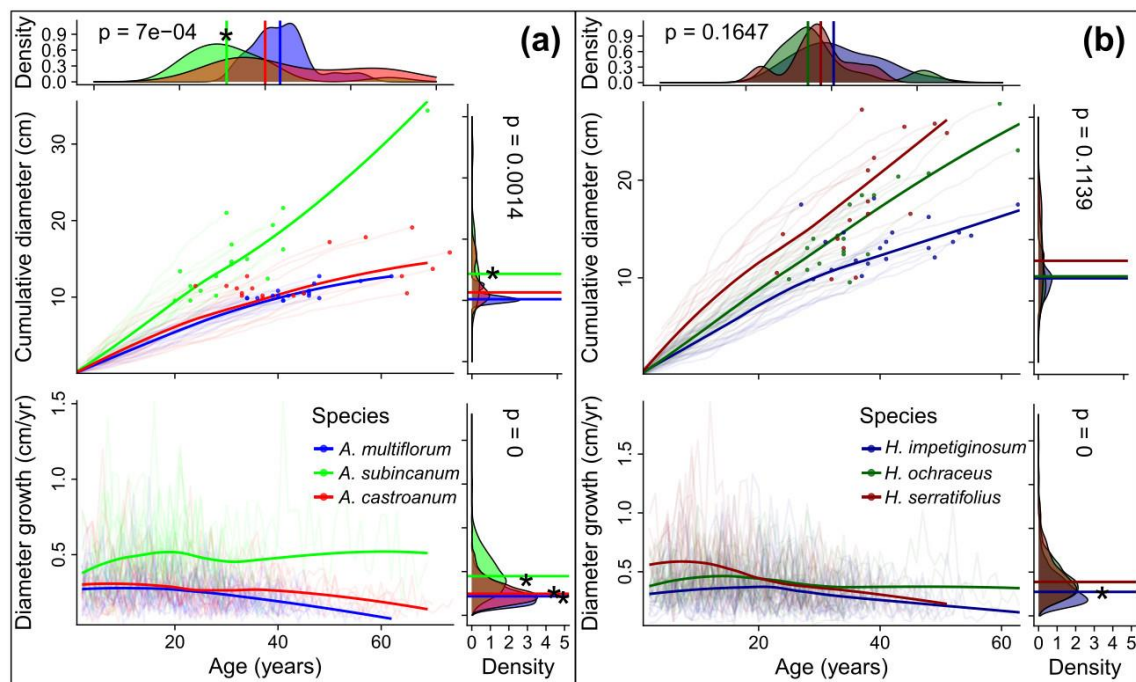


Figura 3: Relação diâmetro cumulativo-idade (cm) e diâmetro de crescimento-idade (cm/yr) de espécies congêneras 2×3 estudadas: 2 gêneros (*Aspidosperma* e *Handroanthus*) em três tipos de floresta: floresta perene; savana; floresta seca. * indicam diferença significativa a $p < 0.05$ por meio de teste Kruskal-Wallis seguido de teste Nemenyi.

Em relação ao diâmetro de crescimento, observamos diferenças significativas entre todas as espécies do gênero *Aspidosperma* ($p = 0$ teste de Kruskal=Wallis; Fig. 3a), onde os diâmetros maiores são observados em *A. subincanum* (savana) e os menores em *A. multiflorum* (mata seca) (Fig. 3a). Já para as espécies do gênero *Handroanthus*, apenas o diâmetro de

crescimento de *H. impetiginosum* (mata seca) diferiu de suas congêneres, sendo significativamente menor ($p = 0$ teste de Kruskal=Wallis; Fig. 3b). Entre todos os sítios, as espécies de matas secas foram as que apresentaram menor diâmetro cumulativo e de crescimento em relação às suas congêneres (Fig. 3). Embora essa diferença tenha se mostrado significativa apenas para o diâmetro de crescimento, as taxas de variação do diâmetro cumulativo acompanharam a mesma tendência (Fig. 3).

O MLD de 15 cm, definido pela legislação brasileira para as áreas estudadas, foi alcançado em idades diferentes pelas espécies ao longo do gradiente (Tab. 2), sendo que apenas a população de *A. multiflorum* (mata seca) não alcançou o MLD de 15 cm. Dentre as espécies de *Aspidosperma*, *A. subincanum* foi a que atingiu o MLD mais cedo com 30 ± 6 anos, diferindo significativamente de *A. castroanum* que atingiu mais tardiamente com 51 ± 12 anos ($p = 0.03$ teste t; Tab. 2). Já para as espécies de *Handroanthus*, *H. serratifolius* foi a mais rápida a atingir o MLD, com 23 ± 7 anos, diferindo significativamente de *H. ochraceus*, que foi a mais lenta, com 37 ± 11 anos ($p = 0.006$ teste ANOVA seguida de Tukey; Tab. 2). Estas comparações mostram estratégias de crescimento distintas, especialmente na mata perene, onde *A. castroanum* cresce lentamente e *H. serratifolius* cresce de forma acelerada (Tab. 2).

Tabela 3: Idade em que as espécies congêneras de *Aspidosperma* e *Handroanthus* distribuídas ao longo do gradiente florestal de floresta perene, savana e floresta seca alcançam o MLD (15 cm definido pela legislação). O MLD foi calculado sobre o diâmetro cumulativo observado através dos anéis de crescimento das espécies. São mostrados os valores médios e desvios padrão. Valores de $p < 0.05$ indicam diferenças significativas entre as espécies congêneres calculados através de teste t ou ANOVA seguida de teste Tukey.

Species	Age to MLD (mean $\pm$ sd)	<i>p</i>
<i>A. castroanum</i>	50.75 ± 11.76	0.03
<i>A. subincanum</i>	30.01 ± 6.45	
<i>A. multiflorum</i>	n.s.	
<i>H. serratifolius</i>	23.21 ± 7.46	0.006
<i>H. ochraceus</i>	37.44 ± 10.94	
<i>H. impetiginosus</i>	32.6 ± 12.34	

Modelos de crescimento: conceito GOL

Os parâmetros estimados para relação de idade e diâmetro, bem como para relação diâmetro-altura se encontram na Tabela 2, e serviram de base para as F1 e F2, respectivamente. As curvas de crescimento ajustadas através dos parâmetros diâmetro-idade explicaram ente 73

e 95% da variação dos dados, enquanto para os parâmetros de diâmetro-altura entre 67 e 92% da variação foi explicada (Tab. 3). Dentre as espécies de *Aspidosperma*, *A. multiflorum* (mata seca) foi a que apresentou maior explicação da variação em idade-diâmetro e diâmetro-altura pelas curvas ajustadas (Tab. 3). Já para as espécies de *Handroanthus*, *H. ochraceus* (savana) apresentou maior explicação da variação em idade-diâmetro e *H. serrarifolius* (mata perene) em diâmetro-altura pelas curvas ajustadas (Tab. 3).

Tabela 3: Parâmetros de idade-diâmetro e diâmetro-altura calculados a partir regressões não lineares (nls) para espécies congêneras 2×3 estudadas: 2 gêneros (*Aspidosperma* e *Handroanthus*) em três tipos de floresta: floresta perene; savana; floresta seca. R^2 (coeficiente de determinação) indicam a variação explicada por cada conjunto de parâmetros. Todos os valores de R^2 tem $p < 0.05$.

Age-DBH parameters				
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	R^2
<i>A. castroanum</i>	25.17	57.46	1.17	0.79
<i>A. subincanum</i>	44.42	60.34	1.24	0.88
<i>A. multiflorum</i>	23.07	50.67	1.25	0.95
<i>H. serratifolius</i>	36.55	30.96	1.24	0.73
<i>H. ochraceus</i>	32.98	43.92	1.33	0.87
<i>H. impetiginosus</i>	27.21	46.45	1.22	0.83
DBH-height parameters				
	<i>d</i>	<i>e</i>		R^2
<i>A. castroanum</i>	30.39	28.65		0.72
<i>A. subincanum</i>	39.33	48.48		0.81
<i>A. multiflorum</i>	36.34	28.87		0.81
<i>H. serratifolius</i>	51.53	67.54		0.92
<i>H. ochraceus</i>	24.89	16.37		0.67
<i>H. impetiginosus</i>	26.95	23.02		0.77

Através do diâmetro acumulado e crescimento em altura estimamos o crescimento de volume para cada idade da árvore aplicando modelo alométrico F3. As espécies alcançaram incremento máximo de volume atual (CAI+) em idades estimadas distintas que variaram entre 33 (*H. serratifolius*) e 61 anos (*A. subincanum*), com incrementos de volume máximo de 12.916 e 10.534 $\text{dm}^3 \text{ano}^{-1}$, respectivamente (Fig. 4 e Tab. 4). Dentre as espécies de *Aspidosperma*, *A. subincanum* (savana) foi a que teve maior CAI+ (10.534 $\text{dm}^3 \text{ano}^{-1}$), enquanto *A. castroanum* (mata perene) apresentou o menor CAI+ (2.594 $\text{dm}^3 \text{ano}^{-1}$) (Fig. 4 e Tab. 4). Dentre as congêneres de *Handroanthus*, *H. serratifolius* (mata perene) apresentou maior CAI+ (12.916 $\text{dm}^3 \text{ano}^{-1}$), enquanto *H. impetiginosum* (mata seca) teve o menor CAI+ (4.030 $\text{dm}^3 \text{ano}^{-1}$) (Fig. 4 e Tab. 4). O diâmetro correspondente na idade estimada de CAI+, definida como MLD, foi superior ao padrão brasileiro (15 cm) em metade das espécies (*A. subincanum*-savana; *H. serratifolius*-mata perene; *H. ochraceus*-savana), enquanto o restante foi inferior (*A. castroanum*-mata perene; *A. multiflorum*-mata seca; *H. impetiginosum*-mata seca) (ver Fig. 4 e Tab. 4). As espécies com MLD superior ao estabelecido pela legislação brasileira (15 cm) são aquelas de crescimento mais rápido e chegam mais cedo ao MLD (45.7 ± 14 anos), as demais apresentam crescimento lento e alcançam o MLD (51.3 ± 6 anos) tardiamente (Fig. 5 e Tab. 4).

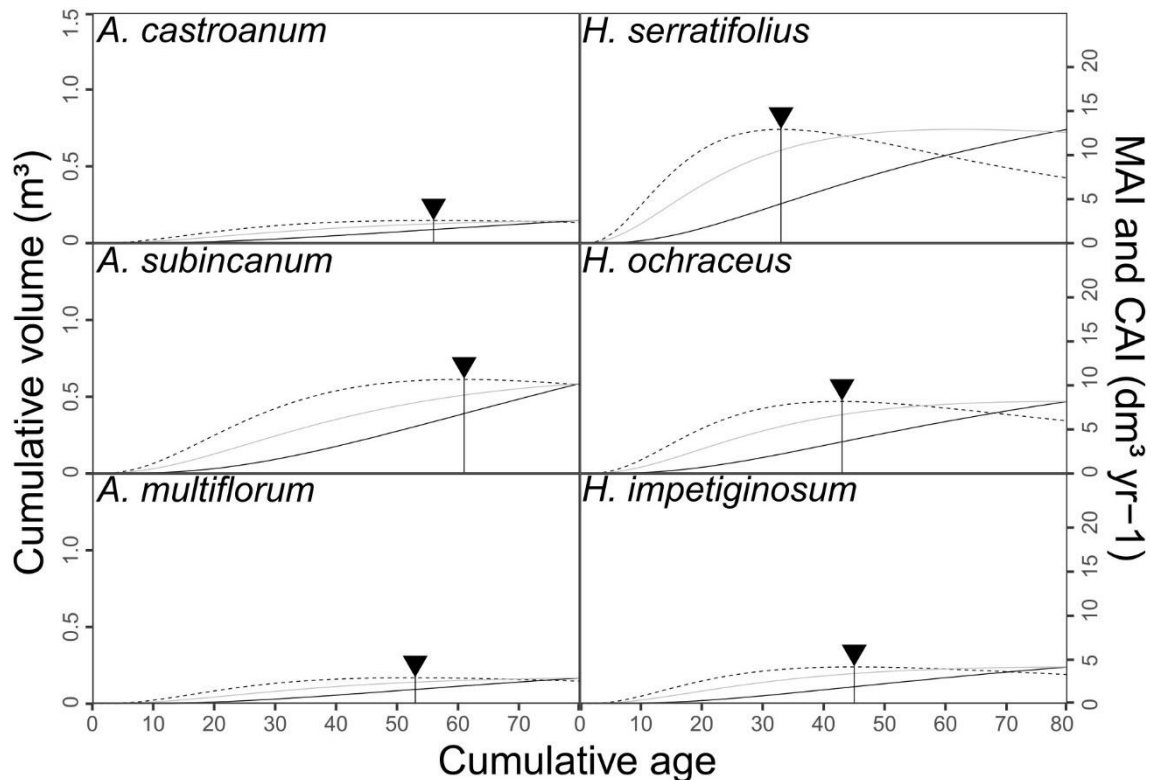


Figura 4: Modelo de crescimento em volume (linha preta preenchida) e estimativa de taxas de incremento em volume anual corrente (CAI-linha preta tracejada) e média (MAI-linha cinza preenchida) para espécies congêneras 2 × 3 estudadas: 2 gêneros (*Aspidosperma* e *Handroanthus*) em três tipos de floresta: floresta perene; savana; floresta seca. Triângulos e linhas verticais pretas indicam idades de incremento de volume corrente máximo (CAI+).

Tabela 4: Idade estimada no incremento máximo corrente em volume (CAI+) e o correspondente diâmetro mínimo de corte (MLD), ciclo de corte (FC) e volume de árvore em MLD para espécies congêneras 2 × 3 estudadas: 2 gêneros (*Aspidosperma* e *Handroanthus*) em três tipos de floresta: floresta perene; savana; floresta seca. São mostrados também o volume no MLD definido por modelagem de crescimento (MLD est m³) e no MLD definido pela legislação brasileira em vigor (MLD law m³).

	Species		
	<i>H. serratifolius</i>	<i>H. ochraceus</i>	<i>H. impetiginosus</i>
MLD (cm)	19.000	16.259	13.343
MLD (year)	33	43	45
CAI+ (dcm³ year -1)	12.916	8.058	4.030
FC	17.369	26.447	33.725
MLD est (m³)	0.086	0.022	0.007
MLD law (m³)	0.049	0.018	0.010
	<i>A. castroanum</i>	<i>A. subincanum</i>	<i>A. multiflorum</i>
MLD (cm)	12.397	22.361	11.861
MLD (year)	56	61	53
CAI+(dcm³ year -1)	2.529	10.534	2.911
FC	45.173	27.280	44.685
MLD est (m³)	0.003	0.041	0.002
MLD law (m³)	0.005	0.014	0.005

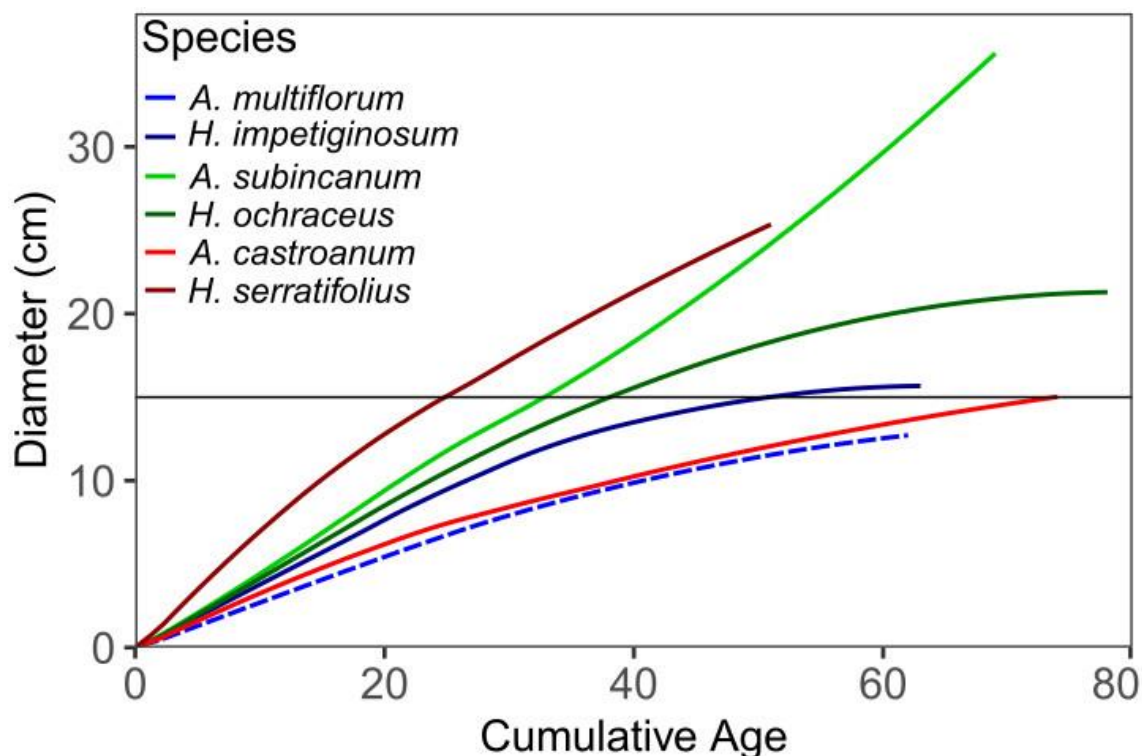


Figura 5: Curvas de crescimento do diâmetro cumulativo médio para espécies congenéricas 2 × 3 estudadas: 2 gêneros (*Aspidosperma* e *Handroanthus*) em três tipos de floresta: floresta perene; savana; floresta seca. A linha horizontal preta representa o limite de corte de diâmetro de 15 cm estabelecido pela legislação vigente. Linha tracejada indica que o limite de corte não foi atingido.

De forma similar ao MLD, o FC diferiu entre as espécies estudadas ao longo do gradiente, variando entre 17.37 e 45.17 anos (Tab. 4). Para as espécies de *Aspidosperma*, a de crescimento mais rápido (ver Fig. 3 e 5), *A. subincanum* (savana), foi a que apresentou o FC mais curto (27.28 anos; Tab. 4), enquanto *A. castroanum* (mata perene) e *A. multiflorum* (mata seca), de crescimento lento (ver Fig. 3 e 5), apresentaram FCs mais longos (45.17 e 44.69 anos, respectivamente; Tab. 4). Já para as congêneres de *Handroanthus*, houve uma variação gradativa do FC em relação ao gradiente de vegetação (mata perene-savana-mata seca). O FC aumentou em paralelo ao aumento da aridez da vegetação, com ciclos mais curtos para espécie de mata perene (17.37 anos em *H. serratifolius*) e mais longos para a espécie de mata seca (33.73 anos em *H. impetiginosum*) (ver Tab. 4). Comparando o volume de madeira disponível para o MLD definido pela legislação (15 cm) e por modelagem de crescimento (GOL), observamos um aumento entre 20 e 200% dos valores modelados para as espécies de crescimento rápido em relação ao MLD padrão (Fig. 5 e Tab. 4). Já para as espécies de crescimento lento, observamos uma queda entre 33 e 49% dos valores modelados em relação ao MLD padrão (Fig. 5 e Tab. 4). *A. subincanum* (savana) apresentou o maior aumento do MLD

estimado em relação ao padrão (200%), enquanto *A. multiflorum* (mata seca) apresentou maior queda (49%) (Tab. 4).

Modelos de crescimento: projeções de ciclos de corte

Através das simulações de trajetórias de crescimento por reamostragem observamos que a média de variação no diâmetro simulado (Fig. 6 linha preta tracejada) e observado (Fig. 6 linha vermelha tracejada) foi similar em todas as espécies, permitindo as projeções de ciclo de corte. Tais projeções, executadas para duas equações alométricas de volume, indicaram diferenças no rendimento em volume de madeira das espécies ao longo do gradiente, bem como entre o previsto pela legislação e modelado pelo conceito GOL (Tab. 5). Apenas *A. multiflorum* (mata seca) não apresentou diâmetro mínimo para as projeções de ciclos de corte, de acordo com a legislação brasileira. Dentre as demais espécies, *A. castroanum* (mata perene) foi a que apresentou melhor rendimento após dois ciclos de corte (entre 64 e 69% pela lei; entre 66 e 81% modelado pelo conceito GOL; ver Tab. 5), enquanto *H. impetiginosum* (mata seca) apresentou o pior rendimento (entre 10 e 11% pela lei; entre 13 e 14% modelado pelo conceito GOL; ver Tab. 5). Os parâmetros estimados pelo conceito GOL melhoraram o rendimento (após dois ciclos de corte) em três espécies, duas com crescimento lento (*A. castroanum*-mata perene; *H. impetiginosum*-mata seca; Fig. 5 e Tab. 5) e uma de crescimento mais rápido (*H. ochraceus*-savana; Fig. 5 e Tab. 5) em relação às demais. Apesar da melhora de rendimento destas espécies, apenas *A. castroanum* (mata perene) apresenta a possibilidade de manejo sustentado de acordo com suas características de crescimento (Tab. 5).

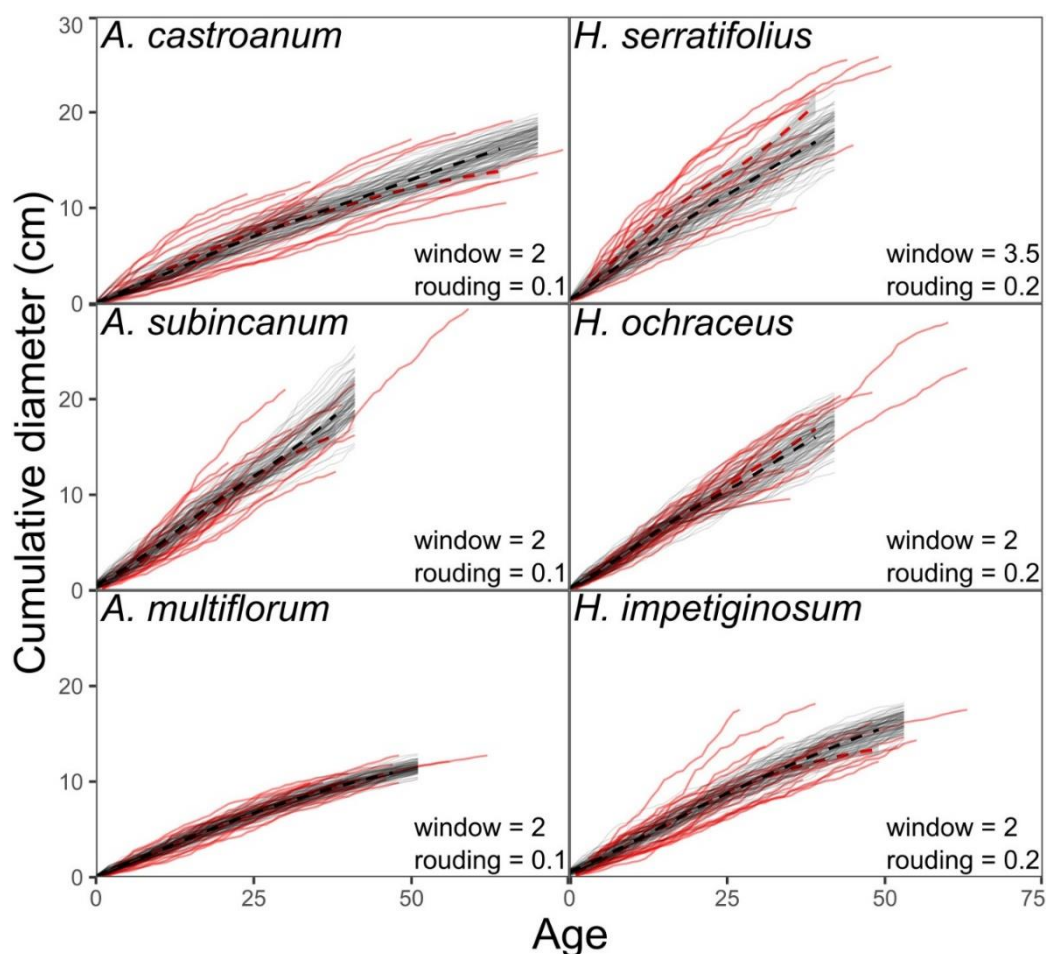


Figura 6: Trajetórias de crescimento real (linhas vermelhas preenchidas) e simulada (linhas cinzas preenchidas) de espécies congêneras de *Aspidosperma* e *Handroanthus* distribuídas ao longo do gradiente florestal de floresta perene, savana e floresta seca. Linhas pretas tracejadas indicam média de variação do diâmetro simulado e linhas vermelhas tracejadas indicam média de variação do diâmetro observado. window indica o diâmetro da janela de onde os dados simulados foram obtidos. rounding indica etapas de incremento de diâmetro pelas quais as taxas de crescimento foram atribuídas às classes.

Tabela 5: Porcentagem de rendimento do volume de madeira de espécies congêneras de *Aspidosperma* e *Handroanthus* distribuídas ao longo do gradiente florestal de floresta perene, savana e floresta seca após dois ciclos de corte. O volume de madeira foi calculado através de duas fórmulas: a de Cannell (1984) e a de Sampaio (2005). Os critérios utilizados foram encontrados na legislação brasileira vigente (law) e modelados para cada espécie (GOL). Valores em negrito indicam que os critérios modelados aumentam o rendimento em volume de madeira em relação aos critérios previstos em lei.

Species	criteria	Wood volume yield (%)	
		Cannell (1984) vol. form.	Sampaio (2005) vol. form.
<i>A. castroanum</i>	law	63.79	69.47
	GOL	65.95	81.26
<i>A. subincanum</i>	law	16.46	17.60
	GOL	7.34	7.90
<i>A. multiflorum</i>	law	n.s.	n.s.
	GOL	n.s.	n.s.
<i>H. serratifolius</i>	law	28.78	24.89
	GOL	19.41	19.60
<i>H. ochraceus</i>	law	25.82	21.28
	GOL	29.98	27.65
<i>H. impetiginosum</i>	law	10.95	10.08
	GOL	13.74	12.82

Discussão

Esta é uma das primeiras quantificações e comparações do crescimento ao longo do tempo de espécies arbóreas congêneras (*Aspidosperma* e *Handroanthus*) distribuídas ao longo de um gradiente florestal tropical sazonalmente seco. Aqui nós encontramos diferenças significativas entre o crescimento, ciclos de corte e manejo modelado (pelo conceito GOL) e definido por lei para as espécies ao longo do gradiente vegetação. As espécies de matas secas foram as que apresentaram menor crescimento em relação as suas congêneras de outros tipos florestais. Apenas *A. castroanum* (mata perene) apresentou rendimento satisfatório após dois ciclos de corte estabelecidos por lei (~69%), que pode ser melhorado aplicando o conceito GOL (~81%). Para as demais espécies, o rendimento após ciclos de corte foi inferior a 30%, indicando que apenas o manejo, seja ele baseado na legislação ou em modelagem de crescimento, não é suficiente para a produção sustentável de lenho em florestas sazonalmente secas.

Variações em idade e crescimento

Em regiões tropicais, a descoberta de mais espécies com potencial para a dendrocronologia e o recente aumento no número de estudos com anéis de crescimento tem ampliado as possibilidades de compreensão da dinâmica florestal (Aragão et al., 2019; Babst et al., 2017; Brien et al., 2016; Nogueira Jr et al., 2017; Pompa-García and Camarero, 2020; Schöngart et al., 2017). No entanto, a grande diversidade de tipos florestais e de espécies tropicais com elevado turnover dificultam a compreensão do crescimento florestal, especialmente em matas sazonalmente secas (Banda-R et al., 2016; Dexter et al., 2018). O estudo em gradientes florestais têm sido uma alternativa para entender a variação do crescimento nos diversos tipos de florestas tropicais, seja através dos anéis de crescimento de populações de uma espécie (Godoy-Veiga et al., 2021; Ligot et al., 2019; López et al., 2019; Rosa et al., 2017) ou de espécies congêneres (Locosselli et al., 2017). Além das variações de crescimento ao longo do tempo, este tipo de estudo permite identificar a sensibilidade de uma espécie ou tipo florestal às condições ambientais locais (Godoy-Veiga et al., 2021; López et al., 2019). Informações como estas são fundamentais para compreender os impulsionadores ambientais de crescimento e ainda são escassas para florestas sazonalmente secas (Frank et al., 2015; Pennington et al., 2018).

Aqui identificamos diferenças no crescimento entre espécies congêneres, assim como observado em estudos semelhantes (Locosselli et al., 2017), ou em pesquisas sobre a mesma espécie em tipos florestais distintos (Godoy-Veiga et al., 2021; Ligot et al., 2019; Rosa et al., 2017). Embora o estudo tenha sido realizado em áreas protegidas, a pouca idade das espécies (inferior a 80 anos) indica que o gradiente florestal sofreu exploração recentemente, como descrito nos levantamentos sobre florestas sazonalmente secas (Pennington et al., 2018; Zalles et al., 2021). Este tipo de pressão é comum nas florestas sazonais brasileiras (Andrade et al., 2017; Tabarelli et al., 2017) e torna ações de manejo e recuperação florestal cada vez mais necessárias (Bastin et al., 2019). Observamos também que a idade e taxas de crescimento variaram dentre as espécies ao longo do gradiente florestal (similar ao observado por (Brien et al., 2016), refletindo a diversidade de estratégias adotadas para sobreviver e coexistir em florestas tropicais secas (García-Cervigón et al., 2020).

Entre as congêneres de *Aspidosperma*, observamos estratégias de crescimento similares, à exceção de *A. subincanum*, que apresentou diâmetro cumulativo e de crescimento significativamente superior ao de suas congêneres (Fig. 3a). Essas diferenças podem estar

associadas a características edafoclimáticas locais que favorecem o crescimento, como a disponibilidade de nutrientes ou de água no solo (Ligot et al., 2019; Rosa et al., 2017). Na savana onde *A. subincanum* ocorre, os solos eram sedimentares (Santos et al., 2011, 2018; Soil Survey Staff, 2014) e com a presença de aquíferos subterrâneos (Andrade et al., 2017; Matos and Felfili, 2010) que, provavelmente, são a causa desta diferença no crescimento. Além disto, as temperaturas elevadas (entre 25 e 28°C) ao longo de todo o ano, a média anual de 1350 mm de precipitação e disponibilidade de luz (característico deste tipo de ambiente) (Andrade et al., 2017; Matos and Felfili, 2010), também são possíveis explicações do crescimento elevado (Toledo et al., 2011).

Já entre as congêneres de *Handroanthus*, apesar do diâmetro cumulativo não diferir significativamente, observamos que o diâmetro de crescimento das espécies reduz à medida que a disponibilidade hídrica diminui ao longo gradiente florestal (Fig. 3b). Tanto para *Handroanthus*, quanto para *Aspidosperma*, as limitações de crescimento causadas pelo gradiente foram observadas nas espécies do local mais seco (mata seca; Fig. 3). Em matas secas, a heterogeneidade espacial na disponibilidade hídrica é um dos principais fatores que influenciam o crescimento ao longo do tempo e que as diferenciam das demais florestas tropicais (Brienen et al., 2010). De acordo com previsões futuras, esta variabilidade hídrica aumentará nas florestas secas (Asmerom et al., 2020), tornando-as cada vez mais vulneráveis aos efeitos negativos provocados pelas mudanças climáticas (Brodribb, 2020). À medida que a aridez aumenta, funções fotossintéticas e interações positivas (e.g.: micorrizas) são perdidas, diminuindo o fitness da vegetação e, conseqüentemente, seu crescimento (Berdugo et al., 2020). Tais oscilações podem promover a redução na produtividade, no sequestro de carbono (Ahlström et al., 2015; Frank et al., 2015) e precisam ser incorporadas à medidas mitigatórias às mudanças no clima e de manejo das matas secas (Siyum, 2020).

Em nosso trabalho, identificamos também diferenças significativas no momento em que as espécies de *Aspidosperma* e *Handroanthus* atingem o MLD (15 cm) ao longo do gradiente (Fig. 5; Tab. 3). Embora a diferença que observamos possa ter influência das características florestais locais (Rosa et al., 2017), identificamos estratégias de crescimento distintas entre populações de um mesmo tipo florestal. *A. castroanum* (crescimento lento) e *H. serratifolius* (crescimento rápido), por exemplo, estão sob as mesmas condições ambientais, porém apresentam estratégias de crescimento distintas (Fig. 5; Tab. 3). Neste caso, o ritmo de crescimento das espécies pode estar associado a características genéticas ou adaptativas responsáveis pelo aproveitamento dos recursos (Brienen et al., 2016; Rozendaal et al., 2010).

Estas flutuações no MLD também acontecem dentro de populações de uma mesma espécie, com diferenças até maiores que as interespecíficas, de acordo com sua heterogeneidade (Andrade et al., 2019; Rozendaal et al., 2010). Variações no MLD são descritas para inúmeras florestas tropicais do Brasil, porém, para as florestas sazonais do nordeste do país estes limites ainda são desconhecidos (Rosa et al., 2017; Schöngart et al., 2017). Compreender os diferentes limites do manejo e aplicá-los adequadamente às matas sazonais do nordeste brasileiro é uma demanda urgente que pode fomentar sua manutenção futura (Albuquerque et al., 2017).

Modelos de crescimento e os parâmetros legais

O estudo de anéis de crescimento das árvores tem sido utilizado para melhorar as práticas de manejo das florestas tropicais em todo o mundo (Andrade et al., 2019; Brien et al., 2010; Brien et al., 2006; Groenendijk et al., 2017; Ligot et al., 2019; Pinto and Schöngart, 2020; Rosa et al., 2017; Rozendaal et al., 2010; Schöngart, 2008; Schöngart et al., 2017; Worbes and Schöngart, 2019). No entanto, a disponibilidade de recursos e pressões ambientais variam entre os diversos tipos florestais, tornando o crescimento das espécies e, seu respectivo manejo, dependente deles (Brien et al., 2010). Neste sentido, entender como o crescimento de espécies tropicais varia ao longo de tipos florestais distintos é fundamental para elaboração e escolha de práticas de manejo adequadas à realidade de cada espécie (Rosa et al., 2017; Schöngart et al., 2017). Além disto, também é possível identificar as estratégias de crescimento e ajustar os modelos de crescimento de acordo com as pressões socioambientais locais (De Ridder et al., 2013; Ligot et al., 2019).

Aqui nós aplicamos o conceito GOL (Schöngart, 2008) para estimar o MLD da idade em que as espécies atingem o maior incremento de volume corrente máximo (CAI+) e seus respectivos ciclos de corte (FC). Em geral, os limites para o manejo florestal (como o MLD) são definidos através de padrões de comércio madeireiro ou leis estaduais que não representam a ecologia das espécies arbóreas tropicais (De Ridder et al., 2013). O conceito GOL, em contrapartida, leva em consideração as variações de crescimento, observadas através dos anéis das árvores, para definir o momento ideal para a extração madeireira (Schöngart, 2008). Os anéis de crescimento registram as variações ambientais locais e por espécie, tornando o cálculo de MLD através do conceito GOL ajustado as diferentes pressões ambientais enfrentadas por tipos florestais distintos (Rosa et al., 2017). Esta metodologia tem sido utilizada em florestas tropicais, especialmente na floresta amazônica, e tem contribuído para o melhoramento do

manejo de espécies de interesse comercial (Andrade et al., 2019; Miranda et al., 2018; Pinto and Schöngart, 2020; Schöngart, 2008; Worbes and Schöngart, 2019). No entanto, outros tipos florestais brasileiros ainda são pouco estudados (Rosa et al., 2017; Schöngart et al., 2017), mesmo apresentando alto potencial dendroecológico para aplicação deste conceito (Aragão et al., 2019; Nogueira Jr et al., 2017; Schöngart et al., 2017).

Entender esta diversidade de estratégias de crescimento pode melhorar o cálculo de extração de madeira (MLD) e otimizar o rendimento das espécies exploradas (Andrade et al., 2019; Pinto and Schöngart, 2020; Rosa et al., 2017; Schöngart, 2008; Schöngart et al., 2017; Worbes and Schöngart, 2019). Outro fator importante é a definição de ciclos de corte (FC), que precisam respeitar o processo de recuperação florestal a fim de possibilitar a extração sustentável de madeira (Schöngart, 2010). Assim como o MLD, os FC ao longo das florestas tropicais têm alta variabilidade e a legislação que os regulamentam estão distantes de contemplar os aspectos ecológicos de crescimento das florestas (Schöngart et al., 2017). Nossos resultados mostraram que os MLDs projetados para as espécies de *Aspidosperma* (11.9-22.4 cm) e *Handroanthus* (13.3-19 cm) variam bastante em relação ao definido pela legislação (entre -49% e 200%). Enquanto os FCs estimados foram de 2 a 30 anos maiores do que aqueles estabelecidos por lei. Estes resultados reiteram as diferentes estratégias de crescimento nas matas sazonais (García-Cervigón et al., 2020), bem como apontam as limitações de manejo florestal baseado no MLD e FC definidos por lei (Schöngart et al., 2017).

À medida que os MLD e FC estimados por espécie são aplicados a árvores comerciais, aumenta a possibilidade de extração duradoura de madeira em regimes de alta produtividade (vol. m³) por ciclo de corte (Andrade et al., 2019). É possível ainda, projetar limites de extração através de simulações baseadas nos valores estimados de MLD e FC a fim de otimizar a produção de madeira (Groenendijk et al., 2017). No entanto, tal produtividade (vol. m³) pode sofrer perturbações causadas pelo processo de extração e reduzir após alguns FC (Keller et al., 2007). A intensidade da exploração pode causar alterações na cobertura do dossel florestal, na regeneração das plantas e na intensidade de ocorrência de espécies ruderais (Tálamo et al., 2020). Tais fatores já apresentam problemas para recuperação florestal em experimentos de manejo por ciclos de corte programado (Castro et al., 2021). Dentre as dificuldades enfrentadas estão a substituição das espécies de interesse econômico ou a redução de sua produtividade após alguns ciclos de corte (Castro et al., 2021). Caso os MLD e FC não garantam uma regeneração florestal capaz de repor o volume de madeira extraído dentro do ciclo de corte estimado, estes não podem ser considerados sustentáveis (Schöngart, 2010). Projeções de

rendimento após ciclos de corte de madeira podem testar este processo de regeneração e identificar se parâmetros estimados são sustentáveis (Brienen and Zuidema, 2006).

As projeções de corte: a diferença entre parâmetro e tipos florestais

A utilização de projeções de rendimento de madeira baseado em anéis de crescimento é uma ferramenta importante para o manejo florestal, capaz de reduzir vieses amostrais comuns a outros tipos de dados, como os de parcelas permanentes (Rozendaal et al., 2010). Além disto, esta análise permite testar parâmetros viáveis para o manejo florestal, projetando ciclos de corte e produtividade futura que levem em consideração a estrutura populacional da vegetação (Brienen and Zuidema, 2006; De Ridder et al., 2013). No caso de tipos florestais distintos, as projeções auxiliam a compreender os limites de produção de acordo com as características florestais de cada local (Brienen et al., 2010). Este método têm sido aplicado em florestas tropicais da África (Groenendijk et al., 2017) e da América do Latina (Brienen et al., 2010; Brienen and Zuidema, 2006; Rozendaal et al., 2010), porém não há registro para florestas sazonais brasileiras.

Aqui encontramos que as espécies congêneres de *Aspidosperma* e *Handroanthus* de matas sazonais do nordeste brasileiro apresentam rendimentos distintos após ciclos de corte programados (Fig. 6 e Tab. 5). Apenas *A. castroanum* (mata perene) apresentou rendimento ~70 % após dois ciclos de corte (Tab. 5), enquanto as demais espécies não atenderam aos princípios de sustentabilidade para o manejo florestal (Schöngart, 2010). Resultados similares foram observados para o manejo na floresta amazônica, onde ciclos de corte de ~32 anos não foram suficientes para recuperar o volume de madeira extraído inicialmente (Castro et al., 2021). Nestes casos, características relacionadas à velocidade do crescimento podem interferir nos ciclos de corte e modular a produção de madeira de acordo com a estrutura populacional das espécies manejadas (Rozendaal et al., 2010). Além disto, os tipos florestais distintos e variações locais no crescimento das espécies podem aumentar a variabilidade dos limites de corte (Ligot et al., 2019; Rosa et al., 2017). Esta variabilidade deve ser levada em consideração no cálculo dos limites de manejo e nas projeções de rendimento após o corte a fim de garantir a sustentabilidade em florestas com características distintas (Brienen et al., 2010; De Ridder et al., 2013).

Para comparar os limites de exploração ao longo das matas sazonais do nordeste brasileiro, projetamos ciclos de corte para as espécies congêneres de *Aspidosperma* e

Handroanthus através dos limites definidos pela legislação e pelo conceito GOL (Fig. 6 e Tab. 5). Observamos aumento no rendimento em volume de madeira em metade das espécies após dois ciclos de corte quando aplicados os parâmetros estimados pelo conceito GOL (Tab. 5). Estas diferenças podem estar associadas à velocidade de crescimento das espécies (Rozendaal et al., 2010) ou a limitações ambientais locais que interferem nos limites de exploração (Rosa et al., 2017). No entanto, apenas em *A. castroanum* (mata perene) a melhora no rendimento foi próxima ao considerável sustentável (~80%). Neste sentido, nossos resultados diferem de outras pesquisas onde os limites calculados pelo conceito GOL aprimoraram aqueles definidos pela legislação (Andrade et al., 2019; Miranda et al., 2018; Pinto and Schöngart, 2020; Schöngart, 2008; Worbes and Schöngart, 2019). Em casos como estes, reduzir a intensidade do manejo e aproveitar características individuais de crescimento dentro da população (e.g.: crescimento rápido) podem auxiliar na busca pelo manejo sustentável (De Ridder et al., 2013). Além disto, é importante integrar limitações locais de crescimento (características ambientais) aos limites de exploração das espécies a fim de elaborar um manejo por tipo florestal que garanta a sustentabilidade ao longo de gradientes ambientais (Brienen et al., 2010; De Ridder et al., 2013).

Conclusões

As florestas tropicais sazonais possuem um papel fundamental no balanço global de C e estão ameaçadas pelo avanço da degradação florestal (Piao et al., 2020; Zalles et al., 2021). Para reduzir os impactos da exploração, o manejo sustentável destas matas é fundamental. Quando realizado corretamente, o manejo florestal é capaz de aumentar o rendimento do recurso madeireiro, permitindo que a vegetação se reestabeleça após ciclos de corte (Schöngart, 2010). Para isto, são necessárias práticas de manejo que levem em consideração as taxas de crescimento das espécies e as pressões ambientais enfrentadas pelos diferentes tipos florestais (De Ridder et al., 2013; Rozendaal et al., 2010). Este estudo fornece parâmetros que definem limites para a extração de madeira em tipos florestais distintos ao longo de um gradiente de florestas sazonais brasileiras não estudadas. Os limites de extração baseado nos anéis de crescimento de espécies congêneres de *Aspidosperma* e *Handroanthus* se mostraram distintos ao longo do gradiente florestal. Esta distinção ocorreu de acordo com a velocidade no crescimento ou a depender do tipo florestal. A aplicação do conceito GOL gerou parâmetros que melhoraram o rendimento da extração de madeira de metade das espécies, se comparado

ao que é estabelecido por lei. No entanto, apenas *A. castroanum* teve melhora no rendimento próximo ao considerável sustentável (~80%), enquanto as demais espécies apresentaram baixo rendimento (entre 10% e 30%).

A variabilidade no crescimento e as pressões socioambientais que as florestas sazonais brasileiras enfrentam tornam seu manejo uma tarefa delicada (Albuquerque et al., 2017). Observamos esta variação na quantificação de parâmetros para a extração e nas trajetórias de crescimento simuladas para compreensão do rendimento após os ciclos de corte. As espécies de matas secas foram aquelas que tiveram as menores taxas crescimento e, conseqüentemente, as que precisam de mais tempo para se reestabelecer. Observamos que os parâmetros legais para extração de madeira não garantem o manejo sustentável para as espécies de nenhum tipo florestal sazonal estudado. O ciclo de corte definidos por lei e pelo conceito GOL clássico são insuficientes para recuperação florestal. Diante disto, sugerimos reduzir a intensidade do manejo, selecionar populações com diferentes taxas de crescimento e elaborar um plano de manejo por tipo florestal que garanta a sustentabilidade ao longo de gradientes ambientais (Brienen et al., 2010; De Ridder et al., 2013). As próximas pesquisas ao longo de gradientes deverão investigar os limites de mudanças entre as classes diamétricas por tipo florestal e incorporar aos modelos estimadores de parâmetro (e.g.: GOL) para melhorar os limites de extração. Práticas como estas são fundamentais para manejo florestal sustentável e podem garantir a manutenção futura das florestas sazonais.

Agradecimentos

Agradecemos aos gestores das unidades de conservação e aos guias locais pelo apoio logístico em campo, especialmente José e Mauro. Agradecemos também aos amigos e colegas do Laboratório de Dendroecologia e Biologia da Madeira da Universidade Estadual de Campinas, UNICAMP, Campinas-SP, Brasil. Agradecemos à Prof^a Francisca Soares de Araújo do Departamento de Biologia da Universidade Federal do Ceará em Fortaleza, Brasil, por nos receber, pela grande ajuda na decisão dos locais de campo e pelo apoio logístico da coleta de amostras por seu projeto (CNPQ/ICMBIO/FAPs 18/2017 - Linha 1 - Caatinga CNPq nº 421350/2017-2). Agradecemos também o apoio logístico e acesso ao laboratório concedidos a nós pelo Prof. Mario Tommasiello Filho da Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, ESALQ-USP, Piracicaba-SP, Brasil. Este estudo foi financiado por uma Bolsa Jovem Pesquisador da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) (Processo

Número 2018/01847-0) concedida ao PG. JRVA recebeu bolsas de doutorado da FAPESP (Processo nº 2018/24514-7) e da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (Fundação CAPES; Processo nº 88882.329278/2019-01). Este trabalho foi realizado com o apoio da CAPES - Código de Financiamento 001.

Referências

- Ahlström, A., Xia, J., Arneth, A., Luo, Y., Smith, B., 2015. Corrigendum: Importance of vegetation dynamics for future terrestrial carbon cycling. *Environ. Res. Lett.* 10, 1–10. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/10/8/089501>
- Albuquerque, U.P., Araújo, E. de L., de Castro, C.C., Alves, R.R.N., 2017. People and Natural Resources in the Caatinga, in: Silva, J.M.C. da, Leal, I.R., Tabarelli, M. (Eds.), *Caatinga*. Springer International Publishing, Cham, pp. 303–333. https://doi.org/10.1007/978-3-319-68339-3_11
- Allen, C.D., Breshears, D.D., McDowell, N.G., 2015. On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere* 6, art129. <https://doi.org/10.1890/ES15-00203.1>
- Andrade, E.M., Aquino, D. do N., Chaves, L.C.G., Lopes, F.B., 2017. Water as Capital and Its Uses in the Caatinga, in: Silva, J.M.C. da, Leal, I.R., Tabarelli, M. (Eds.), *Caatinga*. Springer International Publishing, Cham, pp. 281–302. https://doi.org/10.1007/978-3-319-68339-3_10
- Andrade, V.H.F., Machado, S. do A., Figueiredo Filho, A., Botosso, P.C., Miranda, B.P., Schöngart, J., 2019. Growth models for two commercial tree species in upland forests of the Southern Brazilian Amazon. *For. Ecol. Manag.* 438, 215–223. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.02.030>
- Aragão, J.R.V., Groenendijk, P., Lisi, C.S., 2019. Dendrochronological potential of four neotropical dry-forest tree species: Climate-growth correlations in northeast Brazil. *Dendrochronologia* 53, 5–16. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2018.10.011>
- Araújo, F.S. de, Martins, F.R., Shepherd, G.J., 1999. Variações estruturais e florísticas do carrasco no planalto da Ibiapaba, estado do Ceará. *Rev. Bras. Biol.* 59, 663–678. <https://doi.org/10.1590/S0034-71081999000400015>
- Asmerom, Y., Baldini, J.U.L., Prufer, K.M., Polyak, V.J., Ridley, H.E., Aquino, V.V., Baldini, L.M., Breitenbach, S.F.M., Macpherson, C.G., Kennett, D.J., 2020. Intertropical convergence zone variability in the Neotropics during the Common Era. *Sci. Adv.* 6, eaax3644. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aax3644>

Babst, F., Poulter, B., Bodesheim, P., Mahecha, M.D., Frank, D.C., 2017. Improved tree-ring archives will support earth-system science. *Nat. Ecol. Evol.* 1, 0008. <https://doi.org/10.1038/s41559-016-0008>

Banda-R, K., Delgado-Salinas, A., Dexter, K.G., Linares-Palomino, R., Oliveira-Filho, A., Prado, D., Pullan, M., Quintana, C., Riina, R., Rodríguez M., G.M., Weintritt, J., Acevedo-Rodríguez, P., Adarve, J., Álvarez, E., Aranguren B., A., Arteaga, J.C., Aymard, G., Castaño, A., Ceballos-Mago, N., Cogollo, Á., Cuadros, H., Delgado, F., Devia, W., Dueñas, H., Fajardo, L., Fernández, Á., Fernández, M.Á., Franklin, J., Freid, E.H., Galetti, L.A., Gonto, R., González-M., R., Graveson, R., Helmer, E.H., Idárraga, Á., López, R., Marcano-Vega, H., Martínez, O.G., Maturo, H.M., McDonald, M., McLaren, K., Melo, O., Mijares, F., Moggi, V., Molina, D., Moreno, N. del P., Nassar, J.M., Neves, D.M., Oakley, L.J., Oatham, M., Olvera-Luna, A.R., Pezzini, F.F., Dominguez, O.J.R., Ríos, M.E., Rivera, O., Rodríguez, N., Rojas, A., Särkinen, T., Sánchez, R., Smith, M., Vargas, C., Villanueva, B., Pennington, R.T., 2016. Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science* 353, 1383. <https://doi.org/10.1126/science.aaf5080>

Barbier, E.B., Lozano, R., Rodríguez, C.M., Troëng, S., 2020. Adopt a carbon tax to protect tropical forests. *Nature* 578, 213–216. <https://doi.org/10.1038/d41586-020-00324-w>

Bastin, J.-F., Finegold, Y., Garcia, C., Mollicone, D., Rezende, M., Routh, D., Zohner, C.M., Crowther, T.W., 2019. The global tree restoration potential. *Science* 365, 76–79. <https://doi.org/10.1126/science.aax0848>

Berdugo, M., Delgado-Baquerizo, M., Soliveres, S., Hernández-Clemente, R., Zhao, Y., Gaitán, J.J., Gross, N., Saiz, H., Maire, V., Lehmann, A., Rillig, M.C., Solé, R.V., Maestre, F.T., 2020. Global ecosystem thresholds driven by aridity. *Science* 367, 787–790. <https://doi.org/10.1126/science.aay5958>

Bettinger, P., Boston, K., Siry, J.P., Grebner, D.L., 2017. Forest and Natural Resource Sustainability, in: *Forest Management and Planning*. Elsevier, pp. 201–214. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809476-1.00009-6>

Brasil, 2009. Requisitos sobre procedimentos técnicos para preparação, apresentação, execução e avaliação técnica de Planos de Manejo Florestal Sustentável (PMFS) da Caatinga e suas formações sucessoras. Instrução Normativa n ° 1, de 25 de junho de 2009. Diário Oficial da União (DOU) n ° 120, de 26 de Maio de 2009, seção 1, 93–95 . Brasília: Governo Federal Brasileiro. [WWW Document]. URL <http://pesquisa.in.gov.br/imprensa/jsp/visualiza/index.jsp?data=26/06/2009&jornal=1&pagina=93&totalArquivos=184> (accessed 10.8.21).

Brienen, R.J.W., Schöngart, J., Zuidema, P.A., 2016. Tree Rings in the Tropics: Insights into the Ecology and Climate Sensitivity of Tropical Trees, in: Goldstein, G., Santiago, L.S. (Eds.), *Tropical Tree Physiology*. Springer International Publishing, Cham, pp. 439–461. https://doi.org/10.1007/978-3-319-27422-5_20

- Brienen, R.J.W., Zuidema, P.A., 2006. The use of tree rings in tropical forest management: Projecting timber yields of four Bolivian tree species. *For. Ecol. Manag.* 226, 256–267. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.01.038>
- Brienen, R.J.W., Zuidema, P.A., Martínez-Ramos, M., 2010. Attaining the canopy in dry and moist tropical forests: strong differences in tree growth trajectories reflect variation in growing conditions. *Oecologia* 163, 485–496. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1540-5>
- Brodribb, T.J., 2020. Learning from a century of droughts. *Nat. Ecol. Evol.* 4, 1007–1008. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1226-2>
- Burrell, A.L., Evans, J.P., De Kauwe, M.G., 2020. Anthropogenic climate change has driven over 5 million km² of drylands towards desertification. *Nat. Commun.* 11, 3853. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-17710-7>
- Cannell, M.G.R., 1984. Woody biomass of forest stands. *For. Ecol. Manag.* 8, 299–312. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(84\)90062-8](https://doi.org/10.1016/0378-1127(84)90062-8)
- Castello, A.C.D., de Souza Pereira, A.S., Messias, P.A., Scudeler, A.L., de Moura, Y.A., Koch, I., 2018. Two New Species of *Aspidosperma* (Apocynaceae) from Northeast Brazil and a Monograph of the Species from Ceará State. *Syst. Bot.* 43, 1030–1045. <https://doi.org/10.1600/036364418X697742>
- Castro, T. da C., Carvalho, J.O.P. de, Schwartz, G., Silva, J.N.M., Ruschel, A.R., Freitas, L.J.M. de, Gomes, J.M., Pinto, R. de S., 2021. The continuous timber production over cutting cycles in the Brazilian Amazon depends on volumes of species not harvested in previous cuts. *For. Ecol. Manag.* 490, 119124. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119124>
- Davis, K.F., Koo, H.I., Dell’Angelo, J., D’Odorico, P., Estes, L., Kehoe, L.J., Kharratzadeh, M., Kuemmerle, T., Machava, D., Pais, A. de J.R., Ribeiro, N., Rulli, M.C., Tatlhago, M., 2020. Tropical forest loss enhanced by large-scale land acquisitions. *Nat. Geosci.* 13, 482–488. <https://doi.org/10.1038/s41561-020-0592-3>
- De Ridder, M., Van den Bulcke, J., Van Acker, J., Beeckman, H., 2013. Tree-ring analysis of an African long-lived pioneer species as a tool for sustainable forest management. *For. Ecol. Manag.* 304, 417–426. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.05.007>
- Dexter, K.G., Pennington, R.T., Oliveira-Filho, A.T., Bueno, M.L., Silva de Miranda, P.L., Neves, D.M., 2018. Inserting Tropical Dry Forests Into the Discussion on Biome Transitions in the Tropics. *Front. Ecol. Evol.* 6. <https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00104>
- Erb, K.-H., Kastner, T., Plutzer, C., Bais, A.L.S., Carvalhais, N., Fetzel, T., Gingrich, S., Haberl, H., Lauk, C., Niedertscheider, M., Pongratz, J., Thurner, M., Luyssaert, S., 2018. Unexpectedly large impact of forest management and grazing on global vegetation biomass. *Nature* 553, 73–76. <https://doi.org/10.1038/nature25138>

- Faggin, J.M., Behagel, J.H., 2018. Institutional bricolage of Sustainable Forest Management implementation in rural settlements in Caatinga biome, Brazil. *Int. J. Commons* 12, 275. <https://doi.org/10.18352/ijc.872>
- Fernandes, M.F., Cardoso, D., de Queiroz, L.P., 2020. An updated plant checklist of the Brazilian Caatinga seasonally dry forests and woodlands reveals high species richness and endemism. *J. Arid Environ.* 174, 104079. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2019.104079>
- Frank, Dorothea, Reichstein, M., Bahn, M., Thonicke, K., Frank, David, Mahecha, M.D., Smith, P., Velde, M., Vicca, S., Babst, F., Beer, C., Buchmann, N., Canadell, J.G., Ciais, P., Cramer, W., Ibrom, A., Miglietta, F., Poulter, B., Rammig, A., Seneviratne, S.I., Walz, A., Wattenbach, M., Zavala, M.A., Zscheischler, J., 2015. Effects of climate extremes on the terrestrial carbon cycle: concepts, processes and potential future impacts. *Glob. Change Biol.* 21, 2861–2880. <https://doi.org/10.1111/gcb.12916>
- García-Cervigón, A.I., Camarero, J.J., Cueva, E., Espinosa, C.I., Escudero, A., 2020. Climate seasonality and tree growth strategies in a tropical dry forest. *J. Veg. Sci.* 31, 266–280. <https://doi.org/10.1111/jvs.12840>
- Godoy-Veiga, M., Cintra, B.B.L., Stríkis, N.M., Cruz, F.W., Grohmann, C.H., Santos, M.S., Regev, L., Boaretto, E., Ceccantini, G., Locosselli, G.M., 2021. The value of climate responses of individual trees to detect areas of climate-change refugia, a tree-ring study in the Brazilian seasonally dry tropical forests. *For. Ecol. Manag.* 488, 118971. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.118971>
- Groenendijk, P., Bongers, F., Zuidema, P.A., 2017. Using tree-ring data to improve timber-yield projections for African wet tropical forest tree species. *For. Ecol. Manag.* 400, 396–407. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.05.054>
- Gupta, J., Vegelin, C., 2016. Sustainable development goals and inclusive development. *Int. Environ. Agreem. Polit. Law Econ.* 16, 433–448. <https://doi.org/10.1007/s10784-016-9323-z>
- Humphrey, V., 2021. Soil moisture–atmosphere feedback dominates land carbon uptake variability. *Nature* 592, 18. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03325-5>
- Humphrey, V., Zscheischler, J., Ciais, P., Gudmundsson, L., Sitch, S., Seneviratne, S.I., 2018. Sensitivity of atmospheric CO₂ growth rate to observed changes in terrestrial water storage. *Nature* 560, 628–631. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0424-4>
- Junk, W.J., Piedade, M.T.F., Wittmann, F., Schöngart, J., Parolin, P. (Eds.), 2011. *Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management*, Ecological Studies. Springer Netherlands, Dordrecht. <https://doi.org/10.1007/978-90-481-8725-6>
- Juutinen, A., Ahtikoski, A., Lehtonen, M., Mäkipää, R., Ollikainen, M., 2018. The impact of a short-term carbon payment scheme on forest management. *For. Policy Econ.* 90, 115–127. <https://doi.org/10.1016/j.forpol.2018.02.005>

- Keenan, R.J., 2016. Forests and Climate Change: Introduction to a special section. *For. Ecol. Manag.* 360, 353–356. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.11.039>
- Keller, M., Asner, G.P., Blate, G., McGlocklin, J., Merry, F., Peña-Claros, M., Zweede, J., 2007. Timber production in selectively logged tropical forests in South America. *Front. Ecol. Environ.* 5, 213–216. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2007\)5\[213:TPISLT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2007)5[213:TPISLT]2.0.CO;2)
- Köppen, W., 1948. *Climatologia*. Fondo de Cultura Econômica, México.
- Lemos, J.R., Meguro, M., 2010. Florística e fitogeografia da vegetação decidual da Estação Ecológica de Aiuaba, Ceará, Nordeste do Brasil 8, 10.
- Ligot, G., Fayolle, A., Gourlet-Fleury, S., Dainou, K., Gillet, J.-F., De Ridder, M., Drouet, T., Groenendijk, P., Doucet, J.-L., 2019. Growth determinants of timber species *Triplochiton scleroxylon* and implications for forest management in central Africa. *For. Ecol. Manag.* 437, 211–221. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.01.042>
- Linscheid, N., Estupinan-Suarez, L.M., Brenning, A., Carvalhais, N., Cremer, F., Gans, F., Rammig, A., Reichstein, M., Sierra, C.A., Mahecha, M.D., 2020. Towards a global understanding of vegetation–climate dynamics at multiple timescales. *Biogeosciences* 17, 945–962. <https://doi.org/10.5194/bg-17-945-2020>
- Lippke, B., Oneil, E., Harrison, R., Skog, K., Gustavsson, L., Sathre, R., 2011. Life cycle impacts of forest management and wood utilization on carbon mitigation: knowns and unknowns. *Carbon Manag.* 2, 303–333. <https://doi.org/10.4155/cmt.11.24>
- Locosselli, G.M., Krottenthaler, S., Pitsch, P., Anhuf, D., Ceccantini, G., 2017. Age and growth rate of congeneric tree species (*Hymenaea* spp. - Leguminosae) inhabiting different tropical biomes. *Erdkunde* 71, 45–57. <https://doi.org/10.3112/erdkunde.2017.01.03>
- López, L., Rodríguez-Catón, M., Villalba, R., 2019. Convergence in growth responses of tropical trees to climate driven by water stress. *Ecography* 42, 1899–1912. <https://doi.org/10.1111/ecog.04296>
- Matos, M. de Q., Felfili, J.M., 2010. Florística, fitossociologia e diversidade da vegetação arbórea nas matas de galeria do Parque Nacional de Sete Cidades (PNSC), Piauí, Brasil. *Acta Bot. Bras.* 24, 483–496. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062010000200019>
- Milodowski, D.T., Coomes, D.A., Swinfield, T., Jucker, T., Riutta, T., Malhi, Y., Svátek, M., Kvasnica, J., Burslem, D.F.R.P., Ewers, R.M., Teh, Y.A., Williams, M., 2021. The impact of logging on vertical canopy structure across a gradient of tropical forest degradation intensity in Borneo. *J. Appl. Ecol.* 58, 1764–1775. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13895>
- Miranda, Z.P., Guedes, M.C., Rosa, S.A., Schöngart, J., 2018. Volume increment modeling and subsidies for the management of the tree *Mora paraensis* (Ducke) Ducke based on the study of growth rings. *Trees* 32, 277–286. <https://doi.org/10.1007/s00468-017-1630-7>

- Moro, M.F., Macedo, M.B., Moura-Fé, M.M. de, Castro, A.S.F., Costa, R.C. da, 2015. Vegetação, unidades fitoecológicas e diversidade paisagística do estado do Ceará. *Rodriguésia* 66, 717–743. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201566305>
- Nogueira Jr, F. de C., Pagotto, M.A., Roig, F.A., Lisi, C.S., Ribeiro, A. de S., 2017. Responses of tree-ring growth in *Schinopsis brasiliensis* to climate factors in the dry forests of northeastern Brazil. *Trees*. <https://doi.org/10.1007/s00468-017-1642-3>
- Oliveira, P.S., Marquis, R.J. (Eds.), 2002. Relation of Soils and Geomorphic Surfaces in the Brazilian Cerrado, in: *The Cerrados of Brazil*. Columbia University Press, pp. 13–32. <https://doi.org/10.7312/oliv12042-001>
- 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.
- Pennington, R.T., Lehmann, C.E.R., Rowland, L.M., 2018. Tropical savannas and dry forests. *Curr. Biol.* 28, R541–R545. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.03.014>
- Pereira, J.E.S., Barreto-Garcia, P.A.B., Paula, A. de, Lima, R.B. de, Carvalho, F.F. de, Nascimento, M. dos S., Aragão, M. de A., 2021. Form Quotient in Estimating Caatinga Tree Volume. *J. Sustain. For.* 40, 508–517. <https://doi.org/10.1080/10549811.2020.1779090>
- Piao, S., Wang, X., Wang, K., Li, X., Bastos, A., Canadell, J.G., Ciais, P., Friedlingstein, P., Sitch, S., 2020. Interannual variation of terrestrial carbon cycle: Issues and perspectives. *Glob. Change Biol.* 26, 300–318. <https://doi.org/10.1111/gcb.14884>
- Pinto, L.A. de A., Schöngart, J., 2020. Forest Management Criteria for *Manilkara huberi* (Ducke) A. Chev. (Sapotaceae) in Upland Forests of Central Amazon Based on Dendrochronological Study. *Environ. Sci. Proc.* 3, 105. <https://doi.org/10.3390/IECF2020-07870>
- Pompa-García, M., Camarero, J.J. (Eds.), 2020. *Latin American Dendroecology: Combining Tree-Ring Sciences and Ecology in a Megadiverse Territory*. Springer International Publishing, Cham. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-36930-9>
- Queiroz, L.P., Cardoso, D., Fernandes, M.F., Moro, M.F., 2017. Diversity and Evolution of Flowering Plants of the Caatinga Domain, in: Silva, J.M.C. da, Leal, I.R., Tabarelli, M. (Eds.), *Caatinga*. Springer International Publishing, Cham, pp. 23–63. https://doi.org/10.1007/978-3-319-68339-3_2
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.06.023>

Rosa, S.A., Barbosa, A.C.M.C., Junk, W.J., da Cunha, C.N., Piedade, M.T.F., Scabin, A.B., Ceccantini, G.C.T., Schöngart, J., 2017. Growth models based on tree-ring data for the Neotropical tree species *Calophyllum brasiliense* across different Brazilian wetlands: implications for conservation and management. *Trees* 31, 729–742. <https://doi.org/10.1007/s00468-016-1503-5>

Rozendaal, D.M.A., Soliz-Gamboa, C.C., Zuidema, P.A., 2010. Timber yield projections for tropical tree species: The influence of fast juvenile growth on timber volume recovery. *For. Ecol. Manag.* 259, 2292–2300. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.02.030>

Sampaio, E.V.S.B., Silva, G.C., 2005. Biomass equations for Brazilian semiarid caatinga plants. *Acta Bot. Bras.* 19, 935–943. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062005000400028>

Sanginés de Cárcer, P., Vitasse, Y., Peñuelas, J., Jassey, V.E.J., Buttler, A., Signarbieux, C., 2018. Vapor–pressure deficit and extreme climatic variables limit tree growth. *Glob. Change Biol.* 24, 1108–1122. <https://doi.org/10.1111/gcb.13973>

Sani, R.C.S., Ntoupka, M., Vroumsia, T., Tchobsala, Ibrahima, A., 2021. Sustainable Management of Tropical Dry Forests: An Overview from Cameroonian Context and the Special Case of Mozogo-Gokoro National Park, in: R. Rhodes, E., Naser, H. (Eds.), *Natural Resources Management and Biological Sciences*. IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/intechopen.91982>

Santos, H.G. dos, Pares, J.G., Carvalho Júnior, W., Fontana, A., Dart, R.O., Martin, A.L.S., Áglio, M.L.D., Oliveira, A.P., Souza, J.S., 2011. O novo mapa de solos do Brasil: legenda atualizada, 1ª. ed. Embrapa Solos, Rio de Janeiro.

Santos, H.G., Jacomine, P.K.T., Anjos, L.H.C., Oliveira, V.A., Lumberras, J.F., Coelho, M.R., Almeida, J.A., Araújo Filho, J.A., Oliveira, J.B., Cunha, T.J.F., 2018. Sistema Brasileiro de Classificação de Solos, 5a edição revista e ampliada. ed. Embrapa Solos, Brasília, DF.

Sasaki, N., Asner, G.P., Pan, Y., Knorr, W., Durst, P.B., Ma, H.O., Abe, I., Lowe, A.J., Koh, L.P., Putz, F.E., 2016. Sustainable Management of Tropical Forests Can Reduce Carbon Emissions and Stabilize Timber Production. *Front. Environ. Sci.* 4. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2016.00050>

Schöngart, J., 2010. Growth-Oriented Logging (GOL): The Use of Species-Specific Growth Information for Forest Management in Central Amazonian Floodplains, in: Junk, W.J., Piedade, M.T.F., Wittmann, F., Schöngart, J., Parolin, P. (Eds.), *Amazonian Floodplain Forests, Ecological Studies*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 437–462. https://doi.org/10.1007/978-90-481-8725-6_21

Schöngart, J., 2008. Growth-Oriented Logging (GOL): A new concept towards sustainable forest management in Central Amazonian várzea floodplains. *For. Ecol. Manag.* 256, 46–58. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.03.037>

Schöngart, J., Bräuning, A., Barbosa, A.C.M.C., Lisi, C.S., de Oliveira, J.M., 2017. Dendroecological Studies in the Neotropics: History, Status and Future Challenges, in: Amoroso, M.M., Daniels, L.D., Baker, P.J., Camarero, J.J. (Eds.), *Dendroecology*. Springer International Publishing, Cham, pp. 35–73. https://doi.org/10.1007/978-3-319-61669-8_3

Schulz, K., Guschal, M., Kowarik, I., Almeida-Cortez, J.S., Sampaio, E.V.S.B., Cierjacks, A., 2018. Grazing, forest density, and carbon storage: towards a more sustainable land use in Caatinga dry forests of Brazil. *Reg. Environ. Change* 18, 1969–1981. <https://doi.org/10.1007/s10113-018-1303-0>

Silveira, A.P., Menezes, B.S. de, Loiola, M.I.B., Lima-Verde, L.W., Zanina, D.N. e, Carvalho, E.C.D. de, Souza, B.C. de, Costa, R.C. da, Mantovani, W., Menezes, M.O.T. de, Flores, L.M.A., Nogueira, F.C.B., Matias, L.Q., Barbosa, L.S., Gomes, F.M., Cordeiro, L.S., Sampaio, V. da S., Batista, M.E.P., Soares Neto, R.L., Silva, M.A.P. da, Campos, N.B., Oliveira, A.A. de, Araujo, F.S. de, 2020. Flora and Annual Distribution of Flowers and Fruits in the Ubajara National Park, Ceará, Brazil. *Floresta E Ambiente* 27, e20190058. <https://doi.org/10.1590/2179-8087.005819>

Siyum, Z.G., 2020. Tropical dry forest dynamics in the context of climate change: syntheses of drivers, gaps, and management perspectives. *Ecol. Process.* 9, 25. <https://doi.org/10.1186/s13717-020-00229-6>

Soil Survey Staff (Ed.), 2014. *Keys to Soil Taxonomy*, 12^a. ed. USDA-Natural Resources Conservation Service, Washington, DC.

Tabarelli, M., Leal, I.R., Scarano, F.R., Silva, J.M.C. da, 2017. The Future of the Caatinga, in: Silva, J.M.C. da, Leal, I.R., Tabarelli, M. (Eds.), *Caatinga*. Springer International Publishing, Cham, pp. 461–474. https://doi.org/10.1007/978-3-319-68339-3_19

Táلامo, A., Lopez de Casenave, J., Garibaldi, L.A., Núñez-Regueiro, M., 2020. Direct and indirect relationships between logging intensity and regeneration of two timber species in the Dry Chaco of Argentina. *For. Ecol. Manag.* 474, 118343. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118343>

Toledo, M., Poorter, L., Peña-Claros, M., Alarcón, A., Balcázar, J., Leaño, C., Licona, J.C., Llanque, O., Vroomans, V., Zuidema, P., Bongers, F., 2011. Climate is a stronger driver of tree and forest growth rates than soil and disturbance: Climate drives tree and forest growth. *J. Ecol.* 99, 254–264. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01741.x>

Walter, H., Lieth, H., 1960. *Klimadiagram-Weltatlas*. Gustav Fisch. Verl. 40.

Worbes, M., Schöngart, J., 2019. Measures for sustainable forest management in the tropics – A tree-ring based case study on tree growth and forest dynamics in a Central Amazonian lowland moist forest. *PLOS ONE* 14, e0219770. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0219770>

Xu, L., Saatchi, S.S., Yang, Y., Yu, Y., Pongratz, J., Bloom, A.A., Bowman, K., Worden, J., Liu, J., Yin, Y., Domke, G., McRoberts, R.E., Woodall, C., Nabuurs, G.-J., de-Miguel, S.,

Keller, M., Harris, N., Maxwell, S., Schimel, D., 2021. Changes in global terrestrial live biomass over the 21st century. *Sci. Adv.* 7, eabe9829. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abe9829>

Yuan, W., Zheng, Y., Piao, S., Ciais, P., Lombardozzi, D., Wang, Y., Ryu, Y., Chen, G., Dong, W., Hu, Z., Jain, A.K., Jiang, C., Kato, E., Li, S., Lienert, S., Liu, S., Nabel, J.E.M.S., Qin, Z., Quine, T., Sitch, S., Smith, W.K., Wang, F., Wu, C., Xiao, Z., Yang, S., 2019. Increased atmospheric vapor pressure deficit reduces global vegetation growth. *Sci. Adv.* 5, eaax1396. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aax1396>

Yue, C., Ciais, P., Houghton, R.A., Nassikas, A.A., 2020. Contribution of land use to the interannual variability of the land carbon cycle. *Nat. Commun.* 11, 3170. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-16953-8>

Zalles, V., Hansen, M.C., Potapov, P.V., Parker, D., Stehman, S.V., Pickens, A.H., Parente, L.L., Ferreira, L.G., Song, X.-P., Hernandez-Serna, A., Kommareddy, I., 2021. Rapid expansion of human impact on natural land in South America since 1985. *Sci. Adv.* 7, eabg1620. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abg1620>

Zhang, M., Wei, X., 2021. Deforestation, forestation, and water supply. *Science* 371, 990–991. <https://doi.org/10.1126/science.abe7821>

Conclusão geral

As florestas tropicais são importantes redutos de biodiversidade e prestação de serviços ecossistêmicos, como o sequestro de carbono, manutenção de recursos hídricos e regulação climática. Dentre elas, as florestas sazonais ocupam um papel de destaque, já que funcionam como sumidouros sazonais de carbono, modulados pela variabilidade na precipitação e temperatura local. Apesar de importantes, estas matas estão sob forte pressão climática e de uso da terra, que interferem nos serviços prestado por elas e em sua diversidade. Embora estes impactos negativos já sejam previsos, pouco se sabe como a vegetação responderá a eles e se haverá distinção nas respostas entre matas ao longo de gradientes florestais sazonais. Estas informações serão úteis na quantificação dos sumidouros de carbono e podem servir de base para mitigação das mudanças climáticas.

Neste trabalho, analisamos o crescimento e a estrutura físico-química do lenho de espécies arbóreas congêneres de *Aspidosperma* e *Handroanthus* ao longo de um gradiente de florestas sazonais (floresta perene – savana – floresta seca) no nordeste brasileiro. O estudo com espécies congêneres proporcionou a ampliação da escala espaço-temporal desta pesquisa e nos permitiu identificar padrões de variação do lenho das árvores ao longo do gradiente florestal. Por meio dele, comprovamos a formação anual de anéis de árvores para seis espécies ao longo do gradiente de vegetação e mostramos seu potencial para o desenvolvimento de cronologias. As respostas de crescimento nos diferentes tipos florestais (floresta perene – savana – floresta seca) sugerem que a disponibilidade hídrica sazonal é o principal fator limitante do crescimento das árvores (Aragão et al., 2019; Babst et al., 2019; Lisi et al., 2020; López et al., 2019) e que o crescimento das árvores está sob forte efeito modulador de fenômenos climáticos globais, como eventos de El Niño (Jimenez et al., 2019). O crescimento da floresta seca foi o mais sensível ao déficit hídrico e, portanto, mais vulnerável aos efeitos das mudanças climáticas (Allen et al., 2017; Brodribb et al., 2020).

Descobrimos ainda que houve um aumento na eficiência do uso da água (iWUE) para as espécies de *Aspidosperma* e *Handroanthus* ao longo dos distintos tipos de florestas sazonais brasileiras, à exceção de *H. serratifolius* (floresta perene). No entanto, este aumento não promoveu o crescimento da vegetação (ex.: van der Sleen et al., 2014) indicando que as pressões provocadas pelas mudanças no clima atuam como tampão para o efeito de fertilização por CO₂ (Rahman et al., 2019; Wang et al., 2020). As espécies de matas secas foram as mais afetadas, sofrendo alterações na iWUE provocadas por variações na temperatura máxima e eventos El

Niño (Dekker et al., 2016; Palomo-Kumul, 2021). A *A. multiflorum* (floresta seca) foi a espécie que apresentou o maior número de mudanças nas características físicoquímicas do lenho associadas à iWUE. A relação entre a frequência dos elementos de vaso desta espécie e sua iWUE mostram alterações hidráulicas do xilema secundário são responsáveis pelo balanço hídrico de toda a planta, especialmente sob estresse hídrico (Apgaua et al., 2017). De forma semelhante, a relação entre iWUE e as concentrações de Fe, S e K/Ca indicam sua dependência das características edáficas locais para suportar o estresse hídrico. A ligação entre a iWUE de *A. multiflorum* e a concentração de enxofre no lenho foi a nossa principal surpresa, indicando que esta espécie se utiliza de interações micorrízicas para auxiliar em seu balanço hídrico e suportar a seca (Pereira et al., 2021). Como o S está associado ao crescimento e à formação da arquitetura das células (Fairchild et al., 2009; Fike et al., 2016; Raven et al., 2018), suspeitamos que ele possa agir na produção de células do xilema que auxiliem na manutenção durante a seca.

Através dos modelos de crescimento, baseados nos anéis das árvores, pudemos constatar diferenças no padrão de crescimento entre as espécies congêneres ao longo do gradiente florestal. Estas diferenças mostram a necessidade da aplicação de técnicas de manejo adequadas à realidade de cada local, levando em consideração as características de crescimento das espécies e dos diferentes tipos de vegetação (De Ridder et al., 2013; Rozendaal et al., 2010). Identificamos ainda o crescimento lento das florestas secas e sua baixa capacidade de recuperação do lenho após ciclos de corte programados. Das espécies estudadas, apenas *A. castroanum* (floresta perene) apresentou rendimento próximo ao considerado sustentável após dois ciclos de corte (~80%). Isto indica que, embora o uso de modelos de crescimento para a estimativa de métricas de manejo sustentável seja uma alternativa promissora, as florestas sazonais necessitam de um tempo maior de regeneração do que o previsto por lei. Além disto é necessário reduzir a intensidade do manejo, selecionar populações com diferentes taxas de crescimento e elaborar um plano de manejo por tipo florestal que garanta a sustentabilidade ao longo de gradientes ambientais (Brienen et al., 2010; De Ridder et al., 2013).

Por fim, entender a variabilidade no crescimento e estrutura do lenho de florestas sazonais deve auxiliar na quantificação dos sumidouros globais de carbono e na previsão como eles irão responder às mudanças climáticas. Os modelos de vegetação apontam para reduções na produtividade e aumento nas pressões ambientais sobre estas florestas, promovendo reduções no crescimento e perda de biodiversidade. Além disto, mudanças estruturais no lenho das árvores podem comprometer as respostas destas matas às pressões ambientais, tornando-as

ainda mais vulneráveis à variabilidade climática. A leniência da legislação quanto ao uso da vegetação e os impactos negativos promovidos por mudanças no uso do solo nestas florestas são agravantes das pressões ambientais e devem acelerar processos de degradação. Neste sentido, mais pesquisas sobre o crescimento de florestas sazonais são necessárias, devendo se concentrar na ampliação das séries históricas de crescimento, do número de espécies e tipos florestais estudados. Se integradas a outras pesquisas, como a de isótopos e anatomia do lenho, os estudos de crescimento podem apontar os principais agentes moduladores do estresse e as estratégias utilizadas pelas espécies para sobreviver às pressões ambientais. Estas informações podem servir de base para o manejo sustentável das florestas sazonais e contribuir para sua manutenção futura.

Referências

- Allen, K., Dupuy, J.M., Gei, M.G., Hulshof, C., Medvigy, D., Pizano, C., Salgado-Negret, B., Smith, C.M., Trierweiler, A., Van Bloem, S.J., Waring, B.G., Xu, X., Powers, J.S., 2017. Will seasonally dry tropical forests be sensitive or resistant to future changes in rainfall regimes? *Environ. Res. Lett.* 12, 023001. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa5968>
- Apgaua, D.M.G., Tng, D.Y.P., Cernusak, L.A., Cheesman, A.W., Santos, R.M., Edwards, W.J., Laurance, S.G.W., 2017. Plant functional groups within a tropical forest exhibit different wood functional anatomy. *Funct. Ecol.* 31, 582–591. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12787>
- Aragão, J.R.V., Groenendijk, P., Lisi, C.S., 2019. Dendrochronological potential of four neotropical dry-forest tree species: Climate-growth correlations in northeast Brazil. *Dendrochronologia* 53, 5–16. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2018.10.011>
- Babst, F., Bouriaud, O., Poulter, B., Trouet, V., Girardin, M.P., Frank, D.C., 2019. Twentieth century redistribution in climatic drivers of global tree growth. *Sci. Adv.* 5, eaat4313. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aat4313>
- Brienen, R.J.W., Zuidema, P.A., Martínez-Ramos, M., 2010. Attaining the canopy in dry and moist tropical forests: strong differences in tree growth trajectories reflect variation in growing conditions. *Oecologia* 163, 485–496. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1540-5>
- Brodribb, T.J., Powers, J., Cochard, H., Choat, B., 2020. Hanging by a thread? Forests and drought. *Science* 368, 261–266. <https://doi.org/10.1126/science.aat7631>
- De Ridder, M., Van den Bulcke, J., Van Acker, J., Beeckman, H., 2013. Tree-ring analysis of an African long-lived pioneer species as a tool for sustainable forest management. *For. Ecol. Manag.* 304, 417–426. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.05.007>

- Dekker, S.C., Groenendijk, M., Booth, B.B.B., Huntingford, C., Cox, P.M., 2016. Spatial and temporal variations in plant water-use efficiency inferred from tree-ring, eddy covariance and atmospheric observations. *Earth Syst. Dyn.* 7, 525–533. <https://doi.org/10.5194/esd-7-525-2016>
- Fairchild, I.J., Loader, N.J., Wynn, P.M., Frisia, S., Thomas, P.A., Lageard, J.G.A., Momi, A. de, Hartland, A., Borsato, A., Porta, N.L., Susini, J., 2009. Sulfur Fixation in Wood Mapped by Synchrotron X-ray Studies: Implications for Environmental Archives. *Environ. Sci. Technol.* 43, 1310–1315. <https://doi.org/10.1021/es8029297>
- Fike, D.A., Bradley, A.S., Leavitt, W.D., 2016. *Geomicrobiology Of Sulfur* 37.
- Jimenez, J.C., Marengo, J.A., Alves, L.M., Sulca, J.C., Takahashi, K., Ferrett, S., Collins, M., 2019. The role of ENSO flavours and TNA on recent droughts over Amazon forests and the Northeast Brazil region. *Int. J. Climatol.* *joc.6453*. <https://doi.org/10.1002/joc.6453>
- Lisi, C.S., Pagotto, M.A., Anholetto, C.R., Nogueira, F.C., Santos, H.L., Costa, C.M., Menezes, Í.R.N., Roig Juñet, F.A., Tommasiello Filho, M., 2020. Dendroecological Studies with *Cedrela odorata* L., Northeastern Brazil, in: Pompa-García, M., Camarero, J.J. (Eds.), *Latin American Dendroecology*. Springer International Publishing, Cham, pp. 37–59. https://doi.org/10.1007/978-3-030-36930-9_3
- López, L., Rodríguez-Catón, M., Villalba, R., 2019. Convergence in growth responses of tropical trees to climate driven by water stress. *Ecography* 42, 1899–1912. <https://doi.org/10.1111/ecog.04296>
- Palomo-Kumul, J., 2021. El Niño-Southern Oscillation affects the water relations of tree species in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Sci. Rep.* 15.
- Pereira, S., Santos, M., Leal, I., Tabarelli, M., Santos, M.G., 2021. Arbuscular mycorrhizal inoculation increases drought tolerance and survival of *Cenostigma microphyllum* seedlings in a seasonally dry tropical forest. *For. Ecol. Manag.* 492, 119213. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119213>
- Rahman, M., Islam, M., Gebrekirstos, A., Bräuning, A., 2019. Trends in tree growth and intrinsic water-use efficiency in the tropics under elevated CO₂ and climate change. *Trees* 33, 623–640. <https://doi.org/10.1007/s00468-019-01836-3>
- Raven, M.R., Fike, D.A., Gomes, M.L., Webb, S.M., Bradley, A.S., McClelland, H.-L.O., 2018. Organic carbon burial during OAE2 driven by changes in the locus of organic matter sulfurization. *Nat. Commun.* 9, 3409. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-05943-6>
- Rozendaal, D.M.A., Soliz-Gamboa, C.C., Zuidema, P.A., 2010. Timber yield projections for tropical tree species: The influence of fast juvenile growth on timber volume recovery. *For. Ecol. Manag.* 259, 2292–2300. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.02.030>

van der Sleen, P., Groenendijk, P., Vlam, M., Anten, N.P.R., Boom, A., Bongers, F., Pons, T.L., Terburg, G., Zuidema, P.A., 2014. No growth stimulation of tropical trees by 150 years of CO₂ fertilization but water-use efficiency increased. *Nat. Geosci.* 8, 24–28. <https://doi.org/10.1038/ngeo2313>

Wang, S., Zhang, Y., Ju, W., Chen, J.M., Ciais, P., Cescatti, A., Sardans, J., Janssens, I.A., Wu, M., Berry, J.A., Campbell, E., Fernández-Martínez, M., Alkama, R., Sitch, S., Friedlingstein, P., Smith, W.K., Yuan, W., He, W., Lombardozzi, D., Kautz, M., Zhu, D., Lienert, S., Kato, E., Poulter, B., Sanders, T.G.M., Krüger, I., Wang, R., Zeng, N., Tian, H., Vuichard, N., Jain, A.K., Wiltshire, A., Haverd, V., Goll, D.S., Peñuelas, J., 2020. Recent global decline of CO₂ fertilization effects on vegetation photosynthesis. *Science* 370, 1295–1300. <https://doi.org/10.1126/science.abb7772>

Anexo 1: Declaração de bioética e biossegurança

COORDENADORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO
INSTITUTO DE BIOLOGIA
Universidade Estadual de Campinas
Caixa Postal 6109. 13083-970, Campinas, SP, Brasil
Fone (19) 3521-6378. email: cpgib@unicamp.br

**DECLARAÇÃO**

Em observância ao §5º do Artigo 1º da Informação CCPG-UNICAMP/001/15, referente a Bioética e Biossegurança, declaro que o conteúdo de minha Tese de Doutorado, intitulada ***"VARIAÇÕES ESTRUTURAIS, QUÍMICAS E DE CRESCIMENTO DO LENHO DE ESPÉCIES DISTRIBUÍDAS AO LONGO DE UM GRADIENTE DE VEGETAÇÃO NEOTROPICAL SAZONAL (FLORESTA SEMPRE-VERDE – SAVANA – FLORESTA SECA) E SUAS RELAÇÕES COM AS MUDANÇAS CLIMÁTICAS"***, desenvolvida no Programa de Pós-Graduação em Biociências e Tecnologia de Produtos Bioativos do Instituto de Biologia da Unicamp, não versa sobre pesquisa envolvendo seres humanos, animais ou temas afetos a Biossegurança.

Assinatura: _____

Nome do(a) aluno(a): José Roberto Vieira Aragão

Assinatura: _____

Nome do(a) orientador(a): Peter Stoltenborg Groenendyk

Data: 29/04/2022

Anexo 2: Declaração de direitos autorais

Declaração

As cópias de artigos de minha autoria ou de minha co-autoria, já publicados ou submetidos para publicação em revistas científicas ou anais de congressos sujeitos a arbitragem, que constam da minha Dissertação/Tese de Mestrado/Doutorado, intitulada **VARIAÇÕES ESTRUTURAIS, QUÍMICAS E DE CRESCIMENTO DO LENHO DE ESPÉCIES DISTRIBUÍDAS AO LONGO DE UM GRADIENTE DE VEGETAÇÃO NEOTROPICAL SAZONAL (FLORESTA SEMPRE-VERDE – SAVANA – FLORESTA SECA) E SUAS RELAÇÕES COM AS MUDANÇAS CLIMÁTICAS**, não infringem os dispositivos da Lei n.º 9.610/98, nem o direito autoral de qualquer editora.

Campinas, 29/04/2022

Assinatura : _____

Nome do(a) autor(a): José Roberto Vieira Aragão

RG n.º 32398344

Assinatura : _____

Nome do(a) orientador(a): Peter Stoltenborg Groenendyk

RG n.º 352188649 SSP SP