



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ**  
**CENTRO DE CIÊNCIAS**  
**DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS**

**SANDRO FERREIRA DO NASCIMENTO**

**RELAÇÕES CLIMA-CRESCIMENTO DE UMA ESPÉCIE NATIVA E UMA  
INVASORA AO LONGO DE UM GRADIENTE DE ARIDEZ: UMA ANÁLISE  
DENDROCRONOLÓGICA BUSCANDO COMPREENDER O SUCESSO DE  
INVASÃO**

**FORTALEZA**

**2025**

SANDRO FERREIRA DO NASCIMENTO

RELAÇÕES CLIMA-CRESCIMENTO DE UMA ESPÉCIE NATIVA E UMA  
INVASORA AO LONGO DE UM GRADIENTE DE ARIDEZ: UMA ANÁLISE  
DENDROCRONOLÓGICA BUSCANDO COMPREENDER O SUCESSO DE  
INVASÃO

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como um dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

Orientador: Prof. Dr. Rafael Carvalho da Costa.

Coorientador: Dr. José Roberto Vieira Aragão.

FORTALEZA

2025

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação  
Universidade Federal do Ceará  
Sistema de Bibliotecas

Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

---

- N198 Nascimento, Sandro Ferreira do.  
Relações clima-crescimento de uma espécie nativa e uma invasora ao longo de um gradiente de aridez :  
uma análise dendrocronológica buscando compreender o sucesso de invasão / Sandro Ferreira do  
Nascimento. – 2025.  
45 f. : il. color.
- Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Ceará, , Fortaleza, 2025.  
Orientação: Prof. Dr. Rafael Carvalho da Costa.  
Coorientação: Prof. Dr. José Roberto Vieira Aragão.
1. Dendroecologia. 2. anéis de crescimento. 3. bioinvasão. 4. Combretum leprosum. 5. Cryptostegia  
madagascariensis. I. Título.

CDD

---

SANDRO FERREIRA DO NASCIMENTO

RELAÇÕES CLIMA-CRESCIMENTO DE UMA ESPÉCIE NATIVA E UMA  
INVASORA AO LONGO DE UM GRADIENTE DE ARIDEZ: UMA ANÁLISE  
DENDROCRONOLÓGICA BUSCANDO COMPREENDER O SUCESSO DE  
INVASÃO

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial à obtenção do título de mestre em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

Aprovada em: 25/02/2025.

BANCA EXAMINADORA

---

Prof. Dr. Rafael Carvalho da Costa (Orientador)  
Universidade Federal do Ceará (UFC)

---

Prof. Dra. Roberta Boscaini Zandavalli  
Universidade Federal do Ceará (UFC)

---

Prof. Dr. Peter Stoltenborg Groenendyk  
Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP)

## AGRADECIMENTOS

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

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais - PPGERN por todo aprendizado.

Ao laboratório de Fitogeografia por toda estrutura que possibilitou a realização da pesquisa.

Ao meu orientador, Prof. Dr. Rafael Carvalho, e ao meu Coorientador, Dr. José Roberto Vieira, pelos ensinamentos proporcionados. Sou grato pela troca de experiências, paciência e compreensão de vocês durante os dois anos de mestrado. Muito obrigado.

A todos que me ajudaram nas coletas de campo, Prof. Rafael Carvalho, Dr. José Roberto, Gustavo Linhares, Marllos Dellan, Mirela Ribeiro, Eryc Alves e Victor Gonçalves, minha gratidão. A realização desse trabalho só foi possível graças à ajuda de vocês, muito obrigado.

À minha mãe, Leide Ferreira e a minha avó, Valdenora do Nascimento, e familiares, por todo suporte emocional e ajuda durante a Pós-Graduação.

Aos amigos Lussarina Oliveira, Juan Morales, Eryc Alves, Jacilene Uchôa, Victor Gonçalves, Caio Russo, Mirela Ribeiro, Dalilange Batista, José Batista e Andreza Rocha que tive o prazer de conhecer durante a jornada da Pós-Graduação, muito obrigado.

## RESUMO

O estabelecimento de espécies invasoras resulta na redução da biodiversidade nativa. As características de invasividade das exóticas e dos ecossistemas receptores conferem vantagens competitivas para o sucesso invasor em novos ambientes de introdução. A alta capacidade competitiva de exóticas invasoras é atribuída ao rápido e maior crescimento (plasticidade) frente a espécies nativas. No entanto, as metodologias utilizadas podem enviesar a interpretação de que espécies invasoras são competidoras superiores às nativas, pois mensurar a biomassa ao final do experimento não considera como a dinâmica de recursos pode afetar o crescimento das espécies. Diante do exposto, este trabalho objetivou investigar as influências das condições climáticas no desempenho de crescimento de uma espécie invasora e uma nativa, ao longo de um gradiente de aridez no domínio semiárido da Caatinga. Para isso, analisamos os anéis de crescimento da invasora *Cryptostegia madagascariensis* e da nativa *Cobretum leprosum* que são espécies coocorrentes na região litorânea do estado do Ceará e possuem forma de crescimento semelhante. Posteriormente, analisamos os efeitos dos fatores climáticos locais e regionais no crescimento de ambas as espécies. Ambas as espécies apresentaram anéis de crescimento anuais. As populações apresentaram um rápido ciclo de vida dentro da comunidade invadida (idades  $\leq 20$  anos). Não há diferenças entre o crescimento das espécies invasora e nativa. Entretanto, o crescimento das espécies respondera negativamente aos fatores climáticos. A espécie nativa é afetada pelo aumento das temperaturas ao longo do gradiente. O El Niño afeta negativamente e com maior intensidade no crescimento da espécie nativa em todas as áreas estudadas; para espécie invasora seus efeitos são sentidos apenas nas áreas mais secas. Através dos anéis de crescimento anuais das espécies, descobrimos que as condições ambientais locais não têm muita influência sobre o crescimento da invasora, mas reduzem o crescimento da espécie nativa com o aumento das temperaturas, evidenciando a plasticidade do táxon invasor.

**Palavras-chave:** dendroecologia; anéis de crescimento; competição; bioinvasão; plantas invasoras; *Combretum leprosum*; *Cryptostegia madagascariensis*.

## ABSTRACT

The establishment of invasive species results in a reduction in native biodiversity. The invasiveness characteristics of the species and of the receptor ecosystems confer competitive advantages for invasive success in new introduction environments. The highly competitive capacity of invasive exotic species is attributed to their faster and greater growth (plasticity) compared to native species. However, the methodologies used may distort the interpretation that invasive species are superior competitors to native species, since measuring biomass at the end of the experiment does not consider how resource dynamics may affect species growth. Therefore, this study aimed to investigate the influences of climatic conditions on the growth performance of an invasive and a native species along an aridity gradient in the semi-arid domain of the Caatinga. To this end, we analyzed the growth rings of the invasive *Cryptostegia madagascariensis* and the native *Cobretum leprosum*, which are co-occurring species in the coastal region of the state of Ceará and have similar growth patterns. Subsequently, we analyzed the effects of local and regional climatic factors on the growth of both species. Both species showed annual growth rings. The populations had a short life cycle within the invaded community (ages  $\leq 20$  years). There are no differences between the growth of invasive and native species. However, the growth of species responded negatively to climatic factors. The native species is affected by rising temperatures along the gradient. El Niño negatively affects the growth of native species with greater intensity in all areas studied; for invasive species, its effects are felt only in the driest areas. Through the annual growth rings of the species, we found that local environmental conditions do not greatly influence the growth of the invasive species, but reduce the growth of the native species with increasing temperatures, highlighting the plasticity of the invasive taxon.

**Keywords:** dendroecology; growth rings; competition; bioinvasion; Invasive plants; *Combretum leprosum*; *Cryptostegia madagascariensis*.

## SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	7
2	MATERIAIS E MÉTODOS .....	10
2.1	Áreas de estudo .....	10
2.2	Espécies de estudo.....	13
2.3	Coleta de dados .....	16
2.3.1	<i>Dados climáticos</i> .....	16
2.3.2	<i>Amostras dendrocronológicas</i> .....	16
2.3.3	<i>Análise de dados</i> .....	17
3	RESULTADOS .....	18
3.1	Anéis de crescimento .....	18
3.2	Crescimento das espécies .....	19
3.3	Datação cruzada .....	20
3.4	Clima-crescimento .....	22
3.4.1	<i>Correlação espacial de crescimento</i> .....	25
4	DISCUSSÃO .....	26
4.1	Sincronicidade dos anéis de crescimento.....	27
4.2	Crescimento das espécies .....	28
4.3	Relação clima crescimento.....	29
5	CONCLUSÕES.....	32
	REFERÊNCIAS .....	33
	APÊNDICE A – INDIVÍDUOS GEORREFERENCIADOS NAS ÁREAS DE COLETA.....	42
	APÊNDICE B – DADOS ESTATÍSTICOS .....	43
	APÊNDICE C – AMOSTRAS DENDROCRONOLÓGICAS.....	45

## 1 INTRODUÇÃO

A competição é um fator fundamental de regulação das comunidades vegetais (Trinder *et al.*, 2021; Aschehoug *et al.*, 2016) e um mecanismo importante para o sucesso de plantas exóticas em áreas invadidas (Gioria; Osborne, 2014). O sucesso das plantas invasoras é atribuído às características fisiológicas e funcionais de invasividade, como o rápido crescimento, altas taxas reprodutivas e produção de compostos alelopáticos (Pan *et al.*, 2023; Abbas *et al.*, 2021; Richardson; Pyšek, 2006) que conferem vantagens competitivas frente às espécies nativas (Pyšek; Richardson, 2007). Além disso, fatores de invasibilidade, como clima, disponibilidade de recurso e o nível de distúrbio, influenciam a fragilidade dos ecossistemas e o sucesso no estabelecimento de plantas invasoras (Milbau *et al.*, 2009; Lonsdale, 1999).

O estabelecimento de plantas invasoras em novos ambientes, geralmente resulta na exclusão competitiva de táxons nativos, a formação de maciços populacionais invasores (Filho *et al.*, 2021; Barbosa *et al.*, 2019) e a perda de serviços ecossistêmicos (Simberloff; Rejmanek, 2011; Charles; Dukes, 2007). No cenário de que a crise climática e as invasões biológicas contribuem para diminuição da biodiversidade (Pyšek *et al.*, 2020), o clima é considerado um dos fatores-chave do estabelecimento invasor, sendo o primeiro filtro ambiental a ser superado para o sucesso da espécie invasora (Milbau *et al.*, 2009). Estudos evidenciam que as mudanças climáticas potencializam as invasões biológicas, favorecendo o estabelecimento e o aumento do número de espécies invasoras (Solarz *et al.*, 2023). Atualmente, são catalogadas 1.061 espécies de plantas invasoras no mundo (IPBES, 2023). Entretanto, o papel das mudanças climáticas no processo competitivo das invasoras a longo prazo, não está claro e necessita de investigações (Gioria *et al.*, 2023; Gioria; Osborne, 2014).

Uma das formas utilizadas para investigar o sucesso das invasões biológicas é comparar a capacidade competitiva de espécies invasora com nativas coocorrentes (Wang *et al.*, 2019; Sun; Junod, 2017). Em geral, estes estudos analisam a competitividade de invasoras e nativas através da mensuração da biomassa (Bates *et al.*, 2021; Byun, 2023; Paulus; Marshall, 2022). No entanto, o uso desse método vem sendo questionado, pois não considera como a dinâmica de recursos pode afetar o crescimento das espécies e, assim, enviesar a interpretação da

vantagem competitiva superior das invasoras (Trinder; Brooker; Robinson, 2013; Vilà; Weiner, 2004). Embora alguns estudos tenham incorporado a dinâmica temporal de recursos, os resultados obtidos foram inconclusivos ou evidenciaram que a variação temporal do recurso não influenciou no sucesso da invasora (Liu *et al.*, 2018; Slate *et al.*, 2022), possivelmente em função do uso de espécies com o ciclo de vida rápido.

O sucesso na disputa espaço-temporal de recursos limitantes, ao longo de gradientes é uma das principais características que definem o sucesso das invasoras sobre nativas (Gioria; Osborne, 2014; Trinder; Brooker; Robinson, 2013). Este sucesso é atribuído à plasticidade fenotípica das espécies invasoras que permite o estabelecimento e a obtenção de recursos em ambientes com variação de recursos (Richardson; Pyšek, 2006). A flutuação dos recursos ao longo do espaço e do tempo altera o resultado e a intensidade da dinâmica competitiva entre as espécies (Arias; Zeballos; Ferreras, 2023; Alpert; Bone; Holzapfel, 2000). Assim, para avaliar as diferenças competitivas entre espécies exóticas invasoras e nativas são necessárias abordagens que permitam comparações de longo prazo nas respostas de ambos os tipos de espécies à variabilidade de fatores limitantes ao longo de gradientes ambientais. O uso de gradientes de recursos permite identificar quais fatores ambientais limitam ou facilitam o sucesso competitivo das espécies, além de prever a dinâmica de crescimento de espécies mediante as mudanças climáticas (Carrara *et al.*, 2024; Ren *et al.*, 2023; Arias; Zeballos; Ferreras, 2023; Aragão; Zuidema; Groenendijk, 2022). Adicionalmente, possibilita avaliar se o sucesso competitivo de invasoras é dependente do contexto ambiental, já que elas tendem a crescer mais em ambientes com altos níveis de recursos (Davis; Grime; Thompson, 2000). Para essas comparações, é necessário considerar espécies co-existent com forma de vida, fenologia e dominância semelhantes para garantir que são espécies que competem naturalmente, evitando interpretações equivocadas a superioridade de invasoras sobre espécies nativas (Van Kleunen; Weber; Fischer, 2010; Vilà; Weiner, 2004). Todavia, são necessários mais estudos com árvores e arbustos invasores, visto que a maioria dos estudos investigam a competitividade de espécies invasoras não-lenhosa (Jia *et al.*, 2022; Shan *et al.*, 2024; Sun *et al.*, 2022; Vilà; Weiner, 2004).

Uma ferramenta útil para entender o processo de competitivo de crescimento entre espécies ao longo do espaço e do tempo é a dendroecologia (Manzanedo; Pederson, 2019).

Por meio do estudo dos anéis de crescimento das árvores, a dendroecologia reconstrói os padrões de crescimento e as condições ambientais em escala espaço-temporal (Altman, 2020), e investiga a influência do tempo na variação do crescimento entre espécies e indivíduos (Brienen; Zuidema, 2005). Além disso, possibilita a análise dos efeitos das perturbações ambientais e processos ecológicos, como a competição por recursos, na dinâmica de crescimento de espécies de árvores, contribuindo com informações para o diagnóstico e a conservação de ecossistemas florestais mediante mudanças ambientais (He *et al.*, 2022; Rosa *et al.*, 2017; Rozendaal; Zuidema, 2011).

Os estudos da dinâmica crescimento-clima de árvores e arbustos, por meio da dendrocronologia, estão concentrados nas regiões temperadas do hemisfério norte (Zhao *et al.*, 2019). A escassez de estudos dendroconológicos em regiões tropicais é atribuída a ausência de estações climáticas bem definidas, a heterogeneidade de habitats e a megadiversidade tropical (Silva; Funch; Silva, 2019). Essas condições influenciam a atividade cambial de espécies lenhosas, resultando na não formação de anéis de crescimento anuais e síncronos (Xavier *et al.*, 2021; Silva; Funch; Silva, 2019). Todavia, a sazonalidade climática, a fenologia das espécies e os regimes hidrológicos de lagos e rios, são fatores que favorecem a formação de anéis de crescimento contínuos em espécies tropicais, dentre as quais estão espécies das famílias botânicas Apocynaceae e Combretaceae (Quesada-Román *et al.*, 2022). Diante disso, é necessária a realização de mais estudos dendrocronológicos para compreender os padrões e os fatores de influência do crescimento de espécies tropicais (Quesada-Román *et al.*, 2022).

Apesar do potencial, poucos estudos utilizaram anéis de crescimento para comparar as respostas de invasoras e nativas às condições ambientais (Petrukaitis; Gudžinskas, 2023; Knüsel *et al.*, 2015; Mácová, 2008). Os estudos foram centrados na datação de introdução, na idade de maturação das espécies exóticas invasoras, no papel dos distúrbios antrópicos na liberação de crescimento (*releases*) e no recrutamento de invasoras (Petrukaitis; Gudžinskas, 2023; Scott *et al.*, 2019; Xavier *et al.*, 2021; Zalba; Sahara *et al.*, 2015; Cuevas; Boó, 2008). Além disso, os estudos também investigam as respostas de crescimento das invasoras ao clima, com o objetivo de compreender e prever o sucesso invasor nos ecossistemas, mediante

as constantes mudanças climáticas (Nogueira *et al.*, 2019; Palmer *et al.*, 2018; Knüsel *et al.*, 2015; Mácová, 2008).

Diante do exposto, este trabalho objetivou investigar as influências das condições climáticas no desempenho de crescimento de uma espécie invasora e uma nativa, ao longo de um gradiente de aridez no domínio semiárido da Caatinga, nordeste do Brasil, procurando saber se o sucesso de invasão se deve a uma melhor resposta de crescimento diante de flutuações de disponibilidade de recursos e, portanto, uma capacidade competitiva superior. Para isso, primeiramente fizemos um estudo para confirmar se uma espécie invasora e uma nativa pré-selecionadas formam anéis de crescimento anuais que permitiriam a construção de cronologias de crescimento em localidades distribuídas ao longo de um gradiente climático. Em seguida, realizamos uma caracterização anatômica dos anéis de crescimento conjuntamente a análises de sincronicidade do crescimento nas populações estudadas. Posteriormente, verificamos a hipótese de que a espécie invasora teria estratégias que permitiriam melhor aproveitamento de recursos e, portanto, melhor crescimento em relação a uma espécie nativa ecologicamente semelhante ao longo de um gradiente (Gioria; Osborne, 2014). Para isso, estudamos aspectos do crescimento das espécies e de sua relação com o clima testando:

(1) diferenças em crescimento bruto e relativo, (2) sincronicidade e (3) diferenças entre as espécies nas relações com fatores climáticos locais (pluviosidade e temperatura) e regionais (temperatura da superfície do oceano),

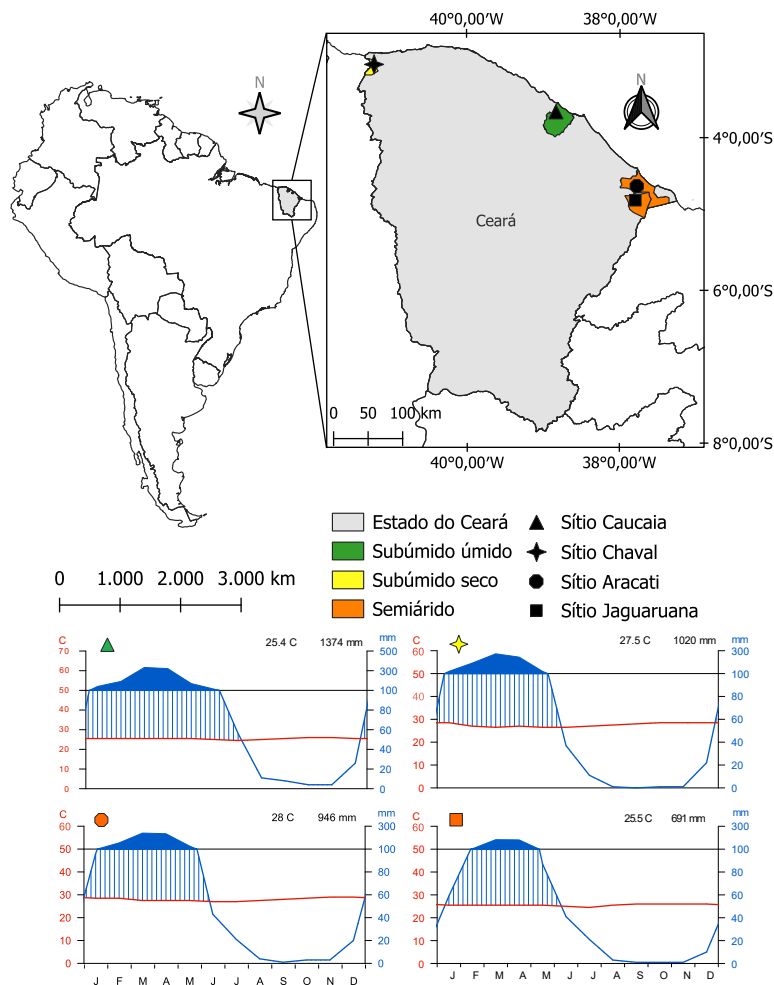
## **2 MATERIAIS E MÉTODOS**

### **2.1 Áreas de estudo**

Para a seleção dos municípios de coleta, primeiro realizamos uma análise dos dados climáticos a partir da base de dados da Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos - FUNCEME e a presença de um gradiente que inclui climas semiárido, subúmido seco e subúmido úmido (Fig. 1) (Ceará, 2016). Posteriormente realizamos excursões exploratórias aos municípios para confirmar as condições climáticas e ambientais das áreas, além da ocorrência das duas espécies selecionadas para este estudo (ver detalhamento abaixo) (REFLORA, 2020). Assim, a pesquisa ocorreu nos municípios de Aracati

(4°38'21.2"S 37°46'41.3"W), Caucaia (3°39'53.7"S 38°50'01.6"W), Chaval (3°02'28.8"S 41°12'18.4"W) e Jaguaruana (4°49'22.9"S 37°47'46.8"W), localizados na região dos tabuleiros pré-litorâneos do Ceará (Fig. 1).

Para uma melhor interpretação dos resultados, os pontos de coleta de Caucaia, Chaval, Aracati e Jaguaruana, no gradiente climático foram nomeados como úmido, seco, semiárido-a e semiárido-jag, respectivamente.



**Figura 1** - Estado do Ceará e os Municípios com diferentes condições de pluviosidade e aridez: Laranja - semiárido, amarelo - seco e verde -úmido. Áreas de coleta: círculo – Aracati, quadrado – Jaguaruana, estrela – Chaval, triângulo - Caucaia. Diagramas climáticos para o período 1980-2024 (Walter; Lieth, 1960).

O Estado do Ceará é caracterizado por ter a maioria do seu território incluído no Domínio Semiárido da Caatinga, apresentando sazonalidade e irregularidade na distribuição espacial-temporal no regime hidrológico local (Moro *et al.*, 2015; Gariglio *et al.*, 2010). No estado

podem ser encontrados o clima semiárido quente e seco do tipo Bsh (predominante) e tropical com invernos secos do tipo Aw (Köppen, 1948). Nos municípios selecionados, predominam solos do tipo neossolos e argissolos (Ceará, 2007), temperatura média anual de 26° a 28°C e pluviosidade média anual de 691 a 1374mm (Tabela 1). O período chuvoso ocorre entre os meses de janeiro a junho, e a estação seca nos meses de julho a dezembro (Ceará, 2024). Os municípios estão inseridos na unidade fitoecológica do complexo vegetacional costeiro que é caracterizado pela presença de diversos tipos de vegetação incluindo florestas estacionais, manguezais, vergetações arbustiva/arbóreas densas, savanas e florestas ripárias com *Copernicia prunifera* (Mill.) H. E. Moore. (Moro *et al.*, 2015).

**Tabela 1-** Dados ambientais das áreas de estudo

**Clima:** Bsh – semiárido quente e seco, Aw - tropical com invernos secos. **Solos:** AS- Argissolos, CA – Cambissolos, GS – Gleissolos, NS – Neossolos e PL- Planossolos.

Dados	Aracati	Caucaia	Chaval	Jaguaruana
<b>Temperatura</b>				
média (°C)	26° a 28°	26° a 28°	26° a 28°	26° a 28°
<b>Pluviosidade</b>				
média (mm)	946	1374	1020	691
<b>Período</b>				
chuvoso	Janeiro a abril	Janeiro a junho	Janeiro a maio	Janeiro a abril
<b>Índice de</b>				
aridez	47.03	78.92	51.35	36.18
<b>Clima</b>				
	Aw	Aw	Aw	Bsh
<b>Solos</b>				
	AS, GS e NS	AS, NS e PS	AS, GS, NS e PS	AS, NS e CS

FORNTE: (CEARÁ, 2024; CEARÁ, 2017; CEARÁ, 2016; KÖPPEN, 1948)

Como critério de seleção de áreas para coleta das espécies estudadas, consideramos, em cada município, as áreas em que houvesse a coocorrência das duas espécies no nível de microambiente, houvesse uma grande intensidade de invasão, conforme Bonilla *et al.* (2023) e/ou a formação de maciços populacionais da espécie invasora. As áreas estudadas estão localizadas próximas a corpos hídricos como rios, riachos e/ou lagos (APÊNDICE A), e apresentam solos hidromórficos influenciados pela zona de várzea dos corpos hídricos, condições características dos neossolos, planossolos e gleissolos (Santos *et al.*, 2018). A

vegetação das áreas apresenta distúrbios antrópicos provocados pelo manejo envolvido no extrativismo da palha e pó ceifeiro de *C. prunifera* (Carnaúba) e das de atividades de carcinicultura (principalmente no município de Jaguaruana). Além de distúrbios ambientais provocados pela invasão biológica da *C. madagascariensis* (Maia; de Lucena; Silva, 2023; Filho *et al.*, 2021; Barbosa *et al.*, 2019; Rodrigues; Kelting, 2010; Carvalho; Gomes, 2009) .

## 2.2 Espécies de estudo

As espécies utilizadas neste estudo foram selecionadas de modo que tivéssemos uma espécie nativa e uma invasora coocorrendo em ambientes semelhantes ao longo de um gradiente climático, possuindo formas de crescimento semelhantes (Van Kleunen; Weber; Fischer, 2010; Vilà; Weiner, 2004). Essas características foram avaliadas inicialmente por um levantamento de ocorrência de espécies em bases de dados de herbários (REFLORA, 2020) e trabalhos sobre espécies invasoras do estado do Ceará (Bonilla *et al.*, 2023). Posteriormente em excursões exploratórias, realizadas em fevereiro de 2024, avaliou-se a abundância e coocorrência em microambientes semelhantes ao longo do gradiente climático e coletamos amostras para análises preliminares da formação de anéis de crescimento. A partir dessas avaliações, selecionamos a espécie nativa *Combretum leprosum* Mart., Combretaceae e *Cryptostegia madagascariensis* Bojer, Apocynaceae (Fig. 2).

*C. madagascariensis* (Fig. 2a), popularmente conhecida como Unha-do-diabo (Filho *et al.*, 2021) é uma espécie nativa de Madagascar (Klackenberg, 2001) que apresenta plasticidade de hábito, podendo ser encontrada na forma de arbusto ou de liana na presença de espécie suporte (Feitosa *et al.*, 2023).



**Figura 2** – (a) arbusto de *Cryptostegia madagascariensis*. (b) arbusto de *Combretum leprosum*.

O táxon foi introduzido no Brasil com fins ornamentais (Vieira *et al.*, 2004), se estabeleceu e passou a invadir áreas, causando prejuízos ambientais e econômicos no país, onde esses impactos estão diretamente ligados à morte por sombreamento de *C. prunifera* (Fig. 3), conhecida popularmente como Carnaúba (Medeiros *et al.*, 2023; Barbosa *et al.*, 2019). Esta palmeira é endêmica do Brasil e possui grande importância socioeconômica na região Nordeste, devido à atividade extrativista do pó ceifeiro da Carnaúba, que é utilizado para a fabricação de cera vegetal de Carnaúba (Carvalho; Gomes, 2009).



**Figura 3** - Indivíduos de *C. madagascariensis*. Ao fundo, indivíduos de Carnaúba parcialmente cobertos por *C. madagascariensis*

Atualmente, *C. madagascariensis* está amplamente distribuída no Nordeste brasileiro e, com maior intensidade no estado do Ceará, onde estabeleceu populações em municípios com grandes diferenças de altitude (Bonilla *et al.*, 2023) e pluviosidade (Ceará, 2017), demonstrando a plasticidade da espécie na região (Richards, 2006). A espécie é encontrada principalmente em áreas próximas a corpos hídricos, como margens de rio (Bonilla *et al.*, 2023). Além disso, a espécie exibe tolerância à salinidade, ao estresse hídrico moderado e maior crescimento inicial em ambientes com alta disponibilidade de luz e com perturbações ambientais, indicando o potencial invasor da espécie (Brito *et al.*, 2021).

A espécie nativa selecionada, *Combretum leprosum*, popularmente conhecida como Mofumbo (Fig. 2b), é uma espécie nativa do Brasil, de hábito arbustivo, liana ou arbóreo com ampla distribuição no país (Flora e Funga do Brasil, 2020b). Na região Nordeste do Brasil, a espécie ocorre em ambientes de Caatinga onde possui alta dominância e valor de importância fitossociológica (Lima; Barbora, 2018; Lima; Coelho, 2018), além de possuir

grande importância médica (Horinouchi *et al.*, 2013; Nunes *et al.*, 2009; Facundo *et al.*, 2005) e ambiental no processo de recuperação de áreas degradadas (Lucas *et al.*, 2022; Vieira; Araújo; Zandavalli, 2013). Apesar de ser encontrada em ambiente semiárido, a germinação e o desenvolvimento inicial da espécie são afetados negativamente em condições de altas temperaturas (Leal *et al.*, 2020) e de estresse salino (Leal *et al.*, 2019).

## **2.3 Coleta de dados**

### **2.3.1 Dados climáticos**

Os dados pluviométricos anuais locais foram obtidos a partir do banco de dados da FUNCEME, dos postos pluviométricos próximos às áreas de coleta (<20 Km). Os valores médios de temperatura (média, máxima e mínima) e temperatura da superfície do mar – (Sea Surface Temperature – SST, dados interpolados de 0,25°, nas coordenadas geográficas: -60 to 60 °N, -180 to 20 °E) foram colhidos através das coordenadas geográficas das áreas de estudo, a partir da plataforma *Climate Explorer* – KNMI (Harris *et al.*, 2020).

### **2.3.2 Amostras dendrocronológicas**

A coleta de amostras foi realizada por delineamento oportunista, seguindo o método de visita guiada (Williams; Brown, 2019) entre os meses de fevereiro e novembro de 2024, no qual foram coletados indivíduos de ambas as espécies com diferentes tamanhos de diâmetro na base do solo (6 e 13 cm). Foram amostrados e georreferenciados dez indivíduos por espécie em cada ponto de coleta, totalizando 40 indivíduos por espécie (APÊNDICE A). As amostras foram retiradas do caule entre 10 e 50 cm do solo (Panthi; Fan; Bräuning, 2021) por meio do método destrutivo com motopodador Vulcan Trent VP3300L.

Tendo em vista que: 1) não havia estudos de anéis e crescimento das espécies de estudo, 2) observamos anomalias estruturais no crescimento das espécies e 3) o gênero *Combretum* é descrito como problemático em estudos dendrocronológicos (David; Chhin; Skole, 2014);, utilizamos o método destrutivo para coletar secções transversais (discos). Isso possibilitou obtermos uma melhor visualização dos anéis de crescimento, além de possibilitar a

identificação de anéis estreitos e anéis falsos e/ou descontínuos (Granato-Souza; Barbosa; Chaves, 2019; Speer, 2010).

Os discos foram secos em temperatura ambiente e posteriormente polidos com lixas de granulometria P80 a P1500 para facilitar a visualização e marcação dos limites dos anéis de crescimento através de estereomicroscópio (Orvis; Grissino-Mayer, 2002). Os discos foram digitalizados com o *scanner* Epson Perfection (V850) na resolução de 1200 dpi, para a análise dos anéis de crescimento e comparação entre as espécies. Algumas amostras foram analisadas anatomicamente com o objetivo de identificar e descrever os anéis de crescimento conforme (Aragão; Lisi, 2019).

### 2.3.3 Análise de dados

Para investigar a formação de anéis nas espécies estudadas, selecionamos de 2 a 3 raios por indivíduo para obter a largura dos anéis de crescimento através dos *softwares* *Coorecorder* e *CDendro* (versão 9.8.4) (Maxwell; Larsson, 2021), com precisão de 0,01mm. Para a datação cruzada (entre raios do mesmo indivíduo e entre raios de diferentes indivíduos) e a correção de erros de marcação, usamos o *software* COFECHA (Holmes, 1983). Para a montagem e análise comparativa das cronologias e largura dos anéis de crescimento das espécies utilizamos o pacote *dplR* do *software* R (R core team, 2023). Retiramos as tendências de crescimento das séries com filtros *spline* de 50 anos em todos os indivíduos e sítios, com exceção da espécie *C. leprosum* na área semiárida do sítio de Aracati, onde o *spline* de 10 anos foi o que melhor se ajustou aos dados. Utilizamos a cronologia *standard* como índice de anéis dos indivíduos e as métricas dendrocronológicas *Rbar* e *EPS* para a validação das cronologias (Costa *et al.*, 2023; Stahle, 1999).

Para analisar o crescimento bruto das espécies nos diferentes sítios (previsão um), utilizamos a medida dos anéis obtidas das cronologias dos arbustos e elaboramos curvas de crescimento para cada espécie e sítio. Também comparamos as curvas de crescimento com teste Kruskal-wallis, para verificar possíveis diferenças de crescimento das espécies entre os

sítios. Ademais, comparamos as médias das cronologias de crescimento com o teste T, para averiguar possíveis similaridades e diferenças nos padrões de crescimento das espécies.

Para identificar quais fatores climáticos locais e regionais modulam o crescimento das espécies (previsão três), ajustamos modelos lineares múltiplos (MLM) relacionando o crescimento obtido pela largura dos anéis às variáveis preditoras: precipitação, temperatura máxima, média e mínima e SST. As análises foram conduzidas separadamente para cada combinação de espécie e sítio. Inicialmente, ajustamos um modelo global contendo todas as variáveis climáticas, a partir do qual foram gerados todos os modelos possíveis contendo subconjuntos de variáveis. Essa combinação de modelos foi obtida por meio da função *dredge* do pacote MuMIN do *software* R (R core team, 2023), e classificados com o critério Akaike (AIC) (Akaike, 1998). Além disso, avaliamos a correlação espacial entre a cronologia de crescimento das espécies com o SST (dados interpolados de 0,25°) (Reynolds; Smith, 1994) para visualizar possíveis diferenças espaciais no crescimento das espécies nativa e invasora com os fatores climáticos, com a base de dados KNMI (Aragão; Groenendijk; Lisi, 2019). Adicionalmente, para observar o efeito climático e entender as semelhanças e diferenças no crescimento de ambas as espécies (previsão seis) utilizamos a correlação de Pearson a 95% de confiança, por meio do pacote *corrplot* do *software* R (Wei; Simko, 2021), com os dados anuais de pluviosidade e médias anuais de temperatura (média, máxima e mínima) e SST. Havendo correlação entre as cronologias de crescimento e as variáveis climáticas, testamos a significância das correlações por meio de regressões lineares. Utilizamos o grau de correlação e a significância dos fatores climáticos com o crescimento para medir a sensibilidade.

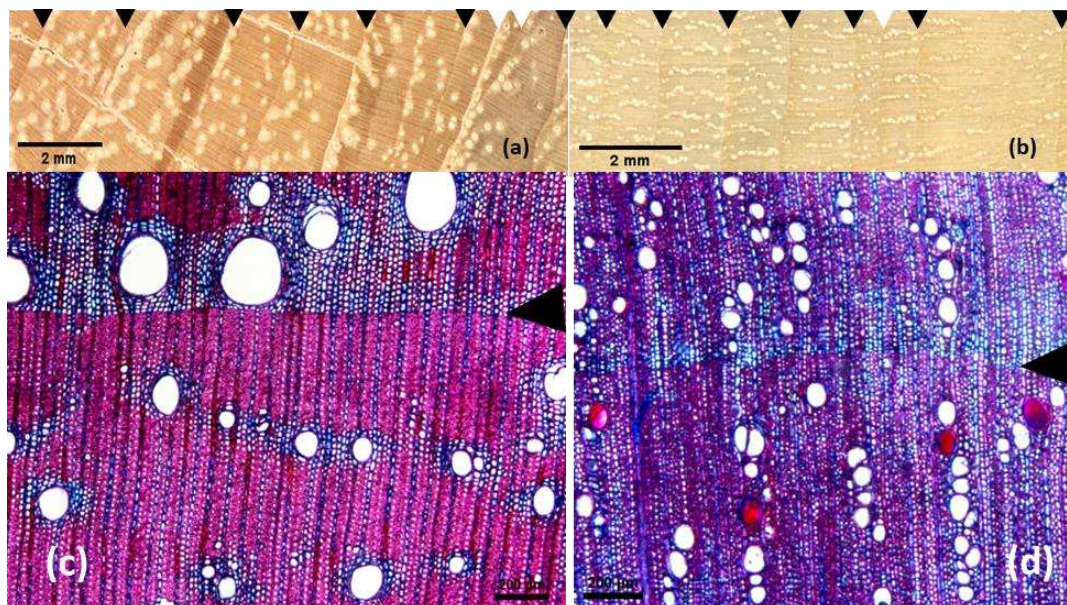
### 3 RESULTADOS

#### 3.1 Anéis de crescimento

Os limites dos anéis de crescimento de *C. leprosum* são anuais, síncronos e visíveis a olho nu, (Fig. 4a). Anatomicamente, os anéis de crescimento de *C. leprosum* são delimitados por linha de parênquima marginal associados a uma zona fibrosa e aumento da densidade de vasos no lenho inicial.

Os anéis de *C. madagascariensis* também são anuais, síncronos e visíveis a olho nu (Fig. 4b), os anéis são delimitados por uma camada de parênquima marginal, associados ao aumento do diâmetro dos elementos de vaso no lenho inicial (Fig. 4b).

Falsos anéis de crescimento foram encontrados em ambas as espécies estudadas. Em *C. leprosum*, os anéis falsos são caracterizados principalmente por serem convergentes, as vezes ausentes em alguns raios e por mudanças de coloração na madeira (Fig. 4ac). Para *C. madagascariensis*, os falsos anéis apresentam mudança na coloração da madeira e descontinuidade de formação (Fig. 4bd). A utilização de secções transversais foram cruciais para a identificação dos falsos anéis de crescimento em ambas as espécies.



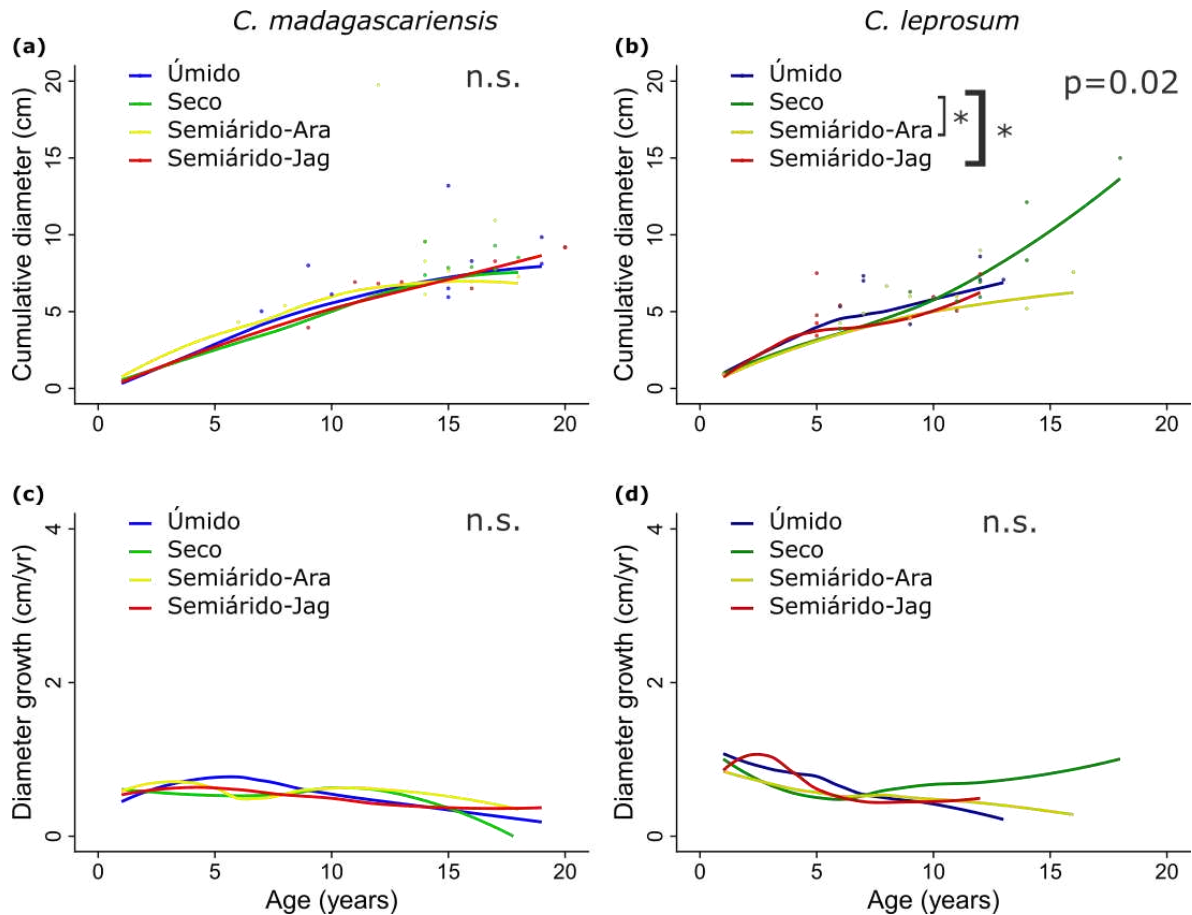
**Figura 4-** Imagens macroscópica transversais de *C. leprosum* (a) e *C. madagascariensis* (b). Imagens microscópica de *C. leprosum* (c) e *C. madagascariensis* (d). Os limites dos anéis de crescimento são indicados por triângulos pretos. Triângulos brancos indicam anéis falsos.

### 3.2 Crescimento das espécies

As curvas de crescimento da *C. madagascariensis* não diferiram entre os sítios (Fig. 5a), com uma média de 4,1 mm (DP = 2,72 mm) de crescimento acumulado em todos os sítios. A média das taxas de crescimento anual da espécie foi de 2,5 mm (DP = 1,86 mm)

*C. leprosum* apresentou diferenças no crescimento acumulado entre os sítios, com tendência de maior crescimento no sítio úmido em relação aos demais, principalmente a

partir do ano 10 das cronologias (Fig. 5b). A média de crescimento acumulado da espécie foi de 4,3 (DP = 2,82 mm) no sítio seco e 3 mm (DP = 2,17 mm) no sítio semiárido-jag. A média das taxas de crescimento da espécie no sítio seco foi de 2,86mm (DP=1,65 mm) e 2,64 mm (DP =1,64 mm) no sítio semiárido-jag.



**Figura 5** – Valores brutos de crescimento em diâmetro acumulado de *C. madagascariensis* (a) e *C. leprosum* (b) e crescimento anual (c) e (d), respectivamente. Sítios: azul - úmido, verde - seco, amarelo - semiárido-Ara, vermelho – semiárido-Jag. Nível de significância: \* -  $p < 0.05$ , ns – não significativo (teste de Kruskal-Wallis). Valores não significativos podem ser observados no Apêndice B – Tabela 3.

### 3.3 Datação cruzada

Datamos 34 dos 40 indivíduos de *C. leprosum*, em um total de 80 raios, com a idades variando entre 5 e 17 anos. Para os indivíduos de *C. madagascariensis*, datamos 37 dos 40 indivíduos, em um total de 76 raios, com a idades variando entre 7 e 20 anos, demonstrando

que ambas populações apresentam um rápido ciclo de vida (Tabela 4 e Fig. 6). Descartamos 6 (15%) das amostras de *C. leprosum* e 3 (7,5%) de *C. madagascariensis* que apresentaram crescimento anômalo ou danos internos, os quais impossibilitaram a datação.

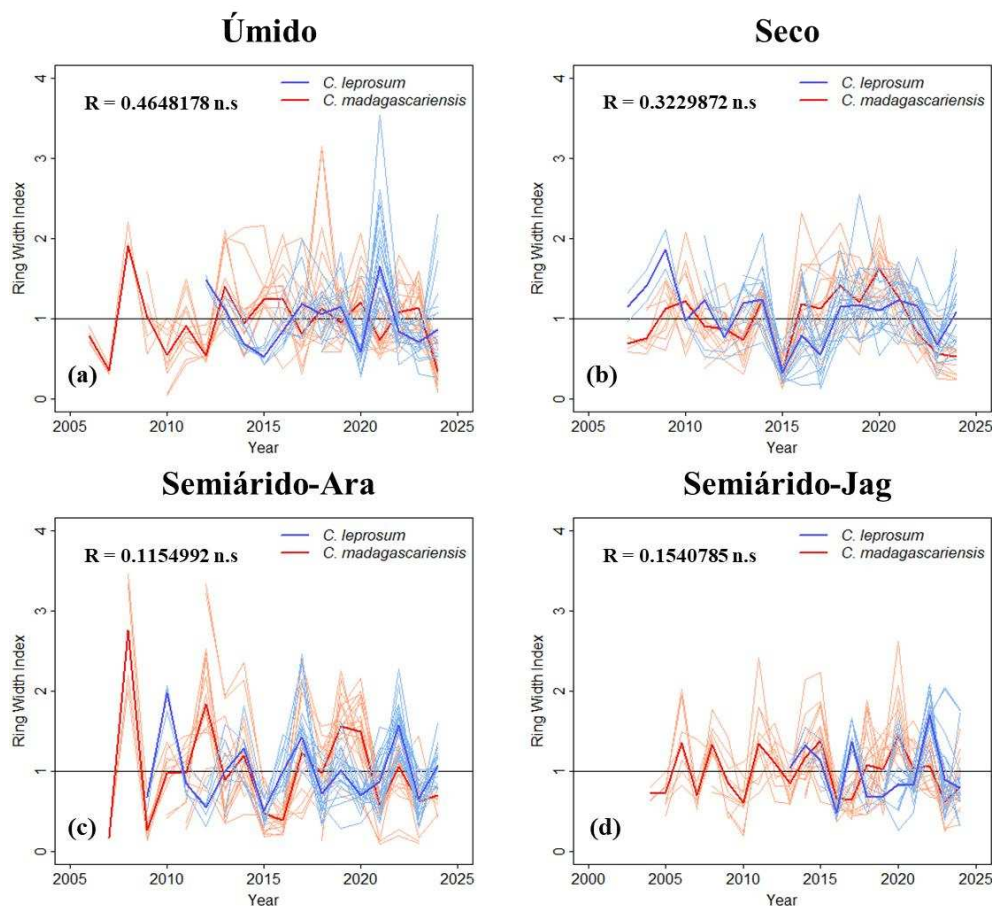
Encontramos altos valores de intercorrelação para as populações de todas as espécies, que aumentaram de acordo com o aumento da aridez das áreas, com valores de 0.711 – 0,837 e 0.726 – 0.750 para *C. leprosum* e *C. madagascariensis*, respectivamente. À exceção de *C. madagascariensis* no sítio semiárido-Jag que apresentou 0.628 de intercorrelação (Tabela 4). Os valores Rbar e EPS não aumentaram de acordo com o aumento da aridez para ambas as espécies (Tabela 4).

**Tabela 4** - Características cronológicas para as duas espécies no gradiente de aridez

**Gradiente:** SP: CL – *Combretum leprosum*; CM – *Cryptostegia madagascariensis*. **Nº de arbustos:** número de indivíduos. **Nº de raios:** número de raios utilizados. **Intercorr:** intercorrelação entre séries; **Rbar:** correlação entre árvores; **EPS:** sinal de expressão da população.

Gradiente	SP	Nº de arbustos	Nº de raios	Intercorr.	Rbar	EPS	Idade	Período
Úmido	CL	7	19	0.711	0.753	0.901	6-12	2012-2024
Úmido	CM	9	20	0.726	0.622	0.868	7-18	2006-2024
Seco	CL	9	19	0.720	0.785	0.880	6-17	2007-2014
Seco	CM	8	16	0.735	0.765	0.919	14-17	2007-2024
Semiárido-Ara	CL	9	23	0.721	0.740	0.895	6-15	2009-2024
Semiárido-Ara	CM	10	20	0.750	0.794	0.885	6-17	2007-2024
Semiárido-Jag	CL	9	19	0.837	0.832	0.937	5-11	2013-2024
Semiárido-Jag	CM	10	20	0.628	0.641	0.877	8-20	2004-2024

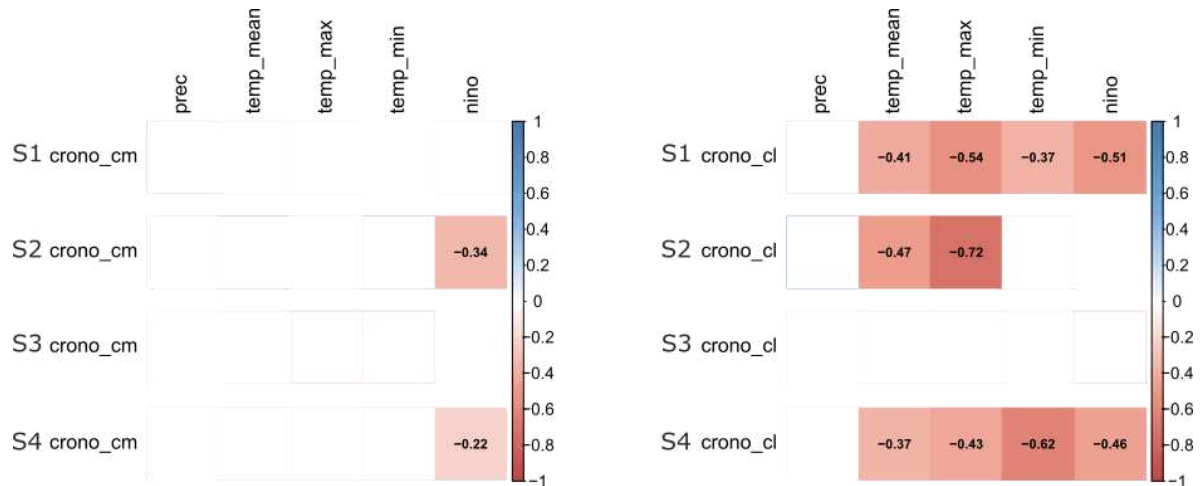
Os crescimentos de *C. leprosum* e *C. madagascariensis* apresentaram correlações negativas (-0,46) no sítio mais úmido, indicando uma possível mudança nas estratégias de crescimento das espécies em ambientes favoráveis (Fig. 6a). Nos demais sítios as correlações de crescimento entre as espécies foram positiva. No entanto, quando testamos as possíveis semelhanças ou diferenças de crescimento entre as espécies no mesmo sítio, os valores não foram significativos (APÊNDICE B – Tabela 5).



**Figura 6** - Índice de larguras de crescimento (RWI) de *C. leprosum* (azul claro, cronologia média em azul esuro) e *C. madagascariensis* (vermelho claro, cronologia média em vermelho escuro), sob diferentes condições climáticas (sítios: Úmido (a), Seco (b), Semiárido-Aracati (c) e semiárido-Jag (d)). R: correlação entre as cronologias (correlação de Pearson). n.s: valores não significativos (teste T).

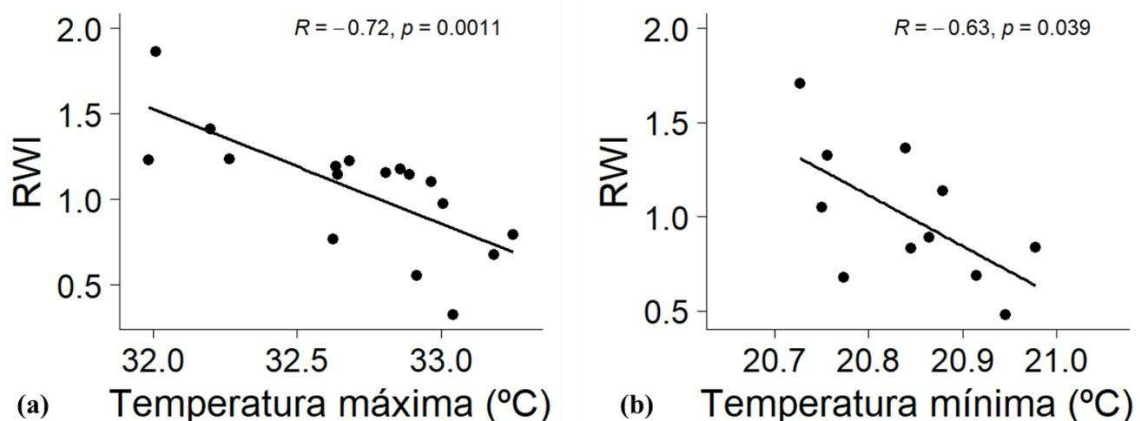
### 3.4 Clima-crescimento

Ambas as espécies apresentaram correlações significativas com as variáveis climáticas. Porém, *C. leprosum* apresentou um número maior do que *C. madagascariensis* (Fig. 7), indicando que a espécie invasora apresenta uma tendência de continuar seu crescimento de forma independente das variáveis climáticas estudadas. A variação de pluviosidade anual não influenciou as cronologias de ambas as espécies, enquanto a temperatura influenciou exclusivamente as cronologias de *C. leprosum* e a SST influenciou ambas as espécies (Fig. 7).



**Figura 7** - Matriz de correlação RWI-clima para as espécies *C. madagascariensis* e *C. leprosum* nos sítios úmido (S1), seco (S2), semiárido-Ara (S3) e semiárido-Jag (S4). Valores acumulados anuais de pluviometria e médias anuais para temperaturas, máxima, média e mínima, e SST, no período de 2004-2024. **crono\_cm**: cronologia *C. madagascariensis*; **Crono\_cl**: cronologia *C. leprosum*. **prec**: precipitação; **temp\_max**: temperatura máxima; **temp\_mean**: temperatura média; **temp\_min**: temperatura mínima; **nino**: SST. Tons em azul indicam correlação positiva entre as cronologias e as variáveis climáticas. Tons em vermelho indicam correlação negativas entre as cronologias e as variáveis climáticas (correlação de Pearson)

Após verificar quais variáveis apresentaram correlação com as cronologias de crescimento (Fig. 7), testamos a significância dessas correlações através de regressões lineares e apenas a relação clima-crescimento de *C. leprosum* foi significativa. O táxon apresentou diminuição do crescimento com o aumento dos fatores climáticos, dependendo do sítio. No sítio seco, o aumento da temperatura máxima, diminui o crescimento da espécie nativa (Fig. 8a). Já no sítio semiárido-Jag, o aumento da temperatura mínima também diminui o crescimento do táxon (Fig. 8b).



**Figura 8-** Regressões lineares com cronologias *standard* de *C. leprosum* com os dados de temperatura máxima (a) no sítio seco (S2), e temperatura mínima (b) no sítio semiárido-Jag (S4). RWI: Ring Width Index.

Nos demais sítios, para a espécie *C. leprosum* e em todos os sítios para *C. madagascariensis*, os fatores climáticos anuais, isolados, não explicaram o crescimento (APÊNDICE B – Tabela 6). Isso indica que o táxon nativo apresenta uma limitação de crescimento em áreas mais secas quando há aumentos de temperatura.

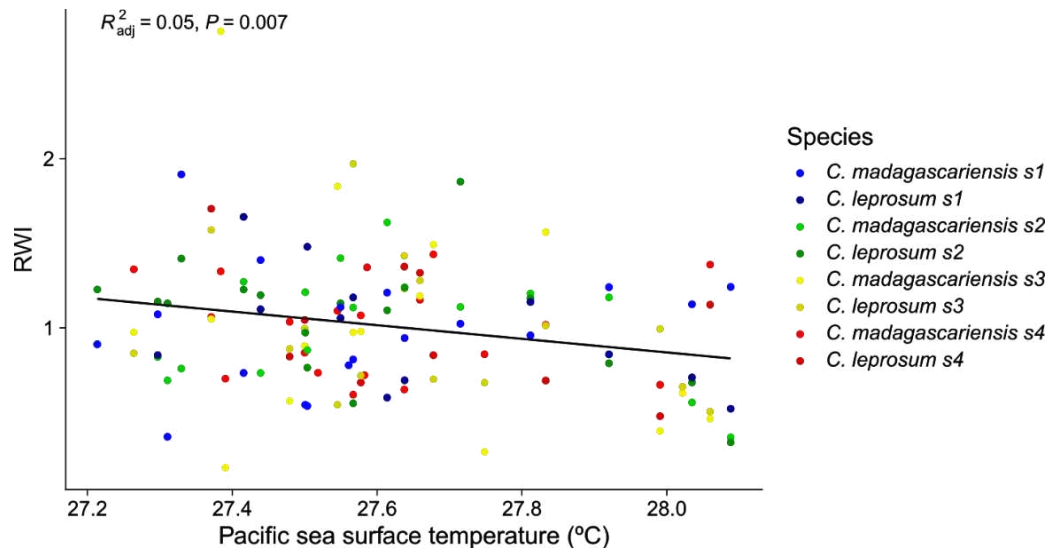
Quando testamos os modelos lineares múltiplos com as variáveis preditoras climáticas, ano e sítio, o modelo 2 que contém apenas o nino (SST), obteve o menor valor AIC e p-valor significativo (Tabela 7 APÊNDICE B – Tabela 8).

**Tabela 7** – Comparação dos modelos lineares ajustados para explicar o crescimento das espécies em função das variáveis climáticas locais e regionais, classificados pelo critério Akaike AICc. **Cron**: cronologia. **prec**: precipitação; **temp\_max**: temperatura máxima; **temp\_mean**: temperatura média; **temp\_min**: temperatura mínima; **nino**: SST.

	Modelos	df	AICc	p
Modelo1	cron ~ 1	2	124.1301	NA
Modelo2	cron ~ nino	3	118.6936	0.006046233**
Modelo3	cron ~ year + prec + temp_mean + temp_max + temp_min + nino + sp + sitio	15	142.3417	0.971161205

Legenda: Nível de significância: \*  $P \leq 0.05$  \*\*  $P < 0.01$  \*\*\*  $P < 0.001$ .

No Modelo2, o aumento da temperatura das águas superficiais do oceano está relacionado à uma redução do crescimento para as espécies, independentemente do sítio (Fig. 9).

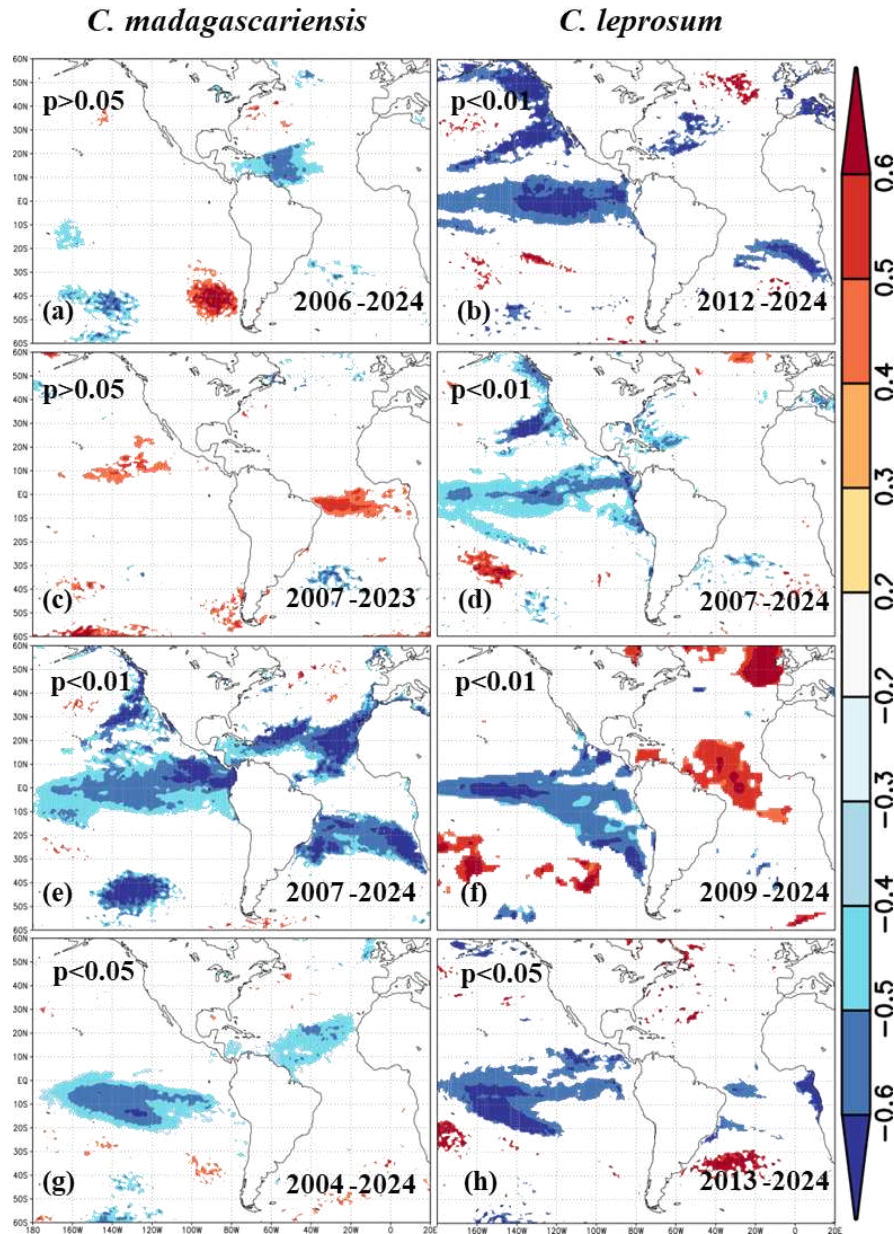


**Figura 9** – Modelo linear com as cronologias de crescimento de *C. leprosum* e *C. madagascariensis* sobre o efeito de SST: sea surface temperature. **Sítios:** s1 - úmido, s2 - seco, s3 - semiárido-Ara, s4 – semiárido-Jag.

### 3.4.1 Correlação espacial de crescimento

A correlação espacial entre as cronologias e a temperatura da superfície do oceano (SST), indicam que a região equatorial do oceano Pacífico produz um efeito negativo no crescimento das espécies estudadas (Fig. 10). Entretanto, a intensidade da correlação entre SST e o crescimento é mais intensa e ocupa maiores áreas para *C. leprosum*, independentemente do sítio (Fig. 10b, 10d, 10f e 10h).

Os eventos El Niño (aumento na temperatura do Pacífico) são os principais causadores das reduções no crescimento das espécies, sendo mais efetivo sobre a espécie nativa em relação à invasora (Fig.10)



**Figura 10** - Correlações espaciais entre as temperaturas da superfície do oceano (SST) e as cronologias de crescimento de *C. madagascariensis* e *C. leprosum* nas áreas de estudo: úmido (a) e (b), seco (c) e (d), semiárido-Ara (e) e (f) e semiárido-Jag (g) e (h). Dados de SST de interpolados de  $0,25^\circ$  (Reynolds; Smith, 1994). A obtenção dos valores de SST foi concentrada em um período de seis meses em todos os sítios. Tons em azul indicam correlação negativa entre as cronologias e a variável SST. Tons em vermelho indicam correlação positiva e entre as cronologias e a variável SST.

#### 4 DISCUSSÃO

Esse é primeiro estudo que revela o potencial dendrocronológico das espécies tropicais *C. leprosum* e *C. madagascariensis*, além de utilizar a dendrocronologia como ferramenta investigativa o processo de invasão biológica. No presente estudo, comparamos as respostas de crescimento anuais de uma espécie invasora (*C. madagascariensis*) e uma nativa (*C. leprosum*) coocorrentes na região Nordeste do Brasil, em um gradiente climático de aridez. O crescimento de ambas as espécies é modulado por fatores climáticos de diferentes formas, dependendo do local de cada população. A temperatura e o aquecimento das águas superficiais do oceano Pacífico (SST) foram as variáveis climáticas com mais influência sobre o do crescimento das espécies estudadas. Todavia, o crescimento da espécie invasora *C. madagascariensis* é insensível aos fatores climáticos locais, evidenciando a plasticidade e o risco potencial de expansão de áreas invadidas do táxon.

#### 4.1 Sincronicidade dos anéis de crescimento

As duas espécies apresentaram tipos diferentes de limites de anéis de crescimento (Worbes, 2010). Os limites dos anéis de crescimento de *C. leprosum* apresentam parênquima marginal associados a uma zona fibrosa e a elementos de vaso, características morfológicas semelhantes à outras espécies do gênero *Combretum* (David; Chhin; Skole, 2014; Mbow *et al.*, 2013). Os anéis de crescimento de *C. madagascariensis* são delimitados por parênquima marginal, de forma semelhantes à de outras espécies da família Apocynaceae (Aragão; Groenendijk; Lisi, 2019; Leoni; da Fonseca; Schöngart, 2011). Embora os limites dos anéis sejam visíveis macroscopicamente, a datação das espécies só foi possível devido à utilização de discos transversais e às análises anatômicas que possibilitaram a identificação dos anéis falsos (Aragão; Lisi, 2019; Granato-Souza; Barbosa; Chaves, 2019), principalmente para espécie *C. leprosum*. A espécie nativa apresenta grande quantidade de anéis falsos/convergentes (formados por injúrias) ao longo de toda a amostra (APÊNDICE C – Fig. 12). A presença de anéis falsos é comum em árvores tropicais (Worbes, 2010). No entanto, devido às características de crescimento, algumas espécies do gênero *Combretum* são classificadas como problemáticas para análises dendrocronológicas (David; Chhin; Skole, 2014). Essas características impossibilitaram a datação de algumas espécies do gênero *Combretum* (David; Chhin; Skole, 2014; Mbow *et al.*, 2013), reforçando a necessidade de discos transversais e análise anatômica. Já o tronco de *C. madagascariensis* apresenta lenho

de reação/tração como característica, o que dificultou a identificação anéis descontínuos em regiões próximas da casca (APÊNDICE C – Fig. 13).

Apesar das peculiaridades estruturais das espécies, os altos valores de sincronização entre as séries indicam que ambas as espécies apresentam anéis de crescimento anuais (Stahle, 1999). Observamos que a sazonalidade climática aumentou os valores de intercorrelação das populações, à exceção da espécie *C. madagascariensis* no sítio semiárido – Jag. O padrão de aumento dos valores de  $R_{bar}$  e EPS também não se mantiveram com o aumento da sazonalidade. Isso pode ocorrer porque a força dos fatores climáticos pode variar de acordo com o local e com os táxons estudados (Zuidema *et al.*, 2022) e refletir na variação da sincronicidade de espécies diferentes em ambientes semelhantes (Aragão; Groenendijk; Lisi, 2019). O aumento da sincronicidade de acordo com a sazonalidade foi encontrado para o gênero *Handroanthus*, mas, o mesmo não foi observado para o gênero *Aspidosperma* sob as mesmas condições ambientais (Aragão; Zuidema; Groenendijk, 2022), corroborando com resultados encontrados.

#### 4.2 Crescimento das espécies

O crescimento bruto da espécie nativa, *C. leprosum*, apresentou diferenças entre os sítios (Fig. 5). Isso indica que o crescimento da espécie nativa é influenciado por condições ambientais locais (Pérez-Ramos *et al.*, 2019), semelhantemente à variação no crescimento bruto de espécies do gênero *Combretum* no oeste africano (Mbow *et al.*, 2013). Para espécies invasoras, a variabilidade de recursos (como nutrientes) e das condições ambientais (como temperatura, pluviosidade e luminosidade), em geral, resultam em diferenças no crescimento (Cui *et al.*, 2023; Hou; Wang, 2023; Pan *et al.*, 2023; Ren *et al.*, 2023). No entanto, a invasora *C. madagascariensis* não apresentou diferenças de crescimento entre os sítios (Fig. 5). Esse resultado indica que a variação das condições ambientais e climáticas locais, na amplitude ecológica estudada, não é limitante para o crescimento da invasora e podem estar relacionado com o sucesso de invasão (Milbau *et al.*, 2009; Lonsdale, 1999). As espécies invasoras podem apresentar maior plasticidade nas estratégias de aquisição e conservação de recursos do que espécies nativas, permitindo manter maior constância de crescimento em diferentes condições ambientais (Gioria; Osborne, 2014; Funk, 2013). Essa característica

proporcionaria vantagens em relação às espécies nativas, especialmente em anos desfavoráveis.

A falta de diferenças no crescimento do táxon invasor e nativo, ao longo do gradiente (APÊNDICE B – Tabela 5), pode estar relacionada com o uso da cronologia *standard*, que retira as tendências biológicas (ontogenéticas) ao ajustar as curvas de crescimento bruto, padronizando o crescimento das espécies (Helama *et al.*, 2004), mas possibilita a comparação de espécies sem proximidade filogenética e corrobora os resultados de Costa *et al.*, (2023).

As populações de *C. madagascariensis* e *C. leprosum* apresentaram idades  $\leq 20$  anos. Tendo em vista que buscamos incluir os maiores indivíduos de cada população estudada, essas idades são uma estimativa da longevidade alcançada por indivíduos de ambas as espécies focais. O rápido crescimento de espécies tropicais geralmente resulta em ciclos de vida de curta duração (Locosselli *et al.*, 2020). No entanto, as idades diferiram em comparação à idade de espécies arbóreas pioneiras de Apocynaceae e do gênero *Combretum* (Combretaceae), onde as idades populacionais ultrapassam os 30 anos (Aragão; Groenendijk; Lisi, 2019; Mbow *et al.*, 2013). As práticas de manejo envolvidas nas atividades extrativistas da carnaúba, como a queima e a derrubada da vegetação (Moro *et al.*, 2015), associados com a própria invasão biológica de *C. madagascariensis*, reduzem a biodiversidade das áreas exploradas (Barbosa *et al.*, 2019; Filho *et al.*, 2021), diminuem as taxas de crescimento de espécies das áreas afetadas, prejudicam o processo de regeneração de vegetação nativas (Bongers *et al.*, 2019; Shahabuddin; Kumar, 2007; Stinson *et al.*, 2006), e podem ter contribuído para a diminuição da idade das populações estudadas.

### 4.3 Relação clima crescimento

A relação clima crescimento em regiões tropicais varia de acordo com sítios e espécies (Zuidema *et al.*, 2022). Aqui encontramos que a precipitação não teve efeito sobre o crescimento das populações, diferentemente do observado por outras pesquisas (Costa *et al.*, 2023; Aragão; Zuidema; Groenendijk, 2022; Aragão; Groenendijk; Lisi, 2019; Rozendaal; Zuidema, 2011; Worbes, 1999), inclusive para espécies invasoras em ambientes tropicais

(Bovi *et al.*, 2024; Nogueira *et al.*, 2019; Xavier *et al.*, 2021). Embora a precipitação seja um fator limitante para o crescimento de regiões secas, características de solo, relevo e disponibilidade de recursos em escala local podem limitar o efeito da precipitação em regiões tropicais (Menezes *et al.*, 2022.). As áreas de estudo estão localizadas próximas a corpos hídricos (APÊNDICE A) e apresentam solos hidromórficos que passam boa parte do ano alagados (Moro *et al.*, 2015), reduzindo o *deficit* hídrico para os indivíduos estabelecidos nesses microssítios. A falta de correlação do crescimento com fatores pluviométricos também foi encontrada para espécies tropicais na ausência de estresse hídrico frequente (Dobner Jr.; Trazzi; Higa, 2014), corroborando os nossos resultados.

Em contrapartida, o aumento das temperaturas máximas, médias e mínimas ao longo do gradiente, afetaram apenas o crescimento de *C. leprosum*, corroborando os achados de Leal *et al.* (2020), onde o desenvolvimento inicial de *C. leprosum* foi comprometido sobre as temperaturas de 25°C e 35°C. O efeito negativo do aumento da temperatura máxima no crescimento de espécies tropicais é comum (Aragão; Zuidema; Groenendijk, 2022; Zuidema *et al.*, 2022), inclusive para espécies invasoras (Nogueira *et al.*, 2019). A ocorrência de temperaturas elevadas é comum no semiárido brasileiro (Gariglio *et al.*, 2010) e tem por consequência o aumento da evapotranspiração potencial e pode acarretar na diminuição da atividade fotossintética e afetar o crescimento de plantas de espécies tropicais (Liu *et al.*, 2022; Clark; Clark; Oberbauer, 2013). No entanto, o aumento das temperaturas nos locais de estudo não afetou o crescimento da invasora. A similaridade climática entre as áreas de distribuição natural e invadida no Nordeste brasileiro (Köppen, 1948), pode beneficiar o estabelecimento do invasor, por meio da conservação do nicho climático (Liu *et al.*, 2020), e indica que o táxon invasor está bem adaptado às condições climáticas e é capaz de tolerar altas temperatura. Além disso, espécies invasoras podem se beneficiar de temperaturas elevadas em comparação a espécies nativas (Iverson *et al.*, 2025). Em condições experimentais, o aumento da temperatura propiciou uma maior taxa fotossintética e acúmulo de biomassa em táxons invasores em comparação a espécies nativas (Iverson *et al.*, 2025; Verlinden; Van Kerkhove; Nijs, 2013)

A temperatura da superfície do oceano (SST), influenciou o crescimento de ambas as espécies. Apesar disso, os efeitos negativos do SST no crescimento atuam com maior

intensidade no crescimento da espécie nativa, já para a invasora os impactos negativos no crescimento são sentidos apenas nos sítios mais secos do gradiente (semiárido). Efeitos negativos do aumento de SST no crescimento de espécies no Nordeste do Brasil são comuns (Menezes *et al.*, 2022; Nogueira *et al.*, 2019; Zuidema *et al.*, 2022), assim como a variação da intensidade do efeito em táxons e sítios distintos na região (Costa *et al.*, 2023; Aragão; Zuidema; Groenendijk, 2022; Aragão; Groenendijk; Lisi, 2019). Isso ocorre pois as condições climáticas da região sofrem influência de eventos atmosféricos, como a Zona de Convergência Intertropical – ZCIT e o El Niño-Oscilação Sul - ENOS, que são modulados pela temperatura da superfície do oceano (SST) (Lyra *et al.*, 2017; Marengo; Torres; Alves, 2017). Os eventos de El Niño no Nordeste brasileiro, afastam a ZCIT da região, reduzindo o regime pluviométrico e aumentando a temperatura e as taxas de evapotranspiração locais (Medeiros; Oliveira, 2021; Saravanan; Chang, 2000). A combinação desses fatores resulta na diminuição da disponibilidade hídrica, prejudicando o crescimento de espécies tropicais e o feito negativo pode ser mais intenso em ambientes mais secos (Marengo *et al.*, 2017), refletindo as respostas negativas de SST no crescimento da *C. madagascariensis* nas áreas mais áridas do gradiente (Fig. 10). Diante das mudanças climáticas, são previstos aumentos de temperaturas e redução do regime hidrológico e o aumento da frequência de eventos extremos, como o EL Niño para o Nordeste Brasileiro (Marengo; Bernasconi, 2015; Marengo; Torres; Alves, 2017). Nesses cenários e com base em nossos resultados, o crescimento de *C. madagascariensis* pode ser afetado pelo aumento de SST, especialmente em áreas mais secas. Em contrapartida, a nativa *C. leprosum* se mostrou mais sensível à SST em todas as áreas analisadas e ao aumento da temperatura, indicando uma possível diminuição da produtividade de espécies nativas (Zuidema *et al.*, 2022). Além disso, nessas condições, o aumento no estabelecimento da invasora *C. madagascariensis* poderia ser observado, tendo em vista a tolerância de espécies invasoras às condições estressantes.

A quantidade dos fatores climáticos e a intensidade de efeitos no crescimento de *C. leprosum* foi maior ao longo do gradiente climático estudado. Em condições estressantes, espécies nativas são mais afetadas e tendem a apresentar menor crescimento e/ou biomassa em comparação com as invasoras (Carrara *et al.*, 2024; Ren *et al.*, 2023; Sun *et al.*, 2023; Hu *et al.*, 2022; Santamarina *et al.*, 2022). Isso indica que espécies invasoras são mais resistentes às condições climáticas estressantes (Cui *et al.*, 2023; Knüsel *et al.*, 2015). O rápido

crescimento e a maior formação de biomassa, evidenciam uma vantagem na resposta competitiva das espécies invasoras frente as nativas por competição assimétrica (Liu *et al.*, 2023; Helsen *et al.*, 2021; Gioria; Pyšek; Osborne, 2016). Diante do maior crescimento invasor, observa-se uma redução na densidade de espécies nativas (Ye *et al.*, 2023) por exclusão competitiva (Helsen *et al.*, 2021). Assim, a capacidade de ajustar as estratégias de aquisição e conservação de recursos (How; Wang, 2023; Gioria; Osborne, 2014) associados ao rápido crescimento, mesmo em condições de estresse (Cui *et al.*, 2023) explicam o sucesso invasor.

## 5 CONCLUSÕES

Esse é primeiro estudo que revela o potencial dendrocronológico das espécies tropicais *C. leprosum* e *C. madagascariensis*. Através dos anéis de crescimento anuais das espécies, descobrimos que as condições ambientais locais não têm muita influência sobre o crescimento da invasora, mas reduzem o crescimento da espécie nativa com o aumento das temperaturas, evidenciando a plasticidade do táxon invasor. O crescimento de ambas as espécies é modulado por eventos El Niño. No entanto, os efeitos negativos de eventos El Niño são mais intensos no desenvolvimento da espécie nativa e afetam o crescimento da espécie invasora nas áreas mais secas. Esses achados explicitam vantagens da invasora sobre espécies nativas nas respostas de crescimento a fatores ambientais locais e globais. Além disso, fornecem informações sobre a suscetibilidade do aumento de áreas invadidas pela *C. madagascariensis* no Nordeste brasileiro, mediante as mudanças climáticas. Trabalhos futuros devem expandir a extensão espacial, aumentar o número de coletas de espécies invasoras e nativas (inclusive de outras espécies), incluir outras condições ambientais, como fatores edáficos e coletas de dados microclimáticos, para melhor compreensão dos fatores envolvidos no sucesso das invasões biológicas. Também recomendamos a análise dos fatores macro climáticos em escala sazonal/mensal (e a inclusão de novos fatores) no crescimento das espécies, para investigar possíveis variações de respostas não detectadas nos dados anuais.

## REFERÊNCIAS

ABBAS, Ahmed M. *et al.* Seed bank persistence of a South American cordgrass in invaded northern Atlantic and Pacific Coast estuaries. **AoB PLANTS**, [s. l.], v. 13, n. 3, p. plab014, jun. 2021.

AKAIKE, Hirotogu. Information Theory and an Extension of the Maximum Likelihood Principle. *In*: PARZEN, Emanuel; TANABE, Kunio; KITAGAWA, Genshiro (org.). **Selected Papers of Hirotugu Akaike**. New York, NY: Springer, 1998. p. 199–213.

ALPERT, Peter; BONE, Elizabeth; HOLZAPFEL, Claus. Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, [s. l.], v. 3, n. 1, p. 52–66, 1 jan. 2000.

ALTMAN, Jan. Tree-ring-based disturbance reconstruction in interdisciplinary research: Current state and future directions. **Dendrochronologia**, [s. l.], v. 63, p. 125733, 1 out. 2020.

ARAGÃO, José Roberto V.; ZUIDEMA, Pieter A.; GROENENDIJK, Peter. Climate-growth relations of congeneric tree species vary across a tropical vegetation gradient in Brazil. **Dendrochronologia**, [s. l.], v. 71, p. 125913, 1 fev. 2022.

ARAGÃO, José Roberto Vieira; GROENENDIJK, Peter; LISI, Claudio Sergio. Dendrochronological potential of four neotropical dry-forest tree species: Climate-growth correlations in northeast Brazil. **Dendrochronologia**, [s. l.], v. 53, p. 5–16, 1 fev. 2019.

ARAGÃO, José Roberto Vieira; LISI, Claudio Sergio. Caatinga Tree Wood Anatomy: Perspectives on Use and Conservation. **Floresta e Ambiente**, [s. l.], v. 26, p. e20170997, 2 maio 2019.

ARIAS, Gonzalo; ZEBALLOS, Sebastián Rodolfo; FERRERAS, Ana Elisa. Competition effect exerted by two nonnative invasive plant species on a native under contrasting conditions of resource availability. **Biological Invasions**, [s. l.], v. 25, n. 7, p. 2261–2276, 1 jul. 2023.

ASCHEHOUG, Erik T. *et al.* The Mechanisms and Consequences of Interspecific Competition Among Plants. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, [s. l.], v. 47, 2016, p. 263–281, 1 nov. 2016.

BARBOSA, Elaine Maia *et al.* Estrutura de um Fragmento de Caatinga Infestado por *Cryptostegia madagascariensis* Bojer ex Decne. **Revista Brasileira de Geografia Física**, [s. l.], v. 12, n. 5, p. 1952–1966, 28 jun. 2019.

BATES, Sarah E. *et al.* Soil biotic effects and competition; What are the mechanisms behind being a successful invader? **Pedobiologia**, [s. l.], v. 87–88, p. 150749, 1 ago. 2021.

BONGERS, Frans *et al.* Frankincense in peril. **Nature Sustainability**, [s. l.], v. 2, n. 7, p. 602–610, jul. 2019.

BONILLA, Oriel Herrera *et al.* Distribuição e Intensidade de Invasão de *Cryptostegia* spp. em Quatro Estados no Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Geografia Física**, [s. l.], v. 16, n. 2, p. 986–1000, 3 abr. 2023.

BOVI, Renata Cristina *et al.* Tree rings of *Terminalia catappa* Linn. and climate variability in a tropical South American estuary. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 358, p. 110214, 15 nov. 2024.

BRITO, Selma Freire de *et al.* Potencial invasor de *Cryptostegia madagascariensis* no semiárido: qual o papel dos fatores abióticos na germinação e crescimento inicial? **Scientia Plena**, [s. l.], v. 17, n. 5, 1 jul. 2021.

BYUN, Chaeho. Competition between pink muhly grass and native plant species: Is it really a harmful invasive species? **Ecosphere**, [s. l.], v. 14, n. 7, p. e4561, 2023.

CARVALHO, José Natanael Fontenele de; GOMES, Jaira Maria Alcobaça. Pobreza, emprego e renda na economia da carnaúba. **Revista Econômica do Nordeste**, [s. l.], v. 40, n. 2, p. 361–378, 2009.

CEARÁ. **Postos Pluviométricos – Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos**. Disponível em: [http://www.funceme.br/?page\\_id=2694](http://www.funceme.br/?page_id=2694). Acesso em: 26 dez. 2024.

CHARLES, Heather; DUKES, Jeffrey S. Impacts of Invasive Species on Ecosystem Services. *In*: NENTWIG, Wolfgang (org.). **Biological Invasions**. Berlin, Heidelberg: Springer, 2007. p. 217–237.

CLARK, Deborah A.; CLARK, David B.; OBERBAUER, Steven F. Field-quantified responses of tropical rainforest aboveground productivity to increasing CO<sub>2</sub> and climatic stress, 1997–2009. **Journal of Geophysical Research: Biogeosciences**, [s. l.], v. 118, n. 2, p. 783–794, 2013.

COSTA, Clayane Matos *et al.* Differences in climate-growth relationships between two tree species that co-occur in a seasonally dry tropical forest in Northeastern Brazil. **Dendrochronologia**, [s. l.], v. 79, p. 126072, 1 jun. 2023.

CUI, Miaomiao *et al.* Warming significantly inhibited the competitive advantage of native plants in interspecific competition under phosphorus deposition. **Plant and Soil**, [s. l.], v. 486, n. 1, p. 503–518, 1 maio 2023.

DAVID, Eric T.; CHHIN, Sophan; SKOLE, David. Dendrochronological Potential and Productivity of Tropical Tree Species in Western Kenya. **Tree-Ring Research**, [s. l.], v. 70, n. 2, p. 119–135, jul. 2014.

- DAVIS, Mark A.; GRIME, J. Philip; THOMPSON, Ken. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. **Journal of Ecology**, [s. l.], v. 88, n. 3, p. 528–534, 2000.
- DOBNER JR., Mário; TRAZZI, Paulo André; HIGA, Antonio Rioyei. Dendroecologia de um povoamento de *Cryptomeria japonica* (L.F.) Don. com 25 anos de idade no sul do Brasil. **Ciência Florestal**, [s. l.], v. 24, p. 413–420, jun. 2014.
- FEITOSA, Tiago Soares *et al.* Use of support influences height and above-ground allometry but not biomass allocation to different aerial organs of an invasive vine. **Trees**, [s. l.], v. 37, n. 2, p. 373–383, 1 abr. 2023.
- FILHO, José Vagner Rebouças *et al.* Fitossociologia de Dois Bosques de Caatinga Utilizados para Extração Foliar da Copernicia prunifera (Mill.) H.E.Moore e Infestados por *Cryptostegia madagascariensis* Bojer. **Revista Brasileira de Geografia Física**, [s. l.], v. 14, n. 2, p. 784–800, 16 jun. 2021.
- FUNK, Jennifer L. The physiology of invasive plants in low-resource environments. **Conservation Physiology**, [s. l.], v. 1, n. 1, p. cot026, 1 jan. 2013.
- GARIGLIO, Maria Auxiliadora *et al.* **Uso sustentável e conservação dos recursos florestais da caatinga**. [S. l.]: Serviço Florestal Brasileiro - SFB, 2010.
- GIORIA, Margherita *et al.* Why Are Invasive Plants Successful? **Annual Review of Plant Biology**, [s. l.], v. 74, n. Volume 74, 2023, p. 635–670, 22 maio 2023.
- GIORIA, Margherita; OSBORNE, Bruce A. Resource competition in plant invasions: emerging patterns and research needs. **Frontiers in Plant Science**, [s. l.], v. 5, 29 set. 2014.
- GRANATO-SOUZA, Daniela; BARBOSA, Ana Carolina Maioli Campos; CHAVES, Henrique Ferreira. Drivers of growth variability of *Hymenaea stigonocarpa*, a widely distributed tree species in the Brazilian Cerrado. **Dendrochronologia**, [s. l.], v. 53, p. 73–81, 1 fev. 2019.
- HE, Rumeng *et al.* Impact of competition on the growth of *Pinus tabulaeformis* in response to climate on the Loess Plateau of China. **Plant Ecology**, [s. l.], v. 223, n. 3, p. 353–368, mar. 2022.
- HOU, Meng; WANG, Jianyong. Functional traits of both specific alien species and receptive community but not community diversity determined the invasion success under biotic and abiotic conditions. **Functional Ecology**, [s. l.], v. 37, n. 10, p. 2598–2610, 2023.
- IPBES. **Invasive Alien Species Assessment: Full report**. [S. l.]: Zenodo, 2023. Disponível em: <https://zenodo.org/records/11629357>. Acesso em: 22 jan. 2025.
- IVISON, Katy *et al.* Invasive plants grow taller under experimental warming, but mediated effects of biotic interactions are species-specific. **Oikos**, [s. l.], v. 2025, n. 2, p. e10932, 2025.

JIA, Pu *et al.* Replacement control of *Mikania micrantha* in orchards and its eco-physiological mechanism. **Frontiers in Ecology and Evolution**, [s. l.], v. 10, 19 dez. 2022.

KLACKENBERG, Jens. Revision of the genus *Cryptostegia* R. Br. (Apocynaceae, Periplocoideae). 2001.

KNÜSEL, Simon *et al.* A tree-ring perspective on the invasion of *Ailanthus altissima* in protection forests. **Forest Ecology and Management**, [s. l.], v. 354, p. 334–343, 15 out. 2015.

KÖPPEN, W. **Climatología: Con un estudio de los climas de la Tierra**. Disponível em: [https://issuu.com/lucaspestanda/docs/koeppen\\_climatologia](https://issuu.com/lucaspestanda/docs/koeppen_climatologia). Acesso em: 25 jan. 2025.

LEAL, Caio César Pereira *et al.* Water stress on germination and vigor of ‘mofumbo’ (*Combretum leprosum* Mart.) seeds at different temperatures. **Revista Ciência Agrônômica**, [s. l.], v. 51, p. e20186357, 14 fev. 2020.

LEONI, Juliana Menegassi; DA FONSECA, Sinomar Ferreira; SCHÖNGART, Jochen. Crescimento e estrutura populacional da espécie arbórea *Malouetia tamaquarina* (Aubl.) (Apocynaceae) nas florestas de várzea da Amazônia central e suas implicações para o manejo. **Forest Ecology and Management**, [s. l.], v. 261, n. 1, p. 62–67, 1 jan. 2011.

LIU, Chunlong *et al.* Most invasive species largely conserve their climatic niche. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, [s. l.], v. 117, n. 38, p. 23643–23651, 22 set. 2020.

LIU, Yanjie *et al.* The effects of changes in water and nitrogen availability on alien plant invasion into a stand of a native grassland species. **Oecologia**, [s. l.], v. 188, n. 2, p. 441–450, 1 out. 2018.

LOCOSSELLI, Giuliano Maselli *et al.* Global tree-ring analysis reveals rapid decrease in tropical tree longevity with temperature. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, [s. l.], v. 117, n. 52, p. 33358–33364, 29 dez. 2020.

LONSDALE, W. M. Global Patterns of Plant Invasions and the Concept of Invasibility. **Ecology**, [s. l.], v. 80, n. 5, p. 1522–1536, 1999.

LYRA, G. B. *et al.* Rainfall variability over Alagoas under the influences of SST anomalies. **Meteorology and Atmospheric Physics**, [s. l.], v. 129, n. 2, p. 157–171, abr. 2017.

MÁCOVÁ, MARCELA. Dendroclimatological comparison of native *Pinus sylvestris* and invasive *Pinus strobus* in different habitats in the Czech Republic. **Preslia**, [s. l.], v. 80, n. 3, p. 13, 2008.

MAIA, Abraão Lima Verde; LUCENA, Rodrigo Paiva de; SILVA, Mayco Angello Fernandes De Sena. Gestão ambiental no ceará: a carcinicultura no município de Jaguaruana. **Revista foco**, [s. l.], v. 16, n. 6, p. e2107, 1 jun. 2023.

MANZANEDO, Rubén D.; PEDERSON, Neil. Towards a more ecological dendroecology. **Tree-Ring Research**, [s. l.], v. 75, n. 2, p. 152–159, ago. 2019.

MARENGO, José A. *et al.* Climatic characteristics of the 2010–2016 drought in the semiarid Northeast Brazil region. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, [s. l.], v. 90, p. 1973–1985, 14 ago. 2017.

MARENGO, Jose A.; BERNASCONI, Mauro. Regional differences in aridity/drought conditions over Northeast Brazil: present state and future projections. **Climatic Change**, [s. l.], v. 129, n. 1, p. 103–115, 1 mar. 2015.

MARENGO, Jose A.; TORRES, Roger Rodrigues; ALVES, Lincoln Muniz. Drought in Northeast Brazil—past, present, and future. **Theoretical and Applied Climatology**, [s. l.], v. 129, n. 3, p. 1189–1200, 1 ago. 2017.

MBOW, Cheikh *et al.* Potential of dendrochronology to assess annual rates of biomass productivity in savanna trees of West Africa. **Dendrochronologia**, [s. l.], v. 31, n. 1, p. 41–51, 1 jan. 2013.

MEDEIROS, Felipe Jeferson; OLIVEIRA, Cristiano Prestrelo. Dynamical Aspects of the Recent Strong El Niño Events and Its Climate Impacts in Northeast Brazil. **Pure and Applied Geophysics**, [s. l.], v. 178, n. 6, p. 2315–2332, 1 jun. 2021.

MEDEIROS, Wiliana Júlia Ferreira *et al.* The ecophysiological responses of *Copernicia prunifera* palm trees to soil constraints and competition with invasive *Cryptostegia madagascariensis* in tropical dryland. **Acta Physiologiae Plantarum**, [s. l.], v. 45, n. 3, p. 41, 8 fev. 2023.

MENEZES, Itallo Romany Nunes *et al.* Teleconnections and edaphoclimatic effects on tree growth of *Cedrela odorata* L. in a seasonally dry tropical forest in Brazil. **Dendrochronologia**, [s. l.], v. 72, p. 125923, 1 abr. 2022.

MILBAU, Ann *et al.* A hierarchical framework for integrating invasibility experiments incorporating different factors and spatial scales. **Biological Invasions**, [s. l.], v. 11, n. 4, p. 941–950, 1 abr. 2009.

MORO, Marcelo Freire *et al.* Vegetação, unidades fitoecológicas e diversidade paisagística do estado do Ceará. **Rodriguésia**, [s. l.], v. 66, p. 717–743, set. 2015.

NOGUEIRA, Francisco de Carvalho *et al.* The hydrological performance of *Prosopis juliflora* (Sw.) growth as an invasive alien tree species in the semiarid tropics of northeastern Brazil. **Biological Invasions**, [s. l.], v. 21, n. 8, p. 2561–2575, 1 ago. 2019.

ORVIS, Kenneth H.; GRISSINO-MAYER, Henri D. Standardizing the Reporting of Abrasive Papers Used to Surface Tree-Ring Samples. 2002.

PALMER, J. G. *et al.* Growth response of an invasive alien species to climate variations on subantarctic Campbell Island. **New Zealand Journal of Ecology**, [s. l.], 2018.

PAN, Linxuan *et al.* Allelopathic Effects of Caffeic Acid and Its Derivatives on Seed Germination and Growth Competitiveness of Native Plants (*Lantana indica*) and Invasive Plants (*Solidago canadensis*). **Agriculture**, [s. l.], v. 13, n. 9, p. 1719, 30 ago. 2023.

PAULUS, Kassandra R.; MARSHALL, Jordan M. Competitive Interactions between Two Non-Native Species (*Alliaria petiolata* [M. Bieb.] Cavara & Grande and *Hesperis matronalis* L.) and a Native Species (*Ageratina altissima* [L.] R.M. King & H. Rob.). **Plants**, [s. l.], v. 11, n. 3, p. 374, 29 jan. 2022.

PÉREZ-RAMOS, Ignacio M. *et al.* Functional traits and phenotypic plasticity modulate species coexistence across contrasting climatic conditions. **Nature Communications**, [s. l.], v. 10, n. 1, p. 2555, 11 jun. 2019.

PETRULAITIS, Lukas; GUDŽINSKAS, Zigmantas. Drivers and Effects of Cryptic Invasion of *Cornus sanguinea* subsp. *australis* in Lithuania. **Diversity**, [s. l.], v. 15, n. 1, p. 107, 12 jan. 2023.

PYŠEK, Petr *et al.* Scientists' warning on invasive alien species. **Biological Reviews**, [s. l.], v. 95, n. 6, p. 1511–1534, 1 dez. 2020.

PYŠEK, Petr; RICHARDSON, David M. Traits Associated with Invasiveness in Alien Plants: Where Do we Stand? *In*: NENTWIG, Wolfgang (org.). **Biological Invasions**. Berlin, Heidelberg: Springer, 2007. p. 97–125.

QUESADA-ROMÁN, Adolfo *et al.* Tropical and subtropical dendrochronology: Approaches, applications, and prospects. **Ecological Indicators**, [s. l.], v. 144, p. 109506, 1 nov. 2022.

REN, Guangqian *et al.* Influence of precipitation dynamics on plant invasions: response of alligator weed (*Alternanthera philoxeroides*) and co-occurring native species to varying water availability across plant communities. **Biological Invasions**, [s. l.], v. 25, n. 2, p. 519–532, 1 fev. 2023.

REYNOLDS, Richard W.; SMITH, Thomas M. Improved Global Sea Surface Temperature Analyses Using Optimum Interpolation. **Journal of Climate**, [s. l.], v. 7, n. 6, p. 929–948, 1 jun. 1994.

RICHARDSON, David M.; PYŠEK, Petr. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. **Progress in Physical Geography: Earth and Environment**, [s. l.], v. 30, n. 3, p. 409–431, jul. 2006.

RODRIGUES, Francisco Gleison de Souza; KELTING, Fátima Maria Soares. Paisagem e carcinicultura marinha no estuário do rio Jaguaribe – Aracati – Ceará. **Revista GeoNordeste**, [s. l.], n. 1, 2010.

ROSA, Sejana Artiaga *et al.* Growth models based on tree-ring data for the Neotropical tree species *Calophyllum brasiliense* across different Brazilian wetlands: implications for conservation and management. **Trees**, [s. l.], v. 31, n. 2, p. 729–742, abr. 2017.

ROZENDAAL, Danaë M. A.; ZUIDEMA, Pieter A. Dendroecology in the tropics: a review. **Trees**, [s. l.], v. 25, n. 1, p. 3–16, 1 fev. 2011.

SAHARA, A. E. *et al.* Quantifying habitat loss: Assessing tree encroachment into a serpentine savanna using dendroecology and remote sensing. **Forest Ecology and Management**, [s. l.], v. 340, p. 9–21, 15 mar. 2015.

SANTOS, Humberto Gonçalves dos *et al.* **Sistema brasileiro de classificação de solos**. 5. ed. Brasília, DF: Embrapa, 2018.

SARAVANAN, R.; CHANG, Ping. Interaction between Tropical Atlantic Variability and El Niño–Southern Oscillation. **Journal of Climate**, [s. l.], v. 13, n. 13, p. 2177–2194, 1 jul. 2000.

SCOTT, John K. *et al.* Aerial photography and dendrochronology as tools for recreating invasion histories: do they work for bitou bush (*Chrysanthemoides monilifera* subsp. *rotundata*)? **Biological Invasions**, [s. l.], v. 21, n. 9, p. 2983–2996, 1 set. 2019.

SHAHABUDDIN, Ghazala; KUMAR, Raman. Effects of extractive disturbance on bird assemblages, vegetation structure and floristics in tropical scrub forest, Sariska Tiger Reserve, India. **Forest Ecology and Management**, [s. l.], v. 246, n. 2, p. 175–185, 31 jul. 2007.

SHAN, Liping *et al.* Nutrient enrichment promotes invasion success of alien plants via increased growth and suppression of chemical defenses. **Ecological Applications**, [s. l.], v. 34, n. 1, p. e2791, 2024.

SIMBERLLOF, DANIEL; REJMANEK, Marcel. **Encyclopedia of Biological Invasions**. [S. l.]: University of California Press, 2011.

SLATE, Mandy L. *et al.* Nitrogen addition, but not pulse frequency, shifts competitive interactions in favor of exotic invasive plant species. **Biological Invasions**, [s. l.], v. 24, n. 10, p. 3109–3118, out. 2022.

SOLARZ, Wojciech *et al.* Climate change as a factor enhancing the invasiveness of alien species. **Environmental & Socio-economic Studies**, [s. l.], v. 11, n. 4, p. 36–48, 1 dez. 2023.

STAHLER, David W. Useful Strategies for the Development of Tropical Tree-Ring Chronologies. **IAWA Journal**, [s. l.], v. 20, n. 3, p. 249–253, 1 jan. 1999.

STINSON, Kristina A. *et al.* Invasive Plant Suppresses the Growth of Native Tree Seedlings by Disrupting Belowground Mutualisms. **PLoS Biology**, [s. l.], v. 4, n. 5, p. e140, maio 2006.

SUN, Dasheng *et al.* Stronger mutualistic interactions with arbuscular mycorrhizal fungi help Asteraceae invaders outcompete the phylogenetically related natives. **New Phytologist**, [s. l.], v. 236, n. 4, p. 1487–1496, 2022.

SUN, Yan; JUNOD, Aline. Invasive plants differ from native plants in their impact on native communities. **Journal of Vegetation Science**, [s. l.], v. 28, n. 6, p. 1250–1259, 2017.

TRINDER, Clare J. *et al.* Directly quantifying multiple interacting influences on plant competition. **Plant, Cell & Environment**, [s. l.], v. 44, n. 4, p. 1268–1277, abr. 2021.

TRINDER, Clare J.; BROOKER, Rob W.; ROBINSON, David. Plant ecology's guilty little secret: understanding the dynamics of plant competition. **Functional Ecology**, [s. l.], v. 27, n. 4, p. 918–929, 2013.

VAN KLEUNEN, Mark; WEBER, Ewald; FISCHER, Markus. A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. **Ecology Letters**, [s. l.], v. 13, n. 2, p. 235–245, 2010.

VERLINDEN, M.; VAN KERKHOVE, A.; NIJS, I. Effects of experimental climate warming and associated soil drought on the competition between three highly invasive West European alien plant species and native counterparts. **Plant Ecology**, [s. l.], v. 214, n. 2, p. 243–254, 1 fev. 2013.

VIEIRA, Milene Faria *et al.* Biologia reprodutiva de *Cryptostegia madagascariensis* Bojer ex Decne. (Periplocoideae, Apocynaceae), espécie ornamental e exótica no Brasil. **Bragantia**, [s. l.], v. 63, p. 325–334, dez. 2004.

VILÀ, Montserrat; WEINER, Jacob. Are invasive plant species better competitors than native plant species? – evidence from pair-wise experiments. **Oikos**, [s. l.], v. 105, n. 2, p. 229–238, maio 2004.

WALTER, Heinrich; LIETH, Helmut. **Klimadiagramm-Weltatlas**. Jena: G. Fischer 1960.

WANG, Yong-Jian *et al.* Invasive alien clonal plants are competitively superior over co-occurring native clonal plants. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, [s. l.], v. 40, p. 125484, 1 out. 2019.

WEI, Taiyun; SIMKO, Viliam. **An Introduction to corrplot Package**. [S. l.: s. n.], 2021. Disponível em: <https://cran.r-project.org/web/packages/corrplot/vignettes/corrplot-intro.html>. Acesso em: 13 jan. 2025

WILLIAMS, Byron K.; BROWN, Eleanor D. Sampling and analysis frameworks for inference in ecology. **Methods in Ecology and Evolution**, [s. l.], v. 10, n. 11, p. 1832–1842, 2019.

WORBES, Martin. Annual growth rings, rainfall-dependent growth and long-term growth patterns of tropical trees from the Caparo Forest Reserve in Venezuela. **Journal of Ecology**, [s. l.], v. 87, n. 3, p. 391–403, 1999.

WORBES, Martin. Wood Anatomy and Tree-Ring Structure and Their Importance for Tropical Dendrochronology. In: JUNK, Wolfgang J. *et al.* (org.). **Amazonian Floodplain**

**Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management.** Dordrecht: Springer Netherlands, 2010. p. 329–346.

XAVIER, Carolina Nogueira *et al.* Tropical dendrochronology applied to invasive tree species in the Brazilian Atlantic Forest. **Journal of Forestry Research**, v. 32, n. 1, p. 91–101, 1 fev. 2021.

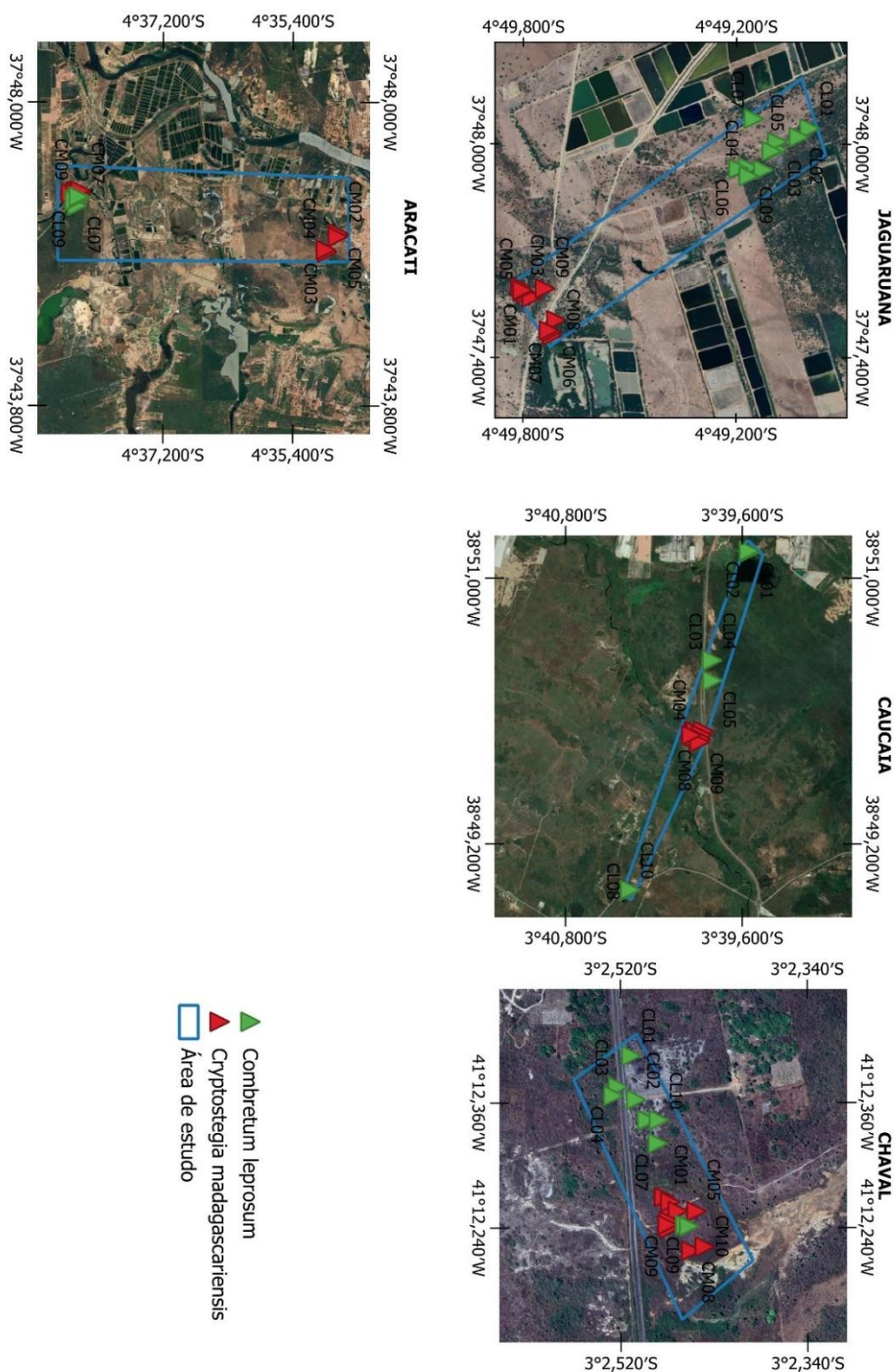
ZALBA, Sergio M.; CUEVAS, Yannina A.; BOÓ, Roberto M. Invasion of *Pinus halepensis* Mill. following a wildfire in an Argentine grassland nature reserve. **Journal of Environmental Management**, [s. l.], v. 88, n. 3, p. 539–546, 1 ago. 2008.

ZHAO, Shoudong *et al.* The International Tree-Ring Data Bank (ITRDB) revisited: Data availability and global ecological representativity. **Journal of Biogeography**, [s. l.], v. 46, n. 2, p. 355–368, 2019.

ZUIDEMA, Pieter A. *et al.* Tropical tree growth driven by dry-season climate variability. **Nature Geoscience**, [s. l.], v. 15, n. 4, p. 269–276, abr. 2022.

## APÊNDICE A – INDIVÍDUOS GEORREFERENCIADOS NAS ÁREAS DE COLETA

Georreferência dos indivíduos de *Cryptostegia madagascariensis* (triângulos vermelhos) e *Combretum leprosum* (triângulos verdes) nas áreas de coleta.



## APÊNDICE B – DADOS ESTATÍSTICOS

Tabela 3 - Valores de comparação do crescimento bruto de *C. leprosum* (teste de Kruskal-Wallis)

Comparison	Z	P.unadj	P.adj
ARA - CAU	-16,581,039	0.097296489	0.14594473
ARA - CHA	-23,689,052	0.017840828	0.05352248
CAU - CHA	-0.4887349	0.625029365	0.62502936
ARA - JAG	0.4896244	0.624399691	0.74927963
CAU - JAG	19,486,544	0.051336706	0.10267341
CHA - JAG	25,829,211	0.009796773	0.05878064

Tabela 5 - Valores de correlação entre o crescimento de *C. leprosum* e *C. madagascariensis* no mesmo sítio. Valor de significância do teste T

sites	r	p
Úmido	-0.4648178	0.10951
Seco	0.3229872	0.19111
Semiárido - Aracati	0.1154992	0.67014
Semiárido - Jaguaruana	0.1540785	0.63257

Tabela 6 - Valores de "p" para as regressões lineares entre as cronologias de crescimento e os fatores climáticos. Gradiente: Sub. Úmido - Úmido; Sub. Seco -Seco. sp: CL – *Combretum leprosum*; CM – *Cryptostegia madagascariensis*. temp\_max: temperatura máxima; temp\_mean: temperatura média; temp\_min: temperatura mínima; nino: El niño

Gradiente	Sp	temp_max	temp_mean	temp_min	nino
Sub. Úmido	CL	0.05681	0.1642	0.2082	0.075
Sub. Úmido	CM				
Sub. Seco	CL				
Sub. Seco	CM				0.601
Semiárido-Jag	CL				0.341

Semiárido-Jag	CM	0.1659	0.2379	0.03238	0.135
---------------	----	--------	--------	---------	-------

---

**Tabela 8 - Resultados de análise de variância (ANOVA) para o teste dos modelos lineares múltiplos**

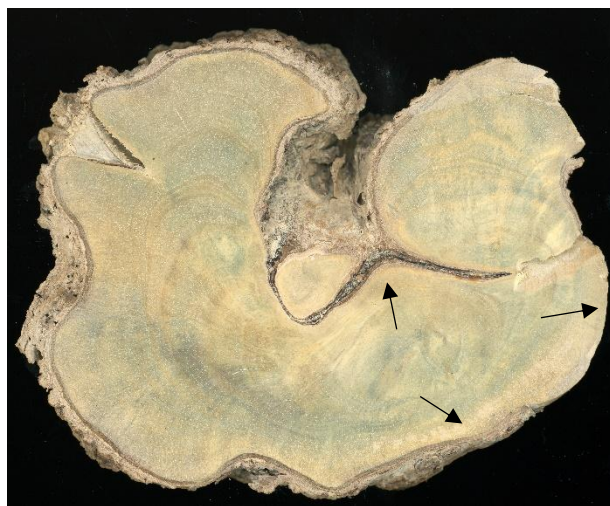
	Res.Df	RSS	Df	Sum of Sq	F	Pr(>F)
1	124	19.119				
2	123	18	1	1.11867	7.1544	0.008609**
3	111	17.356	12	0.64443	0.3435	0.97899

Legenda: Nível de significância: \*  $P \leq 0.05$  \*\*  $P < 0.01$  \*\*\*  $P < 0.001$ .

## APÊNDICE C – AMOSTRAS DENDROCRONOLÓGICAS



**Figura 11** - Amostra de *C. leprosum* com injúrias internas. Setas pretas indicam regiões em que as injúrias impossibilitam a datação do indivíduo. Triângulos brancos indicam a formação de falsos anéis de crescimento a partir de injúrias.



**Figura 12** - Amostra de *C. madagascariensis* com crescimento anômalo. Setas pretas indicam regiões em que o lenho de reação, prejudicou a datação do indivíduo.