

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA

**DINÂMICA DO BANCO DE SEMENTES DE
Sida rhombifolia L. (MALVACEAE) NA REGIÃO DE
CAMPINAS**

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato(a)
Claudia Rodríguez Fábregas
Fábregas
e aprovada pela Comissão Julgadora.

25/03/98 Garcia

CLAUDIA RODRÍGUEZ FÁBREGAS

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da
Universidade Estadual de Campinas, como
parte dos requisitos para a obtenção do título
de DOUTORA em Ciências Biológicas
(Área de concentração: Ecologia).

Professora Orientadora: **Dra. Maria Alice Garcia**

CAMPINAS

1998

3812756

34097
395/98
D <input checked="" type="checkbox"/>
R\$ 11,00
DATA 02/06/98
Nº CPD

CM-00112414-3

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP**

Rodríguez Fábregas, Claudia

R618d Dinâmica do banco de sementes de *Sida rhombifolia* L. (Malvaceae)
na região de Campinas / Claudia Rodrigues Fábregas. -- Campinas,
SP:[s.n.], 1998.
86f.: ilus.

Orientadora: Maria Alice Garcia

Tese (doutorado) - Universidade Estadual de Campinas,
Instituto de Biologia.

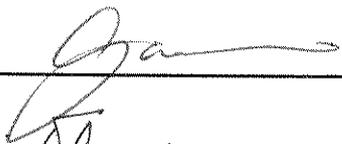
1. Controle biológico. 2. Germinação. 3. Sementes - Dormência.
I. Garcia, Maria Alice. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto
de Biologia. III. Título.

Campinas, 25 de março de 1998.

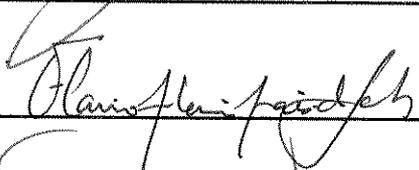
BANCA EXAMINADORA

TITULARES:

Prof^a. Dr^a Maria Alice Garcia (Orientadora)



Prof. Dr. Flavio Antonio Maës dos Santos



Prof. Dr. Ivany F.M. Válio



Prof. Dr. Robinson A. Pitelli



Prof. Dr. Waldir Mantovani



SUPLENTES:

Prof. Dr. George J. Shepherd

Prof. Dr. João Vasconcellos Neto

AGRADECIMENTOS

- A la Dra. Maria Alice Garcia, orientadora y amiga, por su apoyo constante, entusiasmo, confianza y calidez durante toda mi estadía en Brasil.
- A los miembros de la pré-banca, Dres. Ivany F.M. Válio, Robinson A. Pitelli, Waldir Mantovani, Flavio Antonio Maës dos Santos y George J. Shephard, quienes hicieron que la versión final de esta tesis mejorara sustancialmente.
- Al Dr. Ademir José Petenate, del Departamento de Estadística de la UNICAMP, por sus importantes aportes en el diseño experimental de esta tesis.
- A Zé Carlos, técnico del Laboratorio de Interacción Insecto-Planta del Departamento de Zoología, por su ayuda invaluable durante todo el trabajo de campo.
- A los Dres. Benedito F. do Amaral Filho, C. F. S. de Andrade y Cecília Z. Amaral, del Departamento de Zoología, quienes generosamente me permitieron hacer uso de los laboratorios a su cargo en las diversas fases experimentales de la tesis.
- Al Dr. Hermógenes de Freitas Leitão Filho, por la determinación de las especies de plantas del área de estudio.
- A los Dres. Fosca Pedini Leite y Luiz F. L. Duarte, coordinadores de la Posgraduación de Ecología, y a Rejane y Silvia, secretarias, quienes siempre fueron solícitos ante todos los problemas que como alumna (y extranjera) surgieron durante mi estadía en la UNICAMP.
- A mis hermanas por adopción: Myriam, Luciana y Jacqueline. Cada una, a su manera, estuvo junto a mí, tanto en las buenas como en las malas.

- A Malva y Rodrigo, amigos desde el principio y para siempre.
- A Sérgio, Jarbas, Heitor, Jairo, Nancy, Ana Beatriz y Zeca, amigos entrañables. A Sérgio especialmente le agradezco su enorme generosidad en el inicio de la tesis, cuando uno se siente tan perdido, por acompañarme siempre a la colecta de frutos de *Sida rhombifolia*.
- A la "turma" de la generación 1993 de Ecología, especialmente a Teresita ("a ver").
- A Amílcar y Cristina, por brindarme cariño constante, además de apoyo logístico, desde que llegaron a Campinas (extensivo a Hernán, claro). A Eugenia, muy especialmente, por su enorme ternura.
- A mis actuales compañeros de Ecología Funcional de la Facultad de Ciencias, Uruguay. A Alice, por su amistad, estímulo y ayuda en el tratamiento de los datos. A Fabiana, por sacarme de apuros en varias ocasiones.
- A la Comisión de Maestría en Ciencias Ambientales de la Facultad de Ciencias, por permitirme viajar a Campinas, siempre que lo necesité, en el período de redacción final de la tesis. A Ofelia, por su minuciosa y prolija edición final del manuscrito.
- A la Facultad de Ciencias, por la licencia concedida durante los primeros años del Doctorado.
- A CAPES, por la beca de estudios.
- A Gerardo, que sabe muy bien porqué.
- A mi familia, siempre presente a pesar de la distancia.

SUMÁRIO

1.	Lista de Tabelas	iii
2.	Lista de Figuras	v
3.	Resumo	vii
4.	Summary	ix
5.	Introdução Geral	1
6.	Descrição da área e da espécie <i>Sida rhombifolia</i>	4
7.	Capítulo I: Estimativa da entrada de sementes no banco, baseada na fecundidade de <i>Sida rhombifolia</i> , sob condições de laboratório.	
	7.1. Introdução	8
	7.3. Material e Métodos	10
	7.4. Resultados	12
	7.5. Discussão	18
8.	Capítulo II: Dinâmica do banco de sementes de <i>Sida rhombifolia</i> .	
	8.1. Introdução	23
	8.3. Material e Métodos	26
	8.4. Resultados	32
	8.5. Discussão	48

9. Síntese: Modelo diagramático da dinâmica do banco de sementes de <i>Sida rhombifolia</i> e suas implicações	58
10. Conclusões gerais	62
11. Bibliografia	63

1. LISTA DE TABELAS

- Tabela 1. Altura (cm), biomassa (g) e número de ramos produzidos por 20 plantas de *Sida rhombifolia* mantidas sob condições de laboratório. 14
- Tabela 2. Valores de coeficientes de correlação (r) e significância segundo o teste F (P) entre as características vegetativas de 20 indivíduos de *Sida rhombifolia*, crescendo sob condições de laboratório (*P<0,01, **P<0,001, NS=P>0,05) 15
- Tabela 3. Resultados das ANOVAs das diferentes variáveis analisadas. Para a análise das sementes viáveis, inviáveis e atacadas por patógenos foi incluído o "tempo = 0" (Set/94) representando as condições das sementes previamente ao início do experimento. Para a análise das sementes germinadas não foram incluídas as profundidades (PROF.) de 10 e 20 cm. Os dados estão transformados em arco-seno da raiz quadrada(*P<0,05, **P<0,01, ***P<0,001) 36
- Tabela 4. Desaparecimento das sementes de *Sida rhombifolia* ao longo do tempo nas diferentes profundidades. Os valores estão apresentados como porcentagens. Diferentes letras maiúsculas indicam diferenças significativas dentro das colunas, enquanto que diferentes letras minúsculas representam diferenças dentro das linhas pelo teste de Tukey (5%) 37
- Tabela 5. Germinação de sementes de *Sida rhombifolia* ao longo do tempo nas diferentes profundidades de semeadura. Os valores estão apresentados como porcentagens. Diferentes letras maiúsculas indicam diferenças significativas dentro das colunas, enquanto que diferentes letras minúsculas representam diferenças dentro das linhas pelo teste de Tukey (5%) 38
- Tabela 6. Sementes de *Sida rhombifolia* apresentando sinais de predação quando recuperadas a diferentes profundidades e em diferentes tempos após terem sido enterradas. Os valores estão apresentados como porcentagens. Diferentes letras maiúsculas indicam diferenças significativas dentro das colunas, enquanto que diferentes letras minúsculas representam diferenças dentro das linhas pelo teste de Tukey (5%) 39
- Tabela 7. Sementes de *Sida rhombifolia* atacadas por fungos quando recuperadas em diferentes profundidades ao longo do tempo. É incluído o "tempo = 0" (Set/94) representando os valores de sementes infectadas por fungos previamente ao experimento. Os valores estão apresentados como porcentagens. Diferentes letras maiúsculas indicam diferenças significativas dentro das colunas, enquanto que diferentes letras minúsculas representam diferenças dentro das linhas pelo teste de Tukey (5%) 41

Tabela 8. Sementes de *Sida rhombifolia* recuperadas vazias em diferentes profundidades ao longo do tempo. Os valores estão apresentados como porcentagens. Diferentes letras maiúsculas indicam diferenças significativas dentro das colunas, enquanto que diferentes letras minúsculas representam diferenças dentro das linhas pelo teste de Tukey (5%) 43

Tabela 9. Sementes de *Sida rhombifolia* inviáveis por predação pré-dispersão a diferentes profundidades ao longo do tempo. É incluído o "tempo = 0" (Set/94) representando os valores de sementes inviáveis no início do experimento. Os valores estão apresentados como porcentagens. Diferentes letras maiúsculas indicam diferenças significativas dentro das colunas, enquanto que diferentes letras minúsculas representam diferenças dentro das linhas pelo teste de Tukey (5%) 44

Tabela 10. Sementes viáveis de *Sida rhombifolia* recuperadas a diferentes profundidades ao longo do tempo. É incluído o "tempo = 0" (Set/94) representando os valores de sementes viáveis no início do experimento. Os valores estão apresentados como porcentagens. Diferentes letras maiúsculas indicam diferenças significativas dentro das colunas, enquanto que diferentes letras minúsculas representam diferenças dentro das linhas pelo teste de Tukey (5%) 45

2. LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Variação da temperatura média (□) e da precipitação mensal(■) na área experimental do Centro de Pesquisas Biológicas e Aplicadas (CPQBA), Campinas, SP, ao longo de dois anos de estudo 5
- Figura 2. *Sida rhombifolia* L. A) Detalhe de ramo com flores, botões florais e frutos; B) Carpídio ou mericarpo; C) Semente (Extraído de Sivarajan & Pradeep 1994) 7
- Figura 3. Variação da altura média (\pm EP) de 20 plantas de *Sida rhombifolia* mantidas sob condições de laboratório, ao longo do seu ciclo de vida 13
- Figura 4. Variação no crescimento em altura (mm/dia) das plantas de *Sida rhombifolia* (média + EP) ao longo do seu ciclo de vida 14
- Figura 5. Sobrevivência de 20 plantas de *Sida rhombifolia* mantidas sob condições de laboratório 15
- Figura 6. Média \pm EP dos frutos produzidos por cada planta de *Sida rhombifolia* mantida sob condições de laboratório, ao longo do seu ciclo de vida (N inicial = 20) 17
- Figura 7. Representação gráfica da regressão linear entre o número de frutos e o número de ramos primários produzidos por planta de *Sida rhombifolia*, numa população mantida sob condições de laboratório 17
- Figura 8. Área de estudo, mostrando os transectos e pontos de amostragem sinalizados por bandeiras vermelhas 27
- Figura 9. Porcentagem de emergência de sementes escarificadas de *Sida rhombifolia* enterradas a diferentes profundidades, sob condições de laboratório. Os valores representam a média \pm EP para 5 réplicas de 10 sementes colocadas a cada profundidade 33
- Figura 10. Condições iniciais das sementes de *Sida rhombifolia* antes de serem enterradas 34
- Figura 11. Importância relativa dos fatores de mortalidade do banco de sementes de *Sida rhombifolia* durante dois anos de enterramento. Também estão representadas as sementes viáveis, que permanecem no banco, e as sementes germinadas. As setas indicam o início do segundo ano de estudo 35

Figura 12. Carpídios de <i>Sida rhombifolia</i> , coletados do solo a diferentes profundidades, apresentando diferentes graus de danos causados por ataque de predadores	40
Figura 13. Proporção dos diferentes fungos observados nas sementes em cada profundidade de enterramento. Também estão indicadas as proporções dessas espécies no controle feito ao início do experimento	42
Figura 14. Número de sementes recuperadas e viáveis nas oito datas de amostragem, considerando todas as profundidades em conjunto. Letras iguais acima da barra indicam que não existem diferenças significativas ($P>0,05$)	46
Figura 15. Proporção de sementes viáveis dormentes e com capacidade de germinar recuperadas ao longo do tempo. No segundo ano, correspondente às quatro últimas amostragens, não existem diferenças significativas ($P>0,05$). Os valores para sementes superficiais, por serem baixos e apresentarem desvios muito altos, não são apresentados na figura	46
Figura 16. Sequência que mostra a perda gradual do pericarpo que envolve as sementes de <i>Sida rhombifolia</i> dentro do solo por processo de degradação natural	47
Figura 17. Proporção de sementes recuperadas sem pericarpo \pm EP ao longo do tempo	47
Figura 18. Dinâmica do banco de sementes de <i>Sida rhombifolia</i> . A) sementes superficiais, B) sementes enterradas a 2 e 5 cm de profundidade, C) sementes enterradas a 10 e 20 cm	59
Figura 19. Tabela de vida diagramática para <i>Sida rhombifolia</i> . A duração do ciclo é de dois anos. Os retângulos representam os estados do ciclo de vida, os triângulos as probabilidades de transição entre os estados e o losângulo a produção de sementes. A transição entre a incorporação de sementes ao banco e a emergência de plântulas ocorre simultaneamente no tempo, mas está representada em forma linear para simplificar a tabela. A) sementes superficiais, B) sementes enterradas a 2 e 5 cm, c) sementes enterradas a 10 e 20 cm	61

3. RESUMO

Sida rhombifolia (Malvaceae) é uma planta invasora amplamente distribuída no território brasileiro, tendo grande importância econômica devido à ocupação de pastagens, cultivos e áreas perturbadas. É uma espécie subarborescente, que se reproduz exclusivamente por sementes.

Uma das características principais das plantas invasoras que garantem o sucesso na colonização é a sua capacidade de sobrevivência por grandes períodos de tempo no solo, através de um banco de sementes persistente. Porém, são escassos os estudos de banco de sementes que analisem os diversos fatores de mortalidade das sementes no solo.

Neste trabalho foi estudada, durante dois anos, a dinâmica do banco de sementes de *S. rhombifolia* na região de Campinas, SP. O estudo da fecundidade foi realizado através da avaliação dos parâmetros vegetativos e reprodutivos de uma população de 20 indivíduos mantida sob condições de laboratório, no Departamento de Zoologia da Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP). O estudo da dinâmica do banco de sementes foi desenvolvido no campo experimental do Centro de Pesquisas Biológicas e Aplicadas (CPQBA, UNICAMP). Em setembro de 1994, numa área de 1ha, foram marcados 180 pontos distribuídos em 10 transectos paralelos. Em cada ponto foi desenhada uma cruz de 1m de comprimento em cada eixo, em cujas pontas e centro foram enterrados, diretamente no solo, 50 carpódios em cada uma das seguintes profundidades: superfície (0), 2, 5, 10 e 20 cm. Aos 1, 3, 5, 7, 10, 14, 19 e 24 meses após a instalação do experimento no campo, foi sorteada uma cruz de cada transecto e exumadas as amostras de solo de todas as profundidades dessa cruz. A recuperação das sementes foi realizada por flotação e peneiração sob jato de água, avaliando-se os principais fatores de mortalidade como predação, patógenos, germinação mal sucedida e inviabilidade. Também mensalmente foi registrado no campo o número de sementes germinadas em cada ponto de amostragem.

Os resultados obtidos são apresentados e analisados em dois capítulos. O primeiro capítulo trata da estimativa da entrada das sementes no banco. Foi encontrado que as plantas exibem um ciclo de vida bienal, com um período pré-reprodutivo de 60

dias. A partir desse momento, a produção de sementes continuou até a morte das plantas, embora com maior produção ao longo do primeiro ano de vida. Em média, um indivíduo produziu 3813 sementes, das quais 11,74% eram inviáveis, principalmente por má formação. As sementes apresentaram dormência inata. A produção de frutos esteve diretamente correlacionada com o número de ramos primários desenvolvidos pelas plantas. No segundo capítulo é analisada a importância relativa dos diversos fatores responsáveis pela perda de sementes, sob condições de campo. Pode-se afirmar que: 1) Antes da dispersão, predadores e patógenos são responsáveis pela morte de 63,5% das sementes viáveis produzidas pelas plantas. 2) Foi observado um único pico de germinação de *S. rhombifolia* que começou imediatamente após o início da época de chuvas (novembro de 1994) e finalizou em fevereiro de 1995. A germinação das sementes foi registrada unicamente na superfície e aos 2 e 5 cm. de profundidade. 3) A proporção de sementes recuperadas diminuiu com o tempo, devido à remoção por predadores ou à redispersão por agentes físicos como o vento e a água. A taxa de recuperação foi menor na superfície do que nas outras profundidades. 4) As causas principais de mortalidade das sementes no banco foram a predação e a infecção por patógenos. 5) Aos 2 e 5 cm de profundidade, a predação pós-dispersão foi responsável pela morte de aproximadamente 45% das sementes viáveis, e aos 10 e 20 cm por 35%. Carabídeos, curculonídeos e larvas de coleópteros podem ser alguns dos agentes de predação. 6) Os fungos presentes nas sementes antes da dispersão provavelmente atacaram, por contágio, sementes viáveis vizinhas quando enterradas no solo. A sua contribuição como fator de mortalidade foi muito próxima nas diferentes profundidades de enterramento, cerca de 19%. 7) Uma alta proporção das sementes enterradas sobreviveram ao menos dois anos após serem incorporadas ao banco. Entre 20-45% das sementes viáveis continuaram nessa condição, dependendo da profundidade de enterramento. Nenhuma das sementes morreu por senescência.

Finalmente, integrando e sintetizando os dados dos dois capítulos anteriores, é apresentada uma tabela de vida diagramática de *Sida rhombifolia*, sob três profundidades de enterramento das sementes.

4. SUMMARY

Sida rhombifolia (Malvaceae) is a weed of high economic importance in Brazil, mainly found in cultivars, grasslands and abandoned fields. It is a shrubby plant which reproduces exclusively by seeds.

One of the main characteristics of invaders is their capacity of survival for long periods of time in soil through a persistent seed bank. Unfortunately, seed bank studies that analyse the different mortality factors of seeds in soil are scarce.

In this work, the seed dynamics of *S. rhombifolia* at the Campinas region, São Paulo State, was studied during two years. Fecundity was evaluated analysing the vegetative and reproductive parameters of a population of 20 individuals of *S. rhombifolia* under laboratory conditions, at the Department of Zoologia, University of Campinas (UNICAMP). The study of the seed bank dynamics was conducted in the experimental field "Centro de Pesquisas Biológicas e Aplicadas" (CPQBA, UNICAMP). In september 1994, in 1 ha. of the field, 180 points distributed along 10 parallel transects were marked. In each point, at equivalent distances of 0.5 m, 50 mericarps of *S. rhombifolia* were buried directly in the soil at each of the following depths: surface (0), 2, 5, 10 and 20 cm. After 1, 3, 5, 7, 10, 14, 19, and 24 months of burial, a sample point of each transect was sorted randomly and soil samples were exhumed. Seed recovery was made by flotation and by soil sieving under water. Predation, pathogens, failed germination and inviability were evaluated as causes of mortality. The number of seeds germinated on the field was also registred.

Results are presented and analysed in two chapters. The first chapter deals with the seed input into the bank. It was observed that the plants exhibit a biannual cycle of life, with a pre-reproductive period of 60 days. After that period, seed production continued until the death of the plants, although their production during the first year was significantly higher than in the second year. Each individual produced, on average, 3813 seeds during their life span, but 11.74% of them were inviable due to failed fertilization. The seeds are innate dormant. The fruit production was directly correlated with the number of primary branches developed by the plants.

In the second chapter, the relative importance of the different factors of seed loss from the seed bank was analysed under field conditions. The following results were obtained: 1) Before dispersal, predators and pathogens accounted for 63.5% of the death of seeds. 2) A unique peak of germination during the first year of study was observed, coincident with the rainy season. Germination was observed exclusively in seeds buried above 5 cm of depth. 3) The proportion of recovered seeds diminished with time, due to removal by animals or redispersion by abiotic factors like wind or water. Seed recovery was lower at surface level than in buried seeds. 4) The main causes of mortality of seeds in the soil were predation and pathogens. 5) At 2 and 5 cm of burial, post-dispersal seed predation was responsible for the death of 45% of viable seeds, and at 10 and 20 cm for 35%. Carabides, curculonides and coleoptera larvae are the possible agents of predation. 6) The fungi present in the pre-dispersal seeds probably attacked neighbour seeds when buried in the soil. This factor of mortality caused 19% of death of the seeds, independently of the depth of burial. 7) Between 20-45% of buried viable seeds remained alive after the two years of study, depending of the depth of burial. No seeds died by senescence.

Finally, a diagrammatic life table for *Sida rhombifolia*, under three burial depths of seeds, is presented.

5. INTRODUÇÃO GERAL

Um estudo completo sobre a dinâmica das populações de plantas deve incluir tanto os indivíduos em estado ativo como os indivíduos que se encontram em estado passivo, nos bancos de diásporas.

Na maioria dos habitats, o número de sementes presentes no banco é muito superior ao de plantas presentes em estado ativo sobre a superfície (Harper 1977). Uma das primeiras estimativas do conteúdo de sementes no solo foi feita por Darwin (1859), que a partir de 210 g de sedimento de um tanque, observou a emergência de 537 plântulas em um período de 6 meses. Já neste século, os trabalhos de Brenchley & Warrington (1930, 1933, 1936) em solos cultivados, e de Chippendale & Milton (1934) em pastagens, demonstraram a enorme quantidade de sementes no solo em relação ao número de plantas em fase vegetativa sobre a superfície. A partir destes trabalhos pioneiros, e até tempos relativamente recentes, a caracterização dos bancos de sementes foi feita principalmente a partir de censos de sementes obtidas em um único período de amostragem. A partir da década de 1970, e uma vez reconhecido que as sementes são indivíduos em estado passivo que formam bancos com dinâmica própria, os eventos que acontecem dentro do banco também começaram a ser estudados em dimensões temporais, como uma aproximação ao entendimento do funcionamento das populações e da estruturação das comunidades de plantas (Grime 1989).

Os bancos de sementes das diferentes espécies no solo foram classificados por Thompson & Grime (1979) em "transientes" ou "persistentes", com base em seu tempo de permanência no solo. Os bancos transientes são aqueles cujas sementes germinam durante o ano em que são dispersas, enquanto que nos bancos persistentes, as sementes permanecem no solo por mais de um ano. Em termos gerais, os habitats sujeitos a perturbações pouco frequentes favoreceriam os bancos transientes, enquanto que nos habitats com perturbações mais intensivas e imprevisíveis seriam selecionados os bancos persistentes. As plantas pioneiras e as invasoras de culturas, que geralmente possuem sementes pequenas com prolongada dormência, formam bancos persistentes (Grime 1989).

Para climas temperados, essa classificação dos bancos de sementes parece ajustar-se à maioria das espécies. Infelizmente, nas regiões tropicais existem poucos estudos deste tipo e, em geral os trabalhos de bancos de sementes têm-se limitado a um único período de amostragem para estabelecer o tamanho e a composição do banco. Garwood (1989) fez uma revisão detalhada sobre os bancos de sementes nas regiões tropicais, incluindo uma proposta alternativa dos tipos de bancos nessas regiões. Ela define, além dos bancos transientes e persistentes, os bancos pseudo-persistentes (espécies com dispersão contínua de sementes não dormentes ao longo do ano), os transientes-estacionais (espécies com dispersão estacional de sementes dormentes) e os transientes-retardados (espécies com dispersão de sementes de germinação retardada ou assincrónica). Porém, como a mesma autora assinala, são necessários mais estudos populacionais para desvendar o "mistério" do destino das sementes no solo e determinar a importância dos bancos de sementes na regeneração das florestas tropicais. A menor densidade de sementes parece ser característica da região tropical, quando comparada com a região temperada, tanto em sistemas naturais como em sistemas agrícolas. Segundo Garcia (1995) um menor tamanho de banco de sementes nos trópicos pode estar associado a a) uma maior velocidade de recrutamento, desde que não há um período extremamente desfavorável à germinação e b) uma elevada taxa de mortalidade de sementes no solo, devido principalmente as ações de patógenos, predadores e germinação mal sucedida, o que estaria relacionado com as condições de temperatura e umidade elevadas durante a maior parte do ano.

Se assim for, o sucesso das espécies pioneiras ou invasoras estaria dependendo mais de uma produção contínua de sementes (chuva de sementes) ao longo do ano, do que da estratégia de uma longa sobrevivência das sementes dentro do solo, como sugere o modelo de Thompson & Grime (1979). A germinação rápida, sob condições propícias para o crescimento, como um mecanismo de compensação para o ataque dos predadores e fitopatógenos, pode ser característica destas espécies (Garcia 1988). Alguns estudos (Holthuijzen & Boerboom 1982, Hopkins & Graham 1987, Murray 1988), verificaram longas sobrevivências das sementes de várias espécies pioneiras tropicais (até 5 anos). Porém, as sementes foram protegidas dos predadores e, portanto, os dados não refletem a verdadeira dinâmica do banco. Já nos trabalhos onde as sementes foram enterradas sem proteção, sob condições naturais (e.g. Alvarez-Buylla &

Martínez-Ramos 1990) estas permaneceram viáveis por apenas um ano, devido ao consumo por predadores ou ao ataque por patógenos. Nesse sentido, é importante distinguir entre a longevidade ecológica e a longevidade potencial das sementes. A primeira é definida como a duração média da dormência sob condições naturais, enquanto que a segunda é a duração máxima da viabilidade de sementes dormentes mantidas sob condições ótimas de armazenamento (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993). Evidentemente são necessários mais estudos sobre a dinâmica dos bancos de sementes das espécies tropicais sob condições naturais para estabelecer um modelo mais adequado a essas regiões.

O presente trabalho teve como objetivo central a avaliação das entradas e saídas do banco de sementes de uma importante espécie invasora no Brasil, *Sida rhombifolia* (Malvaceae), visando fornecer informações básicas para a determinação de práticas adequadas de manejo desta invasora. Para isto, o trabalho está estruturado em dois capítulos. O primeiro, relacionado com a entrada das sementes no banco, consiste na avaliação da estratégia reprodutiva da espécie, centrando-se principalmente no estudo das relações de parâmetros vegetativos e reprodutivos numa população de *S. rhombifolia* mantida sob condições de laboratório. No segundo capítulo é apresentado o estudo da dinâmica do banco de sementes desta invasora sob condições de campo, analisando as diversas variáveis que alteram o número de sementes dentro do solo. Finalmente, é apresentada uma tabela de vida diagramática que integra os dados obtidos nos dois capítulos anteriores.

É importante também salientar que o presente estudo forma parte de um projeto mais amplo, sob a direção da Dra. Maria Alice Garcia, desenvolvido no Laboratório de Interações Inseto-Planta do Departamento de Zoologia da UNICAMP. Paralelamente ao decorrer do experimento do Capítulo I, Maria Luiza de Mello e Souza (bolsista de iniciação científica) avaliou os mesmos parâmetros vegetativos e reprodutivos numa população de 24 indivíduos de *S. rhombifolia* crescendo sob condições naturais, no campo, além de realizar um levantamento dos insetos associados às plantas. O planejamento das atividades desenvolvidas no laboratório e no campo foi realizado conjuntamente, visando comparar os parâmetros de desenvolvimento e reprodução das plantas nas diferentes condições de crescimento, e avaliar o papel dos predadores de sementes na fecundidade das

plantas. Já em relação ao Capítulo II, o experimento foi planejado para acabar em cinco anos, com a finalidade de determinar a longevidade das sementes de *S. rhombifolia* no solo, sob condições tropicais.

6. DESCRIÇÃO DA ÁREA E DA ESPÉCIE *Sida rhombifolia*

Sobre a área de estudo

O estudo da dinâmica do banco de sementes foi desenvolvido no campo experimental do Centro de Pesquisas Biológicas e Aplicadas (CPQBA-UNICAMP), Campinas-SP (próximo a 22°48' S, 47°07' W, 669m de altitude). O solo é um Latossol vermelho-escuro argiloso (>60% de argila). O clima da região é caracterizado como subtropical com chuvas de verão e com inverno relativamente seco. O climatograma com os dados de precipitação e temperatura durante os dois anos de estudo está apresentado na Figura 1, segundo dados obtidos no CPQBA.

Até 1986 esse campo foi propriedade da empresa produtora de agroquímicos Monsanto, e era usado principalmente para a cultura de cana, aplicando-se regularmente o herbicida glyphosate (Roundup). Dentro do campo experimental foi reservada uma área de 1ha, que no ano 1989 foi cultivada com colza (*Brassica napus* - Cruciferae) e desde o ano 1990 permanecia em pousio.

Em 1994, as espécies encontradas como dominantes na área, antes da instalação do experimento, foram: *Panicum maximum* Jacq. (Poaceae), *Rhynchelytrum repens* (Willd.) Hubbart (Poaceae) e *Pennisetum purpureum* Schum. (Poaceae), assim como indivíduos de *Macroptilium atropurpureum* (DC.) Urban (Leguminosae), *Digitaria insularis* (L.) Mez ex Ekman (Poaceae), *Baccharis dracunculifolia* DC. (Compositae), *Porophyllum ruderale* (Jacq.) Cass. (Compositae), *Sida rhombifolia* L. (Malvaceae), *Sida spinosa* L. (Malvaceae), *Brachiaria plantaginea* (Link) Hitch. (Poaceae), *Merremia aegyptia* (L.) Urban (Convolvulaceae) e *Pyrostegia venusta* Miers (Bignoniaceae). A área foi roçada no início do experimento.

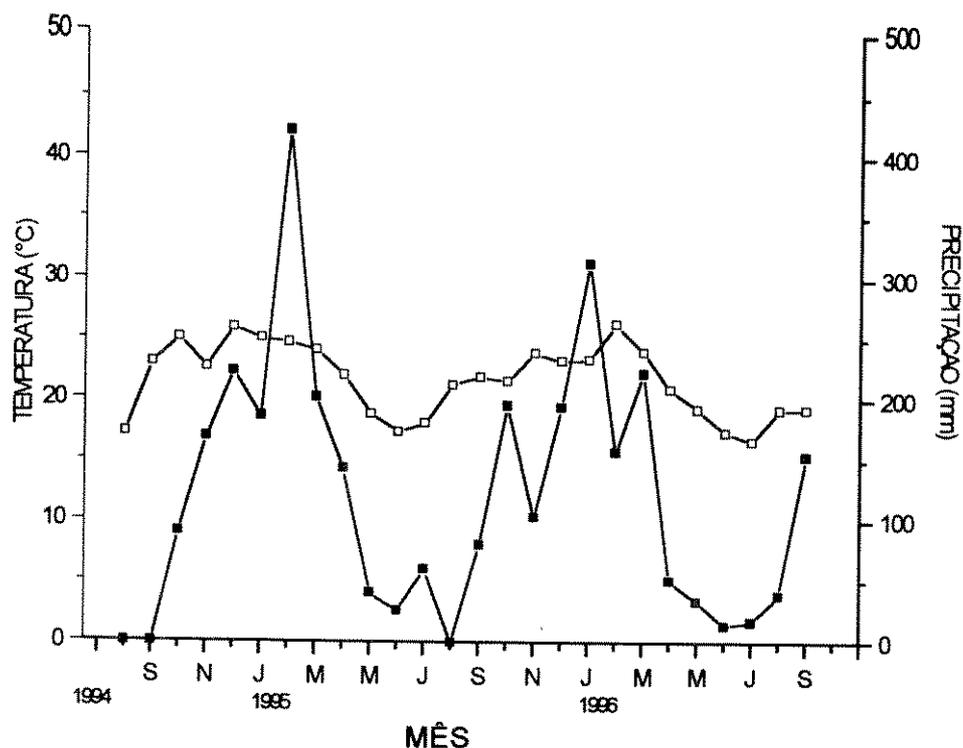


Figura 1. Variação da temperatura média (□) e da precipitação mensal(■) na área experimental do Centro de Pesquisas Biológicas e Aplicadas (CPQBA), Campinas, SP, ao longo de dois anos de estudo.

Sobre a espécie

Sida rhombifolia (Malvaceae) é a espécie mais amplamente distribuída dentro do gênero. Ocorre nas regiões tropicais do Velho e Novo Mundo, estendendo-se até zonas temperadas (Sivarajan & Pradeep 1994). É uma invasora muito comum no território brasileiro, que infesta principalmente lavouras anuais e perenes, pomares, jardins, pastagens e terrenos baldios (Lorenzi 1991). É uma planta sub-arbustiva, lenhosa, de 30-90 cm de altura, que se reproduz exclusivamente por sementes (Figura 2). Com adubação, a planta se beneficia, podendo atingir até 1,50 m de altura. Em lavouras anuais, com preparo de solo, as plantas são destruídas e a

reinfestação ocorre por sementes, o que sugere que a planta seja anual, ocorrendo indivíduos perenes só nas curvas de nível e margens de lavouras, por escaparem ao trabalho mecânico (Kissmann & Groth 1995). Em lavouras de plantio direto, a espécie aumenta a sua importância como planta invasora (Kissmann & Groth 1995, Smith *et al.* 1992). As folhas são simples, alternas, elíticas, de bordos íntegros da base à porção mediana e serrados desta porção ao ápice (Leitão Filho *et al.* 1982). As flores são hermafroditas, de coloração amarela, isoladas e axilares, ou umbeliformes no ápice de ramos. O nome vulgar "relógio" advém da pontualidade com que suas flores se abrem no início da manhã e se fecham à tarde (Lorenzi 1991, Dias Filho 1990). Os frutos são esquizocárpicos, subglobosos, com 5-6 mm de diâmetro. Os mericarpos ou carpídios são trígono-ovalados, enegrecidos quando maduros e com aristas de 2 a 4 mm de comprimento (Kissmann & Groth 1995, Leitão Filho *et al.* 1982). Essas aristas facilitam a dispersão das sementes por diferentes animais (Lonsdale *et al.* 1995, Sorensen 1986). As sementes só germinam depois de serem escarificadas, e apresentam fotoblastismo negativo, embora algumas consigam germinar sob luz branca (Cardoso 1990, Felipe & Polo 1983). Certos atributos, como a alta resistência da planta ao pisoteio, já que o caule não se quebra ainda quando curvado 180° (Sun & Liddle 1993), o desenvolvimento de um profundo e resistente sistema radicular (Lorenzi 1991), a sua capacidade de rebrota a partir da haste lenhosa e da raiz após ter sido roçada, queimada (Dias Filho 1990) ou intensamente atacada por herbívoros (Garcia & Mello e Souza, comunicação pessoal), e a sua capacidade de recuperação após injúrias provocadas por herbicidas, especialmente de contato (Pitelli, comunicação pessoal) são algumas das características que garantem seu sucesso como planta invasora. Outros atributos, relacionados com a produção de sementes e a sua sobrevivência no banco serão analisados neste estudo.

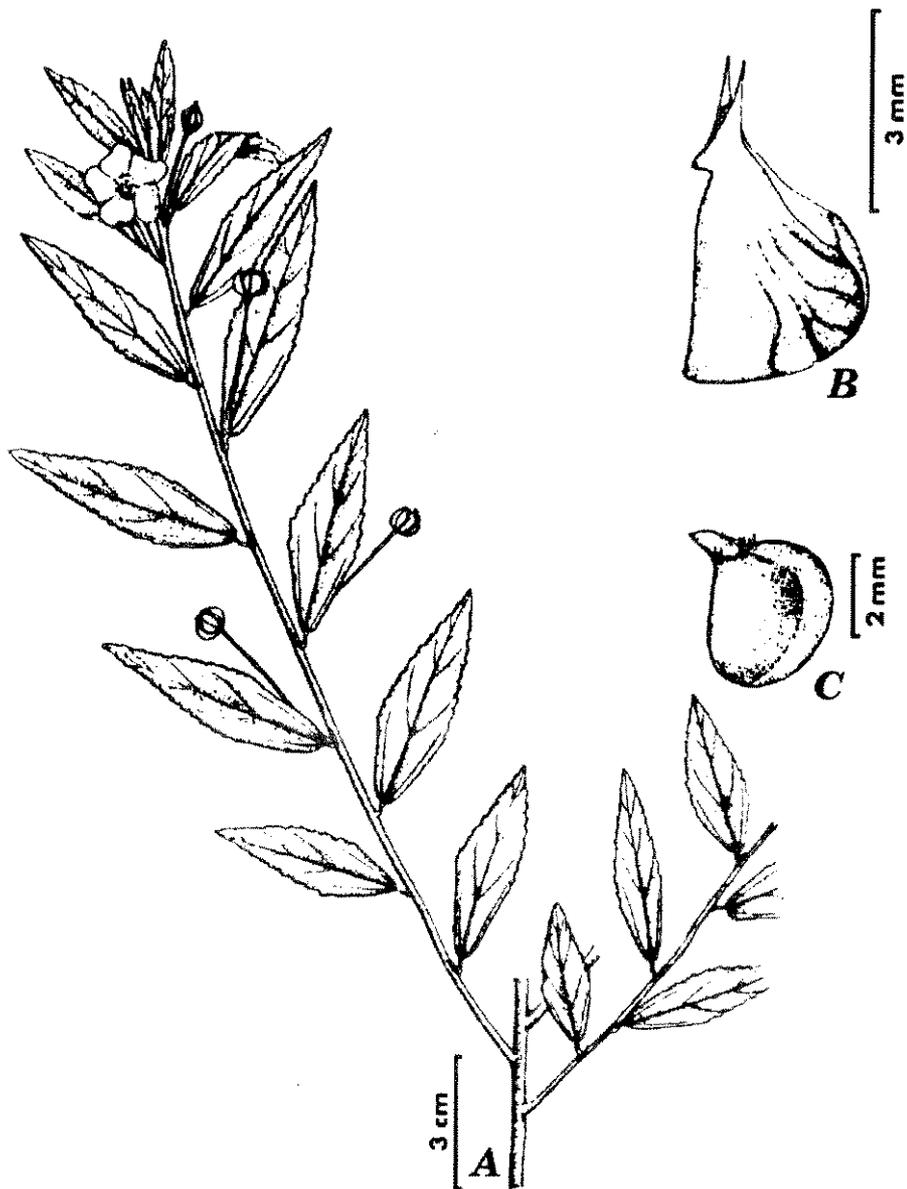


Figura 2. *Sida rhombifolia* L. A) Detalhe de ramo com flores, botões florais e frutos; B) Carpídio ou mericarpo; C) Semente (Extraído de Sivarajan & Pradeep 1994).

7. CAPÍTULO I: ESTIMATIVA DA ENTRADA DE SEMENTES NO BANCO, BASEADA NA FECUNDIDADE DE *Sida rhombifolia*, SOB CONDIÇÕES DE LABORATÓRIO.

7.1. INTRODUÇÃO

Segundo Baker (1965) uma planta é considerada invasora quando ocorre uma grande expansão de sua população numa área geográfica específica, principalmente como consequência de perturbações geradas pelo homem.

As plantas invasoras são reconhecidas como um dos elementos mais importantes a serem considerados na agricultura (Holm *et al.* 1977). Quando crescem em culturas ou pastagens podem ser altamente prejudiciais, tanto por explorarem mais eficientemente os recursos, como por produzirem substâncias alelopáticas (Ghersa *et al.* 1994).

No mundo todo estimam-se que as perdas de produtividade provocadas pela presença de plantas invasoras em culturas estejam entre 10 e 25% (Klingman *et al.* 1982, Auld *et al.* 1987), sendo que em regiões tropicais, as perdas variam de 30 a 40% (Lorenzi 1991). Em 1985, o Brasil ocupou o quarto lugar em consumo de agroquímicos (Carrol *et al.* 1990), sendo que a maior parte destes foram herbicidas. Porém, os métodos convencionais de controle de plantas invasoras, através de herbicidas, vêm sendo intensamente questionados em função dos seus impactos ambientais (Garcia 1995, Altieri 1992, Pimentel *et al.* 1992) tornando-se necessário planejar e utilizar manejos que se orientem para a sustentabilidade ecológica e econômica. Nesse sentido, o conhecimento da composição das comunidades e das dinâmicas populacionais das plantas invasoras constitui a base para propostas de um manejo bem sucedido (Garcia 1988).

Caracterização das invasoras

Historicamente, as invasoras têm sido classificadas segundo seu habitat (culturas, pastagens, etc.), grau de dano causado ou facilidade de erradicação. Numa

aproximação menos antropocêntrica, certos atributos como a duração do ciclo de vida e do período de crescimento vegetativo, assim como o momento de reprodução, têm sido utilizados para definir os três tipos básicos de ciclos de vida nas invasoras: anuais, bienais e perenes (Radosevich & Holt 1984, Lorenzi 1991).

Existem, porém, outros atributos da história de vida, que Baker (1965, 1974) denominou "características da invasora ideal", que são muito comuns em invasoras: ausência de requisitos ambientais especiais para a germinação, discontinuidade do processo germinativo, longa sobrevivência das sementes no solo, rápido crescimento das plântulas, curto período pré-reprodutivo, auto-compatibilidade, alta produção de sementes, adaptações para dispersão a longa e curta distância e plasticidade fenotípica. Embora dificilmente uma espécie possua todo o conjunto dessas características, algumas ou várias delas sempre aparecem combinadas numa única espécie.

Estratégia reprodutiva

As plantas têm os mesmos requisitos nutricionais para a produção dos órgãos vegetativos e reprodutivos, o que provoca a necessidade de um compromisso ("trade off") entre estes dois tipos de investimento. Embora a história de vida de um organismo seja, em grande parte, pré-determinada pelo genótipo, Harper (1967) propôs o conceito de "estratégia" (vegetativa ou reprodutiva) para definir as possíveis modificações do programa genotípico em resposta às diferentes condições ambientais. A plasticidade fenotípica das plantas é enorme e faz com que a fecundidade de um mesmo genótipo possa variar em quatro ordens de magnitude, dependendo das condições de crescimento (Crawley 1990). A maioria das plantas invasoras tem evoluído sob constantes mudanças ambientais, exibindo geralmente uma variação extraordinária na expressão dos caracteres morfológicos (Barrett 1982).

Em relação à estratégia reprodutiva, esta consiste num conjunto de características que inclui, além da partição de recursos, o momento e frequência da reprodução. As possíveis variações diferem em três importantes aspectos: a) a duração do período pré-reprodutivo, b) o número de vezes no ciclo de vida em que são produzidas sementes e c) o intervalo entre os momentos de produção de sementes

(Fenner 1985). Nesse contexto, existem dois tipos básicos de padrões reprodutivos nas plantas: as monocárpicas (ou semélparas) onde a reprodução ocorre num único período, seguido da morte da planta, e as policárpicas (ou iteróparas) nas quais as sementes são produzidas repetidamente ao longo do ciclo de vida. Nas plantas invasoras de cultura encontram-se os dois tipos de estratégia. Além disso, por estarem sujeitas a ambientes altamente instáveis, geralmente é favorecida a reprodução precoce, com um curto período pré-reprodutivo.

Em particular, para *S. rhombifolia*, é conhecida a sua habilidade de permanecer em áreas perturbadas devido a sua capacidade de rebrota e desenvolvimento de um profundo sistema radicular. Porém, não existem estudos acerca do seu potencial reprodutivo e, em consequência, da sua habilidade de regeneração por sementes. Neste capítulo, visando estabelecer com quanto uma planta de *S. rhombifolia* contribui ao longo do seu ciclo de vida para o banco de sementes, serão:

- 1) Avaliados os padrões de crescimento e de fecundidade de uma coorte de 20 indivíduos de *S. rhombifolia*, mantida sob condições de laboratório.
- 2) Relacionados os parâmetros reprodutivos e vegetativos, tentando estabelecer a estratégia reprodutiva da espécie.

7.2. MATERIAL E MÉTODOS

Instalação do experimento

Em 23/3/95, 100 sementes de *S. rhombifolia* coletadas de uma população natural em uma área intensamente infectada por esta espécie na Fazenda Santa Elisa (Instituto Agrônomo de Campinas, Campinas, SP) foram colocadas para germinar em bandeja com vermiculite. Depois da emergência, as plântulas eram regadas diariamente. Uma vez que elas atingiram uma altura de ± 10 cm, em 17/5/95, 20 plantas tomadas ao acaso foram transplantadas para sacos plásticos contendo aproximadamente 1,5 kg de terra vegetal (comercial). As plantas foram

mantidas em laboratório, em uma bancada frente a uma janela, recebendo luz direta do sol em pelo menos um período do dia. Eram molhadas três vezes por semana, até a sua morte. Sempre que foram observados cochonilhas e ácaros, foram tratadas com inseticida (Malathion, 20 ml/l) ou acaricida.

Registro de parâmetros vegetativos e reprodutivos

A cada quinze dias, foram registrados altura (medido desde a base da planta até o meristema apical), número de ramificações, número de botões florais e número de frutos de cada planta. Uma vez que foi observado que não existe, no laboratório, perdas significativas de botões florais, estes não mais foram contados a partir de 15/11/95.

Quinzenalmente foram coletados os frutos maduros produzidos pelas plantas. Dos frutos produzidos a cada mês, foram tomados 20 ao acaso e contados os carpídios produzidos por fruto. Este procedimento foi repetido até 23/8/96, quando restaram apenas 20% das plantas vivas e o número total de frutos produzidos era muito baixo.

Depois de mortas, as plantas foram secas em estufa a 70°C durante 48hs, e quantificado a matéria seca das partes aéreas e raízes.

Avaliação da germinação e viabilidade das sementes

Do conjunto de frutos coletados a cada mês foram escolhidos 100 carpídios ao acaso. O pericarpo era retirado e as sementes foram separadas em 5 conjuntos de 20 sementes, esterilizadas (1' em álcool 50%, 5' em hipoclorito de sódio a 1% e enxaguadas duas vezes em água destilada estéril) e incubadas em estufa a 25°C em escuro constante, em placas de petri com papel filtro umedecido com 7 ml de água destilada estéril. Após oito dias era registrado o número de sementes germinadas. Aquelas que não germinaram eram cortadas longitudinalmente, colocando uma das metades numa solução de tetrazólio (cloreto de 2,3,5-trifenil-2H-tetrazólio) a 1%, no escuro e na temperatura ambiente durante duas horas. As sementes coloridas de vermelho foram consideradas viáveis.

Análises dos dados

As análises de variância, correlação e regressão entre parâmetros vegetativos e reprodutivos, foram realizadas com o pacote estatístico SYSTAT 5.03 for Windows da Systat Inc. (Wilkinson 1990) para computadores pessoais. As variáveis expressas em proporções foram transformadas pelo arco-seno da raiz quadrada.

7.3. RESULTADOS

Parâmetros vegetativos

Em média, as plantas atingiram uma altura máxima de 85,25cm (Figura 3), porém a variação individual foi alta. A máxima altura individual registrada foi de 131 cm, e a mínima de 38,5 cm. Após germinarem, as plantas apresentaram um crescimento médio em altura de 3,28 mm/dia, mas esse valor foi variável ao longo do ciclo de vida das plantas (Figura 4). É possível distinguir 3 etapas bem diferenciadas quanto à velocidade de crescimento em altura: nos primeiros 6 meses de vida, as plantas apresentaram o pico de crescimento mais alto, atingindo uma média de até 5,6 mm/dia. Um segundo pico, menor do que o primeiro, foi observado no segundo semestre de vida, coincidente com a época de calor no verão. A terceira etapa, onde a variação de altura foi zero, iniciou-se a partir do primeiro ano de idade e finalizou com a morte das plantas. Porém, existe certa variação individual nesse esquema de crescimento: 60% das plantas acompanham a curva média, mas 25% delas cessaram seu crescimento antes dos 6 meses de idade, e 15% entre o sétimo e oitavo mês de vida.

As plantas começaram a ramificar a partir dos 2 meses de idade. Em média, as plantas produziram 21,5 ramos primários e 25,1 ramos secundários (Tabela 1). Os ramos secundários originam-se a partir dos ramos primários mais velhos, sendo que no ápice da planta só crescem ramos primários, mais curtos e sem ramificações. Foi observada uma correlação significativa entre a altura e o número de ramos primários produzidos (Tabela 2).

A biomassa das plantas, medida como o peso seco do caule, ramos e raiz, sem considerar o tecido fotossintético e estruturas reprodutivas, está correlacionada com a altura e número de ramos primários produzidos. Não existe correlação entre a biomassa e os ramos secundários (Tabela 2).

Todas as plantas morreram entre o primeiro e o segundo ano de idade, com uma meia-vida de 16,5 meses, evidenciando que, nessas condições de laboratório, o ciclo de vida das plantas é bienal (Figura 5).

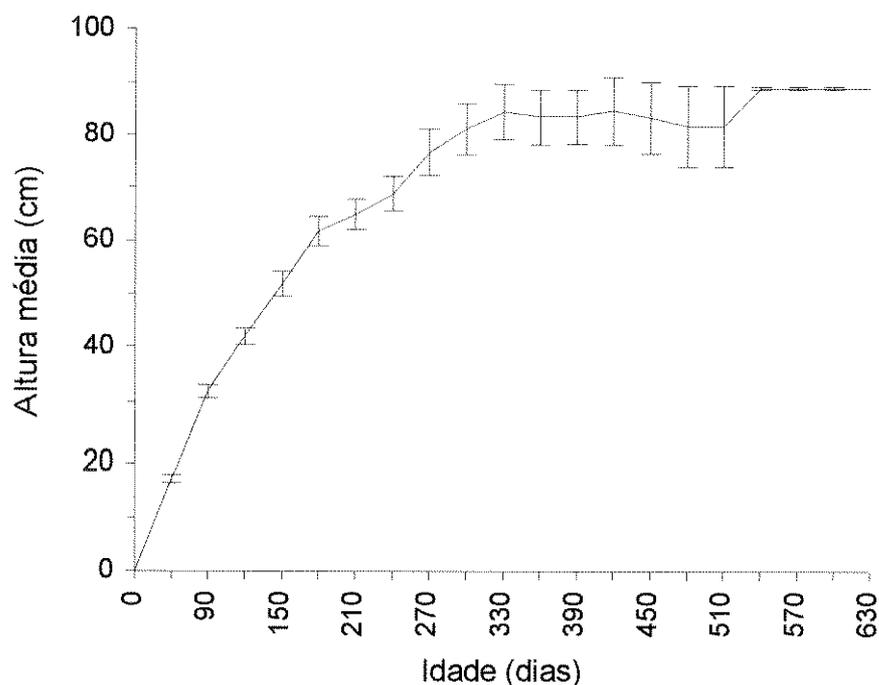


Figura 3. Variação da altura média (\pm EP) de 20 plantas de *Sida rhombifolia* mantidas sob condições de laboratório, ao longo do seu ciclo de vida.

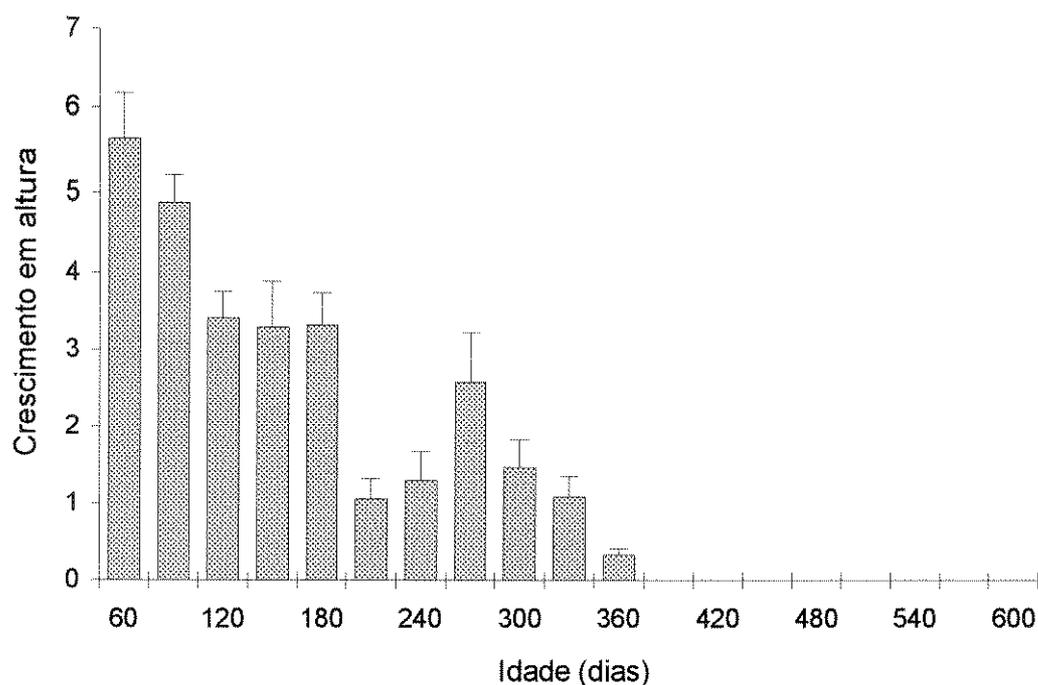


Figura 4. Variação no crescimento em altura (mm/dia) das plantas de *Sida rhombifolia* (média + EP) ao longo do seu ciclo de vida.

Tabela 1. Altura (cm), biomassa (g) e número de ramos produzidos por 20 plantas de *Sida rhombifolia* mantidas sob condições de laboratório.

CARACTERÍSTICA	MÉDIA	EP
ALTURA	85,2	5,34
BIOMASSA	9,3	0,46
Nº RAMOS PRIMÁRIOS	21,5	1,35
Nº RAMOS SECUNDÁRIOS	25,1	1,79

Tabela 2. Valores de coeficientes de correlação (r) e significância segundo o teste F (P) entre as características vegetativas de 20 indivíduos de *Sida rhombifolia*, crescendo sob condições de laboratório (*P<0,01, **P<0,001, NS=P>0,05).

		r	P
Altura	Biomassa	0,69	**
Altura	Nº ramos primários	0,65	*
Altura	Nº ramos secundários	-0,17	NS
Ramos primários	Biomassa	0,43	*
Ramos secundários	Biomassa	0,15	NS
Ramos primários	Nª ramos secundários	0,15	NS

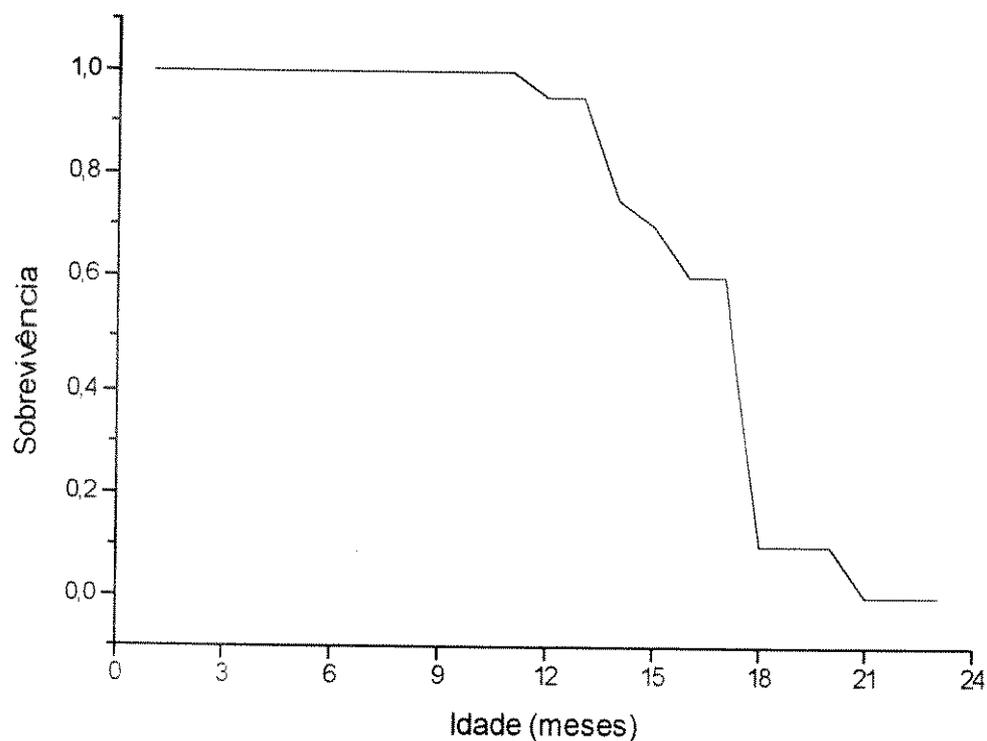


Figura 5. Sobrevivência de 20 plantas de *Sida rhombifolia* mantidas sob condições de laboratório.

Parâmetros reprodutivos

As plantas começaram a produzir frutos maduros a partir dos 4 meses de idade e continuaram a produção até a sua morte (Figura 6). A produção de frutos no primeiro ano de idade da planta foi maior ($t = 12,95$, $p < 0,001$, 19 g.l., dados transformados em raiz quadrada) que no segundo ano. A média dos frutos produzidos por planta no primeiro ano foi 330,4 (EP=19,41) enquanto que no segundo ano foi 71,45 (EP=11,02). No total do seu ciclo de vida, as plantas originaram, em média, 401,8 frutos (EP=23,98; Máx=592; Mín=173). Dos parâmetros vegetativos avaliados, apenas o número de ramos primários produzidos por planta está relacionado com o número de frutos (Figura 7).

O número de carpídios/ fruto foi constante ao longo dos meses, com média de 9,49 (EP=0,11; Máx=12; Mín=7), não havendo diferença significativa entre meses quanto a este parâmetro ($F = 1,11$; $P = 0,35$). Na maioria dos frutos foram encontrados carpídios com sementes achatadas ou deformadas, sem desenvolvimento do embrião. Em média, a produção desse tipo de sementes/ fruto foi de 1,04 (EP=0,14).

A viabilidade das sementes, avaliada mediante o teste de tetrazólio, foi próxima a 100% ao longo do ciclo da planta ($99,21 \pm 0,58 - 0,95$). Porém, foi muito baixa a proporção de sementes germinadas (3,71% do total).

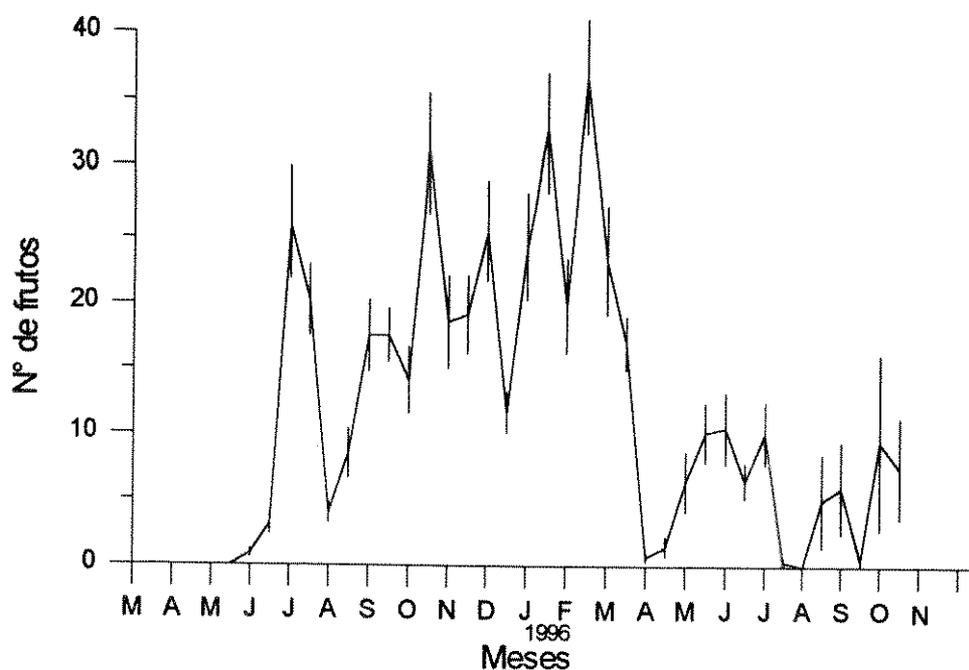


Figura 6. Média \pm EP dos frutos produzidos por cada planta de *Sida rhombifolia* mantida sob condições de laboratório, ao longo do seu ciclo de vida (N inicial = 20).

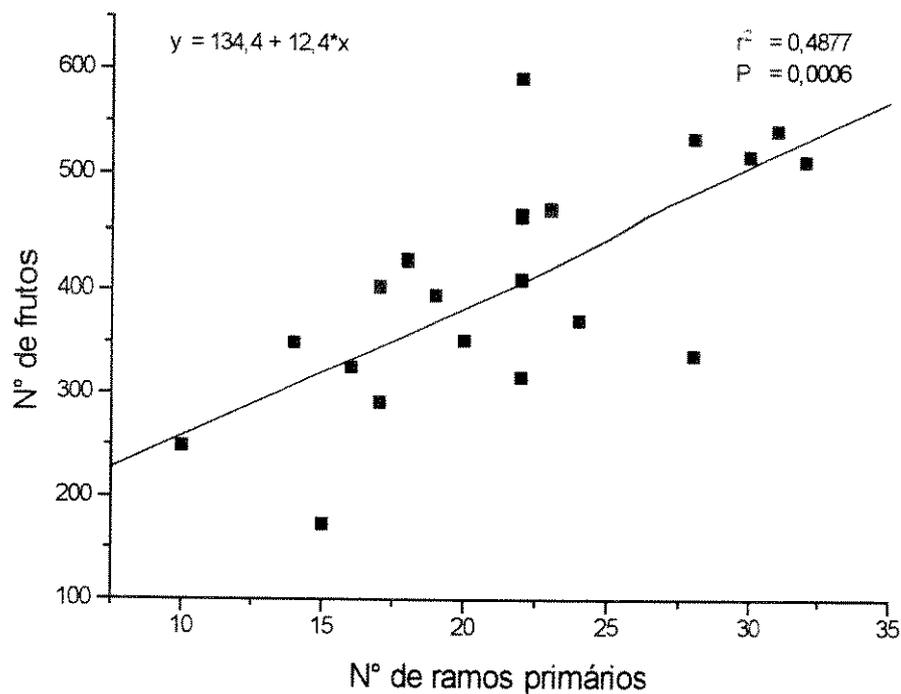


Figura 7. Representação gráfica da regressão linear entre o número de frutos e o número de ramos primários produzidos por planta de *Sida rhombifolia*, numa população mantida sob condições de laboratório.

7.4. DISCUSSÃO

Quando foi planejado este experimento, tentou-se oferecer às plantas condições “ideais” para seu desenvolvimento, visando minimizar os efeitos de estresses que poderiam encontrar num ambiente natural. Nesse sentido, o substrato em que foram plantados os indivíduos consistiu de terra comercial, com um alto conteúdo de matéria orgânica, dificilmente encontrado na natureza. Embora a terra nunca tenha sido renovada ou adubada, era molhada três vezes por semana. Além disso, sempre que as plantas foram observadas com herbívoros, eram tratadas com inseticida ou acaricida. Porém, essas condições de laboratório provavelmente também limitaram o desenvolvimento das plantas. Em primeiro lugar, elas estavam sujeitas a um volume limitado de substrato para o desenvolvimento de raízes, o que pode ter provocado menor disponibilidade e utilização de nutrientes. Por outro lado, as plantas recebiam radiação solar direta unicamente no período da manhã, o que provocou um efeito de estiolamento.

Em conseqüência, os resultados observados ao longo do experimento devem ser analisados no contexto destas condições artificiais em que foram desenvolvidas as plantas. Mas, paralelamente ao decorrer deste experimento, Mello e Souza & Garcia avaliaram, no campo, os mesmos parâmetros vegetativos e reprodutivos numa população de 24 indivíduos de *S. rhombifolia*, da mesma coorte de plantas usadas no laboratório. Na discussão, esses dados serão comparados com os obtidos no presente trabalho.

Sobre o crescimento de Sida rhombifolia

A velocidade de crescimento das plantas de *S. rhombifolia* mantidas sob condições de laboratório segue os padrões esperados, segundo Baker (1965, 1974), para plantas invasoras. Esse autor aponta, entre as características esperadas de uma “invasora ideal”, a rápida velocidade de crescimento vegetativo até o período de floração. No nosso experimento, e uma vez estabelecidas as plântulas, começou um período de rápido crescimento em altura, com um pico

máximo aos 60 dias de idade das plantas, coincidente com o início da produção de botões florais. Posteriormente o crescimento foi diminuindo gradualmente, durante os meses do inverno, mas observou-se um segundo pico, menor do que o primeiro, no segundo semestre de vida, e coincidente com a época do verão. Já no segundo ano, o crescimento foi zero.

A ramificação das plantas se iniciou 60 dias depois da germinação. Porém, foi baixo o número de ramificações secundárias produzidas ($25,1 \pm 1,79$). No experimento desenvolvido no campo, Mello e Souza & Garcia (comunicação pessoal) encontraram que as plantas eram menores em altura (57 ± 12 cm), mas produziram um grande número de ramos secundários ($66,38 \pm 38,52$) e terciários ($32,63 \pm 31,45$), mudando claramente a arquitetura dos indivíduos. Talvez, nas plantas mantidas no laboratório, o alto investimento inicial no crescimento em altura diminuiu a possibilidade de ramificação, uma vez que os nutrientes do solo eram limitados. Esse tipo de crescimento também é comum nas plantas dicotiledôneas, sob condições de baixa luminosidade, já que o estiolamento favorece a dominância apical, retardando a ramificação. Dessa maneira, as plantas usam grande parte da sua energia na elevação do caule para alcançar o dossel (Salisbury & Ross 1978).

A biomassa das plantas está correlacionada fortemente com a altura e moderadamente com os ramos primários. *S. rhombifolia* é uma planta com grande crescimento secundário, e portanto, o caule e os ramos primários são, para esta espécie, as estruturas com maior proporção de biomassa seca. Os ramos secundários em geral são curtos e com pouco lenho, não encontrando-se correlação entre a biomassa e o número dessas estruturas. Talvez se a biomassa das folhas tivesse sido quantificada, poderia haver correlação significativa, mas a proximidade das plantas crescendo no laboratório impediam conhecer a origem das folhas caídas.

Sobre a reprodução de Sida rhombifolia

A maioria dos indivíduos começou a produzir botões florais 60 dias após a germinação das sementes. A maturação dos frutos iniciou-se aos 90 dias de vida

das plantas e continuou até a morte das mesmas, mas a produção de frutos foi significativamente maior no primeiro ano de vida do que no segundo. O mesmo padrão de produção de frutos foi observado no campo por Mello e Souza & Garcia (comunicação pessoal). Esta estratégia provavelmente constitui uma adaptação às práticas culturais. Muitas invasoras investem rapidamente uma grande proporção de energia na reprodução, após um breve período de crescimento, garantindo a sua permanência em ambientes onde o momento da morte é mais ou menos imprevisível. No caso de permanecerem vivas, elas continuam florescendo e produzindo sementes até a sua morte (Harper 1977). No presente estudo, *S. rhombifolia* apresenta um ciclo de vida bienal, e a mesma observação foi realizada por Mello e Souza & Garcia nas plantas crescendo no campo. Porém, autores como Leitão Filho *et al.* (1982), Lorenzi (1991) e Kissmann & Groth (1995) descrevem esta espécie como perene, provavelmente devido a sua capacidade de rebrota. Além disto, o comportamento de crescimento e reprodução observado na espécie não é o comportamento mais comum das plantas bienais que, dentro dos três tipos básicos de histórias de vida nas plantas (anuais, bienais e perenes), é o menos freqüente na natureza (Fenner 1985), existindo poucas espécies de invasoras que integram esse grupo (Radosevich & Holt 1984). Geralmente, as plantas bienais são monocárpicas, e passam o primeiro ano de vida acumulando reservas energéticas através do crescimento vegetativo, que são usadas posteriormente para a reprodução no segundo ano, seguido da morte da planta. A produção de sementes é normalmente 3-4 vezes maior do que nas plantas anuais ou perenes (Thompson 1984). Mas, no caso de *S. rhombifolia*, apesar de cesar o crescimento vegetativo no final do primeiro ano, a reprodução começa desde os primeiros meses de vida das plantas. Por outro lado, o número de sementes produzidas ao longo do ciclo de vida das plantas foi seis vezes menor do que a média de sementes produzidas nas plantas bienais da flora britânica (Fenner 1985). Com estas características, o ciclo de vida de *S. rhombifolia* é mais parecido com o ciclo de uma planta perene policárpica, do que com o ciclo das plantas bienais. Provavelmente, o ciclo típico das plantas bienais, que envolve o retardamento na produção de sementes, não seja favorecido nas plantas invasoras, que devem responder a ambientes altamente instáveis, com grande risco de mortalidade.

A produção de frutos esteve diretamente correlacionado com o número de ramos primários desenvolvidos pelas plantas, refletindo a disponibilidade de meristemas para o desenvolvimento de estruturas reprodutivas, que, no caso de *S. rhombifolia*, estão localizados nas regiões axilares de folhas (produzindo flores solitárias) e ápice de ramos (produzindo inflorescências umbeliformes). No caso das plantas mantidas no campo, essa correlação foi mais forte com o número de ramos secundários + terciários que, como já apontado, foram os tipos de ramificações mais abundantes nas plantas (Mello e Souza & Garcia, comunicação pessoal).

Do total de sementes produzidas ao longo do ciclo de vida, 10,96% delas estavam mal formadas (11,58% no caso das plantas em condições de campo). Estruturas deste tipo geralmente resultam da não fecundação do óvulo ou aborto da semente. Wiens (1984) estimou que em plantas anuais a porcentagem de óvulos que se desenvolvem em sementes é aproximadamente 85%. Esta proporção é independente das condições ambientais, portanto conclui que deve ser determinada geneticamente. A mínima diferença encontrada entre as plantas mantidas no laboratório e no campo sustentam essa hipótese.

Das sementes viáveis produzidas, apenas 3,7% germinaram quando colocadas sob condições favoráveis de temperatura e luz (segundo Felipe & Polo, 1983), evidenciando que as sementes apresentam dormência inata (*sensu* Harper 1977), independentemente da época do ano em que são produzidas. Esse tipo de dormência nas sementes pode ser decorrente da imaturidade do embrião, da impermeabilidade do tegumento ou da presença de um inibidor de germinação. No caso de *S. rhombifolia*, a dureza do tegumento impede a entrada de água na semente, já que sementes escarificadas artificialmente com ácido sulfúrico concentrado durante 30" sofrem quebra de dormência. Resultados similares, utilizando outros métodos de escarificação, foram encontrados por Felipe & Polo (1983) e Cardoso (1990).

Foi encontrado que um indivíduo produz, em média, 3813 sementes ao longo do seu ciclo de vida. No experimento levado a cabo por Mello e Souza & Garcia no campo, a média foi de 9920 sementes/planta (comunicação pessoal). Nesse caso, as plantas eram bem mais ramificadas, fornecendo maior número de gemas para desenvolver os meristemas florais, além de apresentarem ciclos de vida mais

longos. Porém, a contribuição de sementes viáveis nos dois ambientes é bastante próxima. No caso das plantas mantidas no laboratório, a produção de sementes inviáveis (mal formação + inviabilidade) foi avaliada em 11,74% e, portanto, cada planta produz 3365 sementes viáveis ao longo do seu ciclo de vida. No caso das plantas desenvolvidas em ambiente natural, além da produção de sementes inviáveis, deve-se considerar a mortalidade das sementes por predação pré-dispersão. Em conjunto, os dois fatores responderam por 60,6% da morte das sementes pré-dispersas, diminuindo os valores a 3908 sementes viáveis por planta. Em consequência, pode-se afirmar que, sob as condições estudadas, uma planta de *S. rhombifolia* produz entre 3000-4000 sementes viáveis para serem incorporadas ao banco de sementes. O destino destas sementes no banco será analisado no próximo capítulo.

8. CAPÍTULO II: DINÂMICA DO BANCO DE SEMENTES DE *Sida rhombifolia*.

8.1. INTRODUÇÃO

Para entender o funcionamento do banco de sementes é preciso não só o conhecimento do número de sementes presentes, mas também a sua dinâmica: as taxas de entrada (produção e imigração) e as taxas de perdas por germinação, dispersão, predação, doenças e morte (Fenner 1985). Estas entradas e saídas controlam diretamente a densidade de sementes viáveis, a composição de espécies e a reserva genética do banco. As mudanças na importância relativa destes processos no tempo governam a dinâmica do banco (Simpson *et al.* 1989).

Embora a perda da viabilidade das sementes no solo frequentemente represente uma alta proporção do total da mortalidade das plantas (Cavers 1983), os fatores que influenciam a sobrevivência das sementes no solo e a importância relativa desses diferentes fatores de mortalidade ainda permanecem obscuros (Lonsdale 1993, Hulme 1994, Horvitz & Schemske 1994). A persistência ou transitoriedade dos bancos de sementes no solo varia entre as espécies de plantas e nos diferentes ambientes, dependendo principalmente de fatores que atuam na dormência das sementes, do ataque de microorganismos e da predação (Crist & Friese 1993, Chambers & MacMahon 1994).

A dormência das sementes é um atributo que pode ter importantes consequências na dinâmica populacional das plantas. Segundo Harper (1977) a dormência das sementes pode ser causada por fatores endógenos (dormência inata) ou imposta pelo ambiente (dormência induzida ou forçada). A dormência inata é resultado de um embrião imaturo, da impermeabilidade do tegumento ou de um balanço inadequado de hormônios. Por outro lado, a temperatura, qualidade de luz, umidade, oxigênio, pH, salinidade ou inibidores químicos são os diversos fatores ambientais que determinam os tipos de dormência impostos pelo ambiente. Uma

revisão recente sobre a ecofisiologia da germinação de sementes em florestas tropicais pode ser encontrada em Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia (1993).

A predação de sementes tem sido amplamente estudada e vários trabalhos fazem revisões detalhadas desse fator de mortalidade (e.g. Janzen 1971, Louda 1989, Crawley 1992, Sallabanks & Courtney 1992). Comparativamente com outras partes das plantas, as sementes possuem uma concentração de substâncias com elevados valores nutritivos por unidade de volume e, portanto, são um suprimento alimentar rico para os predadores que exploram este tipo de recurso (Janzen 1971, Fenner 1985). Existem vários estudos em pastagens, desertos, florestas temperadas e chaparrais que demonstram que a predação pós-dispersão altera a densidade e abundância relativa das espécies no banco (Louda, 1989). O consumo de sementes do solo por predadores representa uma fonte de mortalidade importante para a maioria das espécies de plantas que, em muitos casos, chega a ser maior que 75% (Shupp 1988). Na região tropical, os poucos trabalhos realizados tratam de espécies arbóreas de florestas e mostram que esse tipo de predação pode ser muito severa (e.g. Piñero & Sarukhán 1982, De Steven & Putz 1984, Becker & Wong 1985, Álvarez-Buylla & Martínez-Ramos 1990).

Ao contrário da predação, poucos estudos têm avaliado os efeitos dos patógenos na dinâmica do banco de sementes. Esses organismos podem causar a morte direta da semente por necrose, ou indiretamente pela produção de substâncias metabólicas tóxicas (Burdon 1987). A susceptibilidade ao ataque por patógenos pode ser maior em sementes fisiologicamente ativas do que em sementes dormentes, e pode aumentar com a idade da semente e deterioração do tegumento (Burdon & Shattock 1980). Embora vários autores mencionem os patógenos como uma das causas principais da morte das sementes no solo, dificilmente encontram-se trabalhos onde seja estimada a proporção de sementes mortas por estes agentes. Os escassos estudos onde este fator de mortalidade foi avaliado (Crist & Friese 1993, Lonsdale 1993, Myster 1997) mostraram que o efeito dos patógenos na dinâmica do banco de sementes pode ser muito irregular, responsável pela morte de 5-80% das sementes, dependendo da espécie de planta.

O método mais tradicional de estudo dos bancos de sementes tem sido a amostragem de solo e contagem de sementes viáveis. Porém, esse método é de

valor relativo nos estudos de dinâmica populacional, devido à alta variabilidade espacial observada nos bancos de sementes, que pode mascarar os efeitos de mortalidade que atuam na regulação do tamanho populacional (Teo-Sherrell *et al.* 1996). A forma mais direta de estimar a importância desses fatores no solo é o acompanhamento, ao longo do tempo, de um número conhecido de sementes. Sarukhán (1974) e Álvarez-Buylla & Martínez-Ramos (1990) colocaram artificialmente sementes no solo sem proteção, permitindo a ocorrência dos processos naturais. Posteriormente as sementes eram recuperadas a diferentes intervalos de tempo, e os diversos fatores de mortalidade avaliados. Os resultados desses estudos foram relevantes para o conhecimento da dinâmica do banco na superfície do solo, mais do que para sementes enterradas.

Para o estudo de bancos de sementes de invasoras de culturas, é porém importante também conhecer o destino das sementes enterradas a diferentes profundidades, já que as diferentes práticas culturais modificam a distribuição das sementes no solo (Froud-Williams *et al.* 1983, Dessaint *et al.* 1991). A heterogeneidade espacial dos bancos de sementes é comum em sistemas não perturbados, dependendo da proximidade da planta matriz, do tamanho e forma das sementes, da atividade dos agentes dispersores e da heterogeneidade espacial das plantas parentais na região (Thompson 1986, Benoit *et al.* 1989, Thompson *et al.* 1994). Essa heterogeneidade é mais evidente nos solos cultivados, tanto em regiões temperadas como tropicais. Kellman (1978), num campo de milho em Belize, encontrou que o conteúdo de sementes em 20 amostras contíguas tomadas numa linha reta variava em 60% quanto à densidade. No mesmo sentido, Albrecht & Forster (1996), em campos cultivados de trigo e cevada na Alemanha, encontraram entre 2500-20000 sementes nas diferentes amostras coletadas. Geralmente o padrão de distribuição horizontal das plantas invasoras nas culturas segue a direção das linhas de cultura ou as bordas da plantação (Cavers & Benoit 1989). Em relação à distribuição vertical das sementes no solo, esta depende do tratamento dado à terra. Com o plantio direto, a proporção mais alta de sementes concentra-se nas camadas superficiais do solo. Mas a aração, que envolve o revolvimento do solo, leva as sementes da superfície às camadas profundas que podem, em subseqüentes arações, voltar à superfície (Cavers & Benoit 1989). Quando a aração é feita regularmente, a

distribuição das sementes concentra-se em profundidades intermediárias. Porém, existem variações dependendo da profundidade de aração, e se o solo é total ou parcialmente invertido (Roberts 1981).

Em particular, o conhecimento da dinâmica dos bancos de sementes das plantas invasoras pode ser importante para constituir as bases de um manejo bem sucedido. Geralmente, as tentativas de controle das invasoras têm sido realizadas depois da emergência da planta. Porém, outro tipo de manejo poderia ser feito através do controle das sementes dessas plantas, impedindo a sua germinação. Neste sentido, no presente capítulo, com o propósito de determinar os fatores que regulam as populações de sementes de *S. rhombifolia* no solo, será analisada experimentalmente a dinâmica do banco de sementes desta planta invasora na região de Campinas. Para isto, será:

- 1) Avaliada a importância relativa dos diferentes fatores de mortalidade das sementes no solo ao longo de dois anos de estudo.
- 2) Analisado o efeito da profundidade na sobrevivência das sementes

8.2. MATERIAL E MÉTODOS

1 - COLETA DE SEMENTES

Durante os meses de junho-novembro de 1992 foram coletados frutos de uma população natural de *S. rhombifolia* em uma área intensamente infestada por esta espécie no Instituto Agronômico, Fazenda Santa Elisa, Campinas, SP (22°48' S, 47°07' W). Os carpídios foram triados, descartando aqueles que apresentavam sinais evidentes de predação. Os restantes foram separados em grupos de 50, guardando-os em sacos de papel a 5°C até a instalação do experimento no campo. Diferentes experimentos com várias espécies de *Sida* revelaram que as sementes mantêm a sua viabilidade por vários anos quando guardadas sob condições de baixa umidade e temperatura (Cardoso 1990, Cardoso 1992, Smith *et al.* 1992).

2 - INSTALAÇÃO DO EXPERIMENTO NO CAMPO

O experimento do campo foi instalado nos meses de agosto e setembro de 1994. Essa atividade envolveu o delineamento com 10 transectos paralelos separados entre si por 8 m. Em cada transecto foram marcados 18 pontos com bandeiras plásticas vermelhas e haste de arame galvanizado de 1m de altura, separados entre si por 3 m (Figura 8). Em cada ponto foi desenhada uma cruz de 1m de comprimento em cada eixo, em cujas pontas e centro, dentro de buracos de 10 cm de diâmetro, foram enterrados 50 carpídios em cada uma das seguintes profundidades: superfície (0), 2, 5, 10 e 20 cm (total: 250 carpídios por cruz). A posição das diferentes profundidades na cruz foi aleatória em cada uma delas. Os carpídios foram enterrados diretamente no solo, usando como sinalização para localização em profundidade uma rede circular de malha plástica, de 10 cm de diâmetro e malha de 1cm, diretamente abaixo dos carpídios. Os pontos de enterramento foram demarcados com um anel de arame galvanizado, de 10 cm de diâmetro, fixado por um pino no solo.



Figura 8. Área de estudo, mostrando os transectos e pontos de amostragem sinalizados por bandeiras vermelhas.

3 - AVALIAÇÃO DAS SEMENTES GERMINADAS NO CAMPO

No primeiro ano, foi avaliado quinzenalmente no campo o número de sementes germinadas em cada ponto de amostragem. Após serem registradas, as plântulas eram removidas. No segundo ano, foram sorteadas e revistadas 4 cruces de cada transecto. No entanto, não se registrou qualquer germinação em cinco avaliações consecutivas. Decidiu-se portanto, a partir desse momento, revistar as cruces somente nas datas de recuperação das sementes.

4 - RECUPERAÇÃO DAS SEMENTES DO SOLO

A coleta das amostras de solo foram realizadas 1, 3, 5, 7, 10, 14, 19 e 24 meses após a instalação do experimento no campo.

Em cada período de amostragem, uma cruz de cada transecto foi sorteada e exumadas as amostras de solo de todas as profundidades dessa cruz (total = 50 amostras por período). Para cada amostra, um bloco de solo de 6 cm de altura (3 cm por cima e por baixo da malha circular plástica utilizada para a sinalização em profundidade) foi guardado em saco plástico rotulado, descartando-se a terra restante. No laboratório, as amostras do solo foram transferidas para sacos de papel e secas em estufa a 35-40°C durante dois dias.

Para a recuperação das sementes foram utilizadas peneiras granulométricas de 1 e 2 mm, uma vez conferido que tanto carpídios quanto sementes de *S. rhombifolia* têm dimensões adequadas para retenção neste tamanho de malha. A separação dos carpídios da terra retida na peneira de 1 mm foi realizada por flotação, após conferir que tanto sementes vivas quanto mortas flutuam em água. As sementes restantes, que não flutuam devido a perda do pericarpo, ou as sementes aderidas aos grumos de terra retidos na peneira de 2 mm foram recuperadas lavando as amostras sob jato de água em uma peneira de malha plástica (1 mm). Desta forma, só sementes, restos vegetais e pequenas pedras ficam retidas na peneira, facilitando a recuperação das sementes.

5 - AVALIAÇÃO DAS CAUSAS DE MORTALIDADE DAS SEMENTES NO SOLO

As sementes recuperadas foram classificadas em mortas e viáveis. As causas de mortalidade observadas foram:

- a) Predação: sementes que apresentavam sinais evidentes de predação como furos ou mordidas. Avaliadas através da observação em microscópio estereoscópico.
- b) Germinação mal sucedida: sementes com a radícula emergente mas mortas. Avaliadas por observação direta.
- c) Sementes vazias: testas de sementes sem restos de embrião ou cotilédones. Avaliadas por observação direta.
- d) Inviabilidade:

i) Infecção por patógenos: sementes cobertas por micélio fúngico após serem esterilizadas superficialmente e incubadas. As sementes foram esterilizadas superficialmente submergindo-as em álcool 50% (1'), hipoclorito de sódio a 1% (5') e enxaguadas duas vezes em água destilada estéril. Foi colocado um máximo de 20 sementes em placas de petri contendo três folhas de papel filtro umedecido com 7 ml de água destilada estéril, incubando-as em estufa a 24°C. Depois de dez dias de incubação, aquelas sementes cobertas por micélio fúngico foram transferidas para tubos de ensaio com meio agar-malte, permitindo o crescimento do fungo para a sua identificação.

ii) Sementes com restos de embrião ou cotilédones (observação na lupa) ou sementes não coloridas no teste de tetrazólio. As sementes eram cortadas longitudinalmente, colocando uma das metades numa solução de tetrazólio a 1%, no escuro e a temperatura ambiente durante duas horas. As sementes não coloridas de vermelho foram consideradas inviáveis.

Foram registradas como sementes viáveis aquelas que germinaram dentro das placas de petri (viáveis não dormentes) e as coloridas no teste do tetrazólio (viáveis dormentes).

6- CONTROLES

a) EFICIÊNCIA DO MÉTODO DE RECUPERAÇÃO DAS SEMENTES

Em julho de 1993, em área adjacente ao Departamento de Zoologia da UNICAMP, 100 carpídios de *S. rhombifolia* foram enterrados a 10 cm de profundidade, nas mesmas condições previstas para o experimento. Após um mês, a terra foi retirada, seca em estufa e peneirada, avaliando-se a proporção de carpídios recuperados.

b) BANCO DE SEMENTES DE *Sida rhombifolia* NA ÁREA DE ESTUDO

Em 25/11/94 foram retirados 10 cilindros de solo de 10 cm de diâmetro e 20 cm de profundidade, em pontos tomados ao acaso na área de estudo. Os cilindros foram cortados aos 2, 5 e 10 cm, perfazendo um total de 40 amostras. As amostras foram processadas da mesma forma que as amostras das exumações para estimar o número de sementes de *S. rhombifolia* presente na área.

c) GERMINAÇÃO DE SEMENTES EM DIFERENTES PROFUNDIDADES SOB CONDIÇÕES DE LABORATÓRIO

Em 13/11/95, vinte tubos de PVC de 10 cm de diâmetro e 25 cm de profundidade foram preenchidos com terra vegetal (comercial). Em cinco deles foram colocadas na superfície 10 sementes previamente escarificadas com ácido sulfúrico durante 30 segundos para promover a sua germinação. O mesmo tratamento foi feito para as profundidades 2, 5, 10 e 20 cm, perfazendo 5 réplicas para cada profundidade. Os tubos eram irrigados três vezes por semana e foram mantidos em laboratório durante três semanas. Foi registrado o número de sementes que emergiram de cada profundidade.

d) VIABILIDADE DE SEMENTES MANTIDAS SOB CONDIÇÕES DE LABORATÓRIO

Do mesmo estoque de carpídios usados no experimento e mantidos em laboratório a temperatura de 5°C, foram retirados ao acaso cinco grupos de 20

carpídios em datas próximas a cada período de amostragem. O pericarpo foi retirado e as sementes foram colocadas em placas de petri com papel filtro umedecido. Foi registrada a germinação e avaliada a viabilidade das sementes mediante o teste de tetrazólio.

e) PATÓGENOS EM SEMENTES MANTIDAS SOB CONDIÇÕES DE LABORATÓRIO

Do mesmo estoque de carpídios mantidos no laboratório, em 9/11/94, cinco grupos de 20 sementes foram esterilizadas superficialmente pelo método já descrito anteriormente e incubadas em placas de petri com papel filtro umedecido. Após 10 dias foi avaliado o número de sementes atacadas por fungos.

f) PATOGENICIDADE DOS FUNGOS

Em 30/11/95 dez placas de petri com meio agar-malte (12%) foram inoculadas com *Alternaria* sp. e outras dez com *Fusarium semitectum* e guardadas em estufa a 24°C. Após 10 dias, 50 sementes de *S.rhombifolia* escarificadas com ácido sulfúrico (30") e 50 sem escarificar foram distribuídas nas placas, colocando-as diretamente sobre o micélio (10 sementes/placa) para cada uma das espécies de fungos. Após 48 hs, as sementes foram retiradas, lavadas 5' em água destilada estéril, e guardadas em sacos de papel a temperatura ambiente. 50 sementes sem escarificar e 50 escarificadas, mas sem receber contato com os fungos, foram guardadas como controle. Após 5 meses de armazenamento, as sementes foram colocadas em placas de petri esterilizadas, com três folhas de papel filtro umedecido com água destilada estéril. Após dez dias foram registrados os fungos que cresciam sobre as sementes.

7) ANÁLISE DOS DADOS

Os diferentes fatores de mortalidade foram analisados mediante ANOVAs, usando o desenho com parcelas subdivididas inteiramente ao acaso (modelo "split-plot", Steel & Torrie 1980), com o tempo como tratamento principal e a profundidade como tratamento secundário.

Como as variáveis analisadas estão expressas em proporções, estas foram transformadas em arco-seno da raiz quadrada. Quando as ANOVAs indicaram um efeito significativo dos tratamentos a, no mínimo, 5% de probabilidade, as médias foram avaliadas pelo teste de comparações múltiplas de médias de Tukey. Todas as análises foram realizadas com o pacote estatístico SYSTAT 5.03 for Windows da Systat Inc. (Wilkinson 1990) para computadores pessoais.

8.3. RESULTADOS

Sobre as condições iniciais do experimento

Foram recuperados todos os carpídios enterrados no controle feito para avaliar a eficiência do método de amostragem, revelando que o método é adequado e eficiente para os objetivos do experimento. Portanto, considerou-se que o desaparecimento das sementes observado ao longo do experimento foi devido a causas não relacionadas com o método de recuperação.

Por sua vez, em nenhuma das amostras de solo tomadas ao acaso na área de estudo foi encontrada uma única semente de *S. rhombifolia*. Evidentemente, apesar da existência de alguns indivíduos crescendo na área antes do início do experimento, o tamanho da população não era suficiente para gerar um banco de sementes abundante. Isso significa que é mínima a probabilidade de que as sementes recuperadas no experimento sejam outras que não as colocadas artificialmente no solo.

O experimento realizado no laboratório para avaliar a germinação das sementes a diferentes profundidades mostrou que a partir dos 5 cm, as sementes germinadas não têm capacidade para emergir do solo (Figura 9). No campo, ao longo do experimento, foram observadas 12 plântulas crescendo em pontos em que as sementes foram colocadas a 10 e 20 cm de profundidade. Nesses casos, as observações foram descartadas para as análises dos resultados, considerando-se que provavelmente essas sementes foram transportadas de outros pontos, próximos e superficiais, ou ainda que pudessem representar eventos raros de redispersão de sementes para pontos mais próximos à superfície por algum agente biótico.

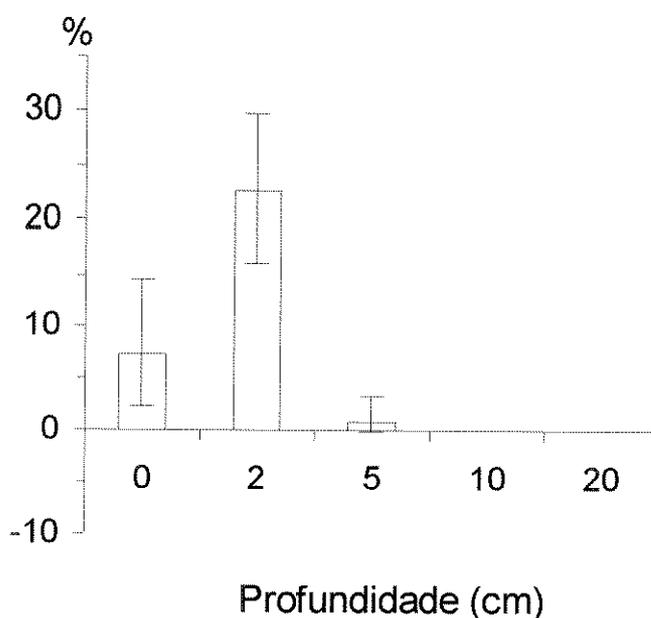


Figura 9. Porcentagem de emergência de sementes escarificadas de *Sida rhombifolia* enterradas a diferentes profundidades, sob condições de laboratório. Os valores representam a média \pm EP para 5 réplicas de 10 sementes colocadas a cada profundidade.

O teste de viabilidade das sementes coletadas para o experimento, indicou que 48% (EP=+5,29;-5,27) delas estavam mortas. Essa porcentagem de inviabilidade manteve-se constante ($F_{(7,32)} = 0.351$; $P = 0.923$) ao longo dos dois anos de estudo, de acordo com os testes feitos nas sementes mantidas no laboratório, à temperatura de 5°C. Uma das causas de morte é o ataque por patógenos prévio à dispersão. No controle de patógenos, foi observado que 22% (EP=+3,47;-3,28) das sementes coletadas estavam infectadas por fungos, principalmente dos gêneros *Alternaria* e *Fusarium*. A outra causa de morte das sementes provavelmente seja devida à predação pré-dispersão por hemípteros sugadores. Esse 26% (EP=+5,62;-5,21) de inviabilidade, detectado através do teste de tetrazólio, será analisado em detalhe na discussão deste capítulo. Devido a essas observações nos controles prévios ao início do experimento, para as análises das sementes mortas por infecção por patógenos ("patógenos"), das sementes mortas por predação pré-dispersão ("pré-dispersão") e das sementes viáveis ("viáveis"), foi incluído um primeiro nível no fator tempo (tempo = 0), com as porcentagens 22, 26 e 52% respectivamente, visando incluir nas análises as condições iniciais das sementes prévias ao seu enterramento (Figura 10).

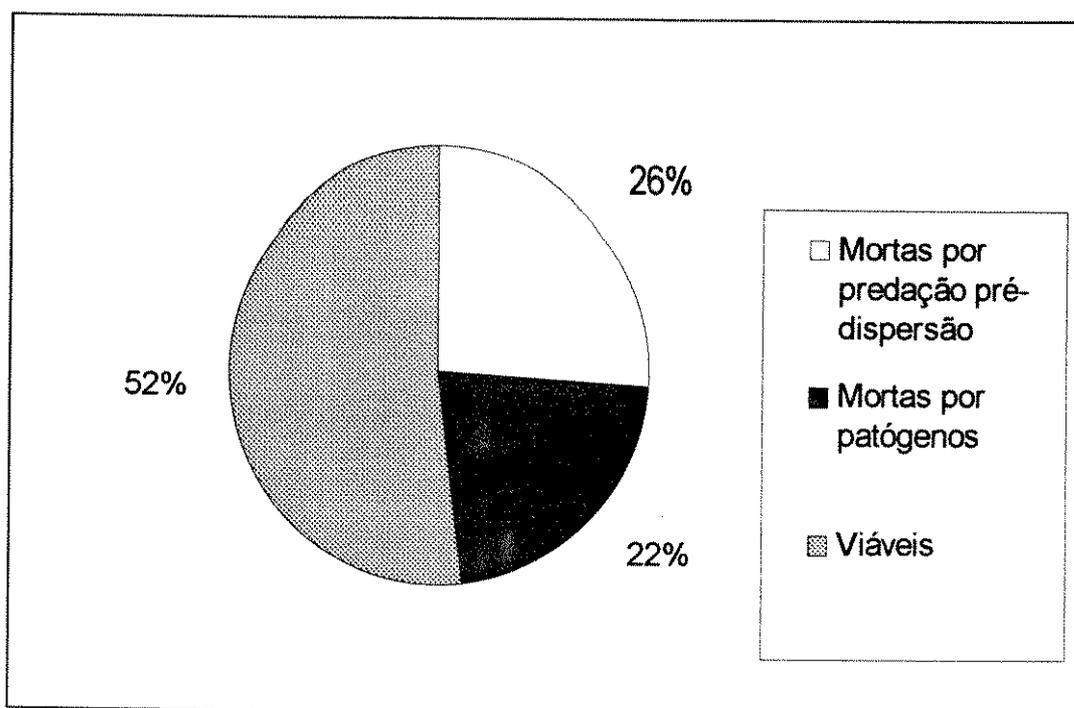


Figura 10. Condições iniciais das sementes de *Sida rhombifolia* antes de serem enterradas.

Efeito dos fatores tempo e profundidade na permanência das sementes no banco

Os resultados do experimento da dinâmica do banco de sementes nas diferentes profundidades são apresentados resumidamente na Figura 11. Em todas as profundidades, mas especialmente para as sementes colocadas na superfície, a porcentagem de desaparecidas foi muito alta. Além do desaparecimento, os outros fatores de perda de sementes viáveis do banco observados foram a predação, ataque por patógenos, sementes vazias, inviabilidade e germinação. As sementes recuperadas viáveis representaram entre 3,4-23,8% do total de sementes enterradas.

Todas as análises de variância realizadas indicaram que tanto o tempo quanto a profundidade afetaram as variáveis estudadas. A interação tempo x profundidade também foi significativa em todos os casos (Tabela 3). Porém, o teste de Tukey indica que existem respostas diferentes das variáveis ao longo do tempo e nas cinco profundidades. Para facilitar a apresentação dos resultados, cada variável é analisada separadamente.

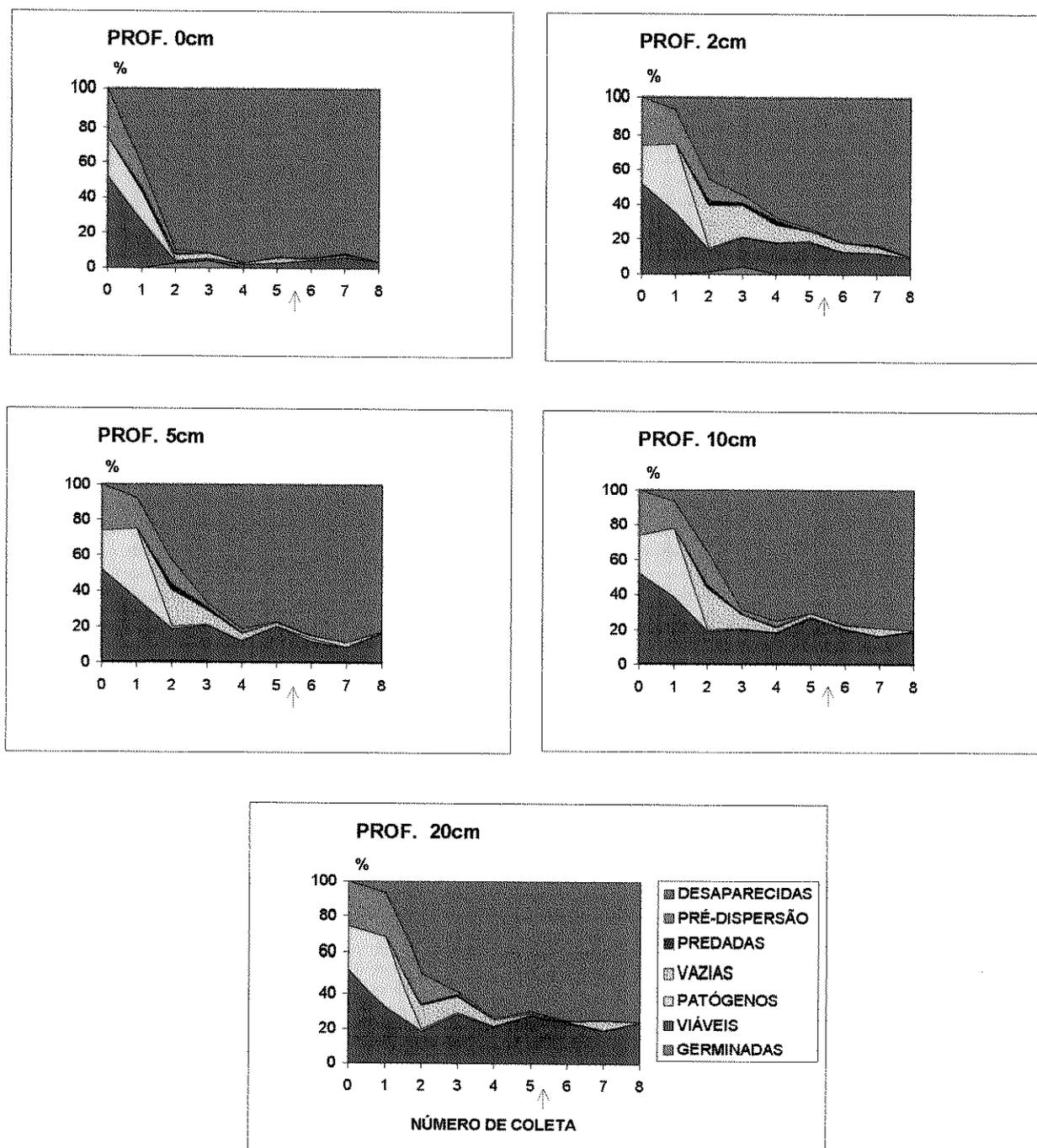


Figura 11. Importância relativa dos fatores de mortalidade do banco de sementes de *Sida rhombifolia* durante dois anos de enterramento. Também estão representadas as sementes viáveis, que permanecem no banco, e as sementes germinadas. As setas indicam o início do segundo ano de estudo.

Tabela 3. Resultados das ANOVAs das diferentes variáveis analisadas. Para a análise das sementes viáveis, inviáveis e atacadas por patógenos foi incluído o "tempo = 0" (Set/94) representando as condições das sementes previamente ao início do experimento. Para a análise das sementes germinadas não foram incluídas as profundidades (PROF.) de 10 e 20 cm. Os dados estão transformados em arco-seno da raiz quadrada (*P<0,05, **P<0,01, ***P<0,001).

FONTE DE VARIÇÃO	GL	DESAPARECIDAS		PREDADAS		VAZIAS	
		QM	F	QM	F	QM	F
TEMPO	7	1,333	64,12***	0,052	10,30***	0,767	45,26***
ERRO	72	0,021		0,005		0,017	
PROF.	4	1,244	105,28***	0,022	6,17***	0,230	14,88***
PROF.*TEMPO	28	0,050	4,24***	0,009	2,41***	0,036	2,32***
ERRO	288	0,012		0,004		0,015	

FONTE DE VARIÇÃO	GL	PATÓGENOS		PRÉ-DISPERSÃO		VIÁVEIS	
		QM	F	QM	F	QM	F
TEMPO	8	2,743	495,14***	2,078	358,14***	1,333	64,12***
ERRO	81	0,006		0,006		0,021	
PROF.	4	0,054	16,92***	0,091	17,32***	1,244	105,28***
PROF.*TEMPO	32	0,015	4,55***	0,024	4,57***	0,050	4,24***
ERRO	324	0,003		0,005		0,012	

GERMINADAS			
FONTE DE VARIÇÃO	GL	QM	F
TEMPO	7	0,040	7,06***
ERRO	72	0,006	
PROF.	2	0,011	4,11*
PROF.*TEMPO	14	0,006	2,39**
ERRO	144	0,003	

Sementes desaparecidas

Grande proporção das sementes desaparece ao longo do tempo, sendo que no final do experimento só foram recuperadas entre 5 e 25% do total de sementes enterradas (Tabela 4). Na superfície, essa queda foi mais abrupta, existindo, nos diferentes períodos de amostragem, diferenças significativas com o resto das profundidades. Já na primeira amostragem, 42% das sementes superficiais desapareceram, enquanto que nas outras profundidades, o desaparecimento foi muito menor, não ultrapassando 8%. Porém, a partir da segunda amostragem é possível observar uma alta porcentagem de sementes desaparecidas entre as enterradas, semelhante à queda das superficiais da primeira amostragem. A partir dessa data, o desaparecimento continuou, mas de forma mais gradual.

De maneira geral, o desaparecimento das sementes dos sítios em que foram colocadas variou positivamente com o tempo e negativamente com a profundidade.

Tabela 4. Desaparecimento das sementes de *Sida rhombifolia* ao longo do tempo nas diferentes profundidades. Os valores estão apresentados como porcentagens. Diferentes letras maiúsculas indicam diferenças significativas dentro das colunas, enquanto que diferentes letras minúsculas representam diferenças dentro das linhas pelo teste de Tukey (5%).

		PROFUNDIDADE (cm)				
		0	2	5	10	20
94	OUT	42,0 ^{Aa}	6,2 ^{Ab}	7,6 ^{Ab}	6,2 ^{Ab}	6,4 ^{Ab}
	DEZ	89,8 ^{Ba}	45,6 ^{Bb}	42,6 ^{Bb}	35,4 ^{Bb}	49,8 ^{Bb}
95	FEV	91,4 ^{Ba}	54,0 ^{BCb}	66,8 ^{BCb}	68,4 ^{Cb}	58,6 ^{Bb}
	ABR	97,2 ^{Ba}	67,6 ^{BDb}	81,0 ^{CDb}	74,4 ^{Cb}	72,0 ^{Bb}
	JUL	94,2 ^{Ba}	73,6 ^{CDb}	77,4 ^{CDab}	70,2 ^{Cb}	70,0 ^{Bb}
	NOV	94,6 ^{Ba}	81,4 ^{Dab}	84,6 ^{CDab}	77,2 ^{Cab}	75,0 ^{Bb}
96	ABR	91,8 ^{Ba}	83,2 ^{Da}	88,6 ^{Da}	78,8 ^{Ca}	74,8 ^{Ba}
	SET	96,6 ^{Ba}	89,8 ^{Dab}	82,8 ^{CDab}	80,2 ^{Cb}	75,6 ^{Bb}

Sementes germinadas

Uma baixa proporção de sementes germinou no campo, e só ocorreu a partir da segunda amostragem, coincidente com o início da época de chuvas (Tabela 5). As sementes germinaram enquanto a vegetação da área ainda não crescia. Quando, a partir de fevereiro de 1995, essa vegetação estava completamente desenvolvida (provocando sombreamento no solo) não se observou qualquer germinação de *S. rhombifolia*. Do mesmo modo que o observado no controle feito no laboratório, a maior proporção de sementes germinadas foi registrada na superfície e aos 2 cm de enterramento. Aos 5 cm já é muito baixa a proporção de sementes germinadas. Assim, apenas cerca de 5% das sementes de *S. rhombifolia* que foram colocadas na superfície ou próximo à superfície do solo germinaram.

Tabela 5. Germinação de sementes de *Sida rhombifolia* ao longo do tempo nas diferentes profundidades de sementeira. Os valores estão apresentados como porcentagens. Diferentes letras maiúsculas indicam diferenças significativas dentro das colunas, enquanto que diferentes letras minúsculas representam diferenças dentro das linhas pelo teste de Tukey (5%).

		PROFUNDIDADE (cm)		
		0	2	5
94	OUT	0,0 ^{Aa}	0,0 ^{Aa}	0,0 ^{Aa}
	DEZ	2,4 ^{Ba}	1,0 ^{ABa}	0,6 ^{Aa}
95	FEV	3,8 ^{Ba}	4,4 ^{Ba}	0,2 ^{Ab}
	ABR	0,0 ^{Aa}	0,0 ^{Aa}	0,0 ^{Aa}
	JUL	0,0 ^{Aa}	0,0 ^{Aa}	0,0 ^{Aa}
	NOV	0,0 ^{Aa}	0,0 ^{Aa}	0,0 ^{Aa}
96	ABR	0,0 ^{Aa}	0,0 ^{Aa}	0,0 ^{Aa}
	SET	0,0 ^{Aa}	0,0 ^{Aa}	0,0 ^{Aa}

Sementes com sinais de predação

Foi baixo o número de sementes recuperadas com sinais de predação, como furos ou mordidas (Figura 12). No entanto, a predação como fator de mortalidade está subestimada quando consideramos apenas as sementes com estes sinais. Posteriormente será discutido a contribuição da predação embutida na categoria de sementes desaparecidas.

Novamente encontram-se diferenças importantes entre as sementes superficiais e as enterradas com sinais de predação (Tabela 6). Nas primeiras, a predação é alta na primeira amostragem, enquanto que nas últimas o máximo de predação foi observado durante os meses de verão do primeiro ano, embora somente nas profundidades acima dos 5 cm. Durante o processo de peneiração, foram encontrados vários insetos potenciais predadores retidos nas malhas de 1 mm: carabídeos (em alta proporção), curculonídeos e larvas de coleópteros. Estes artrópodes da mesofauna do solo podem ser responsáveis pelos sinais de predação observados nas sementes.

Tabela 6. Sementes de *Sida rhombifolia* apresentando sinais de predação quando recuperadas a diferentes profundidades e em diferentes tempos após terem sido enterradas. Os valores estão apresentados como porcentagens. Diferentes letras maiúsculas indicam diferenças significativas dentro das colunas, enquanto que diferentes letras minúsculas representam diferenças dentro das linhas pelo teste de Tukey (5%).

		PROFUNDIDADE (cm)				
		0	2	5	10	20
94	OUT	2,4 ^{Aa}	0,0 ^{Aa}	0,0 ^{Aa}	0,0 ^{Aa}	0,0 ^{Aa}
	DEZ	0,8 ^{Aa}	2,8 ^{Ba}	3,4 ^{Ba}	2,2 ^{Aa}	1,2 ^{Aa}
95	FEV	0,2 ^{Aa}	1,6 ^{ABa}	1,6 ^{ABa}	0,2 ^{Aa}	1,0 ^{Aa}
	ABR	0,0 ^{Aa}	2,6 ^{Bb}	0,2 ^{Aab}	0,6 ^{Aab}	0,0 ^{Aa}
	JUL	0,0 ^{Aa}	0,2 ^{Aa}	0,0 ^{Aa}	0,0 ^{Aa}	0,0 ^{Aa}
	NOV	0,2 ^{Aa}	0,6 ^{ABa}	0,0 ^{Aa}	0,2 ^{Aa}	0,0 ^{Aa}
96	ABR	0,8 ^{Aa}	1,0 ^{ABa}	0,0 ^{Aa}	0,0 ^{Aa}	0,0 ^{Aa}
	SET	0,0 ^{Aa}	0,2 ^{Aa}	0,0 ^{Aa}	0,0 ^{Aa}	0,0 ^{Aa}

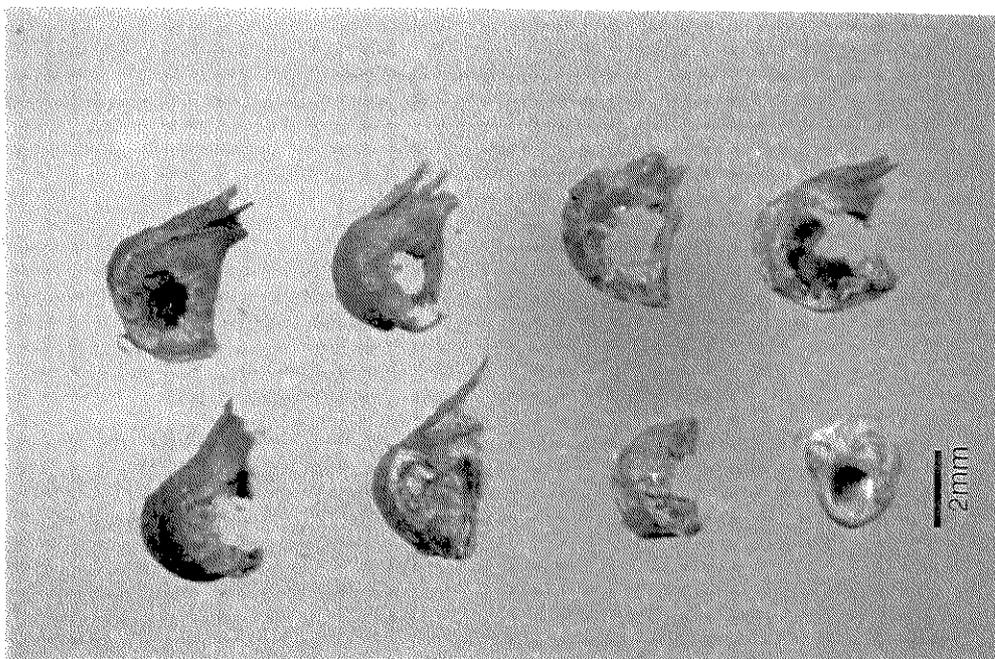


Figura 12. Carpídios de *Sida rhombifolia*, coletados do solo a diferentes profundidades, apresentando diferentes graus de danos causados por ataque de predadores.

Sementes inviáveis por ataque de patógenos

Antes da dispersão, parte considerável (22%) das sementes apresentava-se atacada por fungos. Logo após serem enterradas, na primeira amostragem, o número de sementes com fungos aumentou significativamente, a exceção das sementes superficiais (Tabela 7). Nesta amostragem, o ataque por patógenos foi um importante fator de mortalidade nas sementes enterradas de 2 a 20 cm, não existindo diferenças significativas entre essas diferentes profundidades. A partir dessa data, o número de sementes infestadas diminuiu abruptamente, mantendo-se essa baixa proporção até o final dos dois anos de amostragem.

Os fungos foram identificados no Departamento de Fitopatologia da USP (ESALQ- Piracicaba). A maioria das sementes foi atacada por uma espécie do gênero *Alternaria*, seguido por várias espécies de *Fusarium*. As mesmas espécies foram isoladas no controle de patógenos, feito no início do experimento. Porém, a

proporção de *Alternaria* foi maior no controle e nas profundidades menores, enquanto aumentou a importância das espécies de *Fusarium* nas amostras mais profundas (Figura 13).

Os testes realizados como controle, no laboratório, para avaliar a patogenicidade de *Alternaria* sp e *Fusarium semitectum*, para *S. rhombifolia*, mostraram que *Alternaria* sp tem alto potencial patogênico, atacando 60% das sementes escarificadas, mas nenhuma das sementes sem escarificar. No entanto, *Fusarium* não infectou quaisquer sementes dos tratamentos com ou sem escarificação.

Tabela 7. Sementes de *Sida rhombifolia* atacadas por fungos quando recuperadas em diferentes profundidades ao longo do tempo. É incluído o "tempo = 0" (Set/94) representando os valores de sementes infectadas por fungos previamente ao experimento. Os valores estão apresentados como porcentagens. Diferentes letras maiúsculas indicam diferenças significativas dentro das colunas, enquanto que diferentes letras minúsculas representam diferenças dentro das linhas pelo teste de Tukey (5%).

		PROFUNDIDADE (cm)				
		0	2	5	10	20
94	SET	22,0 ^{Aa}				
	OUT	16,6 ^{Aa}	39,8 ^{Bb}	39,6 ^{Bb}	39,4 ^{Bb}	36,0 ^{Bb}
	DEZ	0,2 ^{Ba}	1,2 ^{Ca}	1,6 ^{Ca}	0,8 ^{Ca}	1,2 ^{Ca}
95	FEV	0,0 ^{Ba}	0,8 ^{Ca}	0,6 ^{Ca}	0,6 ^{Ca}	1,2 ^{Ca}
	ABR	0,0 ^{Ba}	0,6 ^{Ca}	0,4 ^{Ca}	0,2 ^{Ca}	0,4 ^{Ca}
	JUL	0,0 ^{Ba}	0,4 ^{Ca}	0,2 ^{Ca}	0,6 ^{Ca}	0,2 ^{Ca}
	NOV	0,0 ^{Ba}	0,2 ^{Ca}	1,6 ^{Ca}	0,6 ^{Ca}	0,6 ^{Ca}
96	ABR	0,0 ^{Ba}	0,2 ^{Ca}	0,2 ^{Ca}	0,2 ^{Ca}	0,2 ^{Ca}
	SET	0,0 ^{Ba}	0,2 ^{Ca}	0,2 ^{Ca}	0,4 ^{Ca}	0,0 ^{Ca}

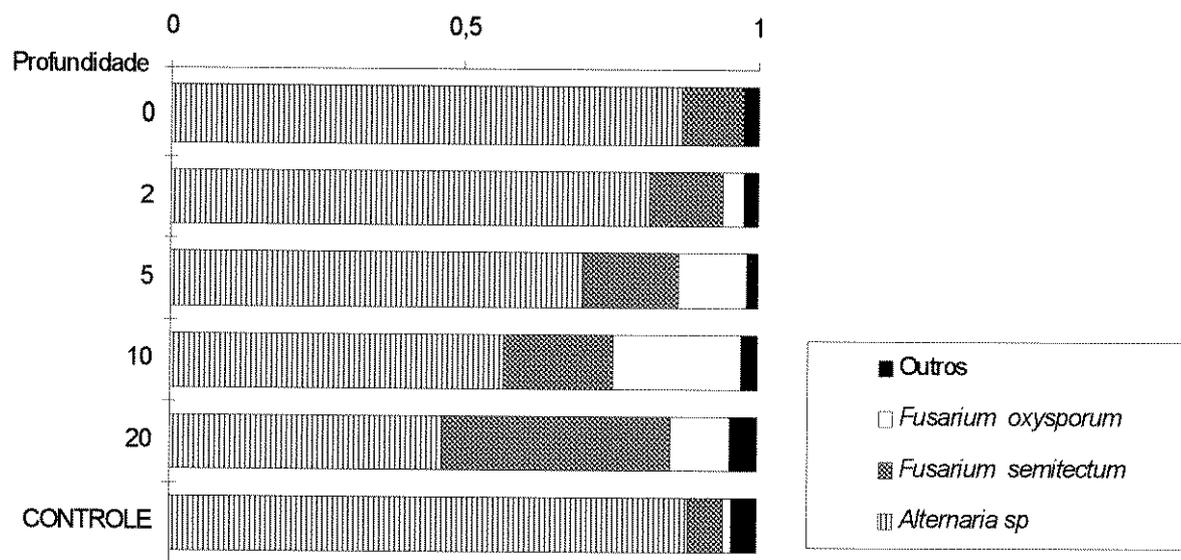


Figura 13. Proporção dos diferentes fungos observados nas sementes em cada profundidade de enterramento. Também estão indicadas as proporções dessas espécies no controle feito ao início do experimento.

Sementes vazias

A partir da segunda amostragem, aparece uma nova evidência de morte das sementes no solo que, a princípio, foi considerada separadamente. Várias das sementes recuperadas encontraram-se vazias no seu interior, sem restos de embrião ou cotilédones. É possível que esse estado das sementes seja a culminação do processo de ataque por patógenos, onde só resta, ao final, o tegumento da semente. Alguns desses tegumentos foram colocados em meio nutritivo, isolando-se, além de outras espécies de fungos oportunistas, os patógenos encontrados nas sementes. A recuperação desses tegumentos foi diminuindo ao longo do tempo, encontrando-se a porcentagem máxima na amostragem imediatamente posterior ao máximo de ataque por patógenos (Tabela 8).

Tabela 8. Sementes de *Sida rhombifolia* recuperadas vazias em diferentes profundidades ao longo do tempo. Os valores estão apresentados como porcentagens. Diferentes letras maiúsculas indicam diferenças significativas dentro das colunas, enquanto que diferentes letras minúsculas representam diferenças dentro das linhas pelo teste de Tukey (5%).

		PROFUNDIDADE (cm)				
		0	2	5	10	20
94	OUT	0,0 ^{Aa}	0,0 ^{Aa}	0,0 ^{Aa}	0,0 ^{Aa}	0,0 ^{Aa}
	DEZ	3,6 ^{Aa}	24,6 ^{Bb}	20,4 ^{Bb}	23,4 ^{Bb}	13,8 ^{Bb}
95	FEV	2,8 ^{Aa}	18,0 ^{Bb}	7,8 ^{Aab}	7,8 ^{Cab}	9,2 ^{BCab}
	ABR	0,6 ^{Aa}	9,6 ^{BCa}	4,0 ^{Aa}	3,2 ^{ACa}	3,4 ^{ABa}
	JUL	2,6 ^{Aa}	6,0 ^{ACa}	2,0 ^{Aa}	2,4 ^{ACa}	1,2 ^{ACa}
	NOV	1,0 ^{Aa}	5,0 ^{ACa}	1,4 ^{Aa}	1,8 ^{ACa}	0,2 ^{Aa}
96	ABR	1,2 ^{Aa}	3,4 ^{ACa}	2,6 ^{Aa}	4,6 ^{ACa}	5,6 ^{ABa}
	SET	0,0 ^{Aa}	0,4 ^{Aa}	0,4 ^{Aa}	0,2 ^{Aa}	0,4 ^{Aa}

Sementes mortas por predação pré-dispersão

Já desde o início do experimento, 26% das sementes eram inviáveis, devido à predação pré-dispersão por hemípteros sugadores. Essa inviabilidade foi detectada pelo teste de tetrazólio. Depois do enterramento, o número de estas sementes inviáveis foi diminuindo gradualmente, até atingir, a partir do final do primeiro ano do experimento, valores próximos a zero (Tabela 9). Também não existem diferenças significativas relevantes entre as diferentes profundidades de enterramento, com exceção das superficiais.

Tabela 9. Sementes de *Sida rhombifolia* inviáveis por predação pré-dispersão a diferentes profundidades ao longo do tempo. É incluído o "tempo = 0" (Set/94) representando os valores de sementes inviáveis no início do experimento. Os valores estão apresentados como porcentagens. Diferentes letras maiúsculas indicam diferenças significativas dentro das colunas, enquanto que diferentes letras minúsculas representam diferenças dentro das linhas pelo teste de Tukey (5%).

		PROFUNDIDADE (cm)				
		0	2	5	10	20
94	SET	26,0 ^{Aa}	26,0 ^{Aa}	26,0 ^{Aa}	26,0 ^{Aa}	26,0 ^{Aa}
	OUT	12,4 ^{Ba}	18,8 ^{ABab}	17,2 ^{ABab}	15,6 ^{Bab}	25,2 ^{ABb}
	DEZ	2,0 ^{Ca}	12,0 ^{Bb}	13,4 ^{Bb}	18,8 ^{ABb}	15,4 ^{Bb}
95	FEV	0,4 ^{Ca}	4,8 ^{Cb}	2,4 ^{Cab}	2,8 ^{Cab}	1,8 ^{Cab}
	ABR	0,0 ^{Ca}	1,6 ^{CDa}	2,2 ^{Ca}	2,8 ^{Ca}	1,2 ^{Ca}
	JUL	0,4 ^{Ca}	1,2 ^{CDa}	0,2 ^{Ca}	0,2 ^{Da}	1,0 ^{Ca}
	NOV	0,0 ^{Ca}	0,0 ^{Da}	0,4 ^{Ca}	0,0 ^{Da}	0,4 ^{Ca}
96	ABR	0,0 ^{Ca}	0,0 ^{Da}	0,0 ^{Ca}	0,0 ^{Da}	0,2 ^{Ca}
	SET	0,0 ^{Ca}	0,0 ^{Da}	0,2 ^{Ca}	0,0 ^{Da}	0,2 ^{Ca}

Sementes viáveis

O número de sementes recuperadas viáveis diminuiu ao longo do tempo. Embora a diminuição tenha sido alta no início do experimento, a partir da terceira amostragem, manteve-se constante até o final dos dois anos. Segundo os dados, os fatores de mortalidade atuam rapidamente logo após o enterramento das sementes e, posteriormente, aquelas sementes que conseguem sobreviver, continuam nessa condição ao longo do tempo. Considerando a porcentagem de viabilidade inicial (52%), observa-se que, com exceção das sementes superficiais, entre 20-45% das sementes viáveis conseguiram sobreviver ao menos durante dois anos de enterramento e que, na maior profundidade, a sobrevivência foi mais alta (Tabela 10).

Já a partir da quarta amostragem, não existem diferenças significativas entre o número de sementes recuperadas e de sementes viáveis (Figura 14).

As sementes viáveis recuperadas também foram perdendo sua dormência. Os testes feitos no Capítulo I, mostraram que as sementes apresentam dormência inata que só é quebrada depois de serem escarificadas artificialmente. Neste trabalho foi observado que à medida que passa o tempo, as sementes enterradas perdem gradualmente a dormência até que, após um ano, quase a totalidade delas germina quando colocadas nas placas de petri com papel de filtro umedecido (Figura 15).

Observou-se, também, que ao longo do tempo uma degradação paulatina do pericarpo (Figuras 16 e 17). Já a partir de seis meses de enterramento, aproximadamente metade das sementes foram recuperadas sem pericarpo. Essa perda é parte do processo de degradação natural que os carpídios sofrem quando são enterrados nas diferentes profundidades (Rodríguez & Garcia 1996).

Tabela 10. Sementes viáveis de *Sida rhombifolia* recuperadas a diferentes profundidades ao longo do tempo. É incluído o "tempo = 0" (Set/94) representando os valores de sementes viáveis no início do experimento. Os valores estão apresentados como porcentagens. Diferentes letras maiúsculas indicam diferenças significativas dentro das colunas, enquanto que diferentes letras minúsculas representam diferenças dentro das linhas pelo teste de Tukey (5%).

		PROFUNDIDADE (cm)				
		0	2	5	10	20
94	SET	52,0 ^{Aa}	52,0 ^{Aa}	52,0 ^{Aa}	52,0 ^{Aa}	52,0 ^{Aa}
	OUT	26,6 ^{Ba}	35,2 ^{ABa}	35,6 ^{ABa}	38,8 ^{ABa}	32,4 ^{Ba}
	DEZ	1,2 ^{Ca}	12,8 ^{Cb}	18,0 ^{CDb}	19,4 ^{Cb}	18,6 ^{Bb}
95	FEV	1,4 ^{Ca}	16,4 ^{Cb}	20,6 ^{BCb}	20,2 ^{Cb}	28,2 ^{Bb}
	ABR	2,2 ^{Ca}	18,0 ^{BCb}	12,0 ^{CEb}	18,2 ^{Cb}	21,4 ^{Bb}
	JUL	2,8 ^{Ca}	18,6 ^{BCb}	20,2 ^{BCEb}	26,6 ^{BCb}	27,6 ^{Bb}
	NOV	4,2 ^{Ca}	12,8 ^{Cab}	12,0 ^{CEab}	20,2 ^{Cb}	23,8 ^{Bb}
96	ABR	6,2 ^{Ca}	12,2 ^{Cab}	8,6 ^{DEab}	16,4 ^{Cb}	19,2 ^{Bb}
	SET	3,4 ^{Ca}	9,4 ^{Cab}	16,4 ^{CEbc}	19,2 ^{Cbc}	23,8 ^{Bc}

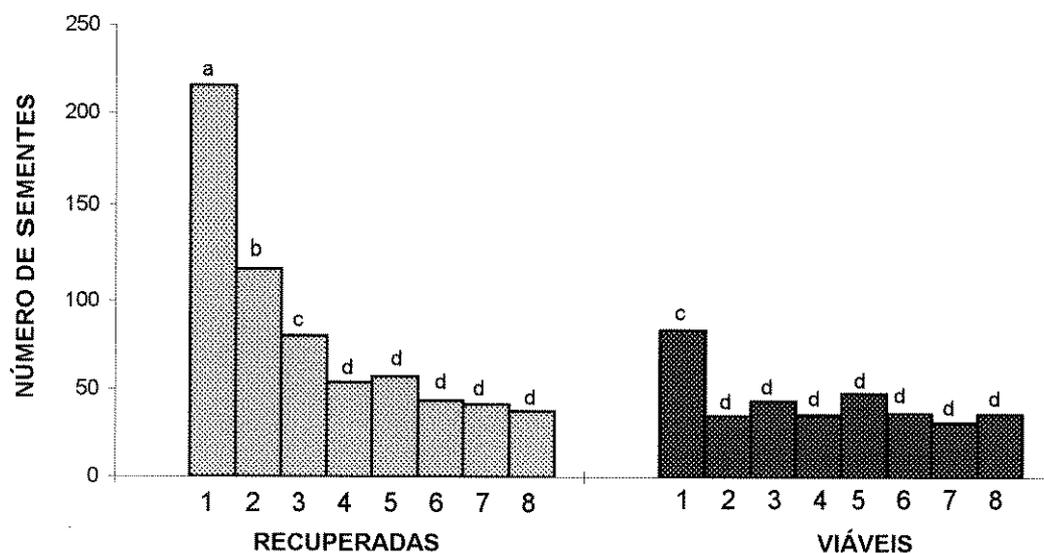


Figura 14. Número de sementes recuperadas e viáveis nas oito datas de amostragem, considerando todas as profundidades em conjunto. Letras iguais acima da barra indicam que não existem diferenças significativas ($P > 0,05$).

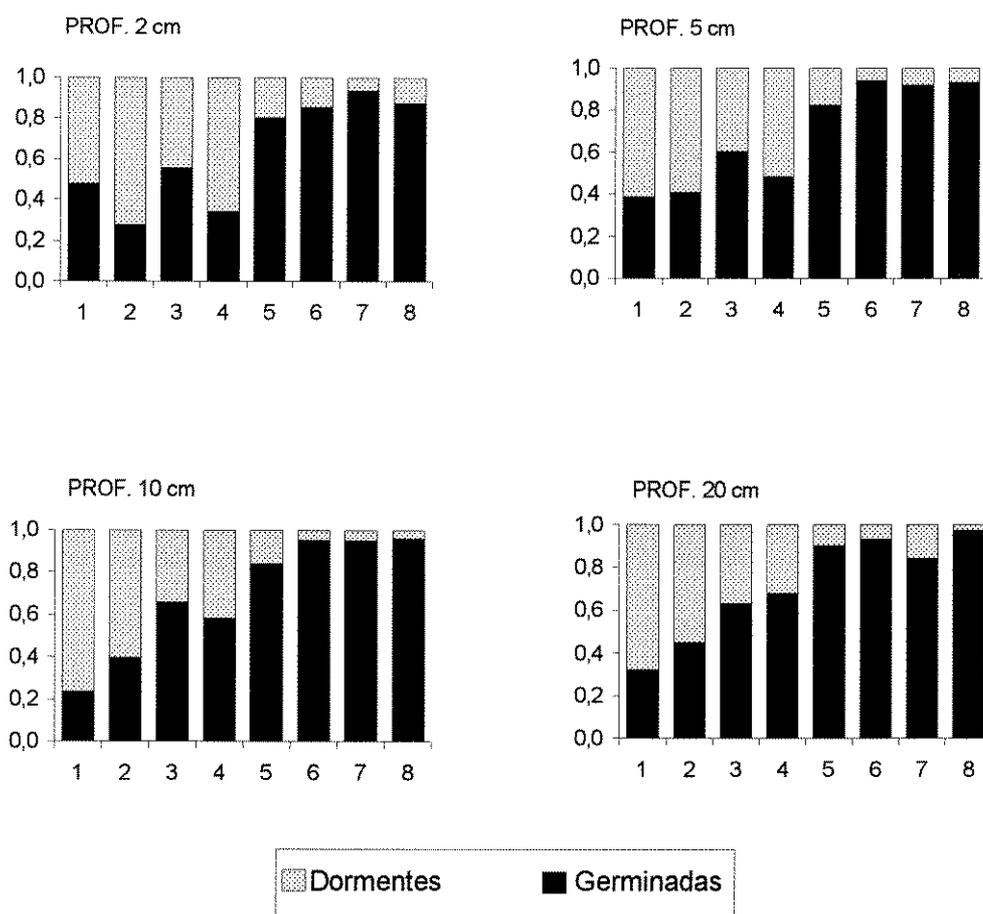


Figura 15. Proporção de sementes viáveis dormentes e com capacidade de germinar recuperadas ao longo do tempo. No segundo ano, correspondente às quatro últimas amostragens, não existem diferenças significativas ($P > 0,05$). Os valores para sementes superficiais, por serem baixos e apresentarem desvios muito altos, não são apresentados na figura.

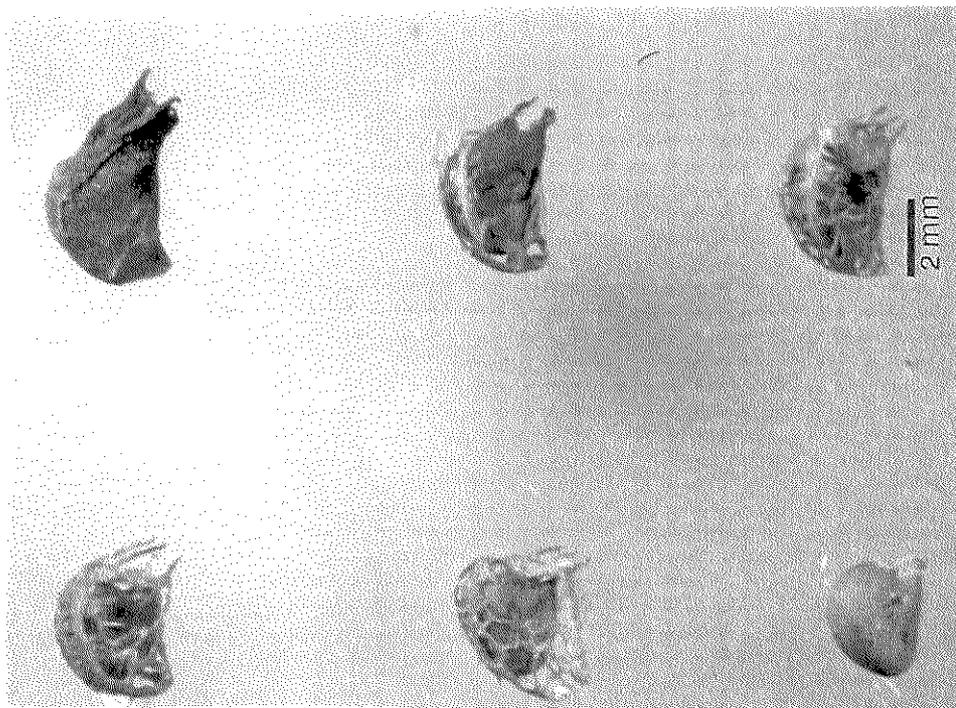


Figura 16. Seqüência que mostra a perda gradual do pericarpo que envolve as sementes de *Sida rhombifolia* dentro do solo por processo de degradação natural.

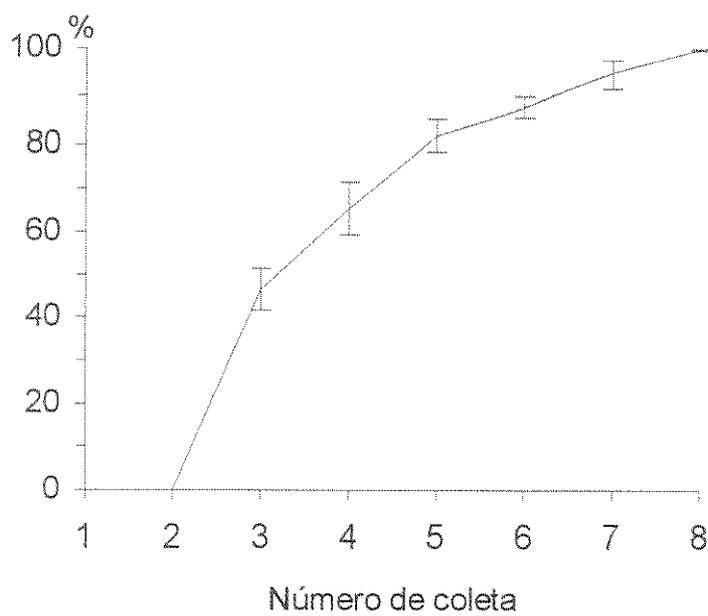


Figura 17. Porcentagem de sementes recuperadas sem pericarpo \pm EP ao longo do tempo.

8.4. DISCUSSÃO

A dinâmica do banco de sementes de *Sida rhombifolia* observada neste experimento revelou que do total de sementes produzidas por uma planta, uma grande proporção morre por motivos alheios à própria biologia da semente. Por esse motivo, trabalhos que só avaliam a longevidade das sementes no solo, dependendo unicamente dos processos fisiológicos que as levam à sua senescência e morte, tendem a superestimar a sobrevivência das mesmas. No presente estudo, visando estimar mais fielmente os processos que ocorrem naturalmente, foram analisados diversos fatores que influem na dinâmica do banco de sementes desta planta invasora. O método escolhido, que envolve o acompanhamento de um número conhecido de sementes, recuperando-as através da peneiração e lavagem do solo, é o mais adequado para estimar essa dinâmica (Gross 1990, Teo-Sherrell *et al.* 1996). De acordo com os dados aqui apresentados, a predação e os patógenos foram, nessa ordem, as principais causas de mortalidade. Assim, a sucessão de eventos envolvendo a entrada de sementes, germinação, morte e permanência no banco que ocorrem nas populações de sementes de *S. rhombifolia*, a partir da sua produção pela planta mãe, é analisada a seguir.

Sobre a entrada das sementes no banco

Sob condições naturais, uma alta proporção das sementes de *S. rhombifolia* que são introduzidas no solo são inviáveis. Na triagem inicial das sementes usadas no experimento, foram descartadas as sementes mal formadas ou aquelas que apresentavam furos como consequência da predação por larvas de insetos. Embora esse tipo de predação não tenha sido quantificado, Mello e Souza & Garcia (comunicação pessoal) estimaram que, em uma população de *S. rhombifolia* crescendo na mesma área do presente estudo (CPQBA), 15,5% das sementes estavam predadas, principalmente por larvas de curculionídeos. Além desse tipo de predação, que deixa sinais conspícuos nas sementes, os controles iniciais da viabilidade do resto das sementes revelaram que 48% estavam mortas. Portanto,

além da predação pré-dispersão, facilmente detectada por inspeção visual das sementes, outros fatores contribuíram para a redução da proporção de sementes viáveis dessa planta invasora incorporada ao solo via chuva de sementes.

Uma das causas de morte foi a infecção por patógenos prévio à dispersão das sementes. É sabido que existem fungos que já estão presentes nas sementes mesmo antes que estas sejam dispersas ("seed born fungi") que, oportunisticamente, infectam as sementes quando encontram condições adequadas de germinação e crescimento (Menten & Bueno 1987). Neste trabalho, uma espécie do gênero *Alternaria* e duas espécies de *Fusarium* foram as principais responsáveis pela morte de 22% das sementes antes da dispersão. Embora a maioria dos trabalhos sobre fungos transportados por sementes refira-se a hospedeiros cultivados, alguns deles foram realizados em espécies invasoras. Entre eles, Prete *et al.* (1984) num estudo de fungos associados a 15 invasoras que ocorrem na região de Piracicaba, detectaram em 14 delas um mínimo de 3 e um máximo de 9 espécies de fungos nas sementes de cada espécie de planta, com frequências que variavam entre 1 e 80% do total das sementes analisadas. No total, isolaram 18 espécies de fungos, entre as quais encontravam-se espécies de *Alternaria* e *Fusarium*. Kirkpatrick & Bazzaz (1979) também encontraram 28 espécies de fungos nas sementes de 4 espécies de plantas invasoras, sendo a maioria específicas em relação aos seus hospedeiros. Neste caso, a proporção de sementes com fungos variou de 4,3 a 67,7% dependendo da espécie da planta invasora. Algumas das sementes afetadas não conseguiram germinar, enquanto que muitas das plântulas desenvolvidas mostraram várias anormalidades limitantes para o crescimento e sobrevivência das mesmas.

Possivelmente, outra causa de morte das sementes seja a predação pré-dispersão por fitófagos sugadores, cujo ataque é impossível de observar a olho nu. É provável que as sementes coletadas aparentemente normais, mas que uma vez retirado o pericarpo, eram observadas sem turgescência e internamente apresentavam apenas restos de embrião e cotilédones, foram sementes predadas por esse tipo de fitófagos. A morte de sementes das espécies da família Malvaceae por hemípteros sugadores é um fato comum, que Janzen (1969) já assinalava como uma associação interessante para ser estudada. Seike (1993), num estudo

desenvolvido no Instituto Agronômico de Campinas (local de coleta de sementes para a presente tese) encontrou *Dysdercus* sp (Hemiptera, Pyrrhocoridae) entre os principais fitófagos associados a *S. rhombifolia*. As espécies deste gênero são predadoras de sementes de várias espécies da família Malvaceae, entre elas *Sida* spp (Azevedo-Ramos *et al.* 1991). Por outro lado, Mello e Souza & Garcia (comunicação pessoal) fizeram um levantamento dos herbívoros associados a *S. rhombifolia* no CPQBA. Embora *Dysdercus* sp não tenha sido encontrado na área, uma espécie equivalente em hábito alimentar, *Niesthrea pictipes* (Rhopalidae), estava entre as mais abundantes espécies associadas a esta invasora. Apesar das diferenças nas comunidades de artrópodes associadas às plantas nas duas áreas, perto de 30% de sementes pré-dispersas apresentam esses sintomas de inviabilidade (26% no presente trabalho, 33,5% no estudo de Mello e Souza & Garcia).

Além disto, existem trabalhos que comprovam que existe uma interação de predadores com patógenos. Kremer & Spencer (1989) encontraram que a susceptibilidade das sementes de *Abutilon theophrasti* (Malvaceae) ao ataque por patógenos é maior quando as sementes são previamente atacadas pelo hemíptero *Niesthrea louisianica* (Rhopalidae). Neste caso, a infecção por patógenos (coincidentemente dos gêneros *Alternaria* e *Fusarium*) atingiu níveis de até 65%. Provavelmente os furos no tegumento das sementes produzidos pelo fitófago facilitam a entrada dos patógenos na semente. Dessa forma, há a possibilidade da existência de um efeito combinado predador/patógeno, que diminui a viabilidade das sementes que entram no estoque do solo. Neste sentido, no presente trabalho, a alta incidência de fungos pode ser consequência da predação, e esta ser a responsável primária pela inviabilidade das sementes. O fato de que as sementes das plantas mantidas em condições de laboratório, em ausência de herbívoros associados, apresentaram cerca de 90% de viabilidade, não se registrando infestação por patógenos, apoia esta hipótese. Porém, também deve-se considerar que, no laboratório, a fonte de inóculo pode ser praticamente inexistente.

Em síntese, sob condições naturais, na região de Campinas, 63,5% das sementes viáveis de *S. rhombifolia* morrem antes de serem dispersas, das quais

15,5% são atacadas por curculionídeos (Mello e Souza & Garcia, dados não publicados) e 48% por ação de fitófagos sugadores e patógenos.

Sobre a germinação das sementes do banco

São diversas as causas de saída das sementes do banco. Muitas delas envolvem a morte da semente, diminuindo a possibilidade de recrutamento de plântulas. Mas uma dessas causas, a germinação das sementes, embora seja considerada como perda de sementes do banco, tem, do ponto de vista populacional, conseqüências completamente diferentes.

Em relação à germinação das sementes no campo, foi muito baixa a taxa de emergência de plântulas, restringindo-se à fase inicial do experimento, após as primeiras chuvas. Nesse sentido, alguns fatores da biologia da planta e das condições da área de estudo devem ser considerados. Em primeiro lugar, as sementes de *S. rhombifolia* apresentam dormência inata, ou seja, poucas sementes germinam quando liberadas da planta mãe, mas é possível quebrar a dormência quando são escarificadas artificialmente (Felippe & Polo 1983, Cardoso 1990) ou, naturalmente, depois que as sementes passam certo período de tempo no solo. No entanto, esse período nunca antes tinha sido quantificado. Para *S. rhombifolia*, nas condições estudadas, após um ano, 80% das sementes já tinham perdido a dormência. Em *S. spinosa* foi demonstrado que o tegumento das sementes é impermeável à água, e que as sementes perdem a dormência uma vez que uma parte desse tegumento, perto da área chalazal e composta de células pouco lignificadas, se separa das células subjacentes permitindo a entrada livre de água (Egley *et al.* 1986). Provavelmente o mesmo processo ocorra com as sementes de *S. rhombifolia*. Também, a perda do pericarpo observada ao longo do experimento, pode favorecer a germinação das sementes. Cardoso (1990) sugere que o pericarpo de *S. rhombifolia* poderia atuar como uma fonte de inibidores para a germinação, baseado na inibição que produzem os lixiviados dessa estrutura no crescimento da radícula de sementes de alface.

Nesse sentido, no primeiro ano do experimento, sob as condições de umidade e temperatura adequadas da primavera, poucas sementes tinham a

capacidade para germinar, já que ainda não tinham quebrado a dormência. Já na primavera do segundo ano, uma grande proporção das sementes estava em condições fisiológicas para germinar, mas o local de estudo tinha mudado completamente. A área, que havia sido roçada só no início do experimento, estava completamente colonizada por uma comunidade composta principalmente de gramíneas, que aumentava evidentemente o sombreamento do solo. Isto, para sementes fotoblásticas negativas como as de *S. rhombifolia*, não constituiria um impedimento para a sua germinação. Mas, Cardoso (1991) observou que grandes oscilações de temperatura (15/30°) promovem a germinação das sementes desta espécie, e eliminam a resposta fotoblástica negativa das mesmas. Poderia acontecer, em consequência, que o sombreamento do solo, que evidentemente provoca uma diminuição na oscilação da temperatura, limite a capacidade de germinação das sementes. Estas poderiam adotar uma estratégia de “espera” até que ocorra uma perturbação que as exponha, novamente, a maiores oscilações de temperatura. O fato de ter uma longa sobrevivência no solo complementaria esse tipo de estratégia. A prática de ceifa do mato para a agricultura forneceria boas condições para a germinação das sementes desta espécie quando se encontram próximas à superfície. Outra possibilidade é que as sementes consigam germinar, mas que as plântulas sejam intolerantes à sombra e morram antes de desenvolver as folhas primárias. Nesse caso, a germinação de sementes poderia estar subestimada, pela impossibilidade de identificação das plântulas quando estas apresentavam unicamente as folhas cotiledonares.

Por outro lado, as diferentes profundidades de enterramento das sementes condicionaram a germinação das mesmas. Os nossos dados coincidem com os apresentados por Smith *et al.* (1992), em que as sementes de *S. rhombifolia* emergiram quando enterradas a profundidades entre 0 e 5 cm, mas nenhuma germinou a profundidades maiores. Porém, é importante salientar que, embora não tenha constituído um fator de mortalidade importante, na amostragem do mês de abril de 1996, foram encontradas 12 sementes mortas por germinação mal sucedida, das quais 8 estavam enterradas a 20 cm de profundidade. Embora não seja o comportamento geral observado nas sementes, algumas delas evidentemente respondem a estímulos de germinação apesar de enterradas a profundidades que

impedem a sua emergência do solo. A presença de sementes a profundidades de 10 e 20 cm é altamente improvável que ocorra sob condições naturais. Porém, certas práticas culturais, que compreendem a inversão do solo podem levar as sementes superficiais a profundidades maiores. Nessas profundidades, as sementes mantêm-se viáveis e inclusive com menor risco de serem consumidas por predadores ou atacadas por patógenos, que encontram-se principalmente nas camadas mais superficiais do solo. Uma nova inversão do solo, que ocorre quando o preparo do solo é efetuado com arado de aiveca, pode trazer à superfície essas sementes, estimulando-as a germinar.

Sobre a morte das sementes no banco

Dois são os fatores que parecem atuar diretamente na morte das sementes no solo: os predadores e os patógenos.

Em relação aos patógenos, houve um importante aumento de sementes infectadas na primeira amostragem do solo, em relação à proporção de sementes que já estavam infectadas quando foram enterradas. Nas amostragens seguintes, a infecção foi muito baixa. O fato de serem as mesmas espécies de fungos, as isoladas das sementes enterradas e as encontradas nas sementes pré-dispersas, sugere que a proximidade das sementes quando enterradas favoreceu a colonização de sementes vizinhas por esses mesmos fungos e não por espécies do solo. Outro fato que reforça essa idéia é que a proporção de sementes atacadas foi a mesma para as diferentes profundidades de enterramento. No entanto, sabe-se que esse tipo de organismo habita os primeiros centímetros do perfil do solo, no horizonte orgânico, já que a matéria orgânica, água e ar são mais disponíveis nessa profundidade, sendo escassas as espécies encontradas a profundidades maiores (Christensen 1981). Além disso, essa primeira amostragem foi coletada antes da época das chuvas e o solo estava muito seco. É estranho, então, que os fungos de solo, que permanecem em estado passivo como esporos, quando as condições ambientais não são adequadas, tenham germinado e infestado as sementes nessas condições de estresse hídrico. Por esses motivos, considero que os ataques por patógenos

encontrados foram provavelmente resultado dos fungos transportados nas sementes e não das espécies de fungos do solo.

As sementes mais susceptíveis ao ataque seriam as inviáveis, mas a redução do número de sementes inviáveis recuperadas nessa primeira amostragem é menor que a proporção de sementes encontrada com patógenos. Isto significa que os patógenos, além de atacar sementes mortas, também infestaram sementes viáveis, sendo a proporção muito similar para as diferentes profundidades, com média de 19%. Nesse sentido, é possível que as sementes viáveis atacadas sejam aquelas não dormentes, que fornecem zonas débeis do tegumento para serem infectadas. Para Burdon (1987) a baixa atividade fisiológica das sementes dormentes limita as interações com o ambiente. Burdon & Shattock (1980) propuseram que as sementes dormentes são praticamente "invisíveis" para a maioria dos patógenos do solo, minimizando as perdas nesse estado. À medida que passa o tempo, a escarificação natural das sementes poderia aumentar o risco de infecção por patógenos. Os resultados do teste para controle de patogenicidade realizado para *Alternaria* sp e *Fusarium semitectum* sustentam essa proposta. Cerca de 60% das sementes escarificadas foram infectadas por *Alternaria*, mas nenhuma semente sem escarificar foi infectada. Para *F. semitectum*, porém, nenhuma das sementes foi infectada, revelando que esse fungo provavelmente necessite mais tempo de contato com as sementes.

Os tegumentos encontrados nas coletas e registrados como sementes vazias, provavelmente são consequência do processo de decomposição das sementes. Egley & Paul (1981, 1982) descrevem o tegumento de *Sida spinosa* como composto por hemicelulose e lignina. Os mesmos materiais provavelmente compõem o tegumento das sementes de *S. rhombifolia*, e sua composição química determina uma lenta decomposição, além de nem todos os microorganismos possuírem as enzimas necessárias para decompô-los. Essa lenta decomposição pode explicar porque as sementes vazias começaram a ser encontradas após o período de máximo ataque por patógenos, e foram desaparecendo ao longo do tempo. Além disto, as mesmas espécies de patógenos encontradas nas sementes foram isoladas desses tegumentos. Por esses motivos, a variável "sementes vazias" não é

considerada propriamente um fator de mortalidade, mas sim a culminação do processo de infecção por fungos.

Em síntese, provavelmente os fungos que estavam presentes nas sementes pré-dispersas foram os que infectaram, quando enterradas no solo, algumas das sementes viáveis vizinhas. A sua contribuição como fator de mortalidade foi muito próxima nas diferentes profundidades de enterramento, cerca de 19%. Nas sementes superficiais, a rápida redispersão provavelmente diminuiu o contato das sementes e impediu o seu contágio.

Em relação à predação, a proporção de sementes encontradas com evidentes sinais de predação pós-dispersão foi baixa. Ela foi mais importante no verão do primeiro ano de estudo e principalmente acima dos 5 cm de profundidade. Isto provavelmente deve-se a que os predadores estão mais ativos nas condições quentes e úmidas do verão e concentram-se nas camadas mais próximas à superfície do solo, onde a aeração e a disponibilidade de alimentos é maior. A queda desse tipo de predação no segundo ano talvez reflita o efeito da diluição do recurso. No primeiro verão, em média, aproximadamente 50% das sementes já haviam desaparecido, enquanto no segundo verão chegou-se a uma perda acumulada de 80%. Essa hipótese poderia ser comprovada avaliando-se a taxa de predação para diferentes densidades de sementes enterradas.

Além desses dados de predação, onde as sementes eram encontradas com furos ou mordidas, também deve ser considerado o tipo de predação que ocorre quando toda a semente é ingerida. Nesse sentido, Sarukhán (1974) trabalhando com três espécies de *Ranunculus* num dos primeiros estudos de dinâmica do banco de sementes, considerou todas as sementes desaparecidas como sementes predadas. Álvarez-Buylla & Martínez-Ramos (1990) e Myster (1997) também consideraram as sementes desaparecidas das espécies tropicais estudadas como sementes retiradas por consumidores, baseados em experimentos adicionais que comprovaram que os predadores removiam as sementes rapidamente. No presente experimento, 48% das sementes que entraram no banco em condições de inviabilidade desapareceram rapidamente, provavelmente devido à sua maior susceptibilidade à decomposição. Porém, dependendo da profundidade de enterramento, entre 53-93% das sementes viáveis também desapareceram. Nesses

casos, além da germinação e das sementes que são infectadas por patógenos, devido ao contato com sementes vizinhas, outros dois motivos podem ser responsáveis pelo desaparecimento das sementes restantes: a redispersão e a predação pós-dispersão. Para as sementes que foram enterradas, o fator principal que poderia atuar na redispersão é a percolação da água. Porém, o movimento horizontal era altamente improvável devido à alta compactação do solo como consequência do uso freqüente de máquinas agrícolas na área. Já o movimento vertical das sementes era possível, mas, em cada coleta, analisou-se pelo menos 3 cm do solo acima e abaixo da malha que sustentava as sementes. Assim, tentou-se minimizar o efeito de redispersão, e foi considerado que a alta proporção das sementes viáveis desaparecidas correspondeu a sementes predadas. Porém, como Crawley (1988) assinala, é muito difícil distinguir quais dessas sementes são efetivamente consumidas ou retransportadas por esses organismos.

Já em relação às sementes superficiais, o vento e a água de chuva podem atuar como importantes fatores na redispersão das sementes. Isso talvez explique a diferença na taxa de desaparecimento de sementes na superfície em relação às sementes enterradas. Nos três primeiros meses do experimento, 90% das sementes superficiais tinham desaparecido, em coincidência com o período de chuvas e quando a área de estudo estava limpa de vegetação e, portanto, mais exposta ao efeito do vento. Por outro lado, outros predadores, como as aves, podem atuar nesse nível do solo.

Em resumo, para as sementes enterradas, foi considerado que a predação é o principal fator de mortalidade das sementes do banco, diminuindo ligeiramente a sua importância com o aumento da profundidade. Aos 2 e 5 cm, é responsável pela morte de aproximadamente 45% das sementes viáveis, e aos 10 e 20 cm por 35%. Os carabídeos, curculonídeos e larvas de coleópteros que foram encontrados indistintamente nas diferentes profundidades do solo, podem ser alguns dos agentes de predação. Já as minhocas, que têm sido indicadas como grandes consumidoras e transportadoras de sementes (Shumway & Koide 1994) nunca foram observadas ao longo do estudo. No caso das sementes superficiais, a redispersão por fatores abióticos pode adquirir muita importância. Experimentos para distinguir a redispersão da predação, como o desenvolvido por Liddle *et al.*

(1987), poderiam esclarecer o destino das sementes que permanecem na superfície do solo.

Sobre as sementes viáveis que permanecem no banco

Uma alta proporção das sementes sobreviveram ao longo do experimento. Entre 20-45% das sementes enterradas viáveis sobreviveram ao longo dos dois anos de estudo, dependendo da profundidade de enterramento. As causas principais da mortalidade das sementes foram a predação e a infecção por patógenos a partir de sementes vizinhas. Outros fatores que atuaram na perda de sementes viáveis do banco foram a germinação mal sucedida para as sementes aos 10 e 20 cm de profundidade e a germinação das sementes enterradas acima dos 5 cm do solo. Não foram observados, durante o experimento, fatores endógenos nas sementes viáveis que as levassem à senescência e morte. Em consequência, é possível afirmar que a longevidade fisiológica das sementes de *S. rhombifolia* no solo é maior do que dois anos.

Se for considerado que uma única planta de *S. rhombifolia* ao longo do seu ciclo de vida produz, em média, cerca de 3500 sementes viáveis, esses resultados mostram que após dois anos de enterramento, entre 700-1575 sementes estão em condições adequadas para gerar uma nova planta, dependendo da profundidade de enterramento. Uma grande produção de sementes, assim como uma grande longevidade das sementes no solo são características que Baker (1965) já assinalava como parte dos atributos essenciais das plantas invasoras. Porém, devido ao menor número de sementes encontrado nos bancos das regiões tropicais, Garcia (1995) sugeriu que os predadores e patógenos seriam favorecidos nessas condições de alta umidade e temperatura, diminuindo a longevidade das sementes no solo. No caso particular de *S. rhombifolia*, a predação pós-dispersão foi um fator muito importante na mortalidade das sementes. Porém, chama a atenção a inexistência de sementes atacadas por outros patógenos específicos do solo, apontados como uma das principais fontes de mortalidade das sementes. Nesse sentido, a ausência de pontos fracos no tegumento para a entrada dos patógenos pareceria ser uma condição altamente favorável para a sobrevivência das sementes

desta espécie. Contudo, a perda da dormência observada nas sementes ao longo do experimento, fornecendo regiões de fraqueza no tegumento, poderia aumentar a incidência deste fator nos períodos subseqüentes do tempo. Serão interessantes os dados futuros deste experimento, planejado para acabar em cinco anos, em relação a este ponto.

9. SÍNTESE: MODELO DIAGRAMÁTICO PARA A DINÂMICA DO BANCO DE SEMENTES DE *Sida rhombifolia* E SUAS IMPLICAÇÕES

De acordo com os dados registrados neste trabalho, é possível diagramar esquematicamente a dinâmica do banco de sementes de *S. rhombifolia* (Figura 18). Considerando que a maioria dos fatores de perda do banco atuam diferencialmente em relação à profundidade, essa dinâmica foi esquematizada para três condições de enterramento: sementes superficiais, sementes enterradas nos primeiros centímetros do solo (2 e 5 cm) e sementes enterradas a profundidades maiores (10 e 20 cm). Segundo esse modelo, a predação foi o principal fator de mortalidade das sementes no solo. O exato conhecimento das espécies envolvidas no consumo de sementes, assim como a sua biologia, constituem elementos essenciais para sugerir possíveis agentes de controle biológico nessa etapa do ciclo de vida da planta. Por outro lado, certas práticas culturais poderiam limitar a regeneração da espécie através do impedimento da germinação das sementes. Nesse sentido, um único revolvimento do solo, levando as sementes superficiais a profundidades maiores de 5 cm impediria a sua germinação ou promoveria a germinação mal sucedida. Já a ceifa da vegetação, sem revolvimento posterior do solo, forneceria clareiras na área, estimulando o recrutamento de novas plântulas cujas sementes se encontram nas camadas superficiais. *S. rhombifolia* é muito comum em ambientes com nível moderado de perturbação. Áreas freqüentemente aradas (aproximadamente 2 vezes por ano) tendem a abrigar comunidades onde esta espécie não é tão comum. É nas bordas dos cultivos, áreas de pastagens ou cultivos de ciclos mais longos, que a espécie é favorecida. No entanto, em muitas áreas onde essas condições de manejo teoricamente a favoreceriam, há dominância

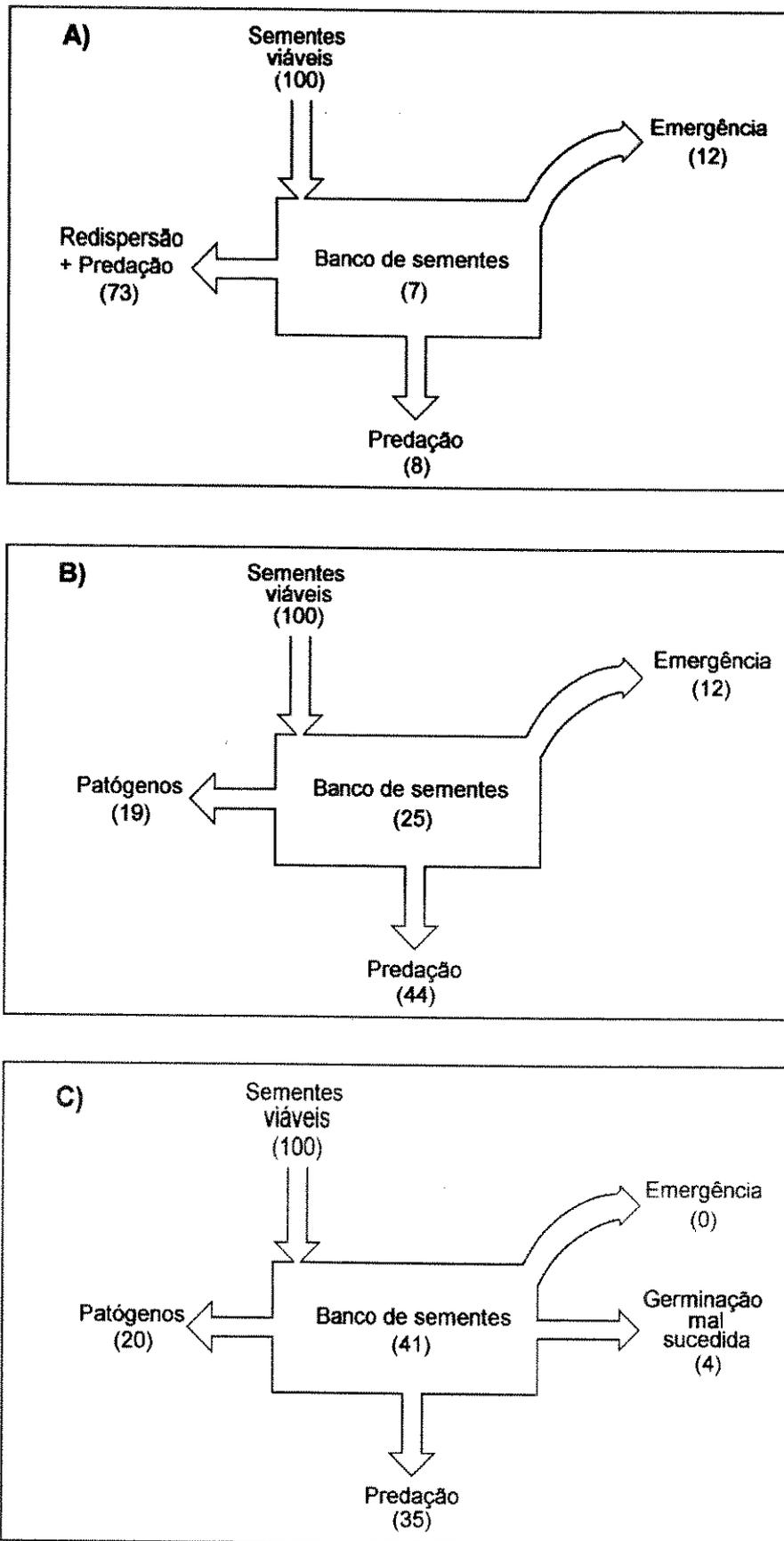


Figura 18. Dinâmica do banco de sementes de *Sida rhombifolia*. A) sementes superficiais, B) sementes enterradas a 2 e 5 cm de profundidade, C) sementes enterradas a 10 e 20 cm.

por gramíneas (Garcia, comunicação pessoal). Isto sugere que outros fatores interativos pré e pós-germinação devem ser analisados para melhor compreendermos a dinâmica populacional desta espécie.

A partir da integração dos dados do primeiro e segundo capítulo, foi desenhada uma tabela de vida diagramática para *S. rhombifolia*, sob as condições particulares em que foi desenvolvido o experimento (Figura 19). Também nesse caso foram consideradas as três profundidades de enterramento das sementes. Devido ao crescimento das plantas sob condições de laboratório, livres de herbívoros associados, a predação pré-dispersão não foi incluída no modelo. Porém, como foi avaliado na triagem inicial das sementes coletadas de populações crescendo sob condições naturais, assim como nos dados do experimento desenvolvido por Mello e Souza & Garcia (comunicação pessoal) no campo, a mortalidade das sementes por predação pré-dispersão é muito alta. Esses dados sugerem a necessidade de continuar aprofundando o estudo da interação dos predadores de sementes (principalmente hemípteros e curculionídeos) com a planta, e determinar as conseqüências desse tipo de predação no recrutamento das plântulas.

Finalmente, é importante salientar que a probabilidade de estabelecimento e sobrevivência das plântulas até o estado adulto não foi avaliada neste trabalho. Em geral, a taxa de mortalidade entre esses dois períodos do ciclo de vida nas plantas é muito alta, devido tanto a causas bióticas como abióticas. Portanto, seria interessante avaliar essa probabilidade de transição, estimando as possíveis causas de mortalidade das plântulas, para completar o estudo do ciclo de vida de *S. rhombifolia* e propor uma estratégia adequada de controle desta importante invasora.

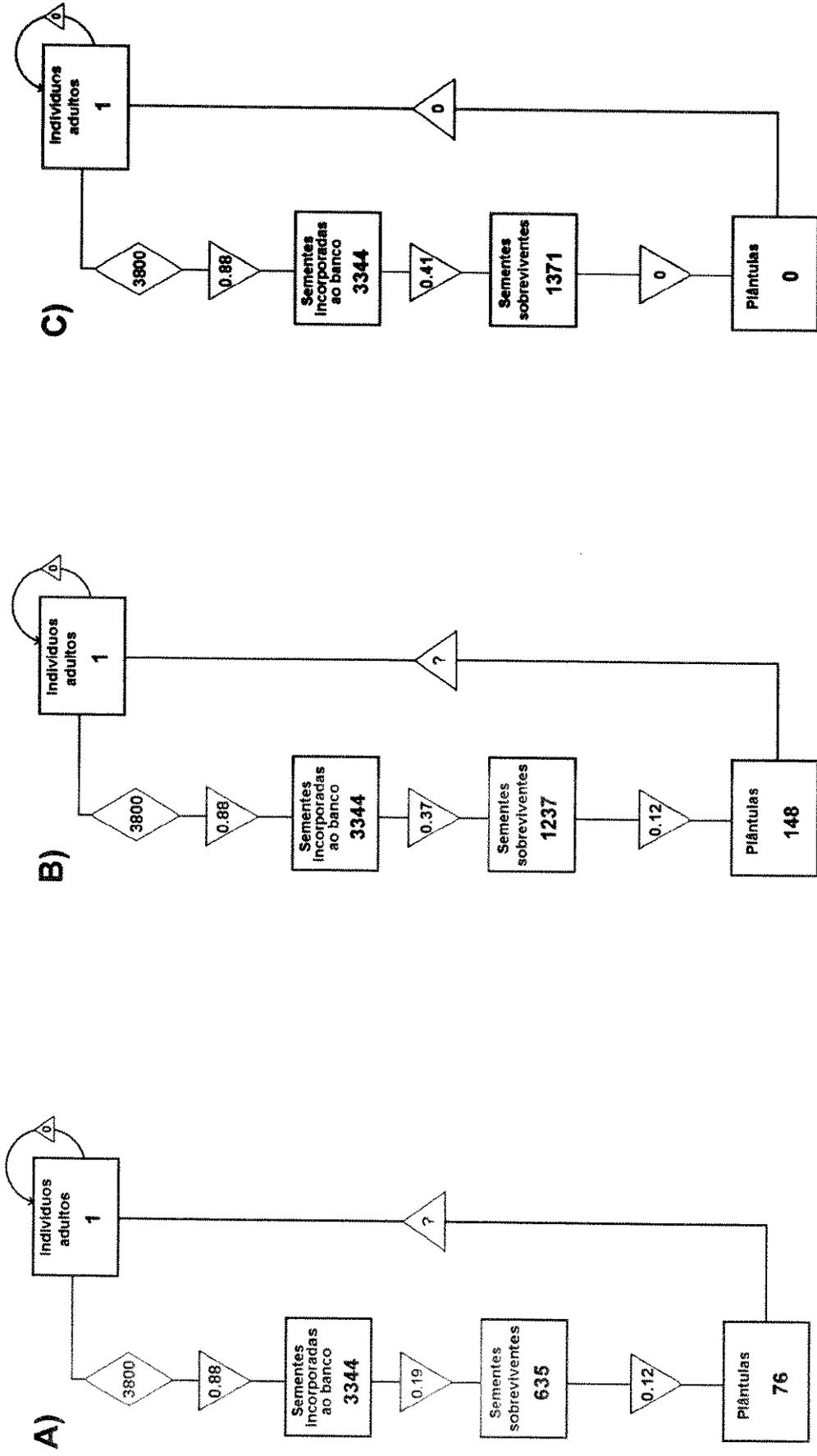


Figura 19. Tabela de vida diagramática para *Sida rhombifolia*. A duração do ciclo é de dois anos. Os retângulos representam os estados do ciclo de vida, os triângulos as probabilidades de transição entre os estados e o losângulo a produção de sementes. A transição entre a incorporação de sementes ao banco e a emergência de plântulas ocorre simultaneamente no tempo, mas está representada em forma linear para simplificar a tabela. A) sementes superficiais, B) sementes enterradas a 2 e 5 cm, c) sementes enterradas a 10 e 20 cm.

10. CONCLUSÕES GERAIS

1) As características de crescimento e reprodução observadas para *S. rhombifolia* (rápida velocidade de crescimento até o período de floração, curto período pré-reprodutivo e produção contínua de sementes até a morte das plantas), seguem os padrões esperados para plantas invasoras. Embora as condições de crescimento tenham sido artificiais, os dados disponíveis sobre plantas crescendo num ambiente natural, coincidem com os observados no laboratório.

2) Foi observado um ciclo de vida bienal para esta espécie. Porém, todas as características de crescimento e reprodução se assemelham com plantas de ciclo de vida perene. Provavelmente o ciclo típico das plantas bienais, que envolve o retardamento na produção de sementes, não seja favorecido nas plantas invasoras.

3) Diversos fatores de mortalidade diminuem significativamente o número de sementes no banco. Os mais importantes foram a predação e os patógenos. Nesse sentido são necessários mais estudos sobre a biologia desses organismos para propor possíveis agentes de controle biológico.

4) Apesar da ação dos agentes de mortalidade, uma alta proporção das sementes sobrevivem, ao menos dois anos, após serem incorporadas ao banco. Portanto pode-se afirmar que *S. rhombifolia* apresenta um banco de sementes persistente.

5) A dinâmica do banco das sementes colocadas na superfície, difere em grande medida da dinâmica das sementes enterradas. Fatores abióticos, como a água e o vento, provavelmente são importantes agentes na redispersão das sementes. Estudos que avaliem essa redispersão são necessários para sugerir estratégias de manejo desta planta invasora.

11. BIBLIOGRAFIA

- ALBRECHT, H. & FORSTER, E.M. 1996. The weed seed bank of soils in a landscape segment in southern Bavaria. I. Seed content, species composition and spatial variability. *Vegetatio* **125**: 1-10.
- ÁLVAREZ-BUYLLA, E. R. & MARTÍNEZ-RAMOS, M. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. *Oecologia* **84**: 314-325.
- ALTIERI, M.A. 1992. Agroecological foundations of alternative agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **39**: 23-53.
- AULD, B.A., MENZ, K.M. & TISDELL, C.A. 1987. *Weed control economics*. Academic Press, London.
- AZEVEDO-RAMOS, C., MOUTINHO, P.R.S. & GUIMARÃES, P. 1991. Food exploitation of reproductive structures of *Sida carpinifolia* (Malvaceae) by *Dysdercus ruficollis* L. 1764 (Hemiptera, Pyrrhocoridae). *Revta. bras. Ent.* **35**: 761-765.
- BAKER, H.G. 1965. Characteristics and modes of origin of weeds. In: Baker, H.G. & Stebbins, G.C. (eds.) *The genetics of colonizing species*. Academic Press, N.Y.: 147-168.
- BAKER, H.G. 1974. The evolution of weeds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **5**: 1-24.
- BARRETT, S.C.H. 1982. Genetic variation in weeds. In: Charudattan, R. & Walker, H.E. (eds.) *Biological control of weeds with plant pathogens*. John Wiley & Sons, N.Y.: 73-98.

- BECKER, P. & WONG, M. 1985. Seed dispersal, seed predation and juvenile mortality of *Aglaia* sp. (Meliaceae) in lowland dipterocarp rainforest. *Biotropica* **17**: 230-237.
- BENOIT, D.L., KENKEL, N.C. & CAVERS, P.B. 1989. Factors influencing the precision of soil seed bank estimates. *Can. J. Bot.* **67**: 2833-2840.
- BRENCHLEY, W.E. & WARINGTON, K. 1930. The weed seed population of arable soil. I. Numerical estimation of viable seeds and observations on their natural dormancy. *J. Ecol.* **18**: 235-272.
- BRENCHLEY, W.E. & WARINGTON, K. 1933. The weed seed population of arable soil. II. Influence of crop, soil and methods of cultivation upon the relative abundance of viable seeds. *J. Ecol.* **21**: 103-127.
- BRENCHLEY, W.E. & WARINGTON, K. 1936. The weed seed population of arable soil. III. The re-establishment of species after reduction by fallowing. *J. Ecol.* **24**: 479-501.
- BURDON, J.J. 1987. *Diseases and plant population biology*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- BURDON, J.J. & SHATTOCK, R.C. 1980. Disease in plant communities. *Applied Biology* **5**: 145-219.
- CARDOSO, V.J.M. 1990. Germination studies on dispersal units of *Sida rhombifolia* L. *Revta brasil. Bot.* **13**: 83-88.
- CARDOSO, V.J.M. 1992. Temperature dependence on seed germination of a weed (*Sida glaziovii* - Malvaceae). *Naturalia* **17**: 89-97.

- CARROL, C.R., VANDERMEER, J.H. & ROSSET, P.M. 1990. Structure of agricultural research in the Third World. In: Deo, S.D. & Swanson, L.E. (eds.) *Agroecology*. McGraw & Hill, N.Y.
- CAVERS, P.B. 1983. Seed demography. *Can. J. Bot.* **61**: 3578-3590.
- CAVERS, P.B. & BENOIT, D.L. 1989. Seed banks in arable land. In: Leck, M.A.; Parker, V.T. & Simpson, R.L. (eds.) *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press, N.Y.: 309-328.
- CHAMBERS, J.C. & MacMAHON, J.A. 1994. A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **25**: 263-292.
- CHIPPENDALE, H.G. & MILTON, W.E.J. 1934. On the viable seeds present in the soil beneath pastures. *J. Ecol.* **22**: 508-531.
- CHRISTENSEN, M. 1981. Species diversity and dominance in fungal communities. In: Wicklow, D.T. & Carroll, G.C. (eds.) *The fungal community*. Marcel Dekker, N.Y.: 201-232.
- CRAWLEY, M. J. 1988. Herbivores and plant population dynamics. In: Davy, A.J., Hutchings, M.J. & Watkinson, A.R. (eds.) *Plant Population Ecology*. Blackwell Sci. Publ., Oxford: 367-392.
- CRAWLEY, M.J. 1990. The population dynamics of plants. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* **B 330**: 125-140.
- CRAWLEY, M.J. 1992. Seed predators and plant population dynamics. In: Fenner, M. (ed.) *Seeds. The Ecology of regeneration in plant communities*. C.A.B International, U.K.: 157-191.

- CRIST, T.O. & FRIESE, C.F. 1993. The impact of fungi on soil seeds: implications for plants and granivores in a semiarid shrub-steppe. *Ecology* **74**: 2231-2239.
- DARWIN, C. 1859. *The Origin of Species*. Murray, London.
- DESAINT, F., CHADOEUF, R. & BARRALIS, G. 1991. Spatial pattern analysis of weed seeds in the cultivated soil seed bank. *J. Appl. Ecol.* **28**: 721-730.
- DE STEVEN, D. & PUTZ, F.E. 1984. Impact of mammals on early recruitment of a tropical canopy tree, *Dipteryx panamensis*, in Panama. *Oikos* **43**: 207-216.
- DIAS FILHO, M.B. 1990. Plantas invasoras em pastagens cultivadas da Amazônia: estratégias de manejo e controle. EMBRAPA-CPATU, Belém.
- EGLEY, G.H. & PAUL, R.N. 1981. Morphological observations on the early imbibition of water by *Sida spinosa* (Malvaceae) seed. *Amer. J. Bot.* **68**: 1056-1065.
- EGLEY, G.H. & PAUL, R.N. 1982. Development, structure and function of subpalisade cells in water impermeable *Sida spinosa* seeds. *Amer. J. Bot.* **69**: 1402-1409.
- EGLEY, G.H., PAUL, R.N. & LAX, A.R. 1986. Seed coat imposed dormancy: histochemistry of the region controlling onset of water entry into *Sida spinosa* seeds. *Physiol. Plant.* **67**: 320-327.
- FELIPPE, G.M. & POLO, M. 1983. Germinação de ervas invasoras: efeito de luz e escarificação. *Revta brasil. Bot.* **6**: 55-60.
- FENNER, M. 1985. *Seed Ecology*. Chapman & Hall, London.

- FROUD-WILLIAMS, R.J.; CHANCELLOR, R.J. & DRENNAN, D.S.H. 1983. Influence of cultivation regime upon buried weed seeds in arable cropping systems. *J. Appl. Ecol.* **20**: 199-208.
- GARCIA, M.A. 1988. Comunidades de plantas e artrópodes invasores em cultura de milho. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Brasil.
- GARCIA, M.A. 1995. Relationships between weed community and soil seed bank in a tropical agroecosystem. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **55**: 139-146.
- GARWOOD, N. 1989. Tropical soil seed banks: a review. In: Leck, M.A.; Parker, V.T. & Simpson, R.L. (eds.) *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press, N.Y.: 149-209.
- GHERSA, C.M., ROUCH, M.L., RADOSEVICH, S.R. & CORDRAY, S.M. 1994. Coevolution of agroecosystems and weed management. *BioScience* **44**: 85-94.
- GRIME, J.P. 1989. Seed banks in ecological perspective. In: Leck, M.A.; Parker, V.T. & Simpson, R.L. (eds.) *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press, N.Y.: xv-xxi.
- GROSS, K.L. 1990. A comparison of methods for estimating seed numbers in the soil. *J. Ecol.* **78**: 1079-1093.
- HARPER, J.L. 1967. A Darwinian approach to plant ecology. *J. Ecol.* **55**: 247-270.
- HARPER, J.L. 1977. *The Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- HOLM, L.G., PLUCKNETT, D.L., PANCHO, J.V. & HERBERGER, J.P. 1977. *The world's worst weeds: distribution and biology*. Univ. Press of Hawaii, Honolulu.

- HOLTHUIJZEN, A.M.A. & BOERBOOM, J.H.A. 1982. The *Cecropia* seed bank in the Surinam lowland rain forest. *Biotropica* **14**: 62-68.
- HOPKINS, M.S. & GRAHAM, A.W. 1987. The viability of seeds of rain-forest species after experimental soil burials under tropical wet lowland forest in north-eastern Australia. *Austr. J. Ecol.* **12**: 97-108.
- HORVITZ, C.C. & SCHEMSKE, D.W. 1994. Effects of dispersers, gaps, and predators on dormancy and seedling emergence in a tropical herb. *Ecology* **75**: 1949-1958
- HULME, P.E. 1994. Post-dispersal seed predation in grassland: its magnitude and sources of variation. *J. Ecol.* **82**: 645-652.
- JANZEN, D.H. 1969. Seed eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution* **23**: 1-27.
- JANZEN, D.H. 1971. Seed predation by animals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **2**: 465-492.
- KELLMAN, M.C. 1978. Microdistribution of viable weed seed in two tropical soils. *J. Biogeography* **5**: 291-300.
- KIRKPATRICK, B.L. & BAZZAZ, F.A. 1979. Influence of certain fungi on seed germination and seedling survival of four colonizing annuals. *J. Appl. Ecol.* **16**: 515-527.
- KISSMANN, K.G. & GROTH, D. 1995. *Plantas infestantes e nocivas*. Tomo III. BASF, São Paulo.
- KLINGMAN, G.C., ASHTON, F.M. & NOORDHOFF, L.J. 1982. *Weed Science: principles and practices*. 2nd edition, Wiley & Sons, N.Y.

- KREMER, R.J. & SPENCER, N.R. 1989. Interaction of insects, fungi and burial on velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) seed viability. *Weed Technology* **3**: 322-328.
- LEITÃO FILHO, H.F.; ARANHA, C. & BACCHI, O. 1982. Plantas invasoras de culturas. Volume 1. Instituto Campineiro de Ensino Agrícola. São Paulo, Brasil.
- LIDDLE, M.J., PARLANGE, J.Y. & BULOW-OLSEN, A. 1987. A simple method for measuring diffusion rates and predation of seed on the soil surface. *J. Ecol.* **75**: 1-8.
- LONSDALE, W.M. 1993. Losses from the seed bank of *Mimosa pigra*: soil micro-organisms vs. temperature fluctuations. *J. Appl. Ecol.* **30**: 654-660.
- LONSDALE, W.M.; FARRELL, G. & WILSON, C.G. 1995. Biological control of a tropical weed: a population model and experiment for *Sida acuta*. *J. Appl. Ecol.* **32**: 391-399.
- LORENZI, H. 1991. Plantas daninhas do Brasil. Ed. Plantarum. São Paulo, Brasil.
- LOUDA, S.M. 1989. Predation in the dynamics of seed regeneration. In: Leck, M.A., Parker, V.T. & Simpson, R.L. (eds.) *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, N.Y.: 25-51.
- MENTEN, J.O.M. & BUENO, J.T. 1987. Transmissão de patógenos pelas sementes. In: Soave, J. & Wetzel, M.V.D. (eds.) *Patologia de sementes*. Fundação Cargill, São Paulo: 164-191.
- MURRAY, K.G. 1988. Avian seed dispersal of three neotropical gap-dependent plants. *Ecol. Monogr.* **58**: 271-298.

- MYSTER, R.W. 1997. Seed predation, disease and germination on landslides in Neotropical lower montane wet forest. *J. Veg. Sci.* **8**: 55-64.
- PIMENTEL, D., ACQUAY, H., BILTONEN, M., RICE, P., SILVA, M., NELSON, J., LIPNER, V., GIORDANO, S., ROROWITZ, A. & D'AMORE, M. 1992. Environmental and economic costs of pesticides. *BioScience* **42**: 750-760.
- PIÑERO, D. & SARUKHÁN, J. 1982. Reproductive behaviour and its individual variability in a tropical palm, *Astrocarium mexicanum*. *J. Ecol.* **70**: 461-472.
- PRETE, C.E.C., NUNES, J. & MENTEN, J.O.M. 1984. Fungos associados a sementes de plantas daninhas. *Summa Phytopathologica* **10**: 260-267.
- RADOSEVICH, S.R. & HOLT, J.S. 1984. *Weed ecology. Implication for vegetation management*. John Wiley & Sons, N.Y.
- ROBERTS, H.A. 1981. Seed banks in soils. *Adv. Appl. Biol.* **6**: 1-55.
- RODRÍGUEZ, C. & GARCIA, M.A. 1996. Perda do pericarpo da invasora *Sida rhombifolia*: uma estratégia para a sobrevivência?. Livro de Resúmenes. III Congresso Brasileiro de Ecologia, Brasília.
- SALISBURY, F.B. & ROSS, C.W. 1978. *Plant Physiology*. 2nd. edition, Wadsworth Publ. Company, California.
- SALLABANKS, R. & COURTNEY, S.P. 1992. Frugivory, seed predation, and insect vertebrate interactions. *Annu. Rev. Entomol.* **37**: 377-400.
- SARUKHÁN, J. 1974. Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. repens* L. II. Reproductive strategies and seed population dynamics. *J. Ecol.* **62**: 151-177.

- SEIKE, S.H. 1993. Estudo comparativo da fauna de artrópodes associada a plantas de *Sida rhombifolia* L. (Malvaceae) sadias e infectadas naturalmente pelo vírus da clorose infecciosa das malváceas. Dissertação de Mestrado, UNICAMP, 89pp.
- SHUMWAY, D.L. & KOIDE, R.T. 1994. Seed preferences of *Lumbricus terrestris* L. *Appl. Soil. Ecol.* **1**: 11-15.
- SHUPP, E.W. 1988. Factors affecting post-dispersal seed survival in a tropical forest. *Oecologia* **76**: 525-530.
- SIMPSON, R.L.; LECK, M.A. & PARKER, V.T. 1989. Seed banks: general concepts and methodological issues. In: Leck, M.A.; Parker, V.T. & Simpson, R.L. (eds.) *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press, N.Y.: 3-8.
- SIVARAJAN, V.V. & PRADEEP, A.K. 1994. Taxonomy of the *Sida rhombifolia* (Malvaceae) complex in India. *Sida* **16**: 63-78.
- SMITH, C.A., SHAW, D.R. & NEWSOM, L.J. 1992. Arrowleaf sida (*Sida rhombifolia*) and prickly sida (*Sida spinosa*): germination and emergence. *Weed Research* **32**: 103-109.
- SORENSEN, A.E. 1986. Seed dispersal by adhesion. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **17**: 443-463.
- STEEL, R.D. & TORRIE, J.H. 1980. *Principles and Procedures of Statistics*. Mc Graw & Hill, N.Y.

- SUN, D. & LIDDLE, M.J. 1993. Trampling resistance, stem flexibility and leaf strength in nine australian grasses and herbs. *Biological Conservation* **65**: 35-41.
- TEO-SHERRELL, C.P.A., MORTENSEN, D.A. & KEATON, M.E. 1996. Fates of weed seeds in soil: a seeded core method of study. *J. Appl. Ecol.* **33**: 1107-1113.
- THOMPSON, K. 1984. Why biennials are not as few as they ought to be. *Am Nat.* **123**: 854-861.
- THOMPSON, K. 1986. Small-scale heterogeneity in the seed bank of an acidic grassland. *J. Ecol.* **74**: 733-738.
- THOMPSON, K., GREEN, A. & JEWELS, A.M. 1994. Seeds in soil and worm casts from a neutral grassland. *Functional Ecology* **8**: 29-35.
- THOMPSON, K. & GRIME, J.P. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *J. Ecol.* **67**: 893-921.
- VÁZQUEZ-YANES, C. & OROZCO-SEGOVIA, A. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **24**: 69-87.
- WIENS, D. 1984. Ovule survivorship, brood size, life history, breeding system and reproductive success in plants. *Oecologia* **64**: 47-53.
- WILKINSON, L. 1990. Systat. The system for statistics. Evanston, IL System, INC.