

ELCIDA DE LIMA ARAÚJO

**ASPECTOS DA DINÂMICA POPULACIONAL DE DUAS ESPÉCIES EM
FLORESTA TROPICAL SECA (CAATINGA), NORDESTE DO BRASIL**

**UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
Campinas , 1998**

Ar15a

34249/BC



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA
SUBCOMISSÃO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

ASPECTOS DA DINÂMICA POPULACIONAL DE DUAS ESPÉCIES EM
FLORESTA TROPICAL SECA (CAATINGA), NORDESTE DO BRASIL

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato(a)
Elcida de Lima Araújo
e aprovada pela Comissão Julgadora.

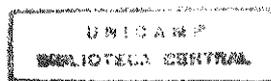
16/02/98 Fernando R. Martins

Elcida de Lima Araújo

Tese apresentada ao Instituto de
Biologia da Universidade Estadual de
Campinas, como parte dos requisitos
para obtenção do Título de Doutor em
Ciências (Biologia Vegetal)

Orientador(es): Prof. Dr. Fernando Roberto Martins
Prof. Dr. Flavio Antonio Mães Santos

Campinas
1998



9813491

UNIDADE	BC
N.º CHAMADA:	1/01/1998
V.º	158
T.º	34249
PROC.	395/98
C	<input type="checkbox"/>
D	<input checked="" type="checkbox"/>
PREÇO	R\$ 11,00
DATA	16/06/98
N.º CPD	

CM-00112649-9

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

Araújo, Elcida de Lima

Ar15a Aspectos da dinâmica populacional em floresta tropical seca
(Caatinga), nordeste do Brasil / Elcida de Lima Araújo. --
Campinas, SP: [s.n.], 1998.
95f.: ilus.

Orientador: Fernando Roberto Martins

Co-orientador: Flavio Antonio Maes Santos

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

1.Caatinga - População. 2.Crescimento(Plantas). 3.Dinâmica.
4.Ontogenia. I.Martins, Fernando Roberto. II.Santos, Flavio Antonio
Maes. III.Universidade Estadual de Campinas.Instituto de Biologia.
IV.Título.

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA
SUBCOMISSÃO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

ASPECTOS DA DINÂMICA POPULACIONAL DE DUAS ESPÉCIES EM
FLORESTA TROPICAL SECA (CAATINGA), NORDESTE DO BRASIL

Elcida de Lima Araújo

Banca Examinadora:

Dr. Fernando Roberto Martins (orientador)

Fernando R. Martins

Dr. César Serra Bonifácio Costa

César Serra Bonifácio Costa

Dr. John Duvall Hay

John Duvall Hay

Dr. Paulo Yoshio. Kageyama

Paulo Yoshio Kageyama

Dr. Dalva Maria da Silva Matos

Dalva Maria da Silva Matos

Suplentes:

Dr. George John Shepherd

Dra. Kikyo Yamamoto

À Drusila e Davi

Pela paciência, confiança e grande amor para suportar mais de 3.000 quilômetros de distância de sua mãe durante 4 longos anos, sendo vocês apenas duas crianças.

À minha família

Por todo apoio e amor que foi extensivo aos meus filhos.

Agradecimentos

À Deus por estar presente em cada minuto de minha vida, instruindo-me no caminho que devo seguir e dando-me forças para o percorrê-lo.

À minha família e aos meus filhos Drusila e Davi por terem compreendido e permitido minha ausência em suas vidas durante o desenvolvimento deste trabalho, não foi fácil. Eu os amo muito.

Aos Profs. Dr. Fernando Roberto Martins e Dr. Flavio Antonio Mães dos Santos pela dedicação, presença, orientação, extrema paciência, apoio e ensino constante indispensáveis para elaboração deste trabalho, não posso separá-los pois foram igualmente importantes na minha formação.

À Estação Experimental da Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária pelo apoio logístico fornecido para o desenvolvimento do estudo.

À todos os pesquisadores e funcionários da Estação Experimental de Pesquisa de Caruaru, pelo apoio durante todo o desenvolvimento prático da pesquisa: Nilson, Cristina, Luís, Jair, Miguel, Ivan, Cynthia, especialmente ao Sr. Sebastião pela presença constante nos trabalhos de campo, Myrian, Zé Ramos, Lúcia, Marluce, Marly, D. Maria, e a todos os motoristas, vigias, e as demais pessoas mesmo que eu tenha esquecido o nome.

Ao prof. Steve Bullock pelas sugestões dadas ao projeto durante o Congresso Latino Americano de Botânica e às críticas e sugestões dos profs Dr. Dr. César S.B. Costa, Dra. Dalva M.S. Matos, Dr. John Hay, Dr. Paulo Kageyama e Dr. Steve Bullock.

Ao Dr. Grady Linder Webster e ao herbário PEUFR da Universidade Federal Rural de Pernambuco pela identificação do material botânico.

Ao Prof. Dr. Flavio Antonio Mães dos Santos pelo programa ANCOVA necessário a análise estatística dos dados.

Ao Instituto Nacional de Meteorologia - INMET/3^o Distrito pelo fornecimentos dos dados climáticos.

À Universidade Estadual de Campinas/programa de doutoramento em Biologia Vegetal pela oportunidade de aprendizagem.

À todos os profs. e funcionários da Unicamp pelo ensino, companherismo e auxílio nas distintas etapas do desenvolvimento deste trabalho.

Aos colegas de curso da Biologia Vegetal: Tchesca, Luciana Alves, Luciana Passos, Tereza (Tetê), Ângela, Ingrid, Janete, Alan, Vidal, Dionete, Andréa (Biagio), Andréa, Cibele, Ary, Paola, Tereza Gonbroni, Rodrigo, Eduardo, Cida, Adriana, Lucilene, Fernando, Meyre, Veridiana, Carin, Kasue, Samuel. Na verdade essa lista não deve estar completa, com certeza devo ter esquecido nome de pessoas valiosas, mais a todos meu muito obrigado.

À Universidade Federal Rural de Pernambuco pelo investimento em minha formação profissional.,

À todos os colegas da Universidade Federal Rural de Pernambuco e da Universidade Federal de Pernambuco pelo apoio e auxílio fornecido.

À Dra. Eliana Martins e Dr. Fernando Martins, D. Isolete Fortini e Sr. Luís Fortini pela hospitalidade em sua residência quando necessário.

Ao programa de recursos humanos em áreas estratégicas/CNPq e a CAPES pelo apoio financeiro.

Finalmente, a todos que de forma direta ou indireta contribuíram com a realização desta pesquisa, carinhosamente meu muito obrigado.

SUMÁRIO

	Página
APRESENTAÇÃO	7-9
Referências Bibliográficas	10
CAPÍTULO I	
Estacionalidade climática e dinâmica populacional de duas espécies perenes em floresta tropical seca, Pernambuco, nordeste do Brasil	
Resumo	12
Introdução.....	12-14
Material e Métodos.....	14-19
Resultados	19-23
Discussão	23-28
Agradecimentos.....	28
Referência bibliográfica	28-32
Figuras.....	33-37
Tabelas	38
CAPÍTULO II	
Ontogenia e alometria em espécies lenhosas de floresta tropical seca, Pernambuco, nordeste do Brasil	
Resumo.....	40
Introdução.....	40-42
Material e Métodos.....	42-46
Resultados.....	46-50
Discussão.....	51-56
Agradecimentos.....	57
Referência bibliográfica	57-60
Figuras.....	61-65
Tabelas.....	66-67
CAPÍTULO III	
Estádios ontogenéticos e variação no crescimento anual do caule de duas espécies lenhosas em floresta tropical seca, Pernambuco, nordeste do Brasil	
Resumo.....	69
Introdução.....	69-72
Material e Métodos	72-75
Resultados.....	75-77
Discussão.....	78-81
Agradecimentos.....	82
Referência bibliográfica.....	82-84
Figuras	85-89
CONSIDERAÇÕES FINAIS	90-93
Referências Bibliográficas	94-95

APRESENTAÇÃO

A terceira maior formação vegetal dos trópicos em área, de acordo com Sabogal (1992), é representada por florestas secas. Na região nordeste do Brasil, a maior formação vegetacional seca é a caatinga. A caatinga é representada por vários tipos fisinômicos. No estado de Pernambuco, em função do total de pluviosidade regional, a caatinga é classificada como de agreste (pluviosidade média anual em torno 600 mm) e caatinga de sertão (pluviosidade média anual em torno de 500 mm). A flora local é diversificada, mas a caatinga tem uma menor riqueza de espécies que outras formações não secas (Andrade-Lima 1960, 1981; Sampaio 1995).

Diversidade de espécies e abundância de populações é um tema pesquisado com certa freqüência em florestas úmidas. Apesar de haver muitas questões a serem respondidas, Clark 1994 apresentou que as seguintes conclusões poderiam ser generalizadas em florestas úmidas: 1) numa comunidade, o número de espécies raras é maior que o de espécies abundantes; 2) há uma influência da sazonalidade climática no crescimento, sobrevivência e reprodução; 3) a abundância e o crescimento de algumas espécies estão relacionados com a natureza do solo, topografia e fase de desenvolvimento (natural ou induzida) da floresta; 4) o crescimento e a reprodução são mais lentos na sombra; 5) a taxa de mortalidade das populações pode ser influenciada pelo tamanho das plantas, tendendo a ser maior nos menores tamanhos e podendo diferir entre os grupos ecológicos e 6) a taxa de crescimento varia devido a diferenças individuais, ao longo do tempo e entre distintas classes de tamanho, podendo ainda diferir entre plantas de uma mesma espécie que ocorram em diferentes estádios sucessionais de uma floresta.

Em florestas secas do tipo caatinga, a maioria dos levantamentos florísticos e fitossociológicos tem consistentemente mostrado a ocorrência de baixa equabilidade entre as populações simpátricas (Araújo 1990; Sampaio

1995), como ocorre em florestas úmidas (Clark 1994), mas até o momento, não havia sido desenvolvido nenhum estudo sobre os fatores atuantes na dinâmica populacional de espécies arbóreas e suas implicações nas relações de abundâncias das populações.

A característica ambiental mais marcante no domínio das caatingas é a estacionalidade hídrica (apenas 4 a 6 meses de chuvas por ano). Em florestas úmidas, os estudos têm mostrado que a variação temporal e espacial de recursos pode levar a uma diferenciação de nichos das espécies vegetais no interior das florestas e influenciar no crescimento e na sobrevivência de seus indivíduos (Cook 1980; Lang & Knight 1983; Lieberman & Lieberman 1987; Weldden et al. 1991; Clark et al. 1993; Condit et al. 1995; Danciguer 1996; Martini 1996). Não é possível, numa série temporal curta, avaliar todos os fatores interatuantes na dinâmica das populações vegetais. Assim, neste estudo, inicialmente nos propomos a avaliar o papel do clima regional na dinâmica de populações arbóreas perenes, de elevada densidade e ampla distribuição na caatinga e tentar identificar características, apresentadas pelos indivíduos durante a ontogenia, que sejam importantes e que possibilitem a manutenção das abundâncias das populações nestes ambientes de tão forte restrição hídrica.

O trabalho está dividido em três capítulos. O primeiro, analisa e compara o efeito da heterogeneidade temporal na dinâmica das populações sem considerar a ontogenia individual. O segundo, identifica os estádios nas populações e avalia se mudanças na ontogenia corresponderiam as diferenças de tamanho e forma do caule das plantas, o terceiro, avalia o efeito da sazonalidade climática no crescimento dos indivíduos nos diferentes estádios e verifica se existe algum padrão na destinação de recursos entre o crescimento em altura e em diâmetro das plantas nos diferentes estádios do desenvolvimento. A heterogeneidade espacial pode ter forte influência no crescimento e sobrevivência dos indivíduos, mas este estudo não avalia este efeito, tendo sido tomado o cuidado de estabelecer a área experimental num trecho plano, onde a fisionomia da vegetação fosse bastante homogênea para minimizar a possibilidade da influência da

heterogeneidade espacial. As questões que nos propomos a responder em cada capítulo são: Capítulo I, 1) o que ocorre com o tamanho das populações nos meses?; 2) as taxas de natalidade e mortalidade das populações diferem entre as estações? e 3) populações co-ocorrentes respondem da mesma forma à estacionalidade?; Capítulo II, 1) quais são e como são caracterizados os estádios ontogenéticos de cada população? 2) mudanças macromorfológicas externas correspondem a mudanças no tamanho do caule? 3) relações alométricas entre comprimento e diâmetro do caule são constantes entre os estádios? e Capítulo III, 1) como ocorre o crescimento em altura e em diâmetro nos diferentes estádios ontogenéticos? 2) o crescimento foi constante durante o ano e entre os estádios? 3) o crescimento em altura é limitado pelo crescimento em diâmetro? 4) o crescimento em altura e em diâmetro é limitado pelo tamanho inicial do indivíduo? 5) O crescimento difere entre espécies?

Referências Bibliográficas

- ANDRADE -LIMA, D. 1960. Estudos fitogeográficos de Pernambuco. pp. 30-41. In IPA (eds). *Arquivos do Instituto de Pesquisas Agronômicas*. Recife-PE.
- ANDRADE -LIMA, D. 1981. The caatingas dominium. *Revista Brasileira de Botânica* 4: 149-153.
- ARAÚJO, E. L. 1990. Composição florística e estrutura da vegetação em três áreas de caatinga de Pernambuco. Dissertação de Mestrado em Botânica. Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife. 191pp.
- CLARK, D. 1994. Plant demography. pp. 90-105 In . McDade, L. A.; Bawa, K. S.; Hespenheide, H. A. and Hartsohorn, G. S. (eds). *La Selva Ecology and Natural History of Neotropical Rain Forest*. The University of Chicago Press, Chicago.
- CLARK, D. B.; CLARK, D. A. & RICH, P. M. 1993. Comparative analysis of microhabitat utilization by saplings of nine tree species in neotropical rain forest. *Biotropica* 25: 397-407.
- CONDIT, R.; HUBBELL, S. P. & FOSTER, R. B. 1995. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs* 65: 419-439.
- COOK, R. E. 1980. Germination and size-dependent mortality in *Viola blanda*. *Oecologia* 47: 115-117.
- DANCIGUER L. 1996. *Aspectos da regeneração de duas espécies arbóreas em um fragmento florestal do sudeste brasileiro*. Tese de Mestrado em Biologia Vegetal. 67p. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- LANG, G. E. & KNIGHT, D. H. 1983 Tree growth, mortality, recruitment, and canopy gap formation during a 10-year period in a tropical moist forest. *Ecology* 64: 1075-1080.
- LIEBERMAN, D. & LIEBERMAN, M. 1987. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). *Journal of Tropical Ecology* 3: 347-358.

- MARTINI, A. M. Z. 1996. *Estrutura e Dinâmica populacional de três espécies arbóreas tropicais*. Tese de Mestrado em Biologia Vegetal. 97p. Universidade Estadual de Campinas, Campinas-SP.
- SABOGAL, C. 1992. Regeneration of tropical dry forests in Central America, with examples from Nicaragua. *Journal of Vegetation Science* 3:407-416.
- SAMPAIO, E. V. S. 1995. Overview of the Brazilian caatinga. pp. 35-58 In Bullock, S, Mooney, H. A. & Medina, E. (eds). *Seasonally dry Tropical Forests*. Cambridge University Press, New York.
- WELDDEN, C. W.; HEWETT, S. W.; HUBBELL, S. P. & FOSTER, R. B. 1991. Sapling, growth, and recruitment relationship to canopy height in a neotropical forest. *Ecology* 72: 35-50.

CAPÍTULO I

Estacionalidade climática e dinâmica populacional de duas espécies perenes em floresta tropical seca, Pernambuco, nordeste do Brasil*

Estacionalidade climática e dinâmica populacional

PALAVRAS-CHAVE: Caatinga, *Caesalpinia pyramidalis*, *Croton sonderianus*, dinâmica populacional, estacionalidade climática, floresta tropical seca

Elcida de Lima Araújo¹

Fernando Roberto Martins²

Flavio Antonio Maës Santos²

1 Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco. Rua Dom Manoel de Medeiros s/n, Dois Irmãos 50171-900. Recife, PE, Brasil.

2 Departamento de Botânica, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Caixa Postal 6109, Barão Geraldo 13081-970 Campinas, SP, Brasil.

Correspondência para: Elcida de Lima Araújo, Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco. Rua Dom Manoel de Medeiros, s/n, Dois Irmãos 50171-900. Recife, PE, Brasil.

* Este trabalho segue as normas da revista Journal of Tropical Ecology

RESUMO. A estacionalidade pluvial e a dinâmica populacional de *Croton sonderianus* e de *Caesalpinia pyramidalis* foram investigadas em floresta tropical seca de caatinga, em Caruaru, PE (8°14' S, 35°55' W, 537m). O recrutamento e o incremento foram marcadamente estacional, mas não houve um padrão claro do efeito da estacionalidade sob as taxas de mortalidade das populações. As populações cresceram na estação chuvosa e foram estáveis na estação seca. A intensidade da influência da estacionalidade depende das espécies. Na estação chuvosa, a natalidade foi semelhante entre as populações, ou maior em *Caesalpinia*. Na seca, a mortalidade e a natalidade foram maiores em *Caesalpinia*. Ambas têm bancos de sementes transitórios, *Caesalpinia* tem sementes quiescentes e *Croton*, sementes dormentes. Sementes de *Caesalpinia* liberadas no final da estação chuvosa precedente germinam no início da estação chuvosa seguinte e, depois, germinam sementes do evento reprodutivo atual. Caso ocorra chuva esporádica na estação seca, os nascimentos continuam, mas a mortalidade poderá ser alta. As sementes de *Croton* germinam predominantemente apenas no início da estação chuvosa seguinte, implicando em um maior tempo para o estabelecimento do indivíduo, mas ocorrência de veranico na estação chuvosa causa alta mortalidade. A manutenção da população de *Croton* em anos secos baseia-se em plântulas, e a propagação vegetativa aumenta rapidamente a população em anos úmidos. A estacionalidade climática não alterou as relações de abundância entre as populações.

INTRODUÇÃO

Em florestas secas, os padrões temporais de atividades biológicas das plantas, tais como reprodução e crescimento, e a distribuição geográfica de algumas espécies estão sincronizados com a disponibilidade de água durante certo tempo do ano (Murphy & Lugo 1986). Espécies de florestas secas apresentam características morfológicas, anatômicas, fisiológicas, crescimento e reprodução fortemente influenciados pela disponibilidade hídrica local (Bullock 1995, Holbrook *et al.* 1995). A influência das variações de elementos climáticos na diversidade florística local e regional, nas formas de crescimento, na fenodinâmica, no recrutamento e em fatores que determinam mortalidade, como predação, ataque de

patógenos e competição, é melhor conhecida em florestas tropicais úmidas (Blain & Kellman 1991, Clark 1994, Condit *et al.* 1992, 1995, 1996, Cook 1979, Nykvist 1996, Ramírez & Arroyo 1987, Woods 1986).

Florestas secas representam a terceira maior formação dos trópicos em área (Sabogal 1992) e no Brasil, ocupam grandes extensões. Na Região Nordeste do país, a maior formação vegetacional xerófila é a caatinga, na qual, até hoje, nenhuma pesquisa sobre dinâmica de populações vegetais foi desenvolvida (Sampaio 1995). A caatinga apresenta menor diversidade de espécies que a de outras formações florestais menos secas, porém a composição florística varia entre os distintos tipos fisionômicos. Em geral, nas diferentes comunidades de caatinga ocorre maior proporção de espécies de baixa densidade em relação às espécies mais abundantes (Araújo 1990, Sampaio 1995), de forma semelhante a que já foi constatada em florestas tropicais úmidas (Clark 1994). A vegetação da caatinga está sujeita a uma forte estacionalidade climática. Anualmente, ocorre uma estação chuvosa variável, caracterizada por chuvas erráticas, distribuídas irregularmente, e uma estação seca de aproximadamente 7 meses. A maioria das populações de plantas torna-se decídua durante a estação seca e repõe as folhas logo após o início das primeiras chuvas, apresentando uma forma de crescimento intermitente e, às vezes, ausência de episódio reprodutivo entre anos (Alvin 1965, Machado *et al.* 1997, Sampaio 1995).

Admitindo que a água seja um fator ecológico dominante, como discutido por Murphy & Lugo (1986), poderíamos esperar que, a estacionalidade climática exerceria uma influência determinante nas taxas vitais de recrutamento e mortalidade, regulando a dinâmica de populações de plantas co-ocorrentes em comunidades de caatinga. Se a disponibilidade de água for um fator determinante das taxas de natalidade e mortalidade, espera-se que estas sejam distintas entre as estações chuvosa e seca, devendo a natalidade ser maior na estação chuvosa e a mortalidade ser maior na estação seca. O balanço entre estas taxas deverá

possibilitar aumento populacional no período chuvoso e redução populacional no período seco.

Este estudo objetiva avaliar o efeito da estacionalidade climática na dinâmica de populações de florestas secas, respondendo às seguintes questões: 1) o que ocorre com o tamanho das populações nos meses?; 2) as taxas de natalidade e mortalidade das populações diferem entre as estações? e 3) populações co-ocorrentes respondem da mesma forma à estacionalidade?.

MATERIAL E MÉTODOS

Localização e caracterização da área de estudo

O estudo foi conduzido na Estação Experimental da Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária (8°14' S e 35°55' W, 537 m de altitude), no município de Caruaru, estado de Pernambuco. A área do estudo apresenta solo Podzólico Amarelo eutrófico, pertencente ao núcleo nordestino do Escudo Brasileiro, especificamente à Província Estrutural da Borborema. É drenada pelo Riacho Olaria, afluente do Rio Ipojuca (Alcoforado-Filho 1993, Almeida *et al.* 1977). O clima é estacional com precipitação média anual de 710 mm. A estação chuvosa, em média concentra-se de fevereiro a agosto, ficando os demais meses praticamente sem chuva. Em 27 anos, fevereiro foi um mês chuvoso em apenas 11 anos (Figura 1A). O climatograma de Walter & Lieth (Walter 1971) mostra que pode ocorrer variações entre anos, ocorrendo eventos secos após o início das primeiras chuvas. No período do estudo, a estação seca estendeu-se de setembro a fevereiro e a estação chuvosa estendeu-se de março a agosto. Em 1995, as chuvas foram erráticas e março foi um mês seco (Figura 1B), porém não houve caducifolia entre março a agosto de 1995 e entre março a agosto de 1996, períodos correspondentes a estação chuvosa da região (Figura 1A). A caducifolia foi total

entre setembro de 1995 e fevereiro de 1996 (Figura 1B). A temperatura mínima, máxima e média anual compensada entre 1994 a 1996 foram de 20,0°C; 25,7°C e 22,7°C, respectivamente. A vegetação da área estudada é classificada como Floresta Tropical Seca (Tosi & Vélez-Rodríguez 1983). Trata-se de caatinga de agreste com fisionomia arbórea e predominância florística das famílias Leguminosae e Euphorbiaceae (Alcoforado-Filho 1993). Durante as estações chuvosas observamos que a vegetação da área do estudo apresentou uma maior diversidade de espécies ocorrendo plantas perenes e anuais, presença de um estrato herbáceo diversificado, cipós herbáceos e projeção de sombras sobre o chão. Na estação seca, observamos apenas a presença de cactáceas e indivíduos sem folhas de espécies perenes, não havendo projeção de sombra sobre o chão (Figura 2B)

Caracterização das espécies

O estudo foi realizado com *Caesalpinia pyramidalis* Tul. (Caesalpinaceae) e *Croton sonderianus* Muell.Arg. (Euphorbiaceae), espécies de ampla distribuição e elevada densidade em áreas de caatinga (Araújo 1990, Araújo *et al.* 1995b, Sampaio 1995). As espécies *Caesalpinia pyramidalis* e *Croton sonderianus*, daqui em diante, serão referidas apenas por seus respectivos nomes genéricos. Na área do estudo, *Caesalpinia* e *Croton* co-ocorrem com outras espécies, mas apresentam maior densidade relativa (Alcoforado-Filho 1993). As duas espécies são perenes, iteropáricas e utilizadas localmente como produtoras de lenha e carvão, sendo também exploradas pelo valor apícola (Pereira *et al.* 1987, Sales & Araújo-Lima 1989).

Caesalpinia, vulgarmente conhecida como catingueira, tem hábito arbóreo, podendo atingir cerca de 8 m de altura e 27 cm de diâmetro no nível do solo (Alcoforado-Filho, 1993; Araújo *et al.* 1995b). Apresenta dispersão barocórica e sementes de tamanhos variados (Araújo *et al.* 1995a, Machado *et al.* 1997). *Croton*,

vulgarmente conhecido como marmeleiro, tem hábito arbustivo, podendo atingir cerca de 4 m de altura e diâmetro de até 15 cm no nível do solo. Apresenta autocoria explosiva como dispersão primária e mirmecocoria como dispersão secundária e tem sementes polimórficas quanto à forma, tamanho e cor (Alcoforado-Filho 1993, Araújo *et al.* 1995a, Machado *et al.* 1997, Sampaio 1995). É também explorado por apresentar vários diterpenos, óleos essenciais, componentes químicos com atividade antibiótica e outras propriedades medicinais, (Craveiro & Silveira 1982, Craveiro *et al.* 1981).

Foram realizados experimentos em campo, em laboratório e em casa de vegetação que mostraram que as duas espécies formam banco de sementes transitórios (Hutchings 1986), mas *Caesalpinia* tem sementes quiescentes e *Croton* tem sementes dormentes, germinando no início das chuvas do ano posterior a sua liberação. Foram realizados experimentos com o sistema de reprodução das espécies que mostraram que *Caesalpinia* se reproduz apenas sexualmente e *Croton* se reproduz tanto sexualmente quanto assexualmente por propagação vegetativa (Figura 2C) e por agamósperma, produzindo sementes viáveis. A liberação de sementes em *Croton* durante os anos do estudo ocorreu concentrada em meados da estação chuvosa e, em *Caesalpinia*, ocorreu a partir de meados da estação chuvosa, indo até o início da estação seca (dados não publicados).

Amostragem e análises

Num trecho plano da vegetação com fisionomia homogênea foi demarcada uma grade com 400 parcelas contígua de 5 m x 5 m. Destas, foram sorteadas 100 parcelas perfazendo uma área amostral de 2500 m². Nas parcelas todos os indivíduos de *Croton* e *Caesalpinia* foram identificados e marcados. Durante 15 meses foi acompanhado o número de indivíduos no interior das parcelas, registrando-se o aparecimento e morte de indivíduos das duas espécies.

Foi considerado como indivíduo todo eixo aéreo que não apresentasse ligação no nível do solo com qualquer outro eixo aéreo. Os indivíduos foram classificados em três tipos: 1) plantas sem qualquer ligação subterrânea com uma outra planta; 2) plantas com ligação subterrânea a uma outra planta, mas apresentando um sistema radicular desenvolvido, com raiz principal bem definida, penetrando em camadas profundas do solo, consideradas plantas mães de indivíduos clonais e 3) plantas sem sistema radicular próprio, ligadas subterraneamente através de raízes gemíferas aos indivíduos da condição 2, consideradas clonais. Para avaliar a contribuição da propagação vegetativa no crescimento da população, os indivíduos foram agrupados em apenas dois grupos, os oriundos de sementes que foram chamados de plantas independentes (pi), considerando que apresentaram sistema radicular subterrâneo bem desenvolvido, implicando em plena autonomia trófica e os oriundos de propagação vegetativa que foram chamados de plantas dependentes (pd), considerando sua dependência trófica parcial, face à ausência de sistema subterrâneo desenvolvido (Figura 2C). A verificação da presença ou ausência de ligações subterrâneas foi feita através de escavações na base do sistema caulinar. As escavações foram feitas tomando-se o cuidado de não danificar o sistema radicular e recobrído-o imediatamente com o próprio solo removido, após a identificação das ligações subterrâneas. A profundidade das escavações variou entre 1 a 15 cm.

Após a primeira amostragem, todos os indivíduos que surgiram nas parcelas por germinação de sementes ou por propagação vegetativa foram também marcados e considerados ingressantes (B). Todos os indivíduos que desapareceram ou que secaram, desligando-se totalmente do solo ou permanecendo secos durante o período chuvoso seguinte à estação seca (considerados mortos em pé), foram considerados como mortos (D). Por não ser possível identificar durante a estação seca, apenas pelo aspecto morfológico externo da planta, o mês exato no qual ocorreu a morte do indivíduo considerado

morto em pé, o total de plantas que permaneceram secas em pé durante a estação chuvosa subsequente, foi distribuído entre os meses da estação seca precedente. Neste caso, admitiu-se que a mortalidade devesse ser mais intensa no final da estação seca, devido à redução crescente da reserva de água no solo durante o período de estiagem. Sendo assim, o total de indivíduos mortos em pé foi distribuído segundo um modelo exponencial, de forma que o maior número de mortos se concentrasse no final da estação seca.

A influência do regime climático na dinâmica das populações foi avaliada a partir do cálculo de taxas mensais, estacionais e anuais de incremento populacional (r), mortalidade (d) e natalidade (b).

Foi realizado um total de 15 observações mensais. O intervalo de tempo entre as observações mensais, variou de 18 a 49 dias. O tempo total de acompanhamento das populações neste estudo incluiu 3 estações: 1) de abril a agosto (estação chuvosa de 1995); 2) de setembro de 1995 a fevereiro de 1996 (estação seca) e 3) de setembro de 1995 a fevereiro de 1996 (estação chuvosa de 1996). Os tempos de acompanhamento nas estações 1, 2 e 3 foram de 143, 180 e 150 dias, respectivamente. A primeira amostragem iniciou-se em março de 1995 e só foi concluída em abril de 1995 (N_0). Os tempos utilizados no cálculo de taxas mensais foram padronizados através da razão entre o tempo decorrido entre observações subsequentes e o total de dias do mês de cada observação. Os tempos padronizados para expressar as taxas mensais foram de 0,600; 0,968; 0,900; 1,161; 0,833; 1,000; 1,133; 1,581; 0,419; 1,034; 0,839; 1,000; 1,193 e 0,767 meses, respectivamente. Para o cálculo das taxas anuais utilizou-se o tempo entre as observações de abril 1995 (N_0) a abril de 1996, correspondendo a 0,953 ano. O tempo utilizado para o cálculo das taxas estacionais foi obtido dividindo-se o tempo real de acompanhamento de cada estação pelo tempo máximo de duração da estação climática (180 dias). Para estes cálculos, foram considerados o número de

indivíduos no início de cada período (N_0) e o total de nascimentos (B) e/ou mortes (D) em cada período.

As taxas de incremento populacional (r), mortalidade (d), natalidade (b) das populações foram calculadas através de um modelo exponencial (Condit *et al.* 1996, Swaine & Lieberman 1987), pelas fórmulas:

$$(1) r = \ln((N_0+B-D)/N_0)/T;$$

$$(2) d = \ln((N_0 - D)/N_0)/T;$$

$$(3) b = \ln((N_0 + B)/N_0)/T;$$

(N_0 = número inicial de indivíduos; T = tempo decorrido entre cada observação; D = número de indivíduos mortos no intervalo de tempo; B = número de indivíduos nascidos no intervalo de tempo).

A avaliação da significância das taxas de incremento das populações e da contribuição da propagação vegetativa nas taxas de natalidade e mortalidade foram feitas usando-se um teste χ^2 com correção de Yates (Zar 1984). Diferenças nas taxas de natalidade entre as espécies e entre os meses e diferenças nas taxas de mortalidade entre espécies e entre estações foram analisadas por teste de heterogeneidade χ^2 (Zar 1984).

RESULTADOS

A população de *Caesalpinia* teve uma densidade cerca de três vezes menor que a população de *Croton*. A densidade de *Caesalpinia*, variou entre os meses, de 436 a 610 ind./2500 m² (média de 508,25 ± 57,49), enquanto a de *Croton* variou de 1469 a 1801 ind./2500 m² (média de 1576,70 ± 142,32). A população de *Croton* apresentou crescimento clonal por raízes subterrâneas. Entre os meses, a densidade do grupo de plantas independentes (pi) da população, variou de 1317 a 1551 ind./2500 m² (média de 1374,80 ± 74,03) e a de plantas dependentes (pd)

* valores após ± significa desvio padrão

variou de 136 a 324 ind./2500 m² (média de 201,81 ± 75,17). Entre os meses chuvosos (março-agosto), as populações ora aumentaram ora reduziram de tamanho, porém entre os meses secos (setembro-fevereiro), as populações ou se mantiveram ou apresentaram pequenas reduções no número de indivíduos, sendo mais evidente o aumento de densidade na 2^a estação chuvosa (Figura 3).

As variações mensais de densidades decorrem do balanço entre as taxas mensais de natalidade e mortalidade no tempo (Figura 4). O recrutamento de novos indivíduos nas populações foi marcadamente sazonal, sendo heterogêneo entre os meses, e maior nos meses pertencentes a estação chuvosa que nos meses da estação seca ($\chi^2 = 91,02$; gl = 14; p<0,01, Figura 4). Nas duas populações o nascimento de plântulas ocorreu antes que indivíduos reprodutivos produzissem flores e liberassem as sementes, mostrando que as duas populações formam banco de sementes. Durante a estação seca ocorreram nascimentos apenas no mês de setembro (primeiro mês da estação seca) (Figura 4).

O recrutamento nos meses também foi dependente das espécies ($\chi^2 = 91,02$; gl = 14; p<0,01, Figura 4). Em *Croton*, os nascimentos foram intensamente concentrados em poucos meses chuvosos, enquanto que em *Caesalpinia* distribuíram-se melhor entre os meses da estação chuvosa. As taxas de natalidade foram mais elevadas no ano de 1996 nas duas populações, mas nos meses chuvosos de 1995, *Caesalpinia* teve taxa de natalidade mais elevada que *Croton* (Figura 4, Tabela 1). Na estação seca (no mês de setembro), *Caesalpinia* também teve taxa de natalidade ($X^2 = 7,28$; gl = 1; p<0,01) superior a *Croton*. Em *Croton*, a propagação vegetativa contribuiu com 52 e 40 % da natalidade da população nas estações chuvosas (Tabela 1).

Em *Caesalpinia* e em *Croton*, um total de 12 indivíduos mortos em pé foi redistribuído entre os meses secos e somado ao conjunto de indivíduos mortos em cada mês. O número de indivíduos mortos redistribuídos correspondeu a 52,2 e 34,4 % do total de indivíduos mortos na estação seca, em *Caesalpinia* e em *Croton*,

respectivamente. Indivíduos mortos por desaparecimento, ou por terem sido desligados do solo, durante a estação seca, só ocorreram até o mês de dezembro. Nas duas populações, toda a mortalidade nos meses de janeiro e fevereiro (Figura 4) decorreu da redistribuição de mortos em pé, de acordo com o modelo adotado. Por isso, não foi possível avaliar se a influência da seca na taxa de mortalidade variou ou não entre os meses da estação seca. Mas, as taxas de mortalidade das espécies não foram equitativas nas estações e entre as estações acompanhadas ($\chi^2 = 10,32$; gl = 2; $p < 0,01$, Tabela 1). Esperava-se que, sob o efeito da estacionalidade hídrica, as taxas de mortalidade também diferissem entre as estações chuvosa e seca. Porém, a taxa de mortalidade na estação seca não foi mais elevada que a mortalidade na estação chuvosa. Entre estações, as taxas de mortalidade das espécies foram mais elevadas na estação chuvosa de 1996 ($\chi^2 = 10,32$; gl = 2; $p < 0,01$, Tabela 1).

O efeito da estacionalidade climática nas taxas de mortalidade não é igual entre as espécies. Nas estações (1995 e 1996) correspondentes a estação chuvosa regional, as taxas de mortalidade foram semelhantes entre as espécies. Mas, na estação seca, a taxa de mortalidade foi maior em *Caesalpinia* ($\chi^2 = 9,05$; gl = 1; $p < 0,01$). Em *Croton*, o grupo de pd contribuiu com cerca de 15 %, da taxa de mortalidade da população nas estações chuvosas e com 43 % da taxa de mortalidade da população na estação seca, mostrando uma taxa de mortalidade mais elevada em relação ao grupo pi ($\chi^2 = 31,65$; gl = 1; $p < 0,01$; Tabela 1). Assim, as populações responderam de formas distintas à ausência das chuvas.

As causas de mortalidade não foram identificadas. Porém, pelo menos 50 % dos indivíduos mortos nas estações chuvosas haviam desaparecido das parcelas e, na estação seca, a frequência de indivíduos mortos secos em pé foi mais elevada nas duas populações (Figura 5). O predomínio de desaparecimento de indivíduos nas estações chuvosas nas duas populações foi interpretado como indicativo de predação. Não conseguimos identificar qual foi o tipo do predador, apenas em

alguns casos observamos que a predação foi realizada por formigas saúvas (*Atta* spp), que chegavam a eliminar totalmente o indivíduo ou cortar uma grande quantidade de folhas dos indivíduos. Foram observadas marcas de mordidas nas placas de identificação fixadas no solo junto aos indivíduos que haviam desaparecido. Também não foi possível reconhecer, pelas marcas, qual o animal que as deixou. Em *Croton*, houve uma tendência acentuada de a mortalidade ser mais elevada nos meses de maior natalidade, durante as estações chuvosas. Em *Caesalpinia*, a mortalidade só superou a natalidade em apenas dois meses chuvosos (Figura 6).

A influência da estacionalidade climática foi semelhante no incremento populações. O incremento nas populações ocorreu apenas nas estações chuvosas, portanto é delimitado no tempo, ocorrendo com periodicidade circunual. As duas populações permaneceram estáveis na estação seca, apesar da forte restrição hídrica. Contudo, a intensidade da influência da estacionalidade não foi a mesma entre as espécies. O incremento populacional em *Croton* e em *Caesalpinia* foi mais elevado na estação chuvosa de 1996, mas *Caesalpinia* teve incremento populacional significativo tanto nas estações chuvosa de 1995 quanto na estação chuvosa de 1996, enquanto *Croton* teve incremento significativo apenas na estação chuvosa de 1996. O tamanho da população de *Croton* na estação chuvosa de 1995 foi mantido pelo crescimento clonal (Tabela 1). Assim, estacionalidade climática da caatinga tem uma maior influência nas taxas de natalidade e incremento que nas taxas de mortalidade das populações, mas a intensidade da influência difere entre em espécies.

As populações apresentaram incremento anual (r) significativo, com taxas de 20,9 % em *Croton* ($N_0 = 1476$; $B = 500$; $D = 175$; $gl = 1$; $\chi^2 = 71,34$; $p < 0,01$) e de 33,1 % em *Caesalpinia* ($N_0 = 436$; $B = 212$; $D = 50$; $gl = 1$; $\chi^2 = 59,82$; $p < 0,01$). Na população de *Croton*, a taxa de incremento (88,7 %) do grupo de plantas dependentes ($N_0 = 136$; $B = 207$; $D = 26$) foi mais elevada ($\chi^2 = 150,45$; $gl = 1$;

$p < 0,01$) que a taxa de incremento (10,7%) das plantas independentes ($N_0 = 1340$; $B = 293$; $D = 149$). Disso resultou que a contribuição relativa da propagação vegetativa na taxa de incremento anual da população de *Croton* foi de 55,7 %. *Caesalpinia*, mesmo não se propagando vegetativamente, teve uma taxa de incremento populacional maior ($\chi^2 = 6,03$; $gl = 1$; $p = 0,01$) que a de *Croton*, devido à maior taxa anual de natalidade ($\chi^2 = 19,26$; $gl = 1$; $p < 0,01$). A taxa anual de natalidade em *Croton* foi de 30,2 % e em *Caesalpinia* foi de 41,6 %. As populações apresentaram semelhanças entre as taxas anuais de mortalidade (12,8 % em *Caesalpinia* e 13,2 % em *Croton*). Apesar do aumento populacional anual diferenciado, a proporção entre o tamanho numérico das duas populações (cerca de 1:3) foi praticamente mantida durante todo o estudo (Figura 3).

DISCUSSÃO

As populações apresentaram dinâmicas diferenciadas entre as estações chuvosa e seca. Em florestas tropicais úmidas, as estações secas têm um forte impacto sobre a composição e estrutura das comunidades. Nas florestas tropicais úmidas, a estação seca, apesar de não ter efeito igual sobre todas as populações, induz altas taxas de mortalidade, abrindo clareiras, favorecendo a uma diferenciação de nichos, influenciando a abundância das populações e a diversidade de espécies (Condit 1995, Condit *et al.* 1992, 1995, 1996). O efeito da seca pode ainda aumentar a possibilidade de ocorrência de fogo, que incrementa ainda mais as taxas de mortalidade, alterando a biomassa e a diversidade de formas de vida, em florestas tropicais úmidas (Nykvist 1996, Woods 1986). Esperávamos que a estação seca tivesse uma influência negativa no tamanho e na dinâmica de populações lenhosas da caatinga, porém constatamos que durante a estação seca, as espécies perenes mantêm populações estáveis, possivelmente

por possuírem mecanismos de ajuste que possibilite sua sobrevivência diante de estresse hídrico.

Concordamos com Murphy & Lugo (1996), que consideraram a estacionalidade das chuvas como um fator ecológico dominante em florestas tropicais secas. Na caatinga, é a estação chuvosa e não a estação seca que gera maior impacto sobre o tamanho e dinâmica das populações, ao contrário do que é registrado para as florestas tropicais úmidas. É na estação chuvosa que ocorrem maiores variações no tamanho e na dinâmica das populações.

A influência da estacionalidade climática nas taxas de mortalidade difere entre as espécies, indicando que a mortalidade é determinada por outros fatores além de presença ou ausência de chuvas, mas tanto as taxas de natalidade quanto as taxas de mortalidade são mais elevadas no período chuvoso, mostrando que a estação chuvosa tem forte influência na dinâmica das populações na caatinga. Assim, o regime climático na caatinga possibilita a ocorrência de um padrão na dinâmica das populações. As populações crescem na chuva e sofrem suaves reduções na estação seca, mas a intensidade da influência de cada estação climática na dinâmica populacional depende das características biológicas específicas.

Em *Croton* e em *Caesalpinia*, a concentração de nascimentos nos primeiros meses chuvosos, antes da liberação das sementes, mostra que as sementes que germinam no início das chuvas são de eventos reprodutivos passados, indicando que as duas espécies formam banco de sementes transitórios (Hutchings 1986). A melhor distribuição dos nascimentos em *Caesalpinia* indica que sementes produzidas e liberadas na estação chuvosa germinem enquanto houver disponibilidade de água no solo, já que as sementes de *Caesalpinia* são quiescentes. Sementes de *Caesalpinia* liberadas no início da seca, que não encontram condições hídricas para germinar, permanecem no banco solo, sendo recrutadas no início da próxima estação chuvosa. Assim, em *Caesalpinia* a

germinação de sementes ocorre a partir de eventos reprodutivos passados e presentes.

Sementes de *Croton* liberadas na estação chuvosa de um ano, permanecem no banco do solo porque as sementes de *Croton* são dormentes, e germinam com a chegada das chuvas do ano seguinte, ocasionando altas taxas de natalidade naqueles meses, como ocorreu na estação chuvosa de 1996. Assim, a natalidade em *Croton* só ocorre após um ano. A germinação de sementes concentrada no início da chuva possibilita que as plântulas tenham uma maior chance de sobrevivência durante a estação seca subsequente, tendo mais tempo de crescer e desenvolver um sistema radicular que lhes possibilite maior capacidade de obtenção de água na estação seca. Caso ocorra um veranico após o início das chuvas, a mortalidade deverá ser alta. Anos em que as chuvas são erráticas, como ocorreu na estação chuvosa de 1995, a população de *Croton* se mantém através da propagação vegetativa, que também é uma importante estratégia nas estações chuvosas normais, favorecendo a um rápido aumento da população, principalmente se houver prolongamento das chuvas na estação chuvosa, ou uma seqüência de anos úmidos.

A ausência de dormência nas sementes de *Caesalpinia* permite que novas plântulas sejam recrutadas, na estação chuvosa na qual são produzidas, após a ocorrência de veranico. Acreditamos que por isso, só *Caesalpinia* teve incremento populacional na estação chuvosa de 1995. As sementes de *Caesalpinia* germinadas no final da estação chuvosa terão menos tempo para crescer e mais chance de morrer na estação seca, mas, se as chuvas se prolongarem, poderão sobreviver. Assim, as diferenças entre as taxas específicas de natalidade, mortalidade e incremento nas distintas estações climáticas e as diferenças nas características biológicas de *Croton* e *Caesalpinia* como tempo de germinação em relação ao início das chuvas e distribuição de nascimentos nos meses chuvosos indica que *Croton* tem um modelo de dinâmica ajustado à estacionalidade das

chuvas, enquanto *Caesalpinia* seria mais tolerante à ocorrência de secas eventuais durante as estações chuvosas e ao prolongamento das chuvas durante as estações secas.

A germinação de sementes concentrada em uma época da estação chuvosa é considerado desvantajoso em relação ao modelo de germinação distribuída por toda a estação chuvosa, porque a ocorrência de um evento seco possibilitaria alta taxa de mortalidade na população (Cook 1980, Elberse & Breman 1990). Contudo, *Caesalpinia*, que apresentou nascimentos mais distribuídos entre os meses chuvosos, teve mortalidade maior que a de *Croton* na seca. Assim, os dois modelos de dinâmica (ajustado a estacionalidade das chuvas e tolerante a ocorrência de veranico) oferecem vantagens e desvantagens, mas possibilitam a ocorrência de populações abundantes. O recrutamento de plântulas no início da estação chuvosa pode favorecer ao estabelecimento do indivíduos, se estas inicialmente destinarem os recursos para o crescimento do sistema radicular (Aguiar *et al.* 1992, Condit *et al.* 1995, Cook 1979, Molyneux & Davies 1983, Osunkoya *et al.* 1993, Reichenberger & Pyke 1990). Sugerimos que o tempo de germinação em relação à duração da estação chuvosa tenha um importante papel na sobrevivência dos indivíduos e na dinâmica de populações de espécies perenes na caatinga. Após o recrutamento, o crescimento radicular deve ser maior que o caulinar, possibilitando uma chance individual maior para obtenção de água na estação seca. Um maior investimento em caule é mais vantajoso na estação chuvosa subsequente à estação na qual ocorreu germinação. Indicamos a necessidade de estudos que avaliem esta hipótese para uma melhor compreensão da dinâmica das populações.

Em condições desfavoráveis, a sobrevivência de plantas clonais seria favorecida em relação a não clonais (Hara *et al.* 1993, Wijesinghe & Handel 1994). Mas, em *Croton*, durante a seca, a taxa de mortalidade do grupo de plantas clonais foi maior que a do grupo de plantas independentes. Caraco & Kely (1991) propuseram que em estações desfavoráveis plantas mães de pequeno tamanho

possam abandonar o rameta filho e destinar recursos para seu próprio crescimento. Talvez esta situação tenha ocorrido na população de *Croton* durante a estação seca, mostrando uma influência negativa da seca no tamanho numérico dos rametas. Variações climáticas influenciaram a proporção entre plantas dependentes e independentes em *Croton*, aumentando o tamanho do grupo de plantas clonais na população.

A taxa de incremento anual em *Croton* (20,9%) foi menor que em *Caesalpinia* (33,1 %), mas a relação de abundância entre elas praticamente não foi alterada. Isto implica que, considerando apenas as populações densas com dinâmica semelhante à de *Croton* e *Caesalpinia*, a estacionalidade climática, numa curta série temporal, não aparenta ter um papel alterador das relações de abundância nas comunidades de caatinga. As taxas de incremento foram principalmente determinadas pelas taxas de natalidade, mas espécies da caatinga podem apresentar ausência de reprodução entre anos (Machado *et al.* 1997, Pereira *et al.* 1987). A irregularidade das chuvas de 1995 e diferenças nas taxas de incremento entre as espécies nas estações, indicam que a influência da estacionalidade na dinâmica das populações possa variar entre anos. Assim, ausência de reprodução entre anos e a possibilidade de diferenças no efeito da estacionalidade na dinâmica populacional de *Croton* e *Caesalpinia*, indicam que devam ocorrer flutuações no tamanho das populações entre anos. Mas, que em longos períodos de tempo, as densidades das populações devem oscilar em torno de uma média.

A variação interanual no recrutamento de plântulas é considerada um importante aspecto da seleção natural, principalmente nos casos de populações que formam banco de sementes. A importância seletiva de um determinado ano depende da fração de sementes recrutadas naquele ano e do padrão de idade específica das sementes recrutadas (Rees & Long 1993). *Croton* produz sementes viáveis por reprodução sexuada e por agamospemia. Não sabemos se existe uma

influência da sazonalidade climática no sistema de reprodução de *Croton*, mas acreditamos que a importância seletiva de um ano também dependa do tipo de semente que chega ao solo. Em florestas secas, sugerimos que a variação anual no recrutamento de plântulas também tenha um importante papel na organização das comunidades vegetais. Indicamos a necessidade de estudos que acompanhem uma série temporal maior, para avaliar os modelos de dinâmica de *Croton* e *Caesalpinia* e verificar a implicação de variações sazonais entre anos na dinâmica das populações e organização das comunidades de caatinga.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem aos Drs. C.S.B. Costa; D.M.S. Matos, P.Y. Kageyama, J.D. Hay e S.H. Bullock pelas críticas e sugestões ao manuscrito. À Estação Experimental de Pesquisa Agropecuária, em Caruaru, pelo apoio logístico dado ao projeto durante seu desenvolvimento. Ao Instituto Nacional de Meteorologia do 3º Distrito, por ter fornecido os dados de temperatura. Ao Programa de recursos humanos em áreas estratégicas/CNPq e à CAPES pelo apoio financeiro. Ao Dr. Grady Linder Webster e ao herbário PEUFR, pela identificação do material botânico.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGUIAR, M. R., SORIANO, A. & SALA, O. E. 1992. Competition and facilitation in the recruitment of seedlings in Patagonian steppe. *Functional Ecology* 6: 66-70.
- ALCOFORADO-FILHO, F. G. 1993. Composição florística e fitossociologia de uma área de caatinga arbórea no município de Caruaru, PE. Dissertação de Mestrado em Botânica. Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife. 241pp.

- ALMEIDA, F. F. M. de, HASUI, I, NEVES, B. B. de B., FUCK, R. A. 1977. Províncias estruturais brasileiras. Pp. 363-391 in Sociedade Brasileira de Geologia - Núcleo do Nordeste (eds). *Simpósio de Geologia do Nordeste*.
- ALVIN, P. 1965. Periodicidade do crescimento das árvores em climas tropicais. CEPLAC Centro de Pesquisas do Cacau. Itabuna - BA. 16pp.
- ARAÚJO, E. L. 1990. Composição florística e estrutura da vegetação em três áreas de caatinga de Pernambuco. Dissertação de Mestrado em Botânica. Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife. 191pp.
- ARAÚJO, E. L. , MARTINS, F. R., & SANTOS, F. A. M. 1995a. Análise morfométrica de sementes de *Caesalpinia pyramidalis* Tul. (Leguminosae) *Croton sonderianus* Muell. Arg. (Euphorbiaceae) e *Croton* sp (Euphorbiaceae) de áreas de caatinga de Pernambuco. pp. 12-13 in Sociedade Botânica do Brasil (eds). Resumos XLVI Congresso Nacional de Botânica. Ribeirão Preto, São Paulo.
- ARAÚJO, E. L., SAMPAIO, E. V. S. B. & RODAL, M. J. N. 1995b. Composição florística e fitossociologia de três áreas de caatinga de Pernambuco. *Revista Brasileira de Biologia* 55:596-607.
- BLAIN, D. & KELLMAN, M. 1991. The effect of water supply on tree seed germination and seedling survival in a tropical seasonal forest in Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 7:69-83.
- BULLOCK, S. 1995. Plant reproduction in neotropical dry forests. Pp. 277-303 in Bullock, S, Mooney, H. A. & Medina, E. (eds). *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press, New York.
- CARACO, T. & KELLY, C. 1991. On the adaptative value of physiological integration in clonal plants. *Ecology* 1:81-93.
- CLARK, D. 1994. Plant demography. Pp. 90-105 in McDade, L. A., Bawa, K. S., Hespenheide, H. A. and Hartsohorn, G. S. (eds). *La Selva Ecology and Natural History of Neotropical Rain Forest*. The University of Chicago Press, Chicago.

- CONDIT, R. 1995. Research in large, long-term tropical forest plots. *Trends in Ecology and Evolution* 10:18-22.
- CONDIT, R., HUBBELL, S., FOSTER, R. B. 1992. Short-term dynamics of a neotropical forest. *BioScience* 42:822-828.
- CONDIT, R. HUBBELL, S. P. & FOSTER, R. B. 1995. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs* 65:419-439.
- CONDIT, R., HUBBELL, S., FOSTER, R. B. 1996. Changes in tree species abundance in a neotropical forest: impact of climate change. *Journal of Tropical Ecology* 12:231-256.
- COOK, R. E. 1979. Patterns of juvenile mortality and recruitment in plants. Pp. 207-231 in Solbrig, O. T., Jain, S., Johnson, G. B. & Raven, P. H. (eds). *Topics in Plant Population Biology*. Columbia University Press. New York.
- COOK, R. E. 1980. Germination and size-dependent mortality in *Viola blanda*. *Oecologia* 47:115-117.
- CRAVEIRO, A. A. & SILVEIRA, E. R. 1982. Two cleistanthane type diterpenes from *Croton sonderianus*. *Phytochemistry* 21:2571-2574.
- CRAVEIRO, A. A., RODRIGUES, A. S., ANDRADE, S., MATOS, F. J. A., ALENCAR, J. W. & MACHADO, M. I. L. 1981. Volatile constituents of Brazilian Euphorbiaceae. Genus *Croton*. *Journal of Natural Products* 44:602-608.
- ELBERSE, W. Th. & BREMAN, H. 1990. Germination and establishment of Sahelian rangeland species. II. Effects of water availability. *Oecologia* 85:32-40.
- HARA, T, TOORN, J. V. D. & MOOK, J. M. 1993. Growth dynamics and size structure of shoots of *Phragmites australis*, a clonal plant. *Journal of ecology* 81:47-60.
- HUTCHINGS, M. 1986. The structure of plants populations. Pp. 97-136. in Crawley, M. (ed.) *Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford London Edinburgh.

- HOLBROOK, N. M., WHITBECK, J. L. & MOONEY, H. A. 1995. Drought responses of neotropical dry forest trees. Pp. 243-275 in Bullock, S, Mooney, H. A. & Medina, E. (eds.) *Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press, New York.
- MACHADO, I. C., BARROS, L. M., SAMPAIO, E. V. S. B. 1997. Phenology of caatinga species at Serra Talhada, PE, Northeastern Brazil. *Biotropica* 29:57-68.
- MOLYNEUX, D. E. & DAVIES, W. J. 1983. Rooting pattern and water relations of three pasture grasses growing in drying soil. *Oecologia* 58:220-224.
- MURPHY, P. G. & LUGO, A. E. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology Systematics*. 17:67-88.
- NYKVIST, N. 1996. Regrowth of secondary vegetation after the 'Borneo fire' of 1982-1983. *Journal of Tropical Ecology* 12:307-312.
- OSUNKOYA, O. O., ASH, J. E., GRAHAM, A. W. & HOPKINS, M. S. 1993. Growth of tree seedlings in tropical rain forests of North Queensland, Australia. *Journal of Tropical Ecology* 9:1-18.
- PEREIRA, R. M. A., FILHO, J. A. A., LIMA, R. V., PAULINO, F.D.G., LIMA, A. O. N. & ARAÚJO, Z. B. 1989. Estudos fenológicos de algumas espécies lenhosas e herbáceas da caatinga. *Ciência Agrônômica* 20:11-20.
- RAMÍREZ, N. & ARROYO, M. T. K. 1987. Variación espacial y temporal en la depredación de semillas de *Copaifera publiflora* Benth. (Leguminosae: Caesalpinaceae) en Venezuela. *Biotropica* 19:32-39.
- REES, M. & LONG, M. J. 1993. The analysis and interpretation of seedling recruitment curves. *American Naturalist* 141:234-262.
- REICHENBERGER, G. & PYKE, D. A. 1990. Impact of early root competition on fitness components of four semiarid species. *Oecologia* 85:159-166.
- SALES, M. F. & ARAÚJO-LIMA, M. J. 1989. Formas de uso da flora da caatinga pelo assentamento da microrregião de Soledade (PB). Pp. 165-184 in Anais da Sociedade Botânica do Brasil (eds). *VIII Reunião Nordestina de Botânica*. Recife-PE.

- SAMPAIO, E. V. S. 1995. Overview of the Brazilian caatinga. Pp. 35-58 in Bullock, S, Mooney, H. A. & Medina, E. (eds). *Seasonally dry Tropical Forests*. Cambridge University Press, New York.
- SWAINE, M. D. & LIEBERMAN, D. 1987. Note on the calculation of mortality rates. *Journal of Tropical Ecology* 3:ii-iii.
- TOSI, J. A. & VÉLEZ-RODRÍGUEZ, L. L. 1983. *Provisional ecological map of the republic of Brazil*. Institute of Tropical Forestry, San Juan (Puerto Rico).
- WALTER, H. 1971. *Ecological of tropical and subtropical vegetation*. Oliver and Boyd. Edinburgh. Great Britain. 539pp.
- WIJESINGHE, D. K. & HANDEL, S. N. 1994. Advantages of clonal growth in heterogeneous habitats: an experiment with *Potentilla simplex*. *Journal of Ecology* 82:495-502.
- WOODS, P. 1986. Effects of logging, drought, and fire on structure and composition of tropical forest in Sabah, Malaysia. *Biotropica* 21P:290-298.
- ZAR, J. H. 1984. *Biostatistical analysis*. (2nd edition). Prentice Hall, New Jersey, USA. 717 pp.

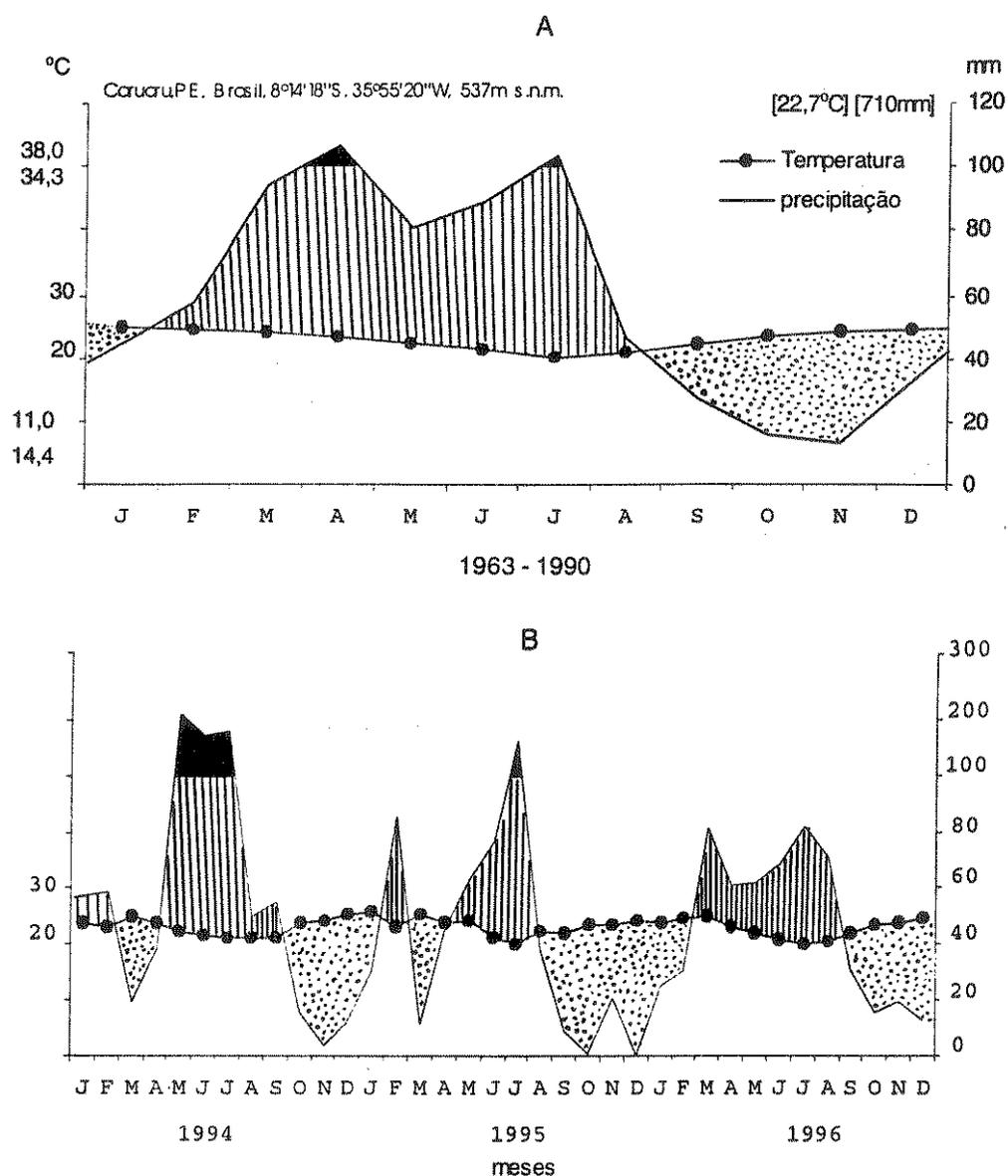


Figura 1. Climatograma de Walter & Lieth (Walter 1971) de área de floresta tropical seca de caatinga. Áreas escuras, listradas e pontilhadas correspondem a períodos perúmidos, úmidos e secos, respectivamente. A = climatograma médio em 27 anos; B = climatograma entre 1994-1995. (Os dados de precipitação foram fornecidos pela Estação Experimental da Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária (IPA) em Caruaru, e os dados de temperatura foram fornecidos pelo Instituto Nacional de Meteorologia/INMET do 3º Distrito).

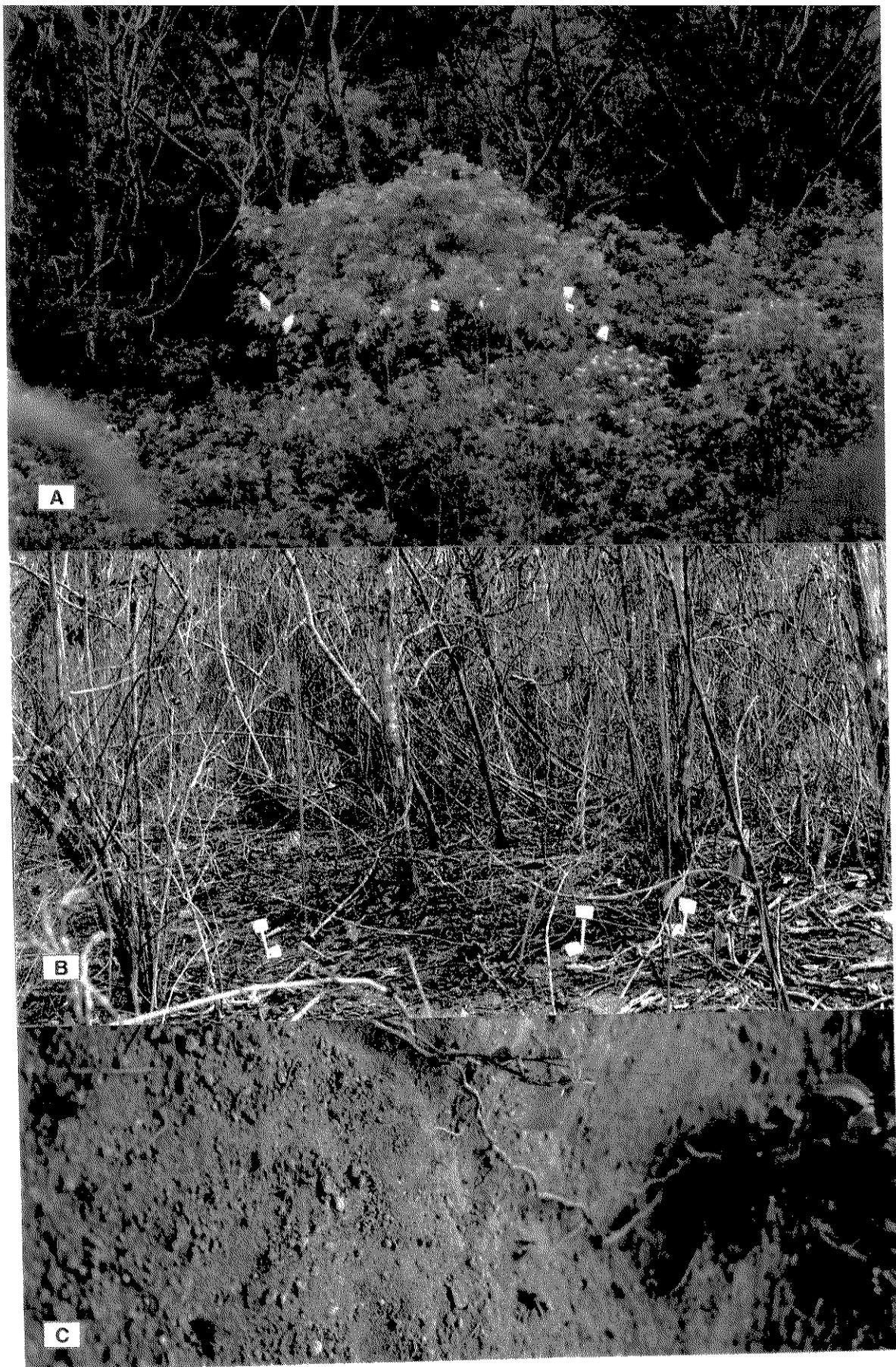


Figura 2. Aspectos da vegetação da área estudada nas estações chuvosa (A) e seca (B) e propagação vegetativa em *Croton sonderianus* (C). Floresta tropical seca (caatinga de agreste), nordeste do Brasil.

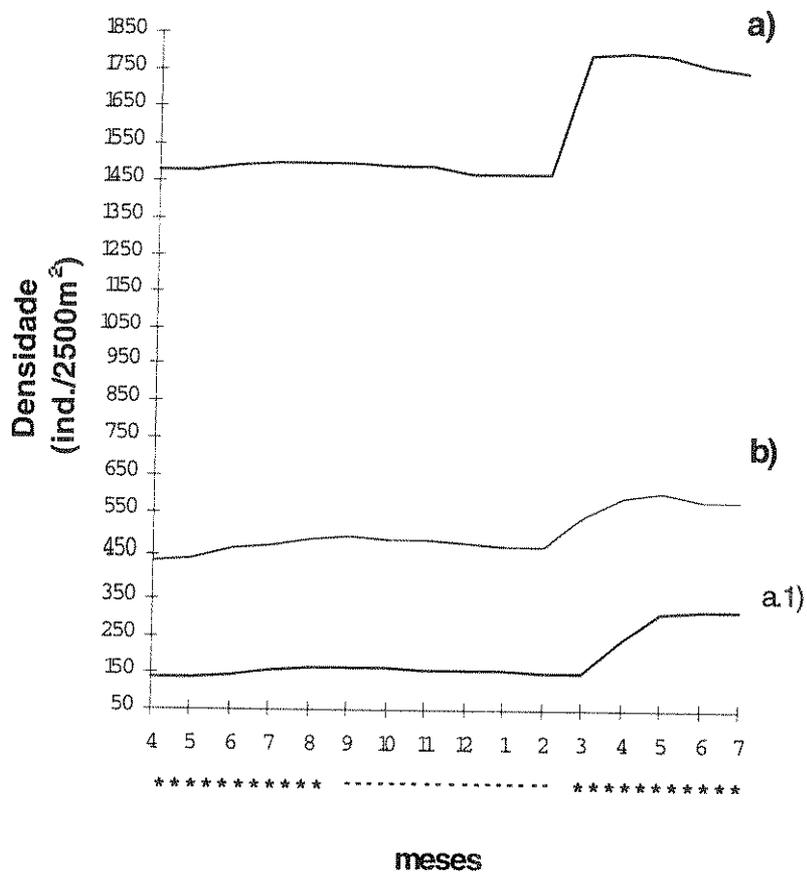


Figura 3. Densidades mensais das populações. a) *Croton sonderianus*; a.1) plantas dependentes de *C. sonderianus*. b) *Caesalpinia pyramidalis*. Vegetação de Floresta Tropical Seca (caatinga), Pernambuco-Brasil [*** = estação chuvosa; --- = Estação seca].

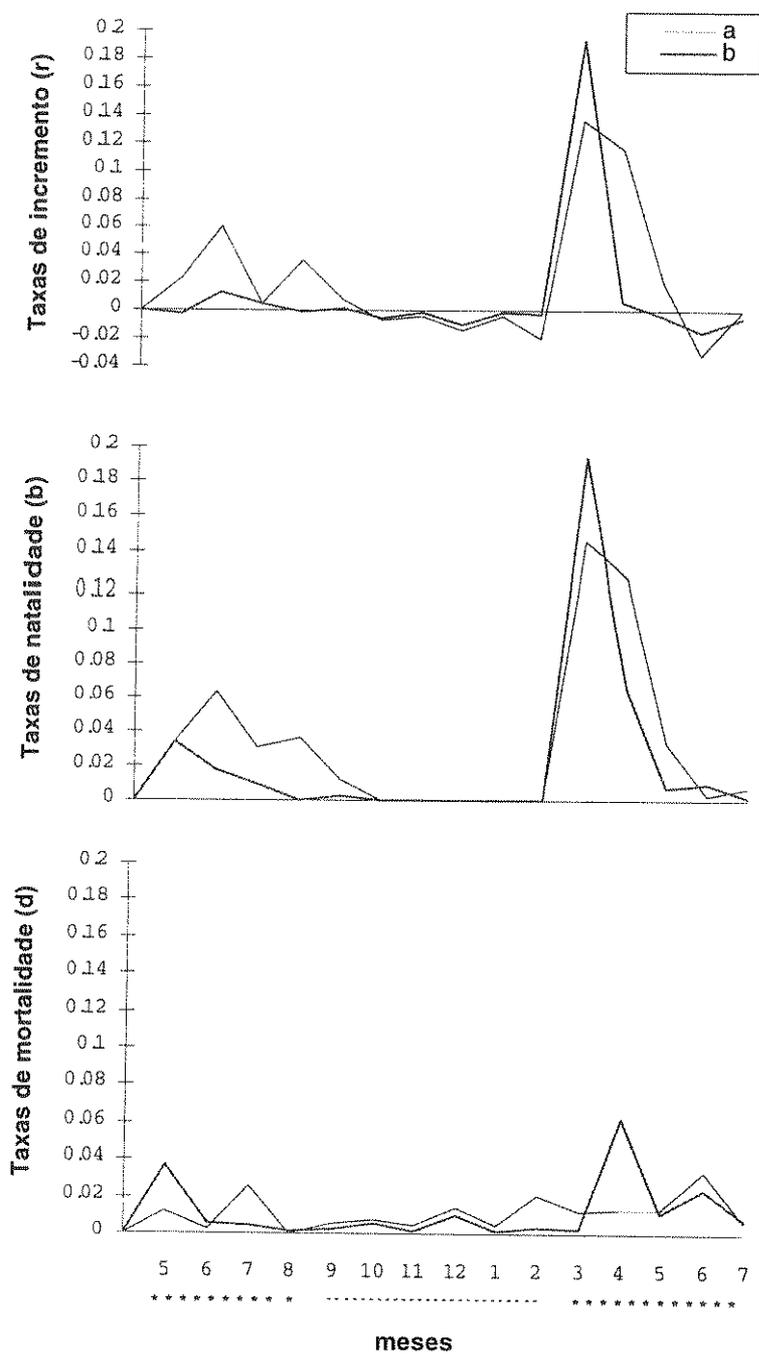


Figura 4. Taxas mensais de incremento, natalidade e mortalidade das populações. Vegetação de Floresta Tropical Seca (caatinga), Pernambuco-Brasil. [a = *Caesalpinia pyramidalis*; b = *Croton sonderianus*; * * * = estação chuvosa; - - - = estação seca].

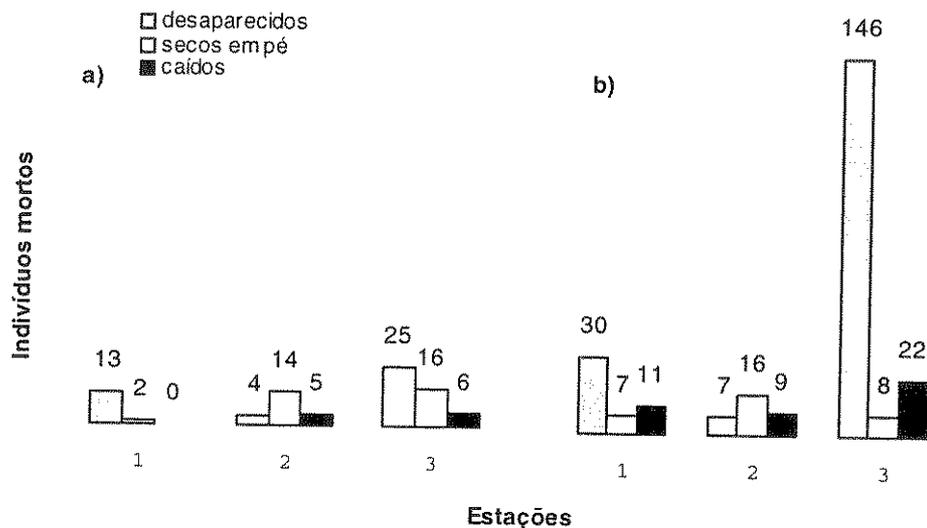


Figura 5. Número de indivíduos mortos em *Caesalpinia pyramidalis* (a) e em *Croton sonderianus* (b) nas estações climáticas. Vegetação de Floresta Tropical Seca (caatinga), Pernambuco-Brasil (1 = estação chuvosa de 1995; 2 = estação seca de 1995; 3 = estação chuvosa de 1996).

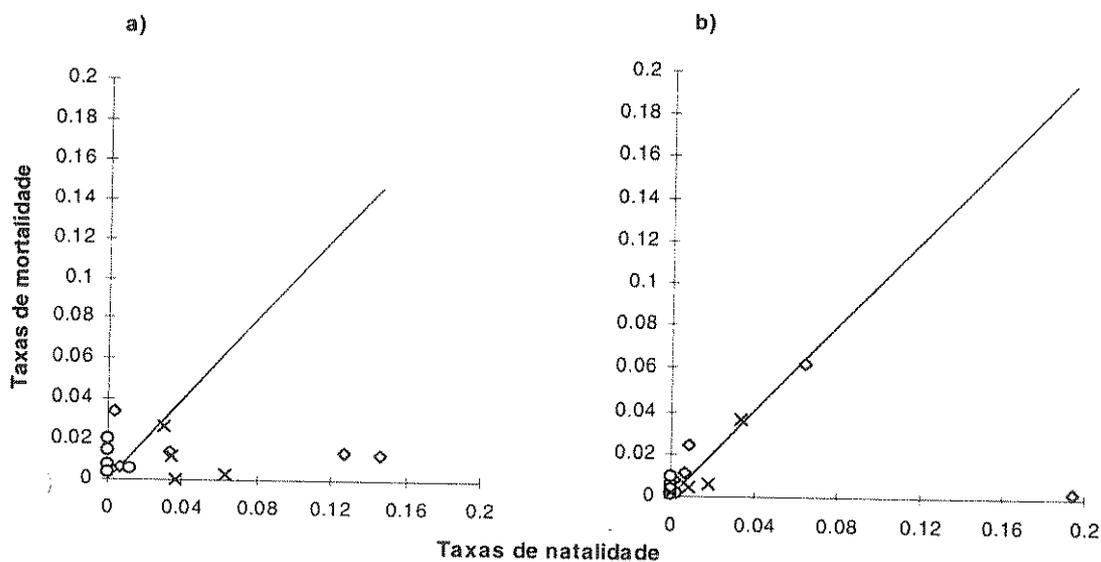


Figura 6. Taxas mensais de mortalidade versus taxas de natalidade em a) *Caesalpinia pyramidalis* e b) *Croton sonderianus*. Floresta tropical seca (caatinga de agreste), Pernambuco-Brasil (x = estação chuvosa de 1995; o = estação seca de 1995; \diamond = estação chuvosa de 1996; linha reta = o ponto onde taxa de natalidade é igual a taxa de mortalidade).

Tabela 1 Taxas estacionais de incremento(r), natalidade (b) e mortalidade (d) nas populações. [N_0 = número inicial de indivíduos; N_1 = número final de indivíduos na estação ($N_0 + B - D$); B = número de indivíduos ingressantes na estação; D = número de indivíduos mortos na estação; * = $r \neq 0$; $p=0,01$; pi = plantas independentes; pd = plantas dependentes].

Populações	N_0	N_1	B	D	r	b	d
Estação chuvosa de 1995							
<i>Caesalpinia pyramidalis</i>	436	488	67	15	0,141*	0,180	0,044
<i>Croton sonderianus</i> (pi+pd)	1476	1496	68	48	0,017	0,057	0,042
pi de <i>C. sonderianus</i>	1340	1331	32	41	-0,008	0,030	0,039
pd de <i>C. sonderianus</i>	136	165	36	7	0,243	0,295	0,066
Estação seca de 1995 a 1996							
<i>Caesalpinia pyramidalis</i>	488	472	7	23	-0,033	0,014	0,048
<i>Croton sonderianus</i> (pi+pd)	1496	1469	5	32	-0,018	0,003	0,022
pi de <i>C. sonderianus</i>	1331	1317	4	18	-0,011	0,003	0,014
pd de <i>C. sonderianus</i>	165	152	1	14	-0,082	0,006	0,089
Estação chuvosa de 1996							
<i>Caesalpinia pyramidalis</i>	472	588	163	47	0,264*	0,356	0,126
<i>Croton sonderianus</i> (pi+pd)	1469	1753	460	176	0,212*	0,327	0,153
pi de <i>C. sonderianus</i>	1317	1429	272	160	0,098	0,225	0,155
pd de <i>C. sonderianus</i>	152	324	188	16	0,908	0,970	0,133

CAPÍTULO II

Ontogenia e alometria de duas espécies lenhosas em floresta tropical seca, Pernambuco, nordeste do Brasil*

Ontogenia e alometria em floresta tropical seca

PALAVRAS-CHAVE: Ontogenia, alometria, floresta tropical seca, caatinga, *Caesalpinia pyramidalis*, *Croton sonderianus*.

Elcida de Lima Araújo¹

Fernando Roberto Martins²

Flavio Antonio Maës Santos²

1 - PGP Biologia Vegetal, IB, UNICAMP. Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco. Rua Dom Manoel de Medeiros s/n, Dois Irmãos, Recife 50.171-900 PE Brasil.

2 - Departamento de Botânica, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Caixa Postal 6109, Campinas 13083-970I, SP, Brasil.

Correspondência para: Elcida de Lima Araújo, Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco. Rua Dom Manoel de Medeiros s/n, Dois Irmãos, Recife 50.171-900, PE Brasil.

* Parte da tese de doutorado da primeira autora em Biologia Vegetal, IB, UNICAMP.

* Este trabalho segue as normas da revista *Annals of Botany*

RESUMO: *Croton sonderianus*, uma microfanerófita arbustiva com reprodução sexuada e apomixia, e *Caesalpinia pyramidalis*, uma mesofanerófita arbórea com reprodução apenas sexuada, formam populações abundantes na floresta tropical seca (caatinga de agreste) em Pernambuco, nordeste do Brasil. Os estádios ontogenéticos (através de características macromorfológicas externas) e a alometria (diâmetro basal e comprimento total do caule) dessas populações foram descritos e comparados. Dos cinco estádios de *Caesalpinia* (plântula, juvenil, imaturo, adulto e senil) e dos quatro de *Croton* (plântula, juvenil, imaturo e adulto), juvenil foi o mais freqüente. Plântula foi um estágio efêmero, presente apenas na estação chuvosa, sendo persistentes os demais estádios. Houve uma forte relação entre as variações de tamanho e as características morfológicas de cada estágio. A transição plântula-juvenil ocorre com a chegada da estação seca. Em *Caesalpinia*, as retas alométricas em plântula-juvenil e imaturo-adulto apresentaram a mesma inclinação. Em *Croton*, a inclinação da reta alométrica foi a mesma em plântula-imaturo-adulto, sendo maior em juvenil, especialmente nos indivíduos clonais. Juvenil é um estágio crítico na história de vida de ambas as populações. A variação em altura foi pouco explicada pela variação em diâmetro nas duas populações, exceto em juvenil. Muitos indivíduos sofreram redução na altura por quebra e abscisão de partes, provocada por estresse hídrico da estação seca e por estresse mecânico decorrente da presença de trepadeiras durante a estação chuvosa. Mesmo assim, os interceptos das retas alométricas foram crescentes com a progressão da ontogenia nas populações, indicando que o aumento em tamanho é importante na dinâmica de transição entre estádios.

INTRODUÇÃO

Ontogenia e alometria são consideradas importantes em estudos de biologia das plantas, por permitirem inferir sobre processos determinantes da estrutura das populações e sobre suas conseqüências nas relações de abundância e diversidade de espécies nas comunidades. Alterações morfológicas podem ser utilizadas para identificar os estádios de desenvolvimento em plantas individuais. As alterações

(ganho ou perda de estruturas) indicariam, de forma discreta, mudanças fisiológicas, anatômicas e bioquímicas, resultantes de processos contínuos do desenvolvimento. A intensidade dos processos de mudança em um estágio ontogenético pode ser estimada a partir de características biométricas individuais, como altura da planta, diâmetro do caule, comprimento de raízes, área foliar, etc. Assim, mudanças morfológicas mantêm uma forte relação com as características biométricas individuais. A duração de um estágio ontogenético e as características de tamanho de seus indivíduos podem ser influenciadas por fatores exógenos (ambientais) que promovam ou retardem o crescimento individual no tempo ou no espaço (Harper, 1977; Gatsuk *et al.*, 1980; Rabotnov, 1985; Vorontzova and Zaugolnova, 1985; Lawson and Poethig, 1995). Disso resulta que indivíduos de uma mesma coorte podem ser recrutados para etapas posteriores do desenvolvimento em tempos distintos e que indivíduos de um mesmo estágio podem apresentar características de tamanho bastante variáveis (Begon, Harper and Townsend, 1990).

Altura e diâmetro do caule são duas características de grande variação nas plantas. A relação alométrica entre altura e diâmetro do caule não é um aspecto constante na história de vida da planta, podendo variar entre espécies, com os nichos de regeneração e com mudanças na ontogenia, no tamanho da planta, nas propriedades mecânicas do caule e na longevidade (Begon, Harper and Townsend 1990; Rich, 1987; Niklas, 1993; 1995; King, 1995). Apesar dessa grande variação, muitos autores têm encontrado que o diâmetro do caule explica grande parte da variação em altura de árvores de algumas espécies de florestas tropicais não secas (Rich *et al.*, 1986; Sposito, 1994; Niklas, 1995; King, 1995; Claussen and Maycock, 1995).

Em floresta tropical seca do tipo caatinga, que representa 50% da cobertura vegetal da região nordeste do Brasil (Araújo, 1995), nenhuma pesquisa sobre ontogenia e alometria das plantas foi ainda desenvolvida. A identificação dos estádios, a frequência de cada estágio e as mudanças na ontogenia e alometria poderão fornecer informações úteis à descrição de parte da história de vida das plantas em ambientes com variações meteorológicas marcadamente sazonais. Os objetivos deste estudo constituem-se em descrever, a partir de aspectos macromorfológicos externos, os estádios ontogenéticos em duas espécies simpátricas de floresta tropical seca; quantificar a frequência dos diferentes estádios; identificar as relações existentes entre os estádios e as variações de tamanho do caule; verificar se as relações alométricas entre altura e diâmetro do caule diferem durante a ontogenia e entre as espécies; e discutir os possíveis significados biológicos das mudanças ontogenéticas no estabelecimento de plantas perenes na caatinga. Para isto nos propomos a responder às seguintes questões: 1) quais são e como são caracterizados os estádios ontogenéticos de cada população? 2) mudanças macromorfológicas externas correspondem a mudanças no tamanho do caule? 3) relação alométrica entre comprimento e diâmetro do caule difere entre os estádios?

MATERIAL E MÉTODOS

O estudo foi realizado na Estação da Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária - IPA Experimental (8° 14' S e 35° 55' W, 537 m de altitude), localizada no município de Caruaru, Pernambuco, Brasil. O clima é marcadamente estacional, com precipitação média anual de 710 mm e temperaturas mínima e

máxima absoluta de 11 e 38 °C, respectivamente, com temperatura média compensada anual de 22,7 °C. A estação chuvosa estende-se geralmente de março a setembro e a estação seca estende-se de agosto a fevereiro. O solo é Podzólico Amarelo eutrófico. A área é drenada pelo Riacho Olaria, afluente do Rio Ipojuca (Almeida *et al.*, 1977; Alcoforado-Filho, 1993).

A vegetação da área estudada é classificada como floresta tropical seca (Tosi and Vélez-Rodríguez, 1983), chamada caatinga de agreste, apresentando elevada riqueza de Leguminosae e Euphorbiaceae (Alcoforado-Filho, 1993). As espécies estudadas, *Caesalpinia pyramidalis* Tul. (Caesalpiniaceae), vulgarmente conhecida como catingueira, e *Croton sonderianus* Muell. Arg. (Euphorbiaceae), conhecida localmente por marmeleiro, formam populações abundantes, destacando-se entre as espécies que compõem as comunidades de caatinga (Araújo, Sampaio and Rodal 1995; Sampaio, 1995). São freqüentemente utilizadas na economia de subsistência rural, principalmente como produtoras de lenha e carvão, mas também são exploradas por apresentarem valor apícola, vários diterpenos, óleos essenciais e componentes químicos com atividade antibiótica, (Craveiro *et al.*, 1981; Craveiro and Silveira, 1982; Pereira *et al.*, 1989; Sales and Araújo-Lima, 1989). São espécies lenhosas, perenes e iteropáricas. *Caesalpinia pyramidalis* é uma mesofanerófita arbórea, que pode apresentar ausência de reprodução, ou mais de um evento reprodutivo em um mesmo ano (Barbosa *et al.*, 1989; Machado, Barros and Sampaio, 1997). *Croton sonderianus* é uma microfanerófita arbustiva. Realizamos experimentos com o sistema de reprodução das espécies, que mostraram que *Caesalpinia* se reproduz apenas sexualmente e *Croton* se reproduz tanto sexualmente quanto por propagação vegetativa e por agamospermia, produzindo sementes viáveis. As duas espécies florescem e

frutificam durante a estação chuvosa (Aráujo, dados não publicados). Daqui em diante, as espécies serão referidas pelos nomes genéricos.

Indivíduos de todos os tamanhos de *Croton* e de *Caesalpinia* presentes no interior de 100 parcelas de 5 m X 5 m, sorteadas entre 400 parcelas contíguas pré-estabelecidas, num trecho plano da vegetação com fisionomia homogênea, foram numerados e medidos (comprimento total e diâmetro no nível do solo).

Foi considerado como indivíduo todo eixo aéreo que não apresentasse ligação no nível do solo com qualquer outro eixo aéreo. Dois tipos de indivíduos foram classificados quanto à origem em: 1) oriundos de sementes, ocorrendo em duas condições: 1.1) plantas sem qualquer ligação subterrânea com uma outra planta; 1.2) plantas com ligação subterrânea a uma outra planta, mas apresentando um sistema radicular desenvolvido, com raiz principal bem definida, penetrando em camadas profundas do solo, consideradas plantas mães de indivíduos clonais e em 2) oriundos de propagação vegetativa, plantas sem sistema radicular próprio, ligadas subterraneamente através de raízes gemíferas aos indivíduos da condição 1.2, ou seja, consideradas indivíduos clonais. A verificação da presença ou ausência de ligações subterrâneas foi feita através de escavações na base do sistema caulinar. Tal procedimento permitiu também evitar a inclusão errônea de indivíduos de pequeno tamanho no estágio plântula. As escavações foram feitas tomando-se o cuidado de não danificar o sistema radicular e recobrando-o imediatamente com o próprio solo removido, após a identificação das ligações subterrâneas. A profundidade das escavações variou entre 1 a 15 cm. Foi medida a distância entre os indivíduos da condição 1.2 e 2.

A classificação e descrição dos estádios ontogenéticos baseou-se na observação e no monitoramento dos indivíduos numerados. Observações macromorfológicas externas entre indivíduos permitiram escolher, dentre os

caracteres sugeridos na literatura (Gatsuk *et al.*, 1980; Rabotnov, 1985; Silva, 1991; Carvalho 1994; Lawson and Poethig, 1995; Danciguer, 1996), os mais convenientes para separar e caracterizar os estádios ontogenéticos. Como critérios para seleccionar os caracteres distintivos dos estádios consideramos: 1) o estado do carácter deveria ser descontínuo (presente ou ausente, cor verde ou castanha, etc.); 2) o carácter deveria ser conspícuo (cotilédones, cor do caule, ordem de ramificação, etc.); 3) o carácter deveria ser facilmente observável; 4) deveria estar presente em todos os indivíduos de um mesmo estádio.

Os caracteres usados para classificar e descrever os diferentes estádios foram: presença ou ausência de cotilédones, coloração do caule, presença de ramificações de diferentes ordens no eixo caulinar principal, presença ou não de flores, presença ou ausência de produção de folhas. No caso de indivíduos com mais de um eixo caulinar a partir do solo, o mais desenvolvido foi considerado como o eixo principal. O número de eixos caulinares no nível do solo foi contado em cada indivíduo. Ramificações a partir do caule principal foram consideradas de ordem primária e ramificações a partir das ramificações primárias foram consideradas secundárias. Os estádios nas duas populações foram caracterizados a partir de um mesmo conjunto de variáveis macromorfológicas.

Depois que os indivíduos foram classificados em estádios ontogenéticos, realizamos um monitoramento mensal durante todo o período do estudo que permitiu refinar a escolha dos caracteres descritivos, confirmar a classificação em estádios e conhecer aspectos da história de vida das plantas marcadas.

Para possibilitar o reconhecimento em campo dos indivíduos no estádio plântula desde o momento de sua germinação, foram realizados estudos prévios de germinação de sementes em casa de vegetação e em laboratório. Assim, a descrição do estádio plântula é apresentada com base em observações de campo

e de laboratório. Os indivíduos da condição 2, considerados clonais, foram classificados a partir do estágio juvenil, considerando em geral, as mesmas características macromorfológicas externas utilizadas para a classificação dos indivíduos oriundos de sementes.

As medições do tamanho do caule (diâmetro basal e comprimento total) foram feitas uma única vez (abril de 1995), com auxílio de paquímetro, trena e vara graduada. Diferenças no tamanho do caule dos indivíduos, entre os diferentes estádios e entre as espécies, foram avaliadas visualmente pela sobreposição ou não do intervalo de confiança da mediana em diagramas de caixa, usando o programa SYSTAT (Wilkinson, 1990). Diferenças na proporção de tamanho dos indivíduos em comprimento (h , em m) e em diâmetro no nível solo (d , em cm) nos distintos estádios ontogenéticos das populações foram avaliadas através da análise de regressão linear, com os dados individuais transformados em logaritmos decimais. As regressões lineares foram analisadas com base no modelo 1 (Snedecor and Cochran, 1967; Sokal and Rohlf, 1981), porque esse modelo permite testar diferenças entre as estimativas dos interceptos (a) e das inclinações (b) das retas de regressão dos estádios. Foram feitas análises de variância (ANOVA), para verificar a significância das equações de regressão ($\log h = a + b \log d$) obtidas em cada estágio. Diferenças entre os coeficientes angular e linear da reta de regressão de cada estágio foram verificadas através da análise de covariância (ANCOVA) e do teste a posteriori de Scheffé. As análises foram feitas através do programa ANCOVA31, desenvolvido por F.A.M. Santos da Universidade Estadual de Campinas.

RESULTADOS

Três períodos ontogenéticos foram identificados em *Croton* e em *Caesalpinia*: pré-reprodutivo, representado pelos estádios plântula, juvenil e imaturo; reprodutivo, representado pelo estágio adulto; e pós-reprodutivo, representado pelo estágio senil. O estágio plântula incluiu indivíduos recém-germinados, apresentando caules tenros e clorofilados, com ou sem cotilédones e presença de sistema radicular próprio (Fig. 1). Em *Croton*, a presença dos cotilédones foi mais efêmera (até 2 meses) que em *Caesalpinia* (até 4 meses). O estágio juvenil, nas duas populações, foi identificado pela ausência de ramificações secundárias e em geral, presença de coloração castanha no caule, exceção feita para juvenil clonal recém-recrutado (muito jovem) que também apresentava caule de coloração verde, mas não apresentava sistema radicular próprio. Assim, juvenil foi representado por indivíduos sem ou com ramificações de apenas de ordem primária (Fig. 1). Indivíduos com ramificações secundária e com ausência de flores foram classificados como imaturos em *Croton* e em *Caesalpinia* (Fig 1). O estágio adulto foi caracterizado por apresentar estruturas reprodutivas e ramificações de ordem secundária em diante em ambas as populações (Fig. 1). O estágio senil foi reconhecido apenas em *Caesalpinia*, através de sinais de baixa vitalidade nos indivíduos: ausência de reprodução, caule tendendo a esbranquiçado ou totalmente esbranquiçado e morte aparente de partes do sistema aéreo, pouca ou nenhuma produção de folhas, deixando de haver uma copa definida.

Com a chegada da estação seca, os indivíduos de todos os estádios perderam as folhas, podendo também perder a parte apical do caule. No caso de plântula e juvenil clonal recém-recrutado houve também mudança na coloração do caule, passando de verde para castanha. A mudança de coloração do caule indicou

uma divisão no trabalho interno da planta, com a função fotossintética passando a ser realizada em um órgão específico, a folha. Assim, a chegada da estação seca marca o momento do recrutamento de indivíduos do estágio plântula para o estágio juvenil. Na estação chuvosa seguinte, os indivíduos brotaram, podendo produzir ramos primários concomitantemente às folhas, mas seus caules mantiveram coloração castanha. A confirmação dos estádios adulto e senil na população, necessita de um período de acompanhamento maior em relação aos demais estádios.

Indivíduos com eixos caulinares múltiplos ocorreram em *Croton* e em *Caesalpinia* (Fig. 2). O número de eixos caulinares secundários ou perfilhos por planta perfilhada variou de 1 a 7 em *Caesalpinia* e de 1 a 8 em *Croton*. A frequência de indivíduos com perfilhos foi baixa nas duas populações (cerca de 19 %). Em geral, a frequência de perfilhos foi baixa em todos os estádios, mas aumentou nos estádios finais do desenvolvimento. Nas duas populações, pelo menos 88 % dos indivíduos nos estádios plântula e juvenil não apresentaram nenhum outro eixo caulinar além do principal, indicando que o perfilho não é uma característica freqüente nos estádios iniciais do desenvolvimento dos indivíduos. A frequência de indivíduos perfilhados no estágio imaturo foi de 38,2 % em *Caesalpinia* e de 29,0 % em *Croton* e, no estágio reprodutivo, foi de 30,0 % em *Caesalpinia* e de 44,1 % em *Croton* (Fig 2). Perfilhos também foram observados em indivíduos clonais de *Croton* em todos os estádios. A frequência de indivíduos clonais perfilhados foi de 7,3 % em juvenil (n = 8), de 27,3 % em imaturo (n = 6) e de 25,0 % em adulto (n = 1). A distância entre indivíduos clonais e suas plantas mães variou entre 0,03 e 2,97 m, não ocorrendo formação de touceiras.

O estágio juvenil foi o mais freqüente em ambas populações. Em abril de 1995, *Caesalpinia* esteve representada por 436 ind./2500 m², sendo 12,4 %

plântulas (n = 54), 40,1 % juvenis (n = 175), 17,2 % imaturos (n = 76), 27,8 % adultos (n = 121) e 2,3 % senis (n = 10). *Croton* esteve representada por 1476 ind./2500 m², sendo 4,7 % plântulas (n = 70), 52,4 % juvenis (n = 774), 21,0 % imaturos (n = 310) e 22,2 % adultos (n = 322). Indivíduos clonais em *Croton* contribuíram com 14,2 % no estágio juvenil (n = 110), 8,0 % no estágio imaturo (n = 22) e 1,2 % no estágio adulto (n = 4), em relação ao total da população.

Caesalpinia e *Croton* não apresentaram sobreposição do intervalo de confiança da mediana nas distribuições de diâmetro (cm) e comprimento (m) entre todos os estádios (Tabela 1, Fig. 3), indicando que existe relação entre o aparecimento das características morfológicas utilizadas na classificação dos estádios e o tamanho do caule dos indivíduos. Nas duas espécies, as amplitudes de tamanho foram menores nos estádios plântula e juvenil que nos estádios imaturo e adulto (Fig. 3). Em *Caesalpinia* (com exceção do estágio senil), houve sobreposição de tamanhos (comprimento e diâmetro) entre os estádios consecutivos, mas não houve sobreposição do tamanho mínimo entre nenhum estágio (Tabela 1, Fig. 3). Em *Croton*, apenas entre os estádios plântula e juvenil houve sobreposição do tamanho mínimo do diâmetro, porque alguns juvenis clonais tiveram menor diâmetro que plântulas. Em todos os estádios de *Croton*, o comprimento e o diâmetro (máximo e mediana) dos indivíduos clonais foram menores que em indivíduos oriundos de sementes (Tabela 4, Fig. 4). No estágio plântula, a amplitude do diâmetro em *Croton* foi mais ampla que em *Caesalpinia* (Figs. 3, 4). Imaturo e adulto de *Caesalpinia* tiveram diâmetro e comprimento maiores que *Croton* (Fig. 3). Em *Croton*, a reprodução sexuada ocorreu em indivíduos de menores tamanhos (diâmetro mínimo de 1,24 cm, comprimento mínimo de 2,00 m) que em *Caesalpinia* (diâmetro mínimo de 2,90 cm, comprimento

mínimo de 3,06 m), mas nas duas populações, os maiores tamanhos estiveram representados por indivíduos no período reprodutivo (Fig. 4).

A alometria dos indivíduos pôde ser representada por um modelo linear bilogarítmico significativo em todos estádios, exceto no estádio senil em *Caesalpinia* e nos estádios imaturo e adulto em indivíduos clonais de *Croton* (Tabela 2). Porém, as relações alométricas geralmente mostraram baixos valores de b_1 e r^2 (Tabela 2). Durante a ontogenia, a relação alométrica diferiu entre as espécies. Em *Caesalpinia*, plântulas e juvenis apresentaram a mesma proporção (b_1) entre o comprimento e o diâmetro, o mesmo acontecendo nos estádios imaturo e adulto (ANCOVA $F_s(3, 418) = 13,938, p < 0,001$). Em *Croton*, o estádio juvenil apresentou maior proporção (b) de aumento em comprimento (ANCOVA $F_s(4, 1440) = 62,394, p < 0,001$) que os demais estádios, que foi ainda maior nos juvenis clonais (Tabela 2, Fig. 5). Em ambas as espécies, também o estádio juvenil teve a maior parte da variação em altura explicada pela variação em diâmetro (maiores valores de r^2). Tanto em *Caesalpinia* quanto em *Croton*, o valor do coeficiente linear (a) aumentou significativamente entre estádios ontogenéticos progressivos, exceto na transição imaturo-adulto de *Caesalpinia* (Tabela 2, Fig. 5), indicando que a ocorrência de reprodução não corresponde a uma mudança na relação alométrica entre esses estádios nessa população. Assim, em geral, a mudança de estádio ontogenético foi acompanhada por uma alteração na relação alométrica entre comprimento e diâmetro. O aumento progressivo do coeficiente linear (a) indica que, à medida que a ontogenia progride, as plantas tendem a ser cada vez mais altas em relação ao estádio anterior.

DISCUSSÃO

A utilização de características quantitativas tem auxiliado no reconhecimento de estádios ontogenéticos em algumas populações (Silva, 1991; Carvalho, 1994; Danciguer, 1996). Apesar de ter ocorrido uma forte relação entre as variações de tamanho e das características macromorfológicas externas utilizadas na caracterização dos estádios, houve sobreposição de tamanhos entre estádios consecutivos em *Caesalpinia* e em *Croton*. A sobreposição em comprimento e em diâmetro ocorreu, possivelmente, porque o tamanho é bastante influenciado por fatores ambientais. A idade fisiológica pode diferir entre indivíduos de uma mesma coorte, isto é, de uma mesma idade cronológica (Harper, 1977; Gatsuk *et al.*, 1980; Rabotnov, 1985; Vorontzova & Zaugolnova, 1985; Begon, Harper and Townsend, 1987; Carvalho, 1994; Sposito, 1994; Claussen and Maycock, 1995; Lawson and Poethig, 1995). Isso indica que o tamanho, por si só, não é suficiente para caracterizar os estádios em *Caesalpinia* e em *Croton*. Assim, recomendamos que as características biométricas sejam associadas a características morfológicas na identificação dos estádios. Contudo, a não sobreposição do tamanho mínimo entre os estádios mostra que as características morfológicas usadas na sua identificação ocorrem a partir de um certo tamanho. Assim, atingir um tamanho mínimo é importante na transição entre os estádios. A ocorrência de características morfológicas diferentes durante a ontogenia é, provavelmente, decorrente de mudanças na destinação dos recursos para o aumento de tamanho através dos estádios. Por sua vez, a destinação de recursos para a reprodução vegetativa na população de *Croton* configurou-se vantajosa, por permitir o recrutamento de indivíduos já estabelecidos no estágio juvenil ulterior a plântula. Além disso, a maior proporção de comprimento em juvenis clonais indicaria maior facilidade de

recrutamento para estádios ulteriores, posto que a maior altura parece ser importante nas transições progressivas.

De acordo com Rabotnov (1985), populações com grande freqüência de indivíduos jovens são classificadas como invasivas. Porém, não acreditamos que *Caesalpinia* e *Croton* sejam invasivas na área do estudo, numa Estação Experimental protegida por mais de 30 anos. A alta freqüência de juvenis deve-se à dinâmica de transição entre os estádios ontogenéticos. Monitoramos os indivíduos e verificamos que plântula é um estágio efêmero, só presente durante a estação chuvosa, ao final da qual ocorre morte ou recrutamento para o estágio juvenil. O estágio juvenil é persistente e pode acumular indivíduos de diferentes eventos reprodutivos, implicando em ser um estágio de alta freqüência em ambas as populações. O recrutamento de indivíduos juvenis para outros estádios depende de fatores que afetem o seu crescimento e a sua sobrevivência. A dinâmica populacional e as relações de abundância em *Caesalpinia* e em *Croton* podem ser influenciadas por variações climáticas interanuais (ver capítulo 1). Assim, a estrutura ontogenética de uma população decorreria de fatores que influenciem na dinâmica populacional e no crescimento dos indivíduos. A grande diminuição de freqüência na transição do estágio juvenil para o imaturo pode dar uma idéia da dificuldade dessa transição nas histórias de vida de *Caesalpinia* e *Croton*. A passagem de juvenil para imaturo tende a ser crítica também na dinâmica populacional de espécies de outras florestas (Silva, 1991; Carvalho, 1994; Danciguer, 1996).

Perfilhar pode proporcionar uma maior ocupação do espaço horizontal no nível do solo. Se cerca de 88 % das plântulas e juvenis não apresentaram nenhum perfilhamento, então a destinação inicial de recursos para a ocupação do espaço vertical pode ser mais importante para o estabelecimento do indivíduo que a

ocupação inicial do espaço horizontal no nível do solo. A forma de uso da vegetação da caatinga, como a retirada de madeira por corte, ou a utilização de queimadas no preparo de terras para o cultivo, pode intensificar a emissão de perfilhos e influenciar nas relações de abundância e diversidade na comunidade (Sampaio *et al.*, no prelo). Observamos baixa freqüência de indivíduos perfilhados nas populações, possivelmente por se tratar de uma área protegida, mas a ocorrência de perfilhamento foi mais freqüente nos estádios imaturo e adulto. Isso mostra que o perfilhamento em plantas de *Croton* e *Caesalpinia* é uma característica tardia na ontogenia dos indivíduos. Uma alta freqüência de plantas perfilhadas poderia indicar que as populações são predominantemente maduras, em decorrência de problemas no recrutamento e sobrevivência de indivíduos jovens. Tais problemas podem ser provocados por fatores ambientais. Estudos que quantifiquem e comparem a freqüência de indivíduos perfilhados nas populações em diferentes situações poderiam auxiliar na avaliação de sua dinâmica e de sua idade relativa e/ou da história de perturbações naturais ou induzidas nas comunidades.

Gatsuk *et al.* (1980) não reconheceram adulto como período, estágio de um período, ou fase de um estágio. Aqueles autores dividiram o período reprodutivo nos estádios jovem, maduro e velho. Tais divisões não puderam ser reconhecidas em *Caesalpinia* nem em *Croton*, por isso os indivíduos no período reprodutivo foram indistintamente chamados de adultos, sendo reconhecidos pela presença de flores e frutos. Como a reprodução sexuada é uma característica individual nem sempre constante entre anos, como ocorre em *Caesalpinia* (Machado, Barros and Sampaio, 1977), torna-se difícil separar adultos vegetativos de indivíduos no estágio imaturo, se não houver um acompanhamento fenológico da população. Características biométricas e morfológicas externas observadas instantaneamente

são insuficientes para separar imaturos de adultos vegetativos, portanto não recomendamos a utilização exclusiva da ocorrência de reprodução sexuada para separar os estádios imaturo e adulto. Por outro lado, um acompanhamento fenológico por um tempo longo pode implicar em que os imaturos tenham tempo suficiente para tornarem-se adultos. Disso resulta que há uma forte possibilidade de erro na estimativa da frequência dos estádios finais numa população iteropárica. Em *Croton*, não acreditamos que o estágio adulto tenha sido subestimado, porque, além de não existir indicação de ausência de reprodução entre anos, houve diferença nos interceptos das retas de alometria nos estádios imaturo e adulto. Se a frequência de adultos tiver sido realmente subestimada em *Caesalpinia*, então a passagem de juvenil para imaturo tende a ser mais crítica em *Caesalpinia* que em *Croton*, já que a frequência de imaturo foi menor na população de *Caesalpinia*. De uma maneira geral, os aspectos macromorfológicos externos utilizados para identificar os estádios foram dicotômicos, mas só permitem uma avaliação da frequência dos estádios durante a estação chuvosa, porque a reprodução dessas espécies e o recrutamento de plântulas nas populações ocorrem na estação chuvosa (Machado, Barros and Sampaio, 1997, ver capítulo 1).

Relações alométricas podem variar em decorrência da transição entre estádios ontogenéticos e de variações de tamanho durante a ontogenia (Begon, Harper and Townsend, 1987, Niklas, 1995). As relações alométricas em *Caesalpinia* e em *Croton* variaram durante a ontogenia de seus indivíduos e diferiram entre as espécies. Em *Caesalpinia*, plantas jovens (plântula-juvenil) apresentaram forma mais comprida em relação ao diâmetro que plantas mais desenvolvidas (imaturo-adulto). Em *Croton*, apenas plantas no estágio juvenil apresentaram forma mais comprida em relação ao diâmetro, sendo mais comprida ainda nos juvenis clonais. Apesar de a proporção de tamanho do caule variar pouco

entre os estádios ontogenéticos, o comprimento do caule foi cada vez maior entre os estádios progressivos. Isso indica que o maior comprimento do caule é importante para transição de um estágio ontogenético para o seguinte.

Os valores de b_1 e de r^2 foram baixos em relação aos obtidos para outras espécies de florestas tropicais não secas (Rich *et al.*, 1986; Sposito, 1994; Claussen and Maycock, 1995; Niklas, 1995). Os baixos valores de r^2 indicam que, possivelmente, os fatores atuantes na forma das plantas de florestas tropicais secas diferem dos atuantes em outras florestas tropicais não secas. O comprimento do caule de plantas da caatinga pode ser influenciado por outras variáveis, que devem ser melhor investigadas. Uma variável a ser considerada é a influência das estações secas circunuais de 6 meses. Verificamos que, durante a estação seca, as plantas, inicialmente, perdem as folhas; mas, posteriormente, à medida que a restrição hídrica se torna mais intensa, alguns indivíduos começam a secar do ápice dos ramos em direção à base do caule. Com o retorno das chuvas, extremidades secas e mortas sofrem abscisão e o crescimento dos indivíduos é retomado a partir de comprimentos mais baixos em relação ao comprimento alcançado no final da estação chuvosa precedente. Durante a estação chuvosa, a atividade das plantas é muito intensa na caatinga e trepadeiras brotam muito rapidamente, apoiando-se e, às vezes, causando quebra do eixo caulinar principal de plantas lenhosas. Tanto a seca como as trepadeiras podem causar redução no comprimento de plantas lenhosas e, em parte, isto pode influenciar os valores de b_1 obtidos nas regressões entre o comprimento e o diâmetro em *Croton* e em *Caesalpinia*. Além disso, a anatomia e propriedades mecânicas do caule são características que podem influenciar na alometria das plantas (Niklas, 1993) e nenhum estudo sobre tal influência foi realizado em *Croton* e *Caesalpinia*.

Mesmo com a possibilidade de a planta ter seu comprimento reduzido, as retas de regressão comprimento:diâmetro em *Croton* não foram coincidentes entre os estádios. Estádios consecutivos ocorreram em alturas cada vez maiores. Isso indica que indivíduos que sofrem reduções em altura podem ter tempo de permanência maior em um determinado estágio. Além disso, dependendo da extensão e do tipo do eixo perdido por abscisão, imaturo podem voltar a juvenis, ou seja, os indivíduos podem retornar a estádios anteriores do desenvolvimento.

No estágio juvenil de ambas as populações (principalmente em indivíduos clonais de *Croton*), a inclinação (b) da relação comprimento:diâmetro foi mais elevada que nos demais estádios. Sugerimos que, no estágio juvenil, altas taxas de fotossintatos sejam destinadas ao crescimento em comprimento, de modo a ocorrer uma rápida ocupação inicial do espaço vertical. Se isto for verdadeiro, o estágio juvenil deve apresentar maiores taxas de crescimento em altura que os demais estádios. Indicamos a necessidade de estudos que avaliem essa hipótese. Os baixos valores de b das retas alométricas de imaturos e adultos talvez decorram da formação e expansão da copa, que representa investimento na ocupação do espaço horizontal acima do solo, em estádios ontogenéticos tardios, em que também ocorre ocupação do espaço horizontal no nível do solo através do perfilhamento e aumento em diâmetro. A formação e expansão da copa, além de garantir um aumento na taxa de assimilação de carbono, possibilita uma maior superfície de exposição de estruturas reprodutivas, que maximiza a aptidão reprodutiva individual (Rich *et al.*, 1986; Sposito.1994).

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem aos Drs. C.S.B. Costa; D.M.S. Matos, P.Y. Kageyama, J.D. Hay e S.H. Bullock pelas críticas e sugestões. À Estação Experimental de Pesquisa Agropecuária, em Caruaru, pelo apoio logístico dado ao projeto durante seu desenvolvimento. Ao Instituto Nacional de Meteorologia do 3º Distrito, por ter fornecido os dados de temperatura. Ao Programa de recursos humanos em áreas estratégicas/CNPq e à CAPES pelo apoio financeiro. Ao Dr. Grady Linder Webster e ao herbário PEUFR, pela identificação do material botânico.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alcoforado-Filho FG. 1993.** *Composição florística e fitossociologia de uma área de caatinga arbórea no município de Caruaru, PE.* Dissertação de Mestrado em Botânica. Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife-PE.
- Almeida, FFM, Hasui I, Neves BBB, Fuck RA. 1977.** Províncias estruturais brasileiras. In: Sociedade Brasileira de Geologia - Núcleo do Nordeste, eds. *Atas do Simpósio de Geologia do Nordeste.* Campina Grande, Paraíba. p.363-391.
- Araújo EL, Sampaio EVSB, Rodal MJN. 1995.** Composição florística e fitossociologia de três áreas de caatinga de Pernambuco. *Revista Brasileira de Biologia* 55: 596-607.
- Barbosa DCA, Alves JLH, Prazeres SM, Paiva AMA. 1989.** Dados fenológicos de 10 espécies arbóreas de uma área de caatinga (Alagoinha-PE). *Acta Botanica Brasílica* 3: 109-117.
- Begon M, Harper JL, Townsend CR. 1990.** *Ecology individuals, populations and communities.* Cambridge: Blackwell Scientific Publications.

- Carvalho RM. 1994.** *Aspectos da história de vida de folhas do palmiteiro (Euterpe edulis Mar., Arecaceae)*. Tese de Mestrado em Biologia Vegetal. Universidade Estadual de Campinas, Campinas-SP.
- Claussen JW, Maycock CR. 1995.** Stem allometry in a North Queensland tropical rainforest. *Biotropica*. **27**: 421-426.
- Craveiro AA, Silveira ER. 1982.** Two cleistanthane type diterpenes from *Croton sonderianus*. *Phytochemistry* **21**:2571-2574.
- Craveiro AA, Rodrigues AS, Andrade S, Matos FJA, Alencar, JW, Machado MIL. 1981.** Volatile constituents of Brazilian Euphorbiaceae. Genus *Croton*. *Journal of Natural Products* **44**:602-608.
- Danciguer L. 1996.** *Aspectos da regeneração de duas espécies arbóreas em um fragmento florestal do sudeste brasileiro*. Tese de Mestrado em Biologia Vegetal. Universidade Estadual de Campinas, Campinas,SP.
- Gatsuk LE, Smirnova OV, Vorontzova LJ, Zaugolnova LB, Zhvkova LA. 1980.** Age states of plants of various growth forms: a review. *Journal of Ecology* **68**: 675-696.
- Harper JL. 1977.** *Population biology of plants*. New York: Academic Press.
- King DA. 1995.** Allometry and life history of tropical trees. *Journal of Tropical Ecology* **12**: 25-44.
- Lawson EJR, Poethig S. 1995.** Shoot development in plants: time for a change. *Trends in Genetics* **11**: 263-268.
- Machado IC, Barros LM, Sampaio EVSB. 1997.** Phenology of caatinga species at Serra Talhada, PE, Northeastern Brazil. *Biotropica* **29**: 57-68.
- Niklas KJ. 1993.** Influence of tissue density-specific mechanical properties on the scaling of plant height. *Annals of Botany* **72**: 173-179.

- Niklas KJ. 1995.** Size-dependent allometry of tree height, diameter and trunk-taper. *Annals of Botany* 75: 217-227.
- Pereira RMA, Filho JAA, Lima R,V, Paulino FDG, Lima AON, Araújo Z B. 1989.** Estudos fenológicos de algumas espécies lenhosas e herbáceas da caatinga. *Ciência Agronômica* 20:11-20.
- Rabotnov TA. 1985.** Dynamics of plant coenotic populations. In: White J, eds. *The population structure of vegetation handbook of vegetation science part III*. Dordrecht: Dr W Junk Publishers, 121-142.
- Rich PM. 1987.** Mechanical structure of the stem of arborescent palms. *Botanical Gazette* 148: 42-50.
- Rich PM, Helenurum K, Kearns D, Morse SR, Palmer MW, Short L. 1986.** Height and stem diameter relationships for dicotyledonous trees and arborescent palms of Costa Rican tropical wet forest. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 113: 241-246.
- Sales MF, Araújo-Lima, MJ. 1989.** Formas de uso da flora da caatinga pelo assentamento da microrregião de Soledade (PB). In: Sociedade Botânica do Brasil, eds. *Anais da VIII Reunião Nordestina de Botânica*. Recife: Sociedade Botânica do Brasil, 165-184.
- Sampaio EVSB, Araújo EL, Salcedo IG, Tiessen H. (prelo).** Regeneração da vegetação de caatinga após corte e queima, em Serra Talhada, PE. *Revista Agropecuária Brasileira* (prelo).
- Sampaio EVS. 1995.** Overview of the Brazilian caatinga. In: Bullock S, Mooney HA, Medina E, eds. *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge: Cambridge University Press, 35 -58.
- Silva DM. 1991.** *Estrutura de tamanho e padrão espacial de uma população de Euterpe edulis Mart. (Arecaceae) em mata mesófila semidecídua no município*

- de Campinas, SP*. Tese de Mestrado em Biologia Vegetal. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Snedcor GW, Cochran WG. 1967.** *Statistical methods*. Iowa: State University Press, Ames.
- Sposito TCS. 1994.** *Arquitetura e alometria de três espécies de Cecropia (Cecropiaceae) da região Sudeste do Brasil*. Tese de mestrado em Biologia Vegetal. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Sokal RR, Rohlf FJ. 1981.** *Biometry*. San Francisco: W. H. Freeman and Company.
- Tosi JA, Vélez-Rodríguez LL. 1983.** *Provisional ecological map of the republic of Brazil*. San Juan: Institute of Tropical Forestry.
- Vorontzova LI, Zaugolnova LB. 1985.** Population biology of steppe plants In: White J, eds. *Handbook of vegetation science part III. The population structure of vegetation*. Dordrecht: Dr. W. Junk Publishers, 143- 177.
- Wilkinson L. 1990.** *SYSTAT: the system for statisticians*. Evanston: SYSTAT INC.

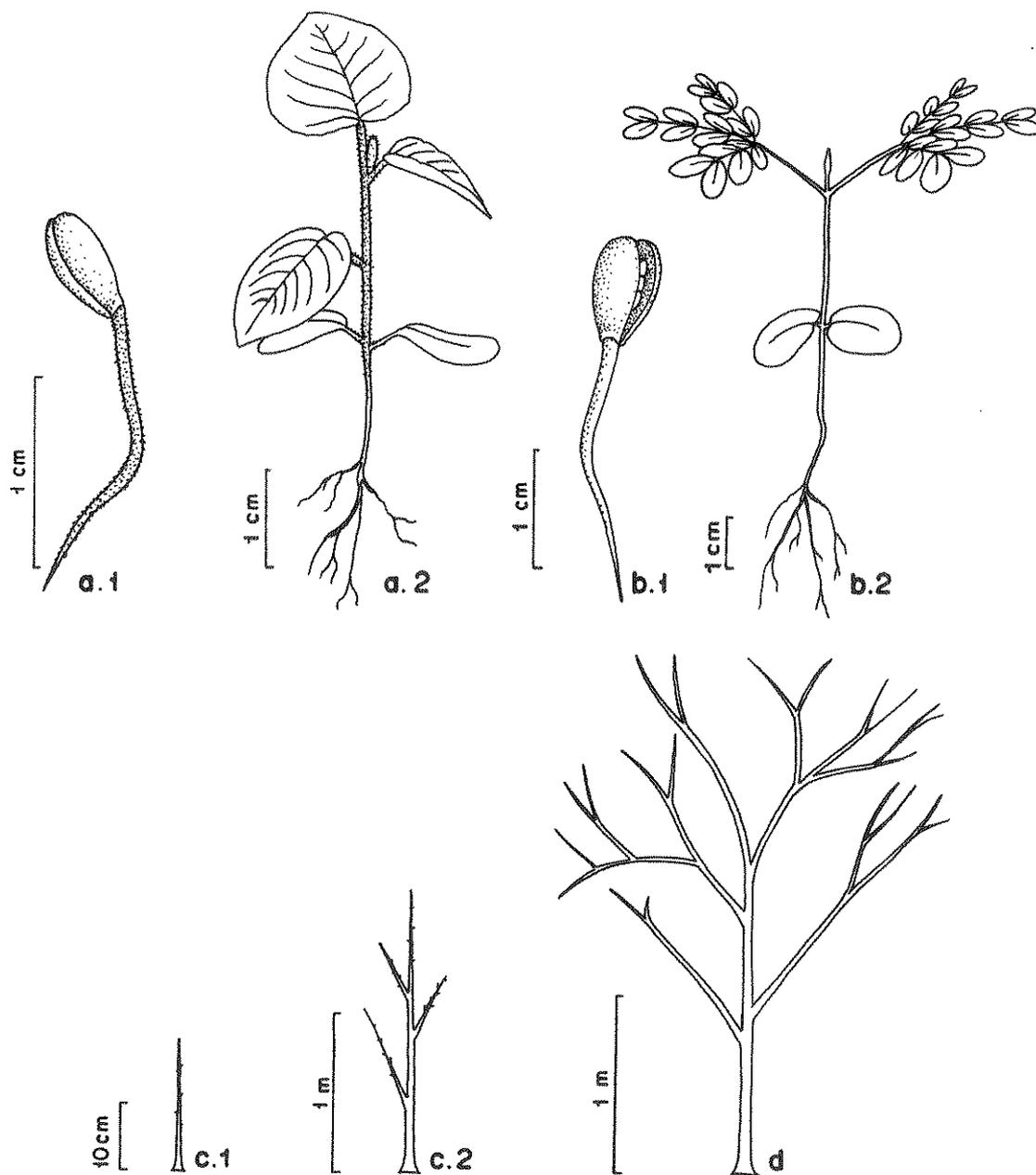


Fig. 1. Representação esquemática dos estádios ontogenéticos nas populações (a.1 e a.2 = plântulas em *Croton sonderianus*; b.1 e b.2 = plântulas em *Caesalpinia pyramidalis*; c.1 = juvenil sem ramificações primárias em *Croton* e em *Caesalpinia*; c.2 = juvenil com ramificações primárias em *Croton* e em *Caesalpinia*; d = imaturos em *Croton* e em *Caesalpinia*).

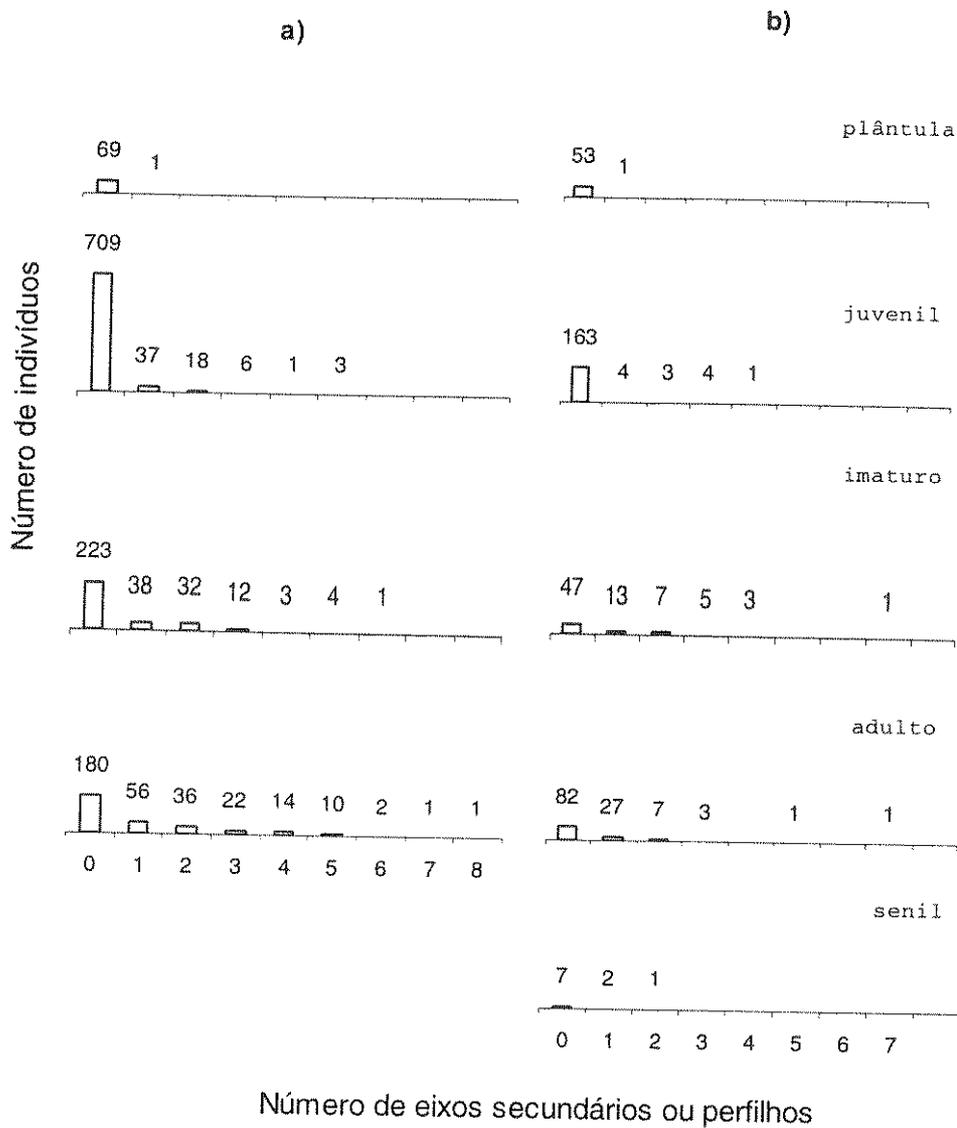


Fig. 2. Número de indivíduos com eixos caulinares secundários por estágio nas populações de *Croton sonderianus* (a) e de *Caesalpinia pyramidalis* (b). Floresta tropical seca (caatinga de agreste), na região nordeste do Brasil.

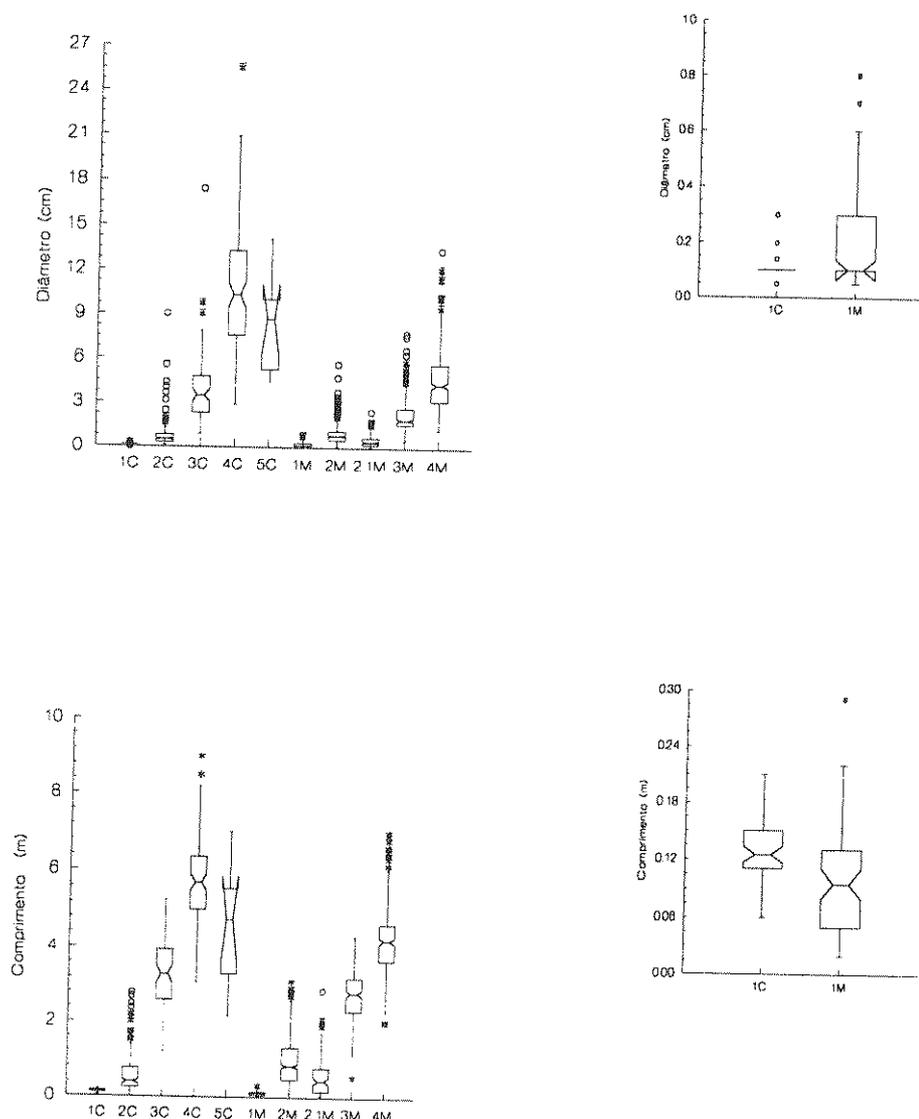


Fig. 3. Distribuições do diâmetro (cm) e do comprimento (m) dos estádios nas populações de *Caesalpinia pyramidalis* (C) e *Croton sonderianus* (M) em floresta tropical seca (caatinga de agreste), na região nordeste do Brasil. (1 = plântula, 2 = juvenil, 2.1 = juvenil clonal; 3 = imaturo, 4 = adulto, 5 = senil, * = valores extremos; ^o = valores muito extremos; caixa = 50 % da variação do tamanho; linha no interior da caixa = mediana; região estreita ao redor da mediana = intervalo de confiança da mediana; barras superior e inferior as caixas = 25 % da variação do tamanho. Se não há sobreposição do intervalo de confiança da mediana entre distribuições, significa 95 % de probabilidade de que as distribuições sejam diferentes (Wilkinson, 1990).

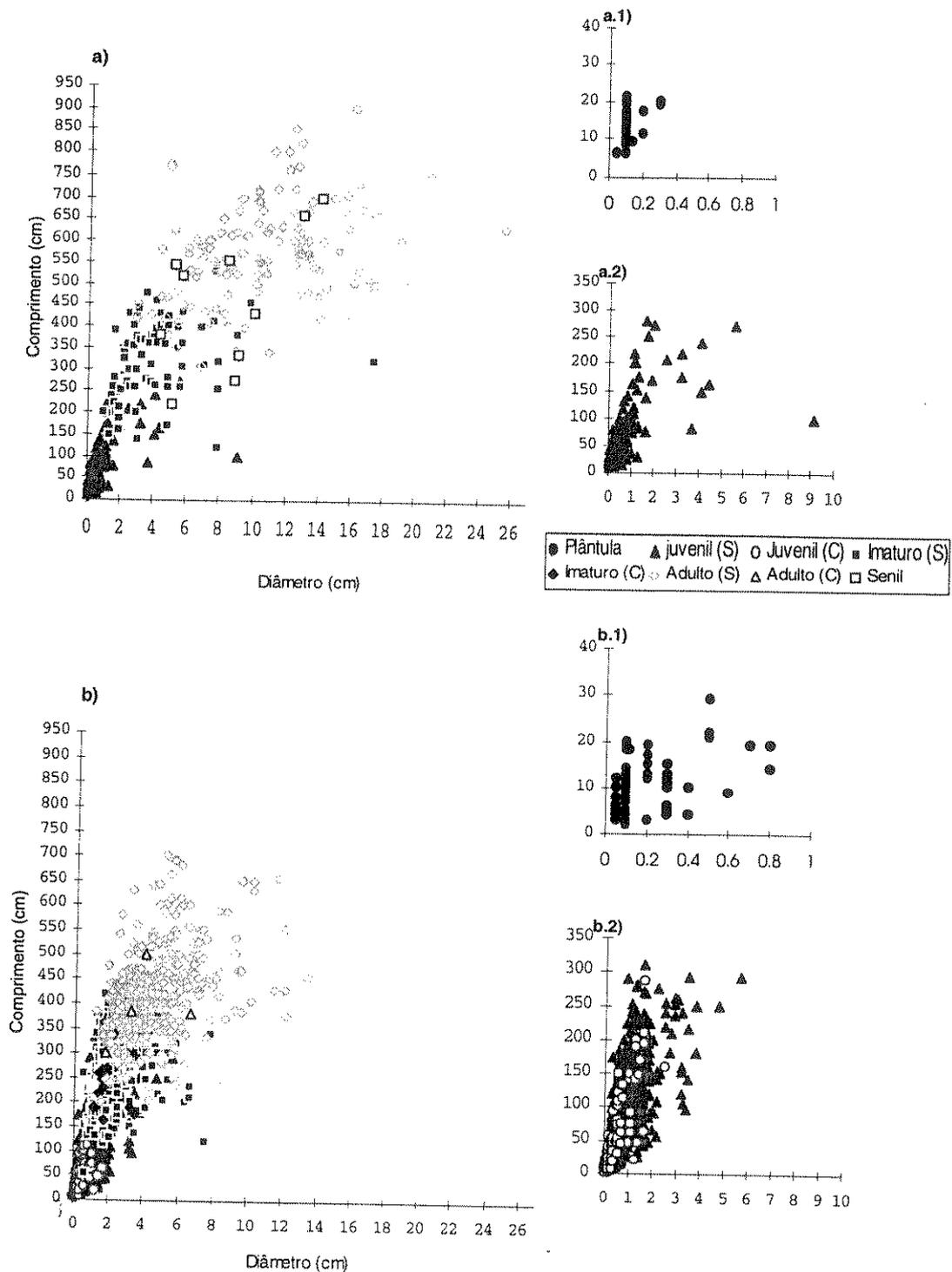


Fig. 4. Diagrama de dispersão do comprimento e diâmetro dos indivíduos em cada estágio nas populações. a) *Caesalpinia pyramidalis* (a.1 = plântulas; a.2 = juvenis); b) *Croton sonderianus* (b.1 = plântulas; b.2 = juvenis; S = indivíduos oriundos de sementes; C = indivíduos oriundos de propagação vegetativa).

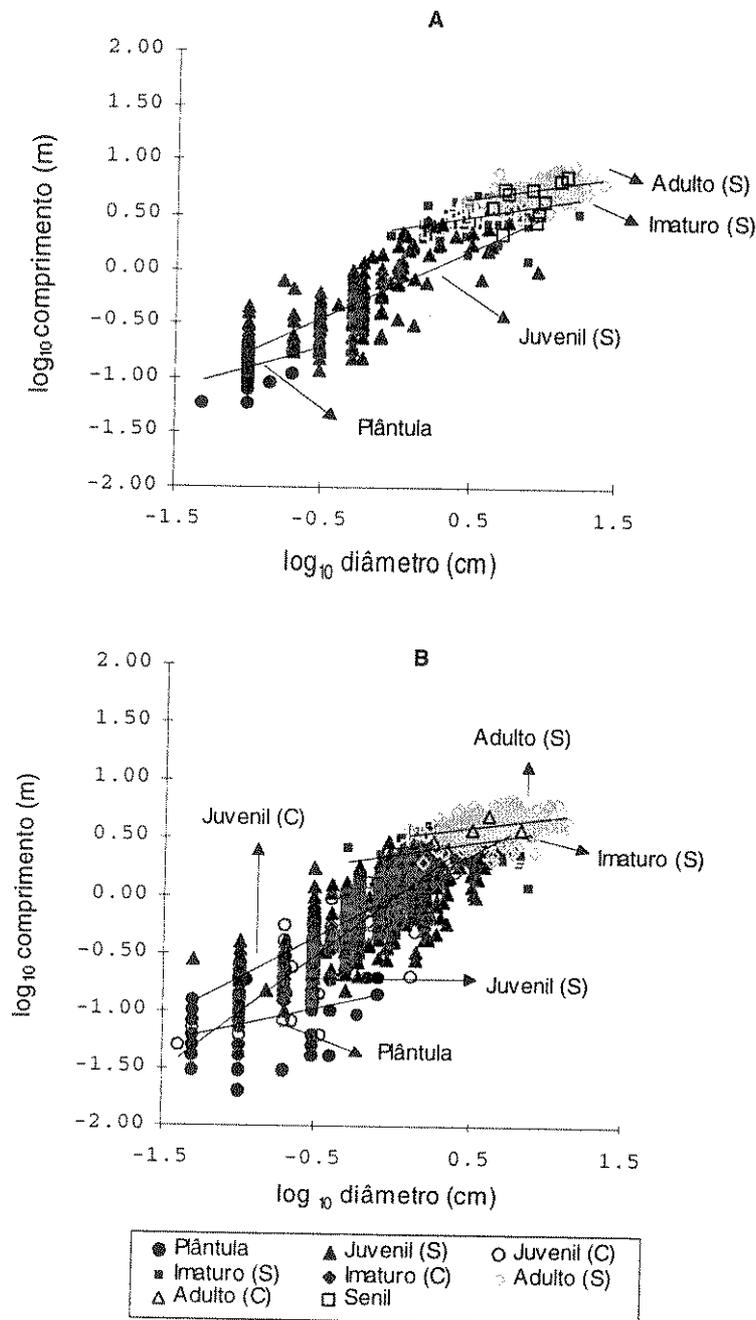


Fig. 5. Regressões lineares ($\log h = a + b \log d$) entre comprimento (m) e diâmetro no nível do solo (cm) na ontogenia de *Caesalpinia pyramidalis* (A) e *Croton sonderianus* (B) em floresta tropical seca (caatinga de agreste), na região nordeste do Brasil. (S = indivíduos oriundos de sementes; C = indivíduos oriundos de propagação vegetativa; equações das retas estão expressos na tabela 2)

Tabela 1. Amplitude do comprimento (m) e do diâmetro (cm) nos estádios ontogenéticos em *Caesalpinia pyramidalis* e *Croton sonderianus*.

Especies	Comprimento (m)			Diâmetro (cm)		
	mínimo	máximo	mediana	mínimo	máximo	mediana
<i>Caesalpinia pyramidalis</i>						
Plântula	0,06	0,21	0,12	0,05	0,30	0,10
Juvenil	0,12	2,80	0,39	0,10	9,08	0,50
Imatuto	1,19	5,26	3,28	0,90	17,46	3,49
Adulto	3,06	9,00	5,70	2,90	25,51	10,30
Senil	2,17	7,00	8,65	4,40	14,04	4,73
<i>Croton sonderianus</i>						
Plântula	0,02	0,29	0,09	0,05	0,80	0,10
Juvenil de semente	0,10	3,10	0,82	0,08	5,70	0,80
Juvenil clonal	0,03	2,87	0,43	0,04	2,50	0,40
Imaturo de semente	0,53	4,30	2,80	0,50	7,80	1,92
Imaturo clonal	1,64	3,65	2,62	1,20	3,50	1,74
Adulto de semente	2,00	7,00	4,2	1,24	13,40	4,30
Adulto clonal	3,00	5,00	3,83	1,80	6,70	3,62

Tabela 2. Parâmetros das regressões lineares entre \log_{10} altura (m) e \log_{10} diâmetro (cm) nos estádios ontogenéticos. n = número de indivíduos em 2500 m²; a = coeficiente linear; b₁ = coeficiente angular; r² = coeficiente de determinação; p = probabilidade de a relação obtida ser ao acaso; b comum = inclinação ajustada e utilizada para testar diferenças entre coeficientes lineares. Letras distintas nas colunas de a e b₁ dentro de cada espécie, indicam diferença estatística (ANCOVA, p < 0,001 e teste a posteriori de Scheffé, p = 0,05. Os testes ANCOVA e Scheffé só feitos para as regressões significativas).

População	n	a	b ₁	r ²	p	b ₁ comum
<i>Caesalpinia pyramidalis</i>						
Plântula	54	-0,523 ^a	0,384 ^{ab}	0,12	<0,01	0,62
Juvenil	175	-0,145 ^b	0,624 ^b	0,55	<0,01	0,62
Imaturo	76	0,373 ^c	0,215 ^a	0,14	<0,01	0,22
Adulto	121	0,552 ^c	0,197 ^a	0,16	<0,01	0,22
Senil	10	0,253	0,429	0,20	0,06	
<i>Croton sonderianus</i>						
Plântula	70	-0,836 ^a	0,294 ^a	0,12	<0,01	0,22
Juvenil de semente	664	-0,003	0,714 ^b	0,55	<0,01	
Imaturo de semente	288	0,356 ^b	0,208 ^a	0,10	<0,01	0,22
Adulto de semente	318	0,503 ^c	0,180 ^a	0,13	<0,01	0,22
Juvenil clonal	110	-0,011	0,999 ^c	0,74	<0,01	
Imaturo clonal	22	0,354	0,207	0,07	0,23	
Adulto clonal	4	0,463	0,223	0,34	0,42	

CAPÍTULO III

Estádios ontogenéticos e variações no crescimento anual do caule de duas espécies lenhosas em floresta tropical seca, Pernambuco, nordeste do Brasil*

Estádios ontogenéticos e variação no crescimento

PALAVRAS-CHAVE: Ontogenia, altura, diâmetro, crescimento absoluto, floresta tropical seca, caatinga, *Caesalpinia pyramidalis*, *Croton sonderianus*.

Elcida de Lima Araújo¹

Fernando Roberto Martins²

Flavio Antonio Maës dos Santos²

1 - Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco. Rua Dom Manoel de Medeiros s/n, Dois Irmãos, Recife 50171-900, PE Brasil.

2 - Departamento de Botânica, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Caixa Postal 6109, Campinas 13083-970I, SP, Brasil.

Correspondência para: Elcida de Lima Araújo, Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco. Rua Dom Manoel de Medeiros s/n, Dois Irmãos, Recife 50171-900, PE, Brasil.

* Parte da tese de doutorado da primeira autora no programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, IB, UNICAMP.

* Este trabalho segue as normas da Journal of Vegetation Science.

Resumo: *Caesalpinia pyramidalis* e *Croton sonderianus* são espécies perenes com populações abundantes em comunidades de caatinga (floresta tropical seca). Foram feitas medidas de altura total e diâmetro no nível do solo de todos os indivíduos em diferentes estádios de desenvolvimento, numa área plana de 2500 m². Variações no crescimento anual e semestral em altura e em diâmetro dos indivíduos de diferentes estádios foram descritas e comparadas. Em todos os estádios ocorreram indivíduos que não cresceram, que sofreram redução ou que cresceram em altura e em diâmetro, indicando padrões complexos de destinação de recursos durante a ontogenia. Em todos os estádios, o crescimento foi mais intenso na estação chuvosa. Apenas em imaturo e adulto a taxa mediana do crescimento foi também positiva na estação seca. A frequência de perda de parte aérea do caule provocada pela influência da estação seca foi mais elevada em juvenil de *Croton* e de *Caesalpinia*, implicando em maiores redução em altura nesse estádio. Mas a frequência de indivíduos juvenis que não apresentaram crescimento no ano foi três vezes maior em *Caesalpinia*, indicando a possibilidade de diferenças na velocidade de crescimento entre as espécies. As taxas de crescimento absoluto em altura e em diâmetro não foram constante entre os estádios. Em *Croton* e em *Caesalpinia* o crescimento em altura não foi dependente do crescimento em diâmetro e a variação no tamanho do caule também não foi dependente do tamanho inicial do indivíduo.

Introdução

O crescimento é um processo metabólico complexo, resultante de um balanço entre uma multiplicidade de reações anabólicas e catabólicas, envolvendo divisão e expansão celular. Depende tanto da constituição genética do indivíduo, como da disponibilidade de recursos (Waller 1986; Mooney 1986). A disponibilidade de recursos pode variar no tempo e no espaço, modificando as condições de crescimento durante o desenvolvimento de um indivíduo (Crawley 1986). O desenvolvimento de uma planta

pode ser dividido em diferentes estádios ontogenéticos e a variação da disponibilidade de recursos pode afetar o crescimento, de forma diferenciada na ontogenia. Além disso, as plantas são consideradas indivíduos modulares, que crescem reiterando suas partes (Waller 1986). O crescimento de um módulo radicular pode ocorrer concomitantemente ao crescimento de um módulo caulinar, desde que os recursos sejam suficientes, implicando em que o acúmulo de biomassa seja uma resultante de processos complexos e, às vezes, antagônicos. Isto sugere, que haveria dependência entre o crescimento de diferentes módulos. Assim, o crescimento do todo depende da integração entre o crescimento das partes (Schulze et al. 1986).

Diferenças nas condições ambientais interferem na destinação dos recursos durante a vida de uma planta. Assim, os recursos nem sempre são utilizados para o crescimento propriamente dito, isto é, nem sempre a resultante é o aumento do tamanho da planta. Muitas vezes, os indivíduos sofrem danos no seu crescimento através de perdas de módulos, provocadas por herbívoros, patógenos ou quebra de partes ou de outros indivíduos maiores, resultando em manutenção ou redução do tamanho (Enright & Hartshorn 1980; Crawley 1986; Clark & Clark 1991). Isso torna o crescimento um processo dinâmico ao nível populacional. Então, o crescimento pode ser considerado uma característica plástica, variando entre indivíduos de uma mesma idade e resultando em variações no tamanho, na forma das plantas e na habilidade competitiva dos indivíduos numa população (Rodríguez & Pascal 1980; King 1981; Niklas 1994, 1995).

A abundância e a diversidade de espécies nas comunidades podem ser influenciadas, entre outros fatores, pelas diferenças nas taxas específicas de crescimento. Estas diferenças podem influenciar no desempenho das plantas e na

probabilidade de sobrevivência dos indivíduos, sendo importantes para o entendimento da dinâmica das populações e organização das comunidades vegetais (Enright & Hartshorn 1980; Rodríguez & Pascal 1980; Swaine et al. 1987ab; Crawley 1986; Waller 1986).

A disponibilidade de água é considerada um recurso ambiental determinante na estrutura das comunidades vegetais (Crawley 1986). O crescimento dos indivíduos está relacionado com as relações hídricas, pois o ganho de carbono ocorre em função de um custo de água e de nutrientes. Conseqüentemente, uma diminuição do turgor leva a uma redução na fotossíntese. Variações no potencial hídrico dos tecidos vegetais limitariam o crescimento das plantas (King 1990a; Schulze et al. 1986; Mooney 1986). A capacidade fotossintética muda com o tamanho da superfície fotossintética e com a favorabilidade das estações do ano (Mooney 1986).

No nordeste do Brasil, em floresta seca do tipo caatinga, a água é um recurso disponível apenas entre 4 e 6 meses durante o ano. A maioria das espécies apresenta caducifolia durante toda a estação seca (Sampaio 1995). Isso leva-nos a esperar que o crescimento não seja constante nem ao longo do tempo e nem entre os estádios de desenvolvimento. Este estudo considera o crescimento como um processo dinâmico numa população. Objetiva descrever as variações anuais no crescimento em altura e em diâmetro de indivíduos de duas espécies lenhosas em diferentes estádios ontogenéticos, verificar se existem diferenças nas taxas de crescimento na transição entre estádios ontogenéticos e inferir sobre implicações dessas diferenças na dinâmica de populações densas simpátricas. Para isto tentamos responder às seguintes perguntas: 1. como ocorre o crescimento em altura e em diâmetro nos diferentes estádios ontogenéticos? 2. o crescimento foi constante durante o ano e entre os

estádios? 3. o crescimento em altura é limitado pelo crescimento em diâmetro? 4- o crescimento em altura e em diâmetro depende do tamanho inicial do indivíduo? 5. O crescimento difere entre espécies?

Material e Métodos

Local do estudo e espécies estudadas

O estudo foi desenvolvido na Estação da Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária - IPA Experimental (8° 14' S e 35° 55' W, 537 m de altitude), localizada no município de Caruaru, estado de Pernambuco, Brasil. O clima é marcadamente estacional. A estação chuvosa vai de março a agosto, ocorrendo uma precipitação média anual de 710 mm. As temperaturas mínima e máxima absolutas são de 11 e 38 °C, respectivamente, com temperatura média compensada anual de 22,7 °C. O solo é Podzólico Amarelo eutrófico. A vegetação da área estudada é classificada como floresta tropical seca (Tosi & Vélez-Rodríguez 1983), do tipo caatinga de agreste, apresentando elevada riqueza de Leguminosae e Euphorbiaceae (Almeida et al. 1977; Alcoforado Filho 1993). As espécies estudadas, *Caesalpinia pyramidalis* Tul. (Caesalpinaceae), uma árvore vulgarmente conhecida como catingueira, e *Croton sonderianus* Muell. Arg. (Euphorbiaceae), um arbusto conhecido localmente por marmeleiro, são espécies lenhosas, perenes e iteropáricas. São utilizadas na economia rural e formam populações abundantes, destacando-se entre as espécies que compõem as comunidades de caatinga (Araújo et al. 1995; Sampaio, 1995). Daqui em diante, as espécies serão referidas pelos nomes genéricos.

Amostragem das populações

Em abril de 1995, os indivíduos de todos os tamanhos das duas populações, presentes no interior de 100 parcelas de 5 m X 5 m, sorteadas entre 400 parcelas contíguas, pré-estabelecidas num trecho plano da vegetação com fisionomia homogênea, foram identificados, numerados e medidos (altura total em m e diâmetro no nível do solo em cm). O termo altura total foi usado como sinônimo de comprimento. Assim, a altura total da planta foi considerada como a distância ao longo do caule da planta, indo do solo até o ápice. As medições foram feitas com paquímetro, trena e vara graduada. Foi marcado com tinta, ao redor do caule da planta, o local exato onde foram feitas as medições. Os indivíduos foram classificados a partir de características macromorfológicas externas nos estádios ontogenéticos de plântula, juvenil imaturo e adulto. Plântulas apresentaram presença de cotilédones, caule clorofilado e sistema radicular próprio; juvenil apresentaram ausência de ramificação secundária e em geral caule de coloração castanha, exceção feita para juvenil clonal muito jovem que tinha caule verde, mas não apresentava sistema radicular próprio; imaturo apresentaram caule não clorofilado com ramificação secundária e ausência de flores e frutos e adulto apresentaram caule não clorofilado, com ramificação de ordem secundária em diante e presença de flores e fruto (ver capítulo 2). Foi considerado como indivíduo todo eixo aéreo que não apresentasse ligação no nível do solo com qualquer outro eixo aéreo. A população de *Croton* apresentou crescimento clonal por propagação vegetativa. Para verificar a ocorrência de propagação vegetativa, foram feitas escavações na base do sistema caulinar. A profundidade das escavações variou entre 1 a 15 cm. Isto permitiu separar os indivíduos clonais dos indivíduos oriundos de semente. Nas escavações, tomou-se o cuidado de não danificar o sistema radicular, recobrando-o imediatamente

com o próprio solo removido, após a observação das ligações subterrâneas. Os indivíduos foram medidos novamente em setembro de 1995 (término da estação chuvosa) e em março de 1996 (término da estação seca) para avaliar a variação no crescimento. A variação no crescimento das plântulas foi avaliada apenas entre abril e setembro de 1995, porque plântula é um estágio ocorrente apenas na estação chuvosa (ver capítulo 2). Os indivíduos foram monitorados mensalmente durante todo o estudo para permitir conhecer aspectos da história de vida das plantas marcadas que auxiliasse na avaliação da variação no crescimento.

Análise dos dados

O crescimento foi analisado pela diferença no tamanho dos indivíduos em um intervalo de tempo, sendo avaliado pela taxa de crescimento absoluto, através da fórmula $(M_1 - M_0)/T$, onde M_1 foi a medição final; M_0 foi a medição inicial e T o tempo decorrido entre as medições. Assim, a diferença na altura total e no diâmetro das plantas será referida como crescimento em altura e crescimento em diâmetro, respectivamente. Taxas de crescimento negativas, nulas ou positivas indicaram, respectivamente, diminuição (danos no crescimento), estagnação (ausência de crescimento) ou crescimento propriamente dito (aumento) no tamanho dos indivíduos. A análise do crescimento é apresentada apenas com os indivíduos que sobreviveram durante o tempo do estudo. A relação entre o crescimento absoluto em altura total (h) e diâmetro (d) nos diferentes estádios da população foi avaliada por análise de regressão linear com base no modelo I (Snedecor & Cochran, 1967; Sokal & Rohlf, 1981). Foram realizadas análises de variância (ANOVA) para verificar a significância das equações de regressão ($h = a + bd$) em cada estágio. As análises foram feitas

através do programa ANCOVA31 desenvolvido por F.A.M. Santos da Universidade Estadual de Campinas. Diferenças nas taxas de crescimento entre estádios ontogenéticos e entre as populações foram avaliadas pela sobreposição ou não do intervalo de confiança da mediana através de diagramas de caixa, usando o programa SYSTAT (Wilkinson 1990), pelo teste Kruskal-Wallis e pelo teste de Tukey não paramétrico *a posteriori* ($Q_{0,01,7} = 3,494$, Zar 1996).

Resultados

Em todos os estádios ontogenéticos, a maioria dos indivíduos de *Croton* e de *Caesalpinia* cresceram em altura e em diâmetro durante o tempo do estudo. Em *Caesalpinia*, os estádios juvenil, imaturo e adulto estiveram representados por 214, 76 e 121 indivíduos, respectivamente. Em *Croton*, os estádios juvenil de semente, juvenil clonal, imaturo e adulto estiveram representados por 669, 91, 310 e 322 indivíduos, respectivamente. Reduções em altura e em diâmetro do caule foram mais freqüentes no estágio juvenil de ambas as populações (Fig. 1). A freqüência de indivíduos estagnados também foi maior no estágio juvenil em ambas as populações. Cerca de 20% dos juvenis em *Caesalpinia* apresentaram estagnação em altura e em diâmetro. Em *Croton*, 5% dos juvenis não apresentaram crescimento em altura e 15% dos juvenis não apresentaram crescimento em diâmetro. A mediana das taxas anuais de crescimento aumentou com a progressão da ontogenia (Fig. 2). A taxa mediana anual do crescimento em juvenil de *Croton* foi maior que em *Caesalpinia*. Nos estádios imaturo e adulto, *Caesalpinia* teve maiores medianas de crescimento em altura e

menores medianas de crescimento em diâmetro que *Croton*. Tanto o crescimento em altura como o crescimento em diâmetro em juvenis de sementes foram maiores que em juvenis clonais de *Croton*. Isso mostra que o crescimento dos indivíduos durante a ontogenia difere entre as espécies.

Alterações positivas, nulas, ou negativas no tamanho do caule das plantas ocorreram tanto na estação chuvosa quanto na estação seca, mas o crescimento em altura ou em diâmetro em todos os estádios foi mais elevado na estação chuvosa. Em todos os estádios, as medianas do crescimento em diâmetro foram negativas na estação seca e positivas na estação chuvosa, mostrando que a redução do diâmetro foi mais freqüente na estação seca em ambas as populações (Fig.3). No estádio juvenil, a mediana do crescimento em altura também foi negativa na estação seca. Nos estádios imaturo e adulto, o crescimento em altura teve mediana positiva durante todo o ano (Fig. 3). Isso mostra que o crescimento em altura e em diâmetro variam ao longo do ano e que diferentes estádios ontogenéticos apresentam diferentes respostas de crescimento em relação à disponibilidade estacional de água. O estádio plântula foi representado por 23 indivíduos em *Croton* e 44 indivíduos em *Caesalpinia*. Na estação chuvosa, a maioria das plântulas ou cresceram ou estagnaram em altura e em diâmetro. Mas, com a chegada da estação seca, todas as plântulas recrutadas para o estádio juvenil tiveram reduções em altura logo após seu recrutamento. O crescimento em altura no estádio plântula diferiu entre as espécies (Kruskal-Wallis = 975; $\chi^2 = 15,76$; $p < 0,01$), mas não houve diferença no crescimento em diâmetro (Fig. 3).

Os estádios juvenil e adulto em *Caesalpinia* e o estádio juvenil de semente em *Croton* mostraram uma relação linear entre o crescimento em altura e o crescimento em diâmetro. Mas o coeficiente de determinação das regressões lineares foi menor

que 12 % (Fig. 1) em todos os estádios ontogenéticos de ambas as populações, mostrando que a variação em altura de uma planta não depende unicamente e nem fortemente de sua variação em diâmetro. Assim, o crescimento em altura de uma planta ocorre independentemente de seu crescimento em diâmetro. Em nenhum estádio de qualquer das duas populações, o crescimento em altura ou em diâmetro foi dependente do tamanho inicial do indivíduo. O crescimento em altura e o crescimento, em diâmetro em relação ao tamanho inicial do indivíduo, mostrou uma aderência significativa ao modelo linear apenas no estádio juvenil em *Caesalpinia* e no estádio juvenil de semente em *Croton*. Também houve uma relação linear, embora negativa, entre o crescimento em altura e o tamanho inicial da planta no estádio adulto de *Croton*. Mas em todos os estádios os coeficientes de determinação (r^2) foram menores que 10 % (Fig 4,5).

Nas duas populações, as taxas de crescimento anual em altura (Kruskal-Wallis = 406,72; $X^2 = 6$; $p < 0,01$) diferiram entre alguns estádios ontogenéticos (Fig.2). A taxa de crescimento em altura não diferiu entre os estádios imaturo e adulto em *Croton* (Tukey $Q = 2,94$) e em *Caesalpinia* (Tukey $Q = 3,34$). No estádio juvenil de *Croton*, a taxa de crescimento em altura também não diferiu entre indivíduos de semente e indivíduos clonais (Tukey $Q = 2,23$). As taxas de crescimento em diâmetro diferiram (Kruskal-Wallis = 406,72; $X^2 = 6$; $p < 0,01$) entre todos os estádios de *Croton* e entre alguns estádios ontogenéticos em *Caesalpinia*. Apenas entre imaturo e adulto houve diferença na taxa anual de crescimento em diâmetro em *Caesalpinia* (Tukey $Q = 2,21$). No estádio adulto, medianas positivas da taxa de crescimento anual indicam que os indivíduos destinam recursos tanto para o crescimento vegetativo como para a reprodução.

Discussão

Em ambientes secos, a água é um recurso limitante (Crawley 1986). Existe uma relação positiva entre o tamanho da planta e a resistência à movimentação da água, influenciando o potencial hídrico da planta. As diferenças no potencial hídrico celular influenciam no balanço entre citocininas e ácido abscísico, que controla o ritmo do crescimento dos indivíduos (Alvin & Alvin 1976; King 1990a; Schulze et al. 1986; Mooney 1986). Assim, a menor disponibilidade de água na estação seca explicaria as variações nas taxas de crescimento ao longo do ano.

Variações negativas no crescimento ocorreram com frequência nas populações de *Caesalpinia* e *Croton*. A maioria dos indivíduos teve redução do diâmetro na estação seca. Acreditamos que a redução no diâmetro do caule, em parte, seja devida a uma diminuição do turgor celular, já que não observamos esfoliações no caule que justificassem a redução. Na estação seca, as plantas dos estádios finais da ontogenia ainda apresentaram medianas positivas para o crescimento em altura, indicando translocação de reservas, já que na estação seca não há ganho de carbono, pois as plantas perdem rapidamente as folhas e têm caule amorronzado (ver capítulo 2). O crescimento em altura na seca requer uso de água, sendo possível a utilização da água armazenada nos tecidos, levando a uma redução no diâmetro. Além disso, existe a possibilidade de a planta perder água através da transpiração. Isso também contribuiria para uma redução do turgor celular e redução no diâmetro. O fato de alguns indivíduos conseguirem fazer uso de um recurso escasso (água) na estação seca, tanto para a manutenção das atividades metabólicas diárias quanto para o crescimento, aponta a possibilidade de existência de diferenças na habilidade

competitiva entre os indivíduos. O crescimento na estação seca talvez possa implicar em vantagens no estabelecimento e na dinâmica de transição entre estádios ontogenéticos. Alguns indivíduos poderiam atingir mais rapidamente a idade adulta, reproduzindo-se antes que outros.

Em geral, a sobrevivência de plantas em florestas úmidas e temperadas tem sido inversamente relacionada à ocorrência de danos provocados por queda de partes das árvores mais altas. Crescer longe das copas das árvores ou crescer rápido seriam maneiras de minimizar o impacto provocado por queda de partes das plantas altas (Enright & Hartshorn 1980; Clark & Clark 1991). Na caatinga, a redução da altura das plantas não foi provocada por queda de parte das plantas maiores. A perda de eixos aéreos das plantas foi considerada como uma forma de ajuste ao estresse hídrico. À medida que o estresse hídrico aumentava, observou-se que os eixos aéreos terminais começavam a secar no sentido ápice-base e sofriam abscisão. Se o estresse hídrico fosse muito severo, outros eixos eram descartados, implicando em diminuição de altura, sempre no sentido ápice-base (ver capítulo 2). Possivelmente, as plantas bloqueiam os tecidos de transporte em regiões distais do caule, evitando o movimento e a perda de água. Em *Caesalpinia* e em *Croton*, o crescimento em altura foi importante para que os indivíduos atingissem o estágio adulto reprodutivo (ver capítulo 2). Isso indica que a alta frequência de reduções em altura pode atrasar o recrutamento de indivíduos de uma mesma coorte para estádios posteriores. Assim, o tempo de permanência de um indivíduo em um determinado estágio pode variar. Juvenis tiveram maior frequência de redução em altura. Isto indica que o estresse hídrico possivelmente afete mais o estabelecimento de juvenis que de imaturos e adultos em *Caesalpinia* e em *Croton*. Indivíduos que sofrem reduções no tamanho

talvez tenham maior probabilidade de morrer (Enright & Hartshorn 1980; Clark & Clark 1991). Reduções em tamanho ocorrem tanto na estação chuvosa quanto na estação seca. Isso indica que talvez exista um efeito tardio e cumulativo da influência da seca no desenvolvimento dos indivíduos.

O crescimento, em algumas espécies tropicais, é dependente do tamanho inicial da planta (Swaine et al. 1987a,b; Lieberman & Lieberman 1987; King 1990b, 1995; Niklas 1994, 1995). Crescimento não proporcional entre altura e diâmetro do caule pode gerar diferenças de formas nas plantas, influenciando na habilidade competitiva das plantas (Crawley 1986; Waller 1986; King 1981; Niklas 1994). Em *Croton* e *Caesalpinia*, o crescimento foi independente do tamanho inicial em todos os estádios. Indivíduos em ambas as espécies apresentaram estagnação, redução ou crescimento em altura, de modo independente da variação em diâmetro. Assim, não há indicação de que a quantidade de recursos destinado ao crescimento aéreo seja constante durante o desenvolvimento dos indivíduos. Isso mostra que a destinação de recursos para o crescimento em altura e/ou em diâmetro é complexa e independente durante a ontogenia.

O modo como as plantas crescem pode influenciar no estabelecimento e na sobrevivência dos indivíduos de forma diferenciada ao longo do tempo (Enright & Hartshorn 1980; Rodríguez & Pascal 1980; Mooney 1986). O maior crescimento em altura, para uma mesma taxa de crescimento em diâmetro no estágio juvenil, mostra que a ocupação do espaço vertical é mais importante para o estabelecimento dos indivíduos nesse estágio. Taxas de crescimento semelhante em altura e em diâmetro nos estádios imaturo e adulto indicam uma mudança na forma da planta em relação ao estágio juvenil. O aumento das taxas de crescimento em diâmetro nos estádios finais

da ontogenia, em *Caesalpinia* e em *Croton*, indica uma relação entre o aumento da área basal do tronco e a expansão da copa. A planta, além de suportar o caule principal, deve suportar os eixos horizontais representados pela expansão da copa. A expansão da copa possibilita maior exposição das estruturas reprodutivas e uma maior superfície de interceptação da luz pelas folhas para a fotossíntese, que só ocorre na curta estação chuvosa, já que juvenil (exceção feita para juvenil clonal recém-recrutado), imaturo e adulto não têm caule clorofilado (ver capítulo 2). Na caatinga, ocorrem variações na duração e distribuição das chuvas entre anos (Sampaio 1995; ver capítulo 1). Variações sazonais podem influenciar no número e no tamanho das folhas, reduzindo a fotossíntese (Schulze et al. 1986; Mooney 1986). Assim, maior expansão da copa poderia balancear o efeito de variações sazonais entre anos na fotossíntese e no crescimento dos indivíduos.

A ausência de reprodução entre anos em *Caesalpinia* foi sugerida como uma forma de balancear as diferenças nas taxas de crescimento populacional entre *Croton* e *Caesalpinia*, justificando a manutenção das relações de abundância entre essas espécies (ver capítulo 1). O crescimento em juvenis de sementes de *Croton* foi menos estagnado que o crescimento em juvenis de *Caesalpinia*, mostrando diferenças na velocidade de crescimento entre as espécies. A transição de juvenis para imaturo deve ocorrer mais rápido em *Croton*, sendo possível que indivíduos de uma mesma coorte se tornem adultos reprodutivos mais rapidamente em *Croton* que em *Caesalpinia*. Indicamos que o maior crescimento em *Croton* também possa contribuir para compensar suas menores taxas de recrutamento e influenciar na manutenção das suas relações de abundância com outras espécies da comunidade.

Agradecimentos

Os autores agradecem aos Drs. C.S.B. Costa; Matos, D.M.S.; J.D. Hay; P.Y. Kageyama e S. Bullock pelas críticas e sugestões. À Estação Experimental de Pesquisa Agropecuária do IPA, em Caruaru, pelo apoio logístico dado ao projeto durante seu desenvolvimento. Ao Programa de Recursos Humanos em Áreas Estratégicas/CNPq e à CAPES pelo apoio financeiro. Ao Dr. Grady Linder Webster e ao herbário PEUFR, pela identificação do material botânico.

Referência bibliográfica

- Alvin, T. & Alvin, R. 1976. Relation of climate to growth periodicity in tropical trees. In: Tomlinson, P.B. & Zimmermann, M. H. eds. *Tropical trees as living systems*. p. 445-463. Cambridge University Press, New York.
- ALMEIDA, F.F.M. de, HASUI, I., NEVES, B.B. de B., FUCK, R.A. 1977. Provincias estruturais brasileiras. Pp. 363-391 in Sociedade Brasileira de Geologia - Núcleo do Nordeste (eds). *Simpósio de Geologia do Nordeste*.
- Araújo, E.L., Sampaio, E.V.S.B. & Rodal, M.J.N. 1995. Composição florística e fitossociologia de três áreas de caatinga de Pernambuco. *Rev. Brasil. Biol.* 55: 596-607.
- Clark D.B. & Clark D.A. 1991. The impact of physical damage on canopy tree regeneration in tropical rain forest. *J. Ecol.* 79: 447-457.
- Crawley, M. J. 1986. Life history and environment. In: Michael J. Crawley ed. *Plant Ecology*, pp. 253-290. Blackwell Scientific Publications, Oxford, London.

- Enright, N.J. & Hartshorn, G. S. 1980. The demography of tree species in undisturbed tropical rainforest. In: Bormann, F.H. & Berlyn, G. eds.. *Age and growth rate of tropical tree* p.107-119. New Haven, Yale University.
- King DA. 1981. Tree dimensions: maximizing the rate of height growth in dense stands. *Oecologia* 51: 351-356.
- King, D.A. 1990a. The adaptive significance of tree height. *Am. Nat.* 135:808-828.
- King, D.A. 1990b. Allometry of saplings and understorey trees of a Panamanian forest. *Func. Ecol.* 4: 27-32.
- King DA. 1995. Allometry and life history of tropical trees. *J. Trop. Ecol.* 12: 25-44.
- Lieberman, M. & Lieberman, D. 1987. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica. *J. Trop. Ecol.* 3: 347-358.
- Mooney, H.A. 1986. Photosynthesis. In: Michael J. Crawley ed. *Plant Ecology*, pp. 345-373. Blackwell Scientific Publications, Oxford, London.
- Niklas, J.K. 1994. Plant allometry the scaling of form and process. Chicago University Press, London.
- Niklas, K.J. 1995. Size-dependent allometry of tree height, diameter and trunk-taper. *Ann. of Bot.* 75: 217-227.
- Rodríguez, S. A. & Pascal, J.N. 1980. Applications of models and mathematical equations to evaluate growth rates and age determination of tropical trees. In: Bormann, F.H. & Berlyn, G. eds. *Age and growth rate of tropical tree* p.128-135. New Haven, Yale University.
- Sampaio, E.V.B.S. 1995. Overview of the Brazilian caatinga. In: Bullock S, Mooney HA, Medina E, eds. *Seasonally Dry Tropical Forests*, pp. 35-58. Cambridge University Press, Cambridge.

- Schulze, -E. D.; Küppers, M. & Matyssek, R. 1986. The roles of carbon balance and branching pattern in the growth of woody species. In: Givnish, T.J. ed. *On the economy of plant form and function*, pp. 585-602. Cambridge University Press, Cambridge.
- Snedecor, G.W & Cochran WG. 1967. *Statistical methods*: 2nd ed. State University Press, Ames, Iowa.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1981. *Biometry*. 2nd ed. Freeman, San Francisco.
- Swaine, M.D.; Hall, J.B. & Alexander, I.J. 1987a. Tree populations dynamics at Kade, Ghana (1968-1982). *J. Trop. Ecol.* 3:331-345.
- Swaine, M.D.; Lieberman, D. & Putz, F. 1987b. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. *J. Trop. Ecol.* 3:359-366.
- Tosi, J.A. & Vélez-Rodríguez, L.L. 1983. *Provisional ecological map of the republic of Brazil*. San Juan: Institute of Tropical Forestry.
- Waller, D.M. 1986. The dynamics of growth and form. In: Michael J. Crawley ed. *Plant Ecology*, pp. 291-320. Blackwell Scientific Publications, Oxford, London.
- Wilkinson, L. 1990. *SYSTAT: the system for statisticians*. Evanston: SYSTAT INC.
- Zar, J.H. 1996. *Bioestatistical analysis*. 3rd ed. Prentice-Hall, New Jersey.

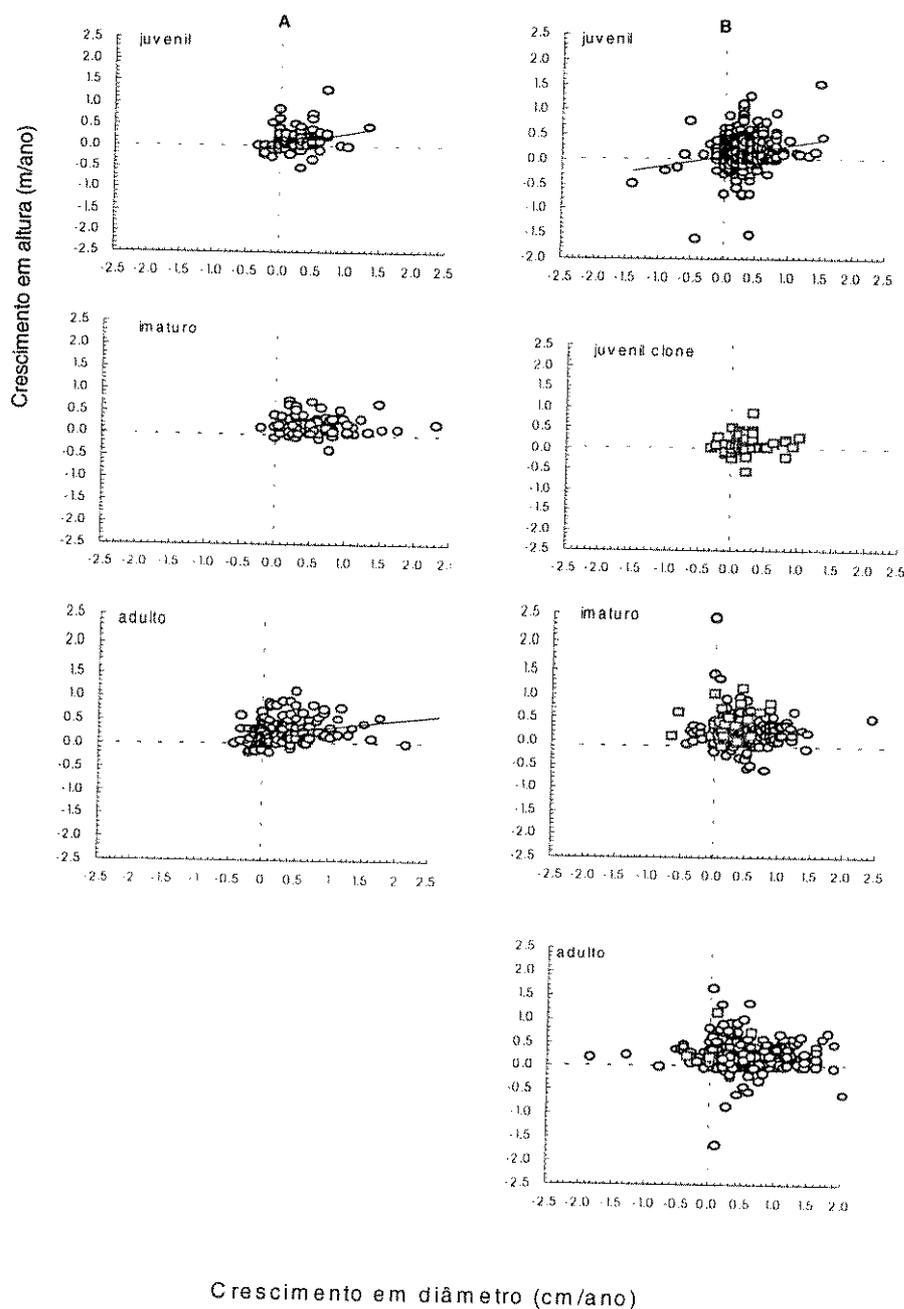


Fig. 1. Relação entre a taxa anual de crescimento em altura (h) e a taxa anual de crescimento em diâmetro (d) nos estádios ontogenéticos de *Caesalpinia pyramidalis* (A) e *Croton sonderianus* (B). Floresta tropical seca (caatinga de agreste), no nordeste, do Brasil. Equações das retas com ajustes significativos: $h = 0,14 + 0,38 d$, $r^2 = 0,09$ (juvenil em *Caesalpinia*); $h = 0,21 + 0,89 d$, $r^2 = 0,11$ (adulto em *Caesalpinia*); $h = 0,22 + 0,24 d$, $r^2 = 0,05$ (juvenil de semente em *Croton*).

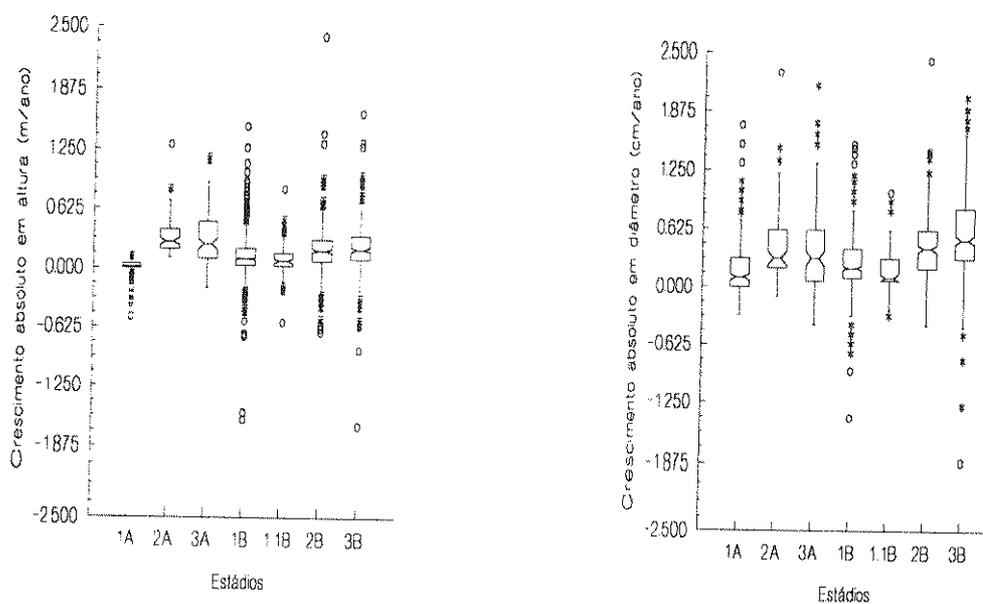


Fig. 2. Distribuição da variação anual da altura e do diâmetro nos estádios das populações de *Caesalpinia pyramidalis* (A) e de *Croton sonderianus* (B). (1 = juvenil, 1.1 = juvenil clonal; 2 = imaturo; 3 = adulto; * = valores extremos; o = valores muito extremos "outliners"; caixa = 50 % da variação do tamanho; linha no interior da caixa = mediana; região estreita ao redor da mediana = intervalo de confiança da mediana; barras superior e inferior = 25 % da variação do tamanho. Se não há sobreposição da mediana entre distribuições, significa 95 % de probabilidade de que as distribuições sejam diferentes (Wilkinson 1990). Floresta tropical seca (caatinga de agreste), no nordeste do Brasil.

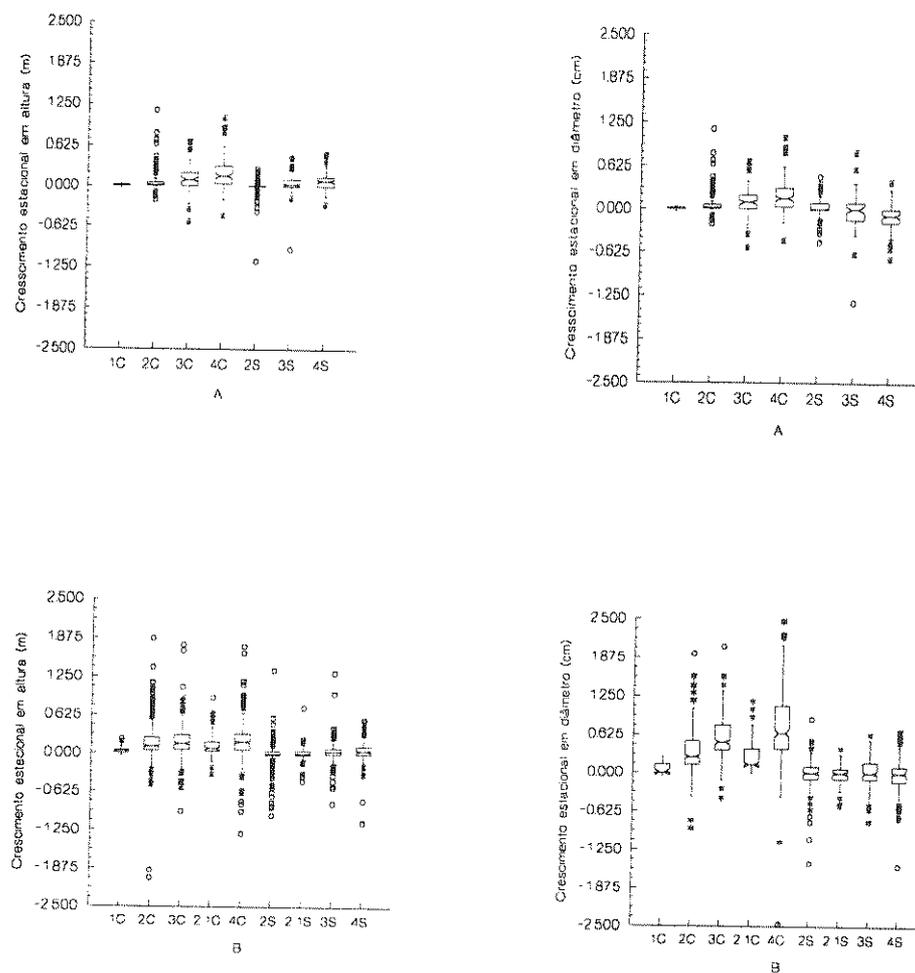


Fig. 3. Variações do tamanho das plantas nos diferentes estádios ontogenéticos nas estações chuvosas e secas. (A = *Caesalpinia pyramidalis*; B = *Croton sonderianus*; 1 = plântula, 2 = juvenil, 2.1 = juvenil clonal, 3 = imaturo, 4 = adulto, C = estação chuvosa; S = estação seca; * =valores extremos; ^o = valores muito extremos “outliners”; caixa = 50 % da variação do tamanho; linha no interior da caixa = mediana; região estreita ao redor da mediana = intervalo de confiança da mediana; barras superior e inferior = 25 % da variação do tamanho. Se não há sobreposição da mediana entre distribuições, significa 95 % de probabilidade de que as distribuições sejam diferentes (Wilkinson 1990). Floresta tropical seca (caatinga de agrestê), no nordeste do Brasil.

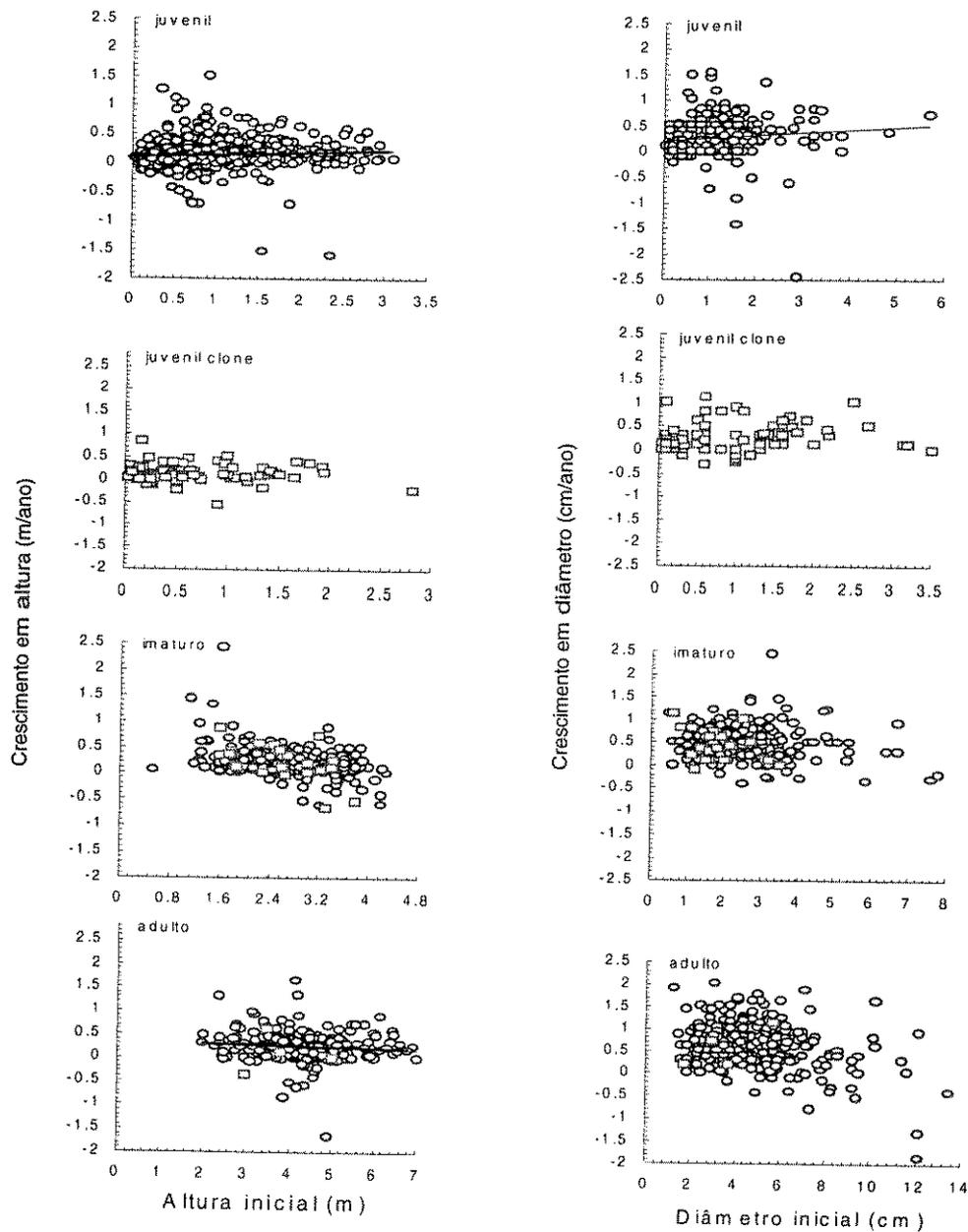


Fig. 4. Relação entre o tamanho inicial e a taxa anual de crescimento absoluto em altura (ch) e em diâmetro (cd) nos estádios ontogenéticos de *Croton sonderianus* (o = indivíduos oriundos de sementes; □ = indivíduos clonais). Floresta tropical seca (caatinga de agreste), no nordeste do Brasil. Equações das retas com ajustes significativos: $ch = 0,210 + 0,05 h$; $r^2 = 0,02$ e $cd = 0,09 + 0,04 d$; $r^2 = 0,01$ (juvenil de semente); $ch = 0,86 - 0,05 h$; $r^2 = 0,06$ (adulto).

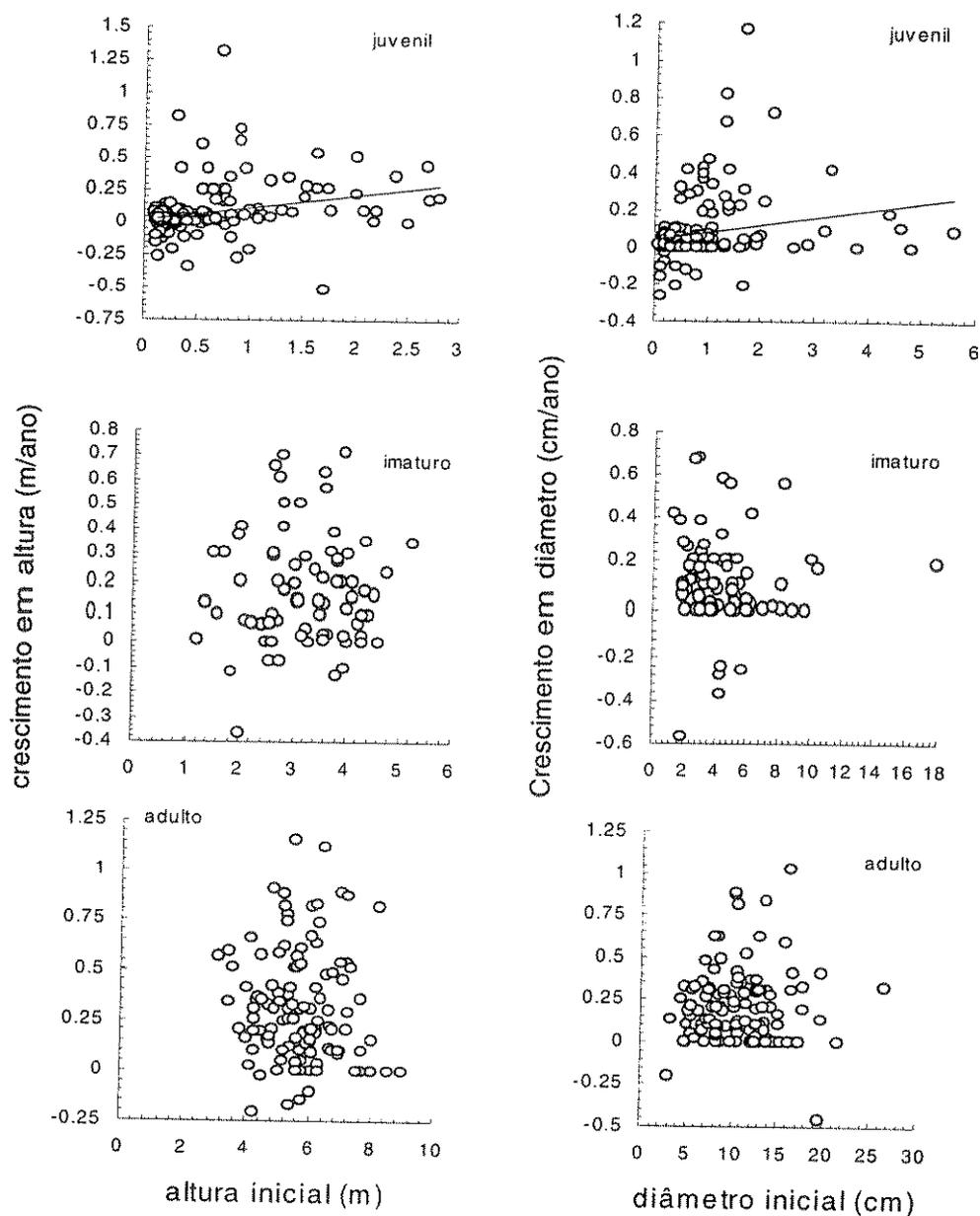


Fig 5. Relação entre o tamanho inicial e a taxa anual de crescimento absoluto em altura (ch) e em diâmetro (cd) nos estádios ontogenéticos de *Caesalpinia pyramidalis*. Floresta tropical seca (caatinga de agreste), no nordeste do Brasil. Equações das retas com ajustes significativos: $ch = 0,03 + 0,06 h$, $r^2 = 0,07$; $cd = 0,01 + 0,10 d$; $r^2 = 0,10$ (juvenil).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Entre diferentes comunidades de caatinga ocorrem variações de abundância pronunciadas entre as populações (Alcoforafo-filho 1993, Araújo 1995; Sampaio 1995). Algumas espécies abundantes podem ser classificadas como tolerantes ao estresse, conforme Grime (1977). Economia de água durante a estação seca e dinâmica populacional intensa durante a estação chuvosa são características, apresentadas por algumas espécies da caatinga, que permitem a manutenção de populações estáveis na estação seca e variações de abundância na estação chuvosa.

A estacionalidade hídrica tem um efeito comum na dinâmica populacional das plantas, em relação ao recrutamento de plântulas e incremento populacional, mas não existe um padrão claro da presença ou ausência das chuvas na mortalidade das plantas. Recrutamento e incremento são marcadamente sazonais. As plântulas são recrutadas na estação chuvosa e as populações podem aumentar de tamanho na estação chuvosa, mas são estáveis na seca. Apesar da estacionalidade climática ter uma influência comum na dinâmica das populações, a intensidade da influência depende das características biológicas específicas de cada população.

A interação da influência da sazonalidade climática com o padrão de atividade biológica de cada espécie possibilita a existência de modelos de dinâmica diferenciados em comunidades de caatinga. As características biológicas importantes para a determinação dos modelos de ajuste ao regime climático na dinâmica populacional de *Croton* e *Caesalpinia* foram tempo de germinação em relação a duração da estação chuvosa, distribuição da germinação entre os meses chuvosos e formação de banco de semente transitório. Essas características e a estacionalidade climática permitiram identificar dois modelos de dinâmica em espécies arbóreas: 1 - ajustado a estacionalidade das chuvas, como em *Croton*; 2 - tolerante a irregularidades das chuvas, como em *Caesalpinia* (ver capítulo 1). É possível que algumas

populações arbóreas possivelmente apresentam uma intensa dinâmica de recrutamento de sementes, ajustada à estacionalidade das chuvas, como ocorre em *Croton sonderianus*. Outras populações arbóreas possivelmente apresentam um modelo de dinâmica ajustado à ocorrência de chuvas erráticas, com eventos secos (veranico) na estação chuvosa, como ocorre em *Caesalpinia pyramidalis* (ver capítulo 1). Mas, também é possível que espécies com abundância intermediária e/ou rara tenham outros modelos de dinâmica, não identificados neste estudo, e que ainda precisam ser classificados para um melhor entendimento da organização de comunidades vegetais na caatinga.

As pressões ambientais têm influência diferenciada na sobrevivência dos indivíduos durante a ontogenia (Begon et al. 1990, Happer 1977; Waller 1986). Uma população é formada por indivíduos de diferentes idades. A identificação dos estádios e o acompanhamento do desenvolvimento dos indivíduos possibilitam a avaliação do processo dinâmico de transição entre eles. Os estádios podem ser diferenciados a partir de características morfológicas, têm relação com o tamanho dos indivíduos e indicam mudanças na destinação de recursos para a sobrevivência dos mesmos (ver capítulo 2).

Nas populações de *Croton* e *Caesalpinia*, o estágio plântula teve curta duração (ocorre apenas na estação chuvosa) e a o estágio juvenil aparentou ser bastante crítico na história de vida das plantas. Muitos indivíduos possivelmente morrem no estágio juvenil, não sendo assim recrutados para o estágio imaturo, que teve uma baixa frequência nas populações. Reprodução é uma característica importante apresentada pelos indivíduos no estágio adulto, mas sua ocorrência pode variar entre anos (Machado et al. 1997). Por isso, a utilização exclusiva da ocorrência de reprodução para caracterizar o estágio adulto pode subestimár a frequência desse estágio e supraestimar a frequência do estágio imaturo nas populações, gerando dúvidas na estimativa da probabilidade de transição entre os estádios (ver capítulo 2).

A forma do caule dos indivíduos varia durante a ontogenia e pode variar entre espécies (King 1995, Niklas 1995). Nas populações de *Caesalpinia* e de *Croton*, a alometria do caule também variou na ontogenia, mas essa variação não foi perfeitamente correlacionada com a variação do crescimento entre os estádios. No estágio juvenil, a mudança de forma no caule das plantas, comparativamente aos estádios imaturos e adultos, foi mais influenciada pela dinâmica do crescimento no tempo. Juvenil tem uma maior proporção de altura em relação ao diâmetro do caule. Isso indica que, após a germinação, a ocupação do espaço vertical tem forte influência no estabelecimento dos indivíduos (ver capítulo 2 e 3).

Na caatinga, o crescimento das plantas é um processo bastante dinâmico. Em qualquer estágio, o indivíduo pode crescer em altura e em diâmetro, não crescer ou sofrer redução em altura e em diâmetro (ver capítulo 3). O padrão de destinação de recursos para o crescimento em altura e/ou diâmetro é bastante complexo na ontogenia das plantas. Crescimento não proporcional entre altura e diâmetro pode gerar diferenças na forma das plantas. Mas, na caatinga o crescimento em altura das plantas foi independente do seu crescimento em diâmetro e de sua altura inicial. Assim, diferenças na forma das plantas nem sempre é explicada pelas diferenças no crescimento. O crescimento individual pode ser influenciado por muitos fatores. Assim, a forma das plantas deve resultar da influência interativa de distintos fatores, como água, temperatura, luz, patógenos, etc (Waller 1986) e com isso a forma das plantas é variável nas populações. Se a forma de um indivíduo puder interferir no estabelecimento de seu vizinho, a variação na forma do caule na ontogenia indica que essa influência não é constante no tempo.

O aumento em altura ou diâmetro em plantas da caatinga é mais intenso na estação chuvosa (ver capítulo 3) e reduções no tamanho das plantas ocorrem tanto na estação chuvosa quanto na estação seca. As reduções em altura ou diâmetro em *Croton* e *Caesalpinia* representam principalmente, uma característica de ajuste ao estresse hídrico. Como o crescimento em altura mostrou ser um pré-requisito para que a planta fosse

recrutada de um estágio para o seguinte (ver capítulo 2), a redução da altura da planta pode aumentar o tempo de permanência do indivíduo em um determinado estágio e com isso pode aumentar o tempo de transição entre estágios. Dependendo da extensão e do tipo de eixo aéreo perdido, os indivíduos podem retornar a estágios anteriores do desenvolvimento (ver capítulo 2), alterando a frequência dos estágios na população. Além de influenciar a transição entre estágios, redução no tamanho pode influenciar a forma das plantas. Existem diferentes tipos fisionômicos em comunidades da caatinga (Andrade-Lima 1981). Sugerimos que o efeito da seca no tamanho das plantas possa ter algum efeito na diferenciação dos tipos fisionômicos na caatinga.

Na caatinga ocorre variações sazonais entre anos. Essas variações talvez gerem influências diferenciadas entre anos no crescimento das plantas. Existem diferenças na velocidade de crescimento entre espécies no início da ontogenia e ausência da fase reprodutiva entre anos. Assim, talvez, diferenças no crescimento das plantas possa balancear a influência da estacionalidade na dinâmica das populações e contribuir para a manutenção das relações de abundância entre populações densas na caatinga.

Apesar da estação seca não alterar o tamanho das populações na caatinga (floresta tropical seca) como ocorre em florestas tropicais úmidas (Clark 1994; Condit 1995; Condit et al 1995; 1996) a heterogeneidade temporal influenciou o crescimento e a forma das plantas. Assim, heterogeneidade temporal é um fator importante na dinâmica das populações e organização das comunidades vegetais na caatinga.

A série temporal acompanhada neste estudo foi muito curta. Indicamos a necessidade de estudos que acompanhem uma série temporal mais longa, visando questionar, ampliar, modificar ou complementar as informações produzidas neste estudo, possibilitando determinar as diferentes estratégias adotadas pelos indivíduos nas distintas populações e nos distintos estágios e entender a organização das comunidades no ambiente das caatingas.

Referências bibliográficas

- Alcoforado-filho, F.G. 1993. Composição florística e fitossociologia de uma área de caatinga arbórea no município de Caruaru, PE. Dissertação de Mestrado em Botânica. Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife. 241pp.
- Andrade-Lima, D. 1981. The caatingas dominium. *Revista Brasileira de Botânica* 4: 149-153.
- Araújo, E.L., Sampaio, E.V.S.B. & Rodal, M.J.N. 1995. Composição florística e fitossociologia de três áreas de caatinga de Pernambuco. *Revista Brasileira de Biologia* 55:596-607.
- Begon, M., Harper J.L., Townsend C.R.. 1990. *Ecology individuals, populations and communities*. Cambridge: Blackwell Scientific Publications.
- Clark, D. 1994. Plant demography. pp. 90-105 In . McDade, L. A.; Bawa, K. S.; Hespenheide, H. A. and Hartsohn, G. S. (eds). *La Selva Ecology and Natural History of Neotropical Rain Forest..* The University of Chicago Press, Chicago.
- Condit, R. 1995. Research in large, long-term tropical forest plots. *Trends in Ecology and Evolution* 10:18-22.
- Condit, R. Hubbell, S.P. & Foster, R.B. 1995. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs* 65:419-439.
- Condit, R., Hubbell, S., Foster, R.B. 1996. Changes in tree species abundance in a neotropical forest: impact of climate change. *Journal of Tropical Ecology* 12:231-256.
- Grime, J.P. 1974. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111(982): 1169-1194.
- Harper, J.L. 1977. *Population Biology of plants*. New York: Academic Press.

- King, D.A. 1995. Allometry and life history of tropical trees. *Journal of Tropical Ecology* 12: 25-44.
- Niklas K.J. 1995. Size-dependent allometry of tree height, diameter and trunk-taper. *Annals of Botany* 75: 217-227.
- Machado, I.C., Barros, L.M., Sampaio, E.V.S.B. 1997. Phenology of caatinga species at Serra Talhada, PE, Northeastern Brazil. *Biotropica* 29:57-68.
- Sampaio, E.V.S.B. 1995. Overview of the Brazilian caatinga. Pp. 35-58 in Bullock, S, Mooney, H. A. & Medina, E. (eds). *Seasonally dry Tropical Forests*. Cambridge University Press, New York.
- Waller, D.M. 1986. The dynamics of growth and form. In: Michael J. Crawley ed. *Plant Ecology*, pp. 291-320. Blackwell Scientific Publications, Oxford, London.