

ONTOGENIA E VARIAÇÕES ALOMÉTRICAS NA RELAÇÃO COMPRIMENTO-DIÂMETRO DO CAULE EM PLANTAS LENHOSAS DA CAATINGA¹

Elcida de Lima Araújo²,
Fernando Roberto Martins³
e Flavio Antonio Maës Santos³

INTRODUÇÃO

O ciclo de vida de uma planta é constituído por diferentes estádios, e muitas vezes, características morfológicas são utilizadas como indicativos de mudanças resultantes de processos contínuos do desenvolvimento, servindo para auxiliar na identificação e separação dos estádios (Harper 1977; Gatsuk *et al.* 1980; Begon *et al.* 1990; Araújo 1998).

A intensidade dos processos de mudança pode variar entre os estádios ontogenéticos e características biométricas individuais, como altura da planta, diâmetro do caule, comprimento de raízes, área foliar, dentre outras, são utilizadas para estimar tal intensidade. Assim, mudanças morfológicas mantêm uma forte relação com as características biométricas individuais. Contudo, vale salientar que a duração de um estádio ontogenético e as características de tamanho de seus indivíduos podem ser influenciadas por fatores exógenos que promovam ou retardam o crescimento individual no tempo ou no espaço (Harper 1977; Rabotnov 1985; Vorontzova & Zaugolnova 1985; Lawson & Poethig 1995). Disso resulta que indivíduos de uma mesma coorte

¹ Parte da Tese de Doutorado do primeiro autor.

² Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco. Rua Dom Manoel de Medeiros s/n, Dois Irmãos, Recife. CEP 50.171-900, Recife, PE, Brasil.

³ Departamento de Botânica, Instituto de Biologia, UNICAMP, C. Postal 6109, CEP 13083-970, Campinas, SP, Brasil.

podem ser recrutados para etapas posteriores do desenvolvimento em tempos distintos e que indivíduos de um mesmo estágio podem apresentar características de tamanhos bastante variáveis (Begon *et al.* 1990; Araújo 1998; Araújo & Tabarelli 2002).

Relações alométricas existem entre diferentes partes da planta. Tais relações podem variar durante a ontogenia, devido a variações nas condições dos sítios de estabelecimento, nas propriedades mecânicas do caule, na longevidade e no histórico de uso das plantas (Begon *et al.* 1990; Rich 1987; Niklas 1993; 1995; King 1995, Araújo 1998; Figuerêdo 2000; Bullock 2000; Figueirôa *et al.* 2006). Apesar dessa variação, muitos autores têm constatado que o diâmetro do caule explica grande parte da variação em altura de algumas espécies arbóreas, em florestas tropicais não secas (Rich *et al.* 1986; Niklas 1995; King 1995; Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos 1992; Claussen & Maycock 1995) e que existe uma função linear entre o diâmetro da copa e o diâmetro do tronco em várias espécies de florestas tropicais secas (Bullock 2000).

A caatinga é um tipo de floresta tropical seca que apresenta um clima semi-árido e representa 50% da cobertura vegetal da região nordeste do Brasil, contendo elevada diversidade de espécies lenhosas e herbáceas (Araújo *et al.* 1995; Sampaio 1995; Araújo *et al.* 2007). Porém, apesar de sua extensão e diversidade, informações sobre ontogenia e alometria das plantas são escassas e as variações encontradas na altura das plantas têm sido pouco explicadas pela variação de seus diâmetros (Araújo 1998; Figuerêdo 2000; Figueirôa *et al.* 2006). Todavia, a identificação dos estádios, a frequência de cada estágio e mudanças alométricas na ontogenia em plantas, de ambientes com variações meteorológicas marcadamente sazonais, precisam ser fornecidas, pois representam informações úteis à descrição de parte da história de vida das plantas; permitem realizar comparações entre espécies e sítios e descrever processos que influenciam a estrutura das populações e a diversidade de espécies nas comunidades, viabilizando a projeção de modelos de dinâmica para florestas secas (Begon *et al.* 1990; Araújo 1998; Figuerêdo 2000, Bullock 2000).

Este trabalho objetivou descrever, a partir de aspectos macromorfológicos externos, os estádios ontogenéticos de duas espécies simpátricas da caatinga; 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 comprimento 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 referida formação vegetalacional.

MATERIAL E MÉTODOS

O estudo foi realizado na Estação Experimental da Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária - IPA (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 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 (Alcoforado-Filho *et al.* 2003). A área é drenada pelo Riacho Olaria, afluente do Rio Ipojuca (Araújo 1998).

A vegetação da área estudada apresenta fisionomia arbórea, elevada riqueza de Leguminosae e Euphorbiaceae e é localmente conhecida como caatinga de agreste (Araújo 1998; Araújo *et al.* 2005). As espécies estudadas, *Caesalpinia pyramidalis* Tul. (Caesalpiniaceae), vulgarmente conhecida como catingueira, e *Croton sonderianus* Müell. Arg. (Euphorbiaceae), conhecida localmente por marmeleiro, formam populações abundantes, destacando-se entre as espécies que compõem as comunidades de caatinga (Araújo *et al.* 1995; Sampaio 1995). São frequentemente 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 & Silveira 1982; Pereira *et al.* 1989; Sales & Araújo-Lima 1989; Figueirôa *et al.* 2005). São espécies lenhosas, perenes e iteropáricas. *C. pyramidalis* é uma mesofanerófita arbórea e pode apresentar ausência de reprodução, ou mais de um evento reprodutivo em um mesmo ano. *C. sonderianus* é uma microfanerófita arbustiva e só apresenta um evento reprodutivo por ano (Barbosa *et al.* 1989; Machado *et al.* 1997; Araújo 1998). Na área do estudo as duas espécies florescem e frutificam durante a estação chuvosa. *C. pyramidalis* se reproduz apenas sexualmente enquanto *C. sonderianus* se reproduz tanto sexualmente quanto por propagação vegetativa e por agamosperma, produzindo sementes viáveis (Araújo 1998; Araújo & Ferraz 2003).

Indivíduos de todos os tamanhos de *C. sonderianus* e de *C. pyramidalis* presentes no interior de 100 parcelas de 5 m X 5 m, 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. Os indivíduos foram classificados quanto à origem em oriundos de sementes e oriundos de propagação vegetativa. Os indivíduos oriundos de sementes apresentaram sistema radicular desenvolvido, com raiz principal bem definida, penetrando em camadas profundas do solo. Estes indivíduos também podiam ou não apresentar ligação subterrânea (propagação vegetativa) com uma outra planta. As plantas oriundas de sementes que apresentaram ligação subterrânea com outras plantas foram consideradas plantas-mães de indivíduos clonais. As plantas oriundas de propagação vegetativa, consideradas plantas clonais, não apresentaram sistema radicular próprio, estando ligadas subterraneamente através de raízes gemíferas a indivíduos oriundos de sementes.

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 plantas mães e os indivíduos clonais.

A classificação e a descrição dos estádios ontogenéticos baseou-se na observação e no monitoramento dos indivíduos numerados. Observações macromorfológicas externas dos indivíduos permitiram escolher, dentre os caracteres sugeridos na literatura (Gatsuk *et al.* 1980; Rabotnov 1985; Silva 1991; Lawson & Poethig 1995), os mais convenientes para separar e caracterizar os estádios ontogenéticos. Adotou-se como critério que os caracteres selecionados para distinguir os estádios deveriam ser descontínuos (presente ou ausente, cor verde ou castanha, etc.); conspícuos (cor do caule, ordem de ramificação etc); facilmente observáveis e estar presentes 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 ausência 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 foi realizado um monitoramento mensal durante 18 meses, 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 estágio de 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 estágio plântula foi feita com base em observações *in situ* e *ex situ*. Os indivíduos 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, 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 logaritimizados (Sokal & Rohlf 1981). 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 *C. sonderianus* e em *C. pyramidalis*: 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 verdes, com ou sem cotilédones e presença de sistema

radicular próprio (Fig. 1). Em *C. sonderianus*, a presença dos cotilédones foi mais efêmera (até 2 meses) que em *C. pyramidalis* (até 4 meses).

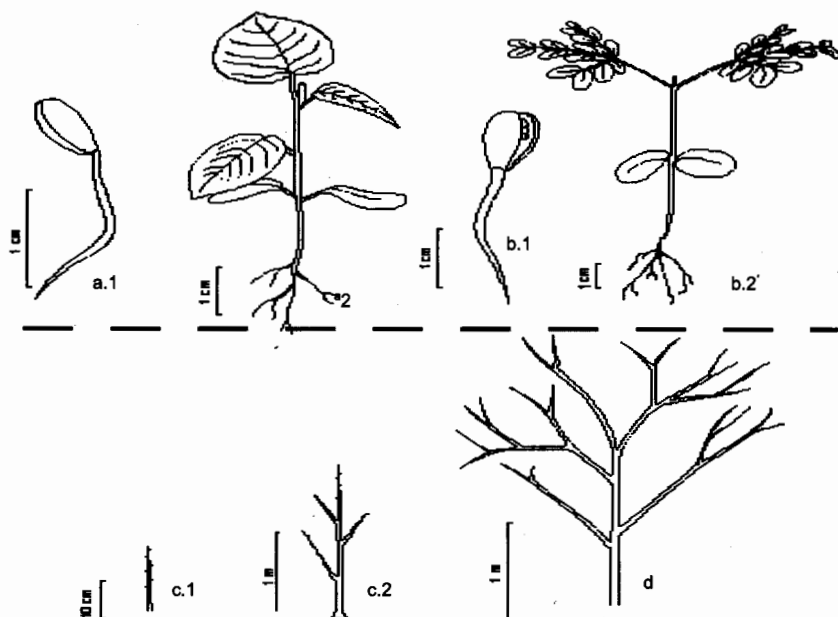


Figura 1. Representação esquemática dos estádios ontogenéticos nas populações (a.1 e a.2 = plântulas em *Croton sonderianus*; b.1 e b.2 = plântulas em *Caesalpinia pyramidalis*; c.1 = juvenil sem ramificações primárias em *Croton* e em *Caesalpinia*; c.2 = juvenil com ramificações primárias em *C. sonderianus*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

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 que também apresentava caule de coloração verde, mas não apresentava sistema radicular próprio. Assim, juvenil foi representado por indivíduos sem ou com ramificações de ordem primária (Fig. 1). Indivíduos com ramificações secundárias e com ausência de flores foram

classificados como imaturos em *C. sonderianus* e em *C. pyramidalis* (Fig. 1). O estágio adulto foi caracterizado por apresentar estruturas reprodutivas e ramificações de ordem secundária ou superior, em ambas as populações (Fig. 1). O estágio senil foi reconhecido apenas em *C. pyramidalis*, 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 apresentar copa bem definida.

Com a chegada da estação seca, os indivíduos de todos os estádios perderam as folhas, e durante esta estação ocorreram também perdas da parte apical do caule de muitos deles. 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, mostrando que o estágio plântula foi bastante efêmero. Na estação chuvosa seguinte, os indivíduos produziram novas folhas, mas seus caules mantiveram coloração castanha.

Indivíduos com eixos caulinares múltiplos, ou seja, perfilhados, ocorreram em ambas as populações (Fig. 2). O número de perfilhos por planta perfilhada variou de 1 a 7 em *C. pyramidalis* e de 1 a 8 em *C. sonderianus*. A frequência de indivíduos com perfilhos foi baixa nas duas populações (aproximadamente 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 *C. pyramidalis* e de 29,0% em *C. sonderianus* e, no estágio reprodutivo, foi de 30,0% em *C. pyramidalis* e de 44,1% em *C. sonderianus* (Fig. 2). Perfilhos também foram observados em indivíduos clonais de *C. sonderianus* 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.

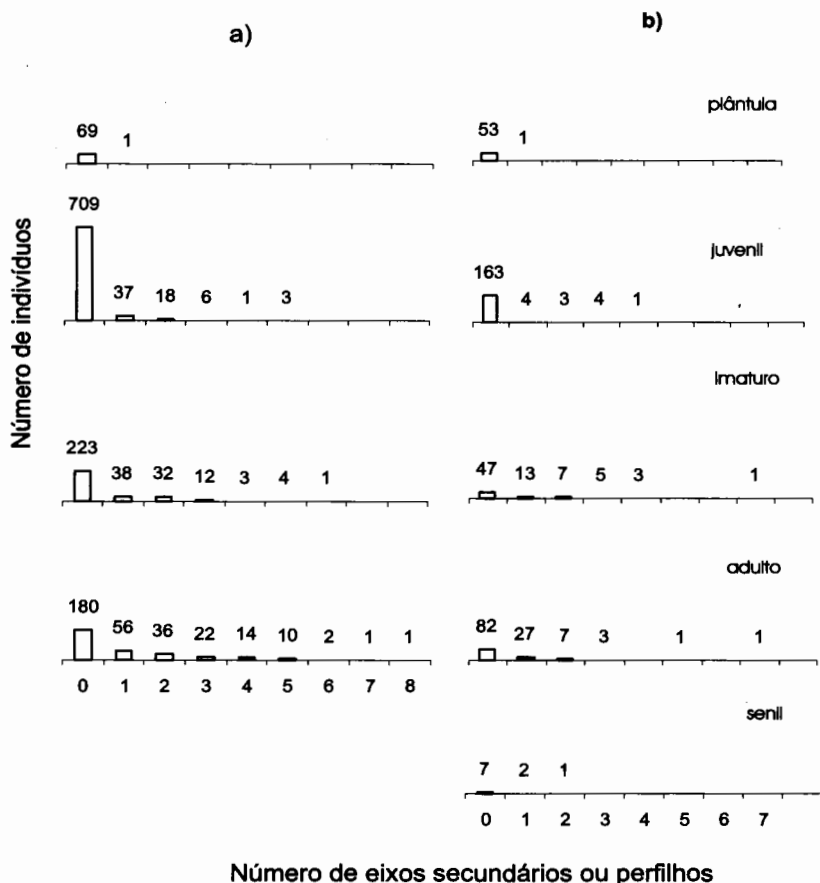


Figura 2. Número de indivíduos com eixos caulinares secundários por estágio nas populações de *Croton sonderianus* (a) e de *Caesalpinia pyramidalis* (b). Floresta tropical seca (caatinga de agreste), na região nordeste do Brasil.

O estágio juvenil foi o mais freqüente em ambas as populações. A população de *C. pyramidalis* 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 ($n = 10$). A população de *C. sonderianus* 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 *C. sonderianus* 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.

Entre os estádios ontogênicos identificados em *C. pyramidalis* e em *C. sonderianus* houve diferença nas distribuições de diâmetro (cm) e comprimento (m) do caule dos indivíduos (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 *C. pyramidalis* (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 (Fig. 3). Em *C. sonderianus*, 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 *C. sonderianus*, o comprimento e o diâmetro (máximo e mediano) dos indivíduos clonais foram menores que em indivíduos oriundos de sementes (Fig. 4). No estágio plântula, a amplitude do diâmetro em *C. sonderianus* foi mais ampla que em *C. pyramidalis* (Figs. 3, 4). Imaturo e adulto de *C. pyramidalis* apresentaram diâmetro e comprimento maiores que *C. sonderianus* (Fig. 3). Nas duas populações, os maiores tamanhos foram alcançados por indivíduos em idade reprodutiva (Fig. 4).

A alometria dos indivíduos pôde ser representada por um modelo linear bilogarítmico significativo em todos os estádios, exceto no estágio senil em *C. pyramidalis* e nos estádios imaturo e adulto em indivíduos clonais de *C. sonderianus* (Tab. 1). Porém, as relações alométricas geralmente mostraram baixos valores de b e r^2 (Tab. 1). Durante a ontogenia, a relação alométrica diferiu entre as espécies. Em *C. pyramidalis*, plântulas e juvenis apresentaram a mesma proporção (b) 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 *C. sonderianus*, o estágio juvenil apresentou maior proporção (b) de aumento em comprimento (ANCOVA $F_{s(4, 1440)} = 62,394$, $p < 0,001$) que os demais estádios. A proporção de aumento

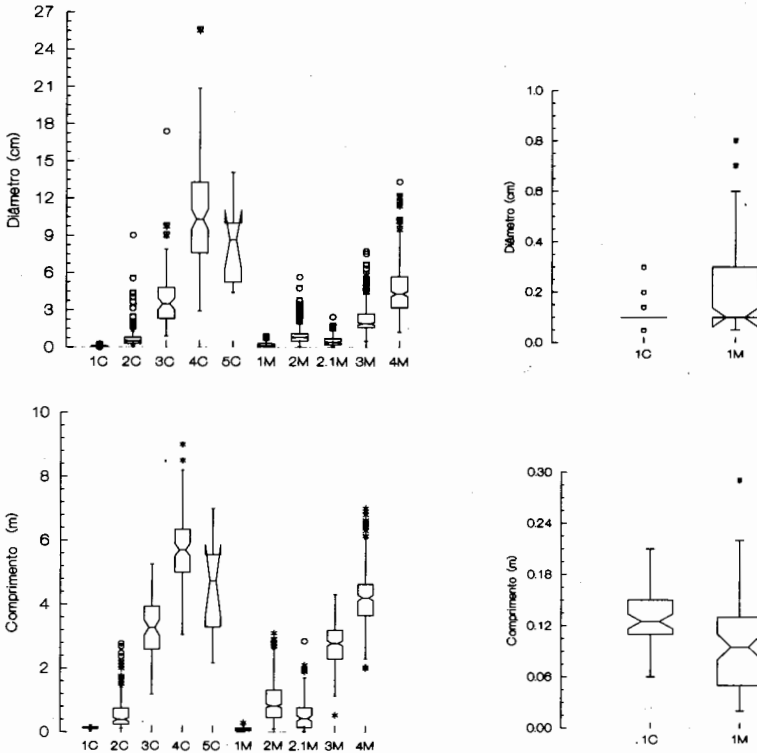


Figura 3. Distribuições do diâmetro (cm) e do comprimento (m) dos estádios nas populações de *Caesalpinia pyramidalis* (C) e *Croton sonderianus* (M) em floresta tropical seca (caatinga de agreste), na região nordeste do Brasil. (1 = plântula, 2 = juvenil, 2.1 = juvenil clonal; 3 = imaturo, 4 = adulto, 5 = senil, * = valores extremos; $^{\circ}$ = 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).

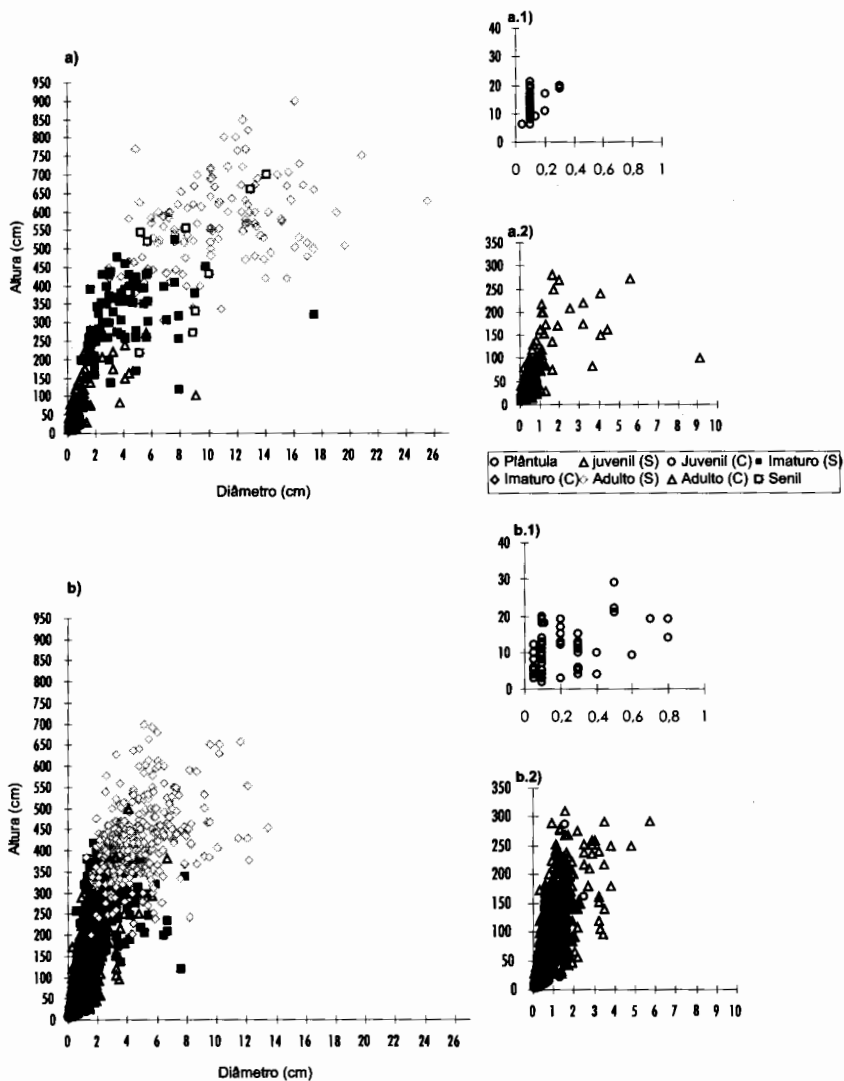


Figura 4. Diagrama de dispersão do comprimento e diâmetro dos indivíduos em cada estágio nas populações. a) *Caesalpinia pyramidalis* (a.1 = plântulas; a.2 = juvenis); b) *Croton sonderianus* (b.1 = plântulas; b.2 = juvenis; S = indivíduos oriundos de sementes; C = indivíduos oriundos de propagação vegetativa).

em comprimento foi ainda maior nos juvenis clonais (Tab. 1; Fig. 5). Em ambas as espécies, o estágio juvenil também 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* (Tab. 1; 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 estágio ontogenético foi acompanhada por uma alteração na relação alométrica entre comprimento e diâmetro. O aumento progressivo do coeficiente linear (a) indicou que, à medida que a ontogenia progride, as plantas tendiam a ser cada vez mais altas em relação ao estágio anterior.

DISCUSSÃO

A utilização de características quantitativas tem auxiliado no reconhecimento de estádios ontogenéticos em algumas populações (Silva 1991; Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos 1992; Araújo 1998). Entretanto, apesar de ter ocorrido uma forte relação entre as variações de tamanho e das características macromorfológicas externas utilizadas na caracterização dos estádios das duas populações, a sobreposição de tamanhos entre estádios consecutivos em *Caesalpinia* e em *Croton* mostrou que o tamanho, por si só, não foi suficiente para caracterizar os estádios nas populações. Este estudo permite recomendar que as características biométricas possam ser associadas às características morfológicas para identificação e separação de estádios em *C. pyramidalis* e *C. sonderianus*.

O motivo que possibilitou a sobreposição dos tamanhos entre os estádios, talvez esteja relacionado à idade cronológica das plantas, que necessariamente não corresponde à idade fisiológica das mesmas (Harper 1977; Gatsuk *et al.* 1980; Rabotnov 1985; Vorontzova & Zaugolnova 1985; Begon *et al.* 1987; Claussen & Maycock 1995; Lawson & Poethig 1995). Por outro lado, a não sobreposição do

tamanho mínimo entre os estádios também mostrou que as características morfológicas usadas na sua identificação ocorrem

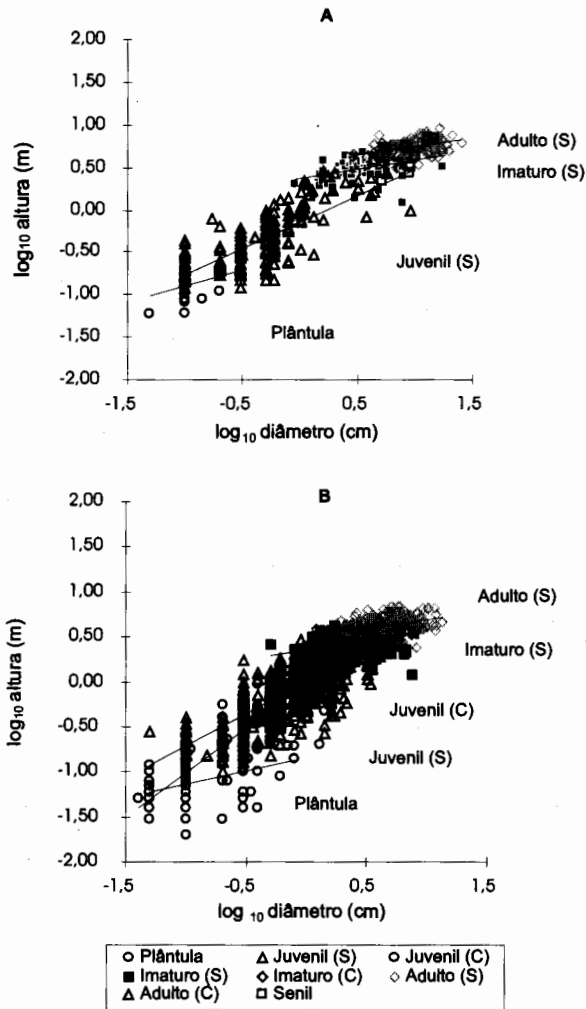


Figura 5. Regressões lineares ($\log h = a + b \log d$) entre comprimento (m) e diâmetro no nível do solo (cm) na ontogenia de *Caesalpinia pyramidalis* (A) e *Croton sonderianus* (B) em floresta tropical seca (caatinga de agreste), na região nordeste do Brasil. (S = indivíduos oriundos de sementes; C = indivíduos oriundos de propagação vegetativa; equações das retas de regressões estão na Tab. 1).

Tabela 1. 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; b = 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 b 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	r ²	p	b 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	,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	

a partir de certo tamanho, logo, atingir um tamanho mínimo foi importante na transição entre os estádios das espécies estudadas na vegetação da caatinga.

De acordo com Rabotnov (1985), populações com grande frequência de indivíduos jovens são classificadas como invasivas. Porém, no caso das populações de *C. sonderianus* e *C. pyramidalis*, a alta frequência de juvenis deve ser atribuída à dinâmica de transição entre os estádios ontogenéticos e não ao fato das mesmas serem invasivas na área do estudo, numa Estação Experimental protegida por mais de 30 anos. O monitoramento dos indivíduos permitiu verificar que o estágio plântula é efêmero, presente apenas durante a estação chuvosa, ao

final da qual ocorre morte ou recrutamento para o estágio juvenil (Araújo 2005; Araújo *et al.* 2007). O estágio juvenil é persistente e pode acumular indivíduos de diferentes eventos reprodutivos, implicando em ser um estágio de alta frequência em ambas as populações. O recrutamento de indivíduos juvenis para outros estágios depende de fatores que afetem o seu crescimento e a sua sobrevivência. Além disso, a dinâmica populacional e as relações de abundância em *C. pyramidalis* e em *C. sonderianus* podem ser influenciadas por variações climáticas interanuais (Araújo 1998; Araújo *et al.* 2005). Assim, a estrutura ontogenética dessas populações na caatinga decorre de fatores que influenciem o crescimento dos indivíduos e a dinâmica populacional. A grande diminuição de frequência na transição do estágio juvenil para o imaturo dar uma idéia da dificuldade dessa transição nas histórias de vida de *C. pyramidalis* e *C. sonderianus*, o que também tem sido reportado ocorrer na dinâmica populacional de espécies de outras florestas (Silva 1991).

O perfilhamento pode proporcionar uma maior ocupação do espaço horizontal no nível do solo. Todavia, neste estudo, pelo menos 80 % dos indivíduos nos estágios plântulas e juvenis não apresentaram nenhum perfilhamento (Fig. 2), mostrando que alocar recursos para ocupar inicialmente o espaço vertical é mais importante para o estabelecimento do indivíduo que ocupar o espaço horizontal no nível do solo. A ocupação deste último espaço torna-se mais importantes nos demais estágios do desenvolvimento.

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, intensifica a emissão de perfilhos e pode interferir na relação de abundância entre as espécies (Sampaio *et al.* 1988; Figueirôa *et al.* 2006). Assim, plantas perfilhadas poderiam ser utilizadas como indicativo para avaliar o nível de antropização na vegetação da caatinga. Todavia, a maior frequência de indivíduos perfilhados nas populações, nos estágios imaturo e adulto, mostrou que o perfilhamento em plantas de *C. sonderianus* e *C. pyramidalis* é uma característica tardia na ontogenia dos indivíduos (Fig. 2). Portanto,

uma alta frequência de plantas perfilhadas pode também simplesmente indicar que as populações são predominantemente maduras, em decorrência de problemas no recrutamento e sobrevivência de indivíduos jovens. Estudos que quantifiquem e comparem a frequência de indivíduos perfilhados nas populações em diferentes habitats podem auxiliar na avaliação da dinâmica, da idade relativa e/ou de 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 nas populações estudadas, 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 *C. pyramidalis* (Machado *et al.* 1977; Araújo 1998; Araújo & Ferraz 2003), torna-se difícil separar adultos vegetativos de indivíduos no estágio imaturo, se não houver um acompanhamento fenológico da população. Logo, características biométricas e morfológicas externas observadas instantaneamente são insuficientes para separar imaturos de adultos vegetativos. Esta pesquisa não recomenda a utilização exclusiva da ocorrência de reprodução sexuada num dado instante para separar os estádios imaturo e adulto, posto que nem todos os indivíduos de uma população florescem num mesmo tempo.

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 ontogenéticos finais numa população iteropárica, com eventos reprodutivos não sincronizados. Em *C. sonderianus* e *C. pyramidalis*, o estágio adulto não foi subestimado, porque, além de não existir indicação de ausência de reprodução entre anos, houve diferença nos interceptos das retas alométricas entre os estádios imaturo e adulto. Se a frequência de adultos tivesse sido subestimada, então a passagem de juvenil para

imaturo em *C. pyramidalis* deveria ser admitida como mais crítica quando comparada à população de *C. sonderianus*, que apresentou menor frequência de indivíduos no estágio imaturo. 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 *et al.* 1997; Araújo 1998; Araújo *et al.* 2005).

Relações alométricas podem variar em decorrência de variações proporcionais no tamanho durante a ontogenia e pressupõem mudanças na alocação de recursos entre as partes da planta (Begon *et al.* 1987; Niklas 1995; Bullock 2000). Fatores como, anatomia, densidade da madeira, propriedades mecânicas do caule, condições de crescimento e histórico de uso influenciam a alometria das plantas (Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos 1992; Niklas 1993; Figuerêdo 2000; Figueirôa *et al.* 2006). Isto sugere que modelos lineares nem sempre sejam os mais apropriados para avaliar relações alométricas. De acordo com Bullock (2000) a relação altura:diâmetro, para algumas espécies de florestas seca, é melhor explicada por um modelo assintótico de três parâmetros.

Na caatinga, o conjunto de informações disponíveis é baixo para uma discussão maior sobre a adequabilidade do modelo linear na avaliação de relações alométricas, mas segundo Figuerêdo (2000), apesar de mudanças nas condições de sítios possibilitarem mudanças alométricas em algumas espécies da caatinga, em *Cordia leucocephala* pelo menos 70% do aumento em comprimento foi explicado pela variação do diâmetro basal dos indivíduos com o uso do modelo linear. Isto mostra que o modelo linear pode ser utilizado para avaliar relações alométricas em algumas espécies da caatinga.

Em *C. pyramidalis* e em *C. sonderianus* relações alométricas entre comprimento e diâmetro basal, representadas por um modelo linear, variaram durante a ontogenia e os valores das inclinações das retas e de r^2 foram baixos em relação aos obtidos para outras espécies de florestas tropicais não secas (Rich *et al.* 1986; Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos 1992; Claussen & Maycock 1995; Niklas 1995) e

também inferiores aos registrados por Figuerêdo (2000) em uma área de caatinga Pernambucana.

Algumas explicações ecofisiológicas observadas em campo durante o estudo podem contribuir para a compreensão dos baixos valores de b e r^2 . A primeira tem como causa a própria sazonalidade climática. As plantas de *C. pyramidalis* e *C. sonderianus* durante os 6-7 meses da estação seca, 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 sofriam abscisão e o crescimento dos indivíduos era retomado a partir de comprimentos menores em relação ao comprimento alcançado no final da estação chuvosa precedente (Araújo *et al.* 2005). Durante os 5-6 meses da estação chuvosa, a atividade fisiológica das plantas da caatinga torna-se intensa. Neste período, as plantas trepadeiras brotam muito rapidamente, apoiando-se e, às vezes, causando quebra do eixo caulinar principal de plantas lenhosas (Araújo 1998; Araújo 2005; Araújo *et al.* 2007). Logo, tanto a seca como as trepadeiras podem causar redução no comprimento de plantas lenhosas, modificando também os valores de b e r^2 das retas de regressões que deveriam ser obtidos pelo modelo linear logartimo em cada estágio ontogenético, se não ocorresse quebra.

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

No estágio juvenil de ambas as populações (principalmente em indivíduos clonais de *Croton*), a inclinação (b) da relação comprimento:diâmetro foi maior que nos demais estádios, sugerindo

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 para outras espécies da caatinga, o estágio juvenil deve apresentar maiores taxas de crescimento em altura que os demais estádios, tornando-se necessário a realização 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. A copa 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 a expansão da copa, além de garantir um aumento na taxa de assimilação de carbono, possibilitam uma maior superfície de exposição de estruturas reprodutivas, que maximiza a aptidão reprodutiva individual (Rich *et al.* 1986; Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos 1992; Bullock 2000).

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 a CAPES pelo apoio financeiro e bolsas concedidas (301147/2003-3; 303544/2007-4). Ao Dr. G. L. Webster e ao herbário PEUFR, pela identificação do material botânico.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Alvarez-Buylla, E.R. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree – an evaluation of the climax – pioneer paradigm for tropical rain forests. **Journal of Ecology** 80: 275-290.

Araújo, E.L. 1998. **Aspectos da dinâmica populacional de duas espécies perenes em floresta tropical seca (caatinga), nordeste do Brasil**. Tese Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

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.

Araújo, E.L. & Tabarelli, M. 2002. Estudos de ecologia de populações de plantas do nordeste do Brasil. Pp. 135-142. In: Araújo E.L., Moura N.A.; Sampaio E.V.S.B.; Gestinari L.M.S. & Carneiro J.M.T. (eds.). **Biodiversidade, Conservação e Uso Sustentável da Flora do Brasil**. Recife, Imprensa Universitária.

Araújo E.L. & Ferraz E.M.N. 2003. Processos ecológicos mantenedores da diversidade vegetal na caatinga: estado atual do crescimento. Pp. 115-128. In: Claudino-Sales V. (Org.). **Ecossistemas brasileiros: manejo e conservação**. Fortaleza, Expressão Gráfica.

Araújo, E.L., 2005. Estresses abióticos e bióticos como forças modeladoras da dinâmica de populações vegetais da caatinga. Pp: 50-64. In: Nogueira, R.J.M.C.; Araújo, E.L.; Willadino L.G & Cavalcante, U.M.T. (eds.). **Estresses ambientais: danos e benefícios em plantas**. Recife, MXM Gráfica e editora.

Araújo, E.L.; Martins, F.R. & Santos, A.M. 2005. Establishment and death of two dry tropical forest woody species in dry and rainy seasons in northeastern Brazil. Pp. 76- 91. In: Nogueira, R.J.M.C.; Araújo, E.L.; Willadino, L.G. & Cavalcante, U.M.T. (eds.). **Estresses ambientais: danos e benefícios em plantas**. Recife, MXM Gráfica e editora.

Araújo, E.L.; Castro, C.C. & Albuquerque, U.P. 2007. Dynamics of Brazilian Caatinga – A Review Concerning the Plants, Environment and People. **Functional ecology and communities** **1**: 15-28.

Barbosa, D.C.A.; Alves, J.L.H.; Prazeres, S.M. & Paiva, A.M.A. 1989. Dados fenológicos de 10 espécies arbóreas de uma área de caatinga (Alagoinha-PE). **Acta Botanica Brasilica** 3: 109-117.

Begon, M.; Harper, J.L. & Townsend, C.R. 1990. **Ecology individuals, populations and communities**. Cambridge, Blackwell Scientific Publications.

Bullock, S. 2000. Developmental patterns of tree dimensions in a Neotropical deciduous forest. **Biotropica** 32: 45-52.

Claussen, J.W. & Maycock, C.R. 1995. Stem allometry in a North Queensland tropical rainforest. **Biotropica** 27: 421-426.

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.

Figuerêdo, L. S. 2000. **Influência dos sítios de estabelecimentos na forma das plantas de populações simpátricas da caatinga**. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife.

Figueirôa, J.M.; Pareyn, F.G.C.; Araújo, E.L.; Silva, C.E.; Santos, V.F.; Cutler, D.F.; Baracat, A. & Gasson, P. 2006. Effects of cutting regimes in the dry and wet season on survival and sprouting of woody species from the semi-arid caatinga of northeast Brazil. **Forest Ecology and Management** 229: 1-10.

Figueirôa, J.M.; Pareyn, F.G.C.; Marcos Drumond & Araújo, E.L. 2005. Madeireiras. Pp. 101-133. In: Sampaio, E.V.S.B.; Pareyn, F.G.C.; Figueirôa, J.M. & Santos Jr. A.G. **Espécies da Flora nordestina de importância econômica potencial**. Recife, Associação Plantas do Nordeste.

Gatsuk, L.E.; Smirnova, O.V.; Vorontzova, L.J.; Zaugolnova L.B. & Zhvkova, L.A. 1980. Age states of plants of various growth forms: a review. **Journal of Ecology** **68**: 675-696.

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.

Lawson, E. J. R. & Poethig, S. 1995. Shoot development in plants: time for a change. **Trends in Genetics** **11**: 263-268.

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.

Niklas, K.J. 1993. Influence of tissue density-specific mechanical properties on the scaling of plant height. **Annals of Botany** **72**: 173-179.

Niklas, K.J. 1995. Size-dependent allometry of tree height, diameter and trunk-taper. **Annals of Botany** **75**: 217-227.

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.

Rabotnov, T.A. 1985. Dynamics of plant coenotic populations. Pp. 121-142. In: White, J. (eds). **The population structure of vegetation handbook of vegetation science part III**. Dordrecht, Dr W Junk Publishers.

Rich, P. M. 1987. Mechanical structure of the stem of arborescent palms. **Botanical Gazette** **148**: 42-50.

Rich, P.M; Helenurum, K.; Kearns, D.; Morse, S. R.; Palmer, M. W. & 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, 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: Sociedade Botânica do Brasil (eds.) **Anais da VIII Reunião Nordestina de Botânica**. Recife, Sociedade Botânica do Brasil.
- Sampaio, E.V.S.B.; Araújo, E.L.; Salcedo, I.H. & Tiessen, H. 1998. Regeneração da vegetação de caatinga após corte e queima, em Serra Talhada, PE. **Revista Agropecuária Brasileira** 35: 632.
- 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, Cambridge University Press.
- Silva D. M. 1991. **Estrutura de tamanho e padrão espacial de uma população de *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae) em mata mesófila semidecídua no município de Campinas, SP**. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Sokal, R.R & Rohlf, F.J. 1981. **Biometry**. San Francisco: W. H. Freeman and Company.
- Vorontzova, L.I. & Zaugolnova, L.B. 1985. Population biology of steppe plants. Pp. 143-177. In: White J. (eds.). **Handbook of vegetation science part III. The population structure of vegetation**. Dordrecht, Dr. W. Junk Publishers.
- Wilkinson L. 1990. **SYSTAT: the system for statistics**. Evanston, IL: SYSTAT Inc.