

*Ulysses Paulino de Albuquerque
Ariadne do Nascimento Moura
Elcida de Lima Araújo
(editores)*

**BIODIVERSIDADE, POTENCIAL
ECONÔMICO E PROCESSOS ECO-
FISIOLÓGICOS EM ECOSISTEMAS
NORDESTINOS**

Volume 2

NUPEEA – Núcleo de Publicações em Ecologia e Etnobotânica Aplicada
Programa de Pós-graduação em Botânica - UFRPE
Programa de Pós-graduação em Ecologia - UFRPE

Copyright © 2010

Impresso no Brasil / Printed in Brazil

Diagramação: Pablo Reis

Capa: Pablo Reis

Revisão: Fábio José Vieira e autores

Coordenação Editorial

Ulysses Paulino de Albuquerque

Comissão Editorial

Ângelo Giuseppe Chaves Alves (Universidade Federal Rural de Pernambuco)
Elba Lucia Cavalcanti de Amorim (Universidade Federal de Pernambuco)
Elba Maria Nogueira Ferraz (Centro Federal de Educação Tecnológica de Pernambuco)
Elcida Lima de Araújo (Universidade Federal Rural de Pernambuco)
Laise de Holanda Cavalcanti Andrade (Universidade Federal de Pernambuco)
Maria das Graças Pires Sablayrolles (Universidade Federal do Pará)
Natalia Hanazaki (Universidade Federal de Santa Catarina)
Nivaldo Peroni (Universidade Federal de Santa Catarina)
Valdeline Atanázio da Silva (Universidade Federal Rural de Pernambuco).

B6152 Biodiversidade, Potencial Econômico e Processos Eco-Fisiológicos em Ecossistemas Nordestinos / Ulysses Paulino de Albuquerque, Ariadne do Nascimento Moura, Elcida de Lima Araújo (organizadores). -- Bauru, SP: Canal6, 2010.
538 p. ; 21 cm.

ISBN 978-85-7917-071-3

1. Biodiversidade. 2. Ecossistemas. 3. Nordeste - Brasil. I. Albuquerque, Ulysses Paulino de. II. Moura, Ariadne do Nascimento. III. Araújo, Elcida de Lima. IV. Título.

CDD: 574.5

Copyright© Autor, 2010

Universidade Federal Rural de Pernambuco
Departamento de Biologia, Área de Botânica,
Rua Dom Manoel de Medeiros s/n
Dois Irmãos – Recife – Pernambuco – 52171-030.
Pedidos para: nupeea@yahoo.com.br

Capítulo 14

**ESTÁDIOS ONTOGENÉTICOS E
VARIAÇÕES NO CRESCIMENTO
ANUAL DO CAULE DE DUAS
ESPÉCIES LENHOSAS EM UMA
ÁREA DE VEGETAÇÃO DE
CAATINGA, PERNAMBUCO,
BRASIL**

Capítulo 14

ESTÁDIOS ONTOGENÉTICOS E VARIACÕES NO CRESCIMENTO ANUAL DO CAULE DE DUAS ESPÉCIES LENHOSAS EM UMA ÁREA DE VEGETAÇÃO DE CAATINGA, PERNAMBUCO, BRASIL

Elcida de Lima Araújo¹, Fernando Roberto Martins² e
Flavio Antonio Mães dos Santos²

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; Figueirôa *et al.* 2004; Araújo *et al.* 2008a). Todavia, a disponibilidade de recursos pode variar no tempo e no espaço, modificando as condições de crescimento durante o desenvolvimento de um indivíduo (Crawley 1986; Araújo 2005). No caso dos vegetais, o desenvolvimento pode ser representado por diferentes estádios ontogenéticos (plântula, juvenil, imaturo, adulto e senescente) e o recrutamento de um indivíduo de um determinado estágio a um estágio mais desenvolvido, implica em uma maior habilidade individual (Araújo *et al.* 2008b). Assim, a variação da disponibilidade de recursos pode afetar o crescimento, de forma diferenciada na ontogenia interferindo na dinâmica dos distintos ecossistemas.

Além disso, as plantas são consideradas organismos modulares, ou seja, que crescem reiterando suas partes (Waller 1986). O

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, Barão Geraldo, Campinas, 13081 – 970, SP, Brasil

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 a existência de dependência entre o crescimento dos 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 (altura, diâmetro, área foliar etc). 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; Araújo 2005). Além disso, muitas espécies apresentam importância econômica diversificada e às vezes a parte explorada é cortada, implicando na necessidade de alocação de recursos para reconstituição da parte perdida. Isto ocorre com frequência com espécies lenhosas cortadas para lenha e carvão que sobrevivem e rebrotam em diferentes habitats do mundo (Negreros-Castilo & Hall 2000; Rydberg 2000; McLaren & McDonald 2003; Luoga *et al.* 2004; Tewari *et al.* 2004; Figueirôa *et al.* 2006).

Logo, o crescimento é processo que pode ser considerado dinâmico ao nível populacional, apresentando-se como uma característica plástica que pode variar entre indivíduos de uma mesma idade e resultar em variações no tamanho, na forma das plantas e na habilidade competitiva dos indivíduos numa população (Rodríguez & Pascal 1980; King 1981; Niklas 1994, 1995; Araújo 1998).

Diferenças nas taxas de crescimento dos indivíduos de uma população podem, por tanto, influenciar o tempo de recrutamento entre os estádios ontogenéticos (plântula-juvenil, imaturo e adulto) e

a probabilidade de sobrevivência dos indivíduos, sendo importantes para o entendimento da dinâmica das populações e organização das comunidades vegetais (Enright & Hartshorn 1980; Rodriguez & Pascal 1980; Swaine *et al.* 1987a,b; Crawley 1986; Waller 1986; Araújo *et al.* 2005).

Fisiologicamente, o crescimento dos indivíduos está relacionado com o estado hídrico dos tecidos, pois o ganho de carbono ocorre em função de um custo de água e de nutrientes (Araújo 1998; Figueirôa *et al.* 2004). Conseqüentemente, uma diminuição do turgor pode ocasionar uma redução na fotossíntese. Por sua vez, a capacidade fotossintética individual muda com a favorabilidade das estações do ano e com o tamanho da superfície fotossintética (Mooney 1986). Assim, variações no potencial hídrico dos tecidos vegetais podem restringir o crescimento das plantas (King 1990a; Schulze *et al.* 1986; Mooney 1986; Figueirôa *et al.* 2004; Araújo *et al.* 2008a) e isto faz com que a disponibilidade de água seja considerada um recurso ambiental determinante na estrutura das comunidades vegetais (Crawley 1986; Lüttge 1997; Araújo 2005; Araújo *et al.* 2005).

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 (Araújo *et al.* 2007). A maioria das espécies apresenta caducifolia durante toda a estação seca (Sampaio 1995; Araújo *et al.* 2008a), sugerindo redução na taxa fotossintética neste período. Se a taxa fotossintética individual for variável durante o ano, espera-se que o crescimento não seja constante nem ao longo do tempo e nem entre os estádios de desenvolvimento, devendo ser mais elevado durante a estação favorável ao crescimento.

Diante do exposto, este estudo objetivou descrever as variações anuais no crescimento em altura e em diâmetro de indivíduos de duas espécies lenhosas da caatinga 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 simpátricas. Para isto tentou-se

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 (Araújo *et al.* 2005; Araújo *et al.* 2008b). As espécies estudadas, *Caesalpinia pyramidalis* Tul. (Caesalpinaceae), uma árvore vulgarmente conhecida como catingueira, e *Croton blanchetianus* Muell. Arg. (Euphorbiaceae), um arbusto conhecido localmente por marmeleiro (anteriormente designado de *Croton sonderianus*), são espécies lenhosas, perenes e iteropáricas. São utilizadas na economia rural (Figueirôa *et al.* 2006; Florentino *et al.* 2007; Lucena *et al.* 2007; Lucena *et al.* 2008) e formam populações abundantes, destacando-se entre as espécies que compõem as comunidades de caatinga (Araújo *et al.* 1995; Sampaio, 1995; Alcoforado Filho *et al.* 2003; Santos *et al.* 2008). Daqui em diante, as espécies serão referidas pelos nomes genéricos.

Amostragem das populações - No início do experimento (estação chuvosa local), 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 metros e diâmetro no nível do solo em centímetros). 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 para o acompanhamento do crescimento. 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, recobrimo-o imediatamente com o próprio solo removido, após a observação das ligações subterrâneas.

Os indivíduos foram classificados a partir de características macromorfológicas externas nos estádios ontogenéticos de plântula, juvenil imaturo e adulto (Gatsuk *et al.* 1980; Araújo 1989; Araújo *et al.* 2008b). Em cada estádio, indivíduos provenientes de semente ou de propagação vegetativa tiveram sua origem especificada. 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 (Araújo 1998; Araújo *et al.* 2008b). Os indivíduos foram medidos no início e término da estação chuvosa e no início e término da estação seca para avaliar a variação no crescimento. A variação no crescimento das plântulas foi avaliada apenas na estação chuvosa porque na vegetação da caatinga plântula é um estágio corrente apenas nesta estação (Araújo 1998; Araújo *et al.* 2005; Araújo *et al.* 2008b). Os indivíduos foram monitorados mensalmente durante todo o estudo (18 meses) 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 usando-se o 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* cresceu 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. Independente das espécies, a mediana das taxas anuais de crescimento de imaturo e adulto foi mais elevada em relação ao estágio juvenil (Fig. 2). Comparando as espécies, a taxa mediana anual do crescimento em juvenil de *Croton* foi maior que em *Caesalpinia*. Nos estádios imaturo e adulto, *Caesalpinia* apresentou maiores medianas de crescimento em altura e menores medianas de crescimento em diâmetro quando comparada a *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 positiva 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 varia 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; $X^2 = 15,76$; $p < 0,01$), mas não houve diferença no crescimento em diâmetro (Fig.3).

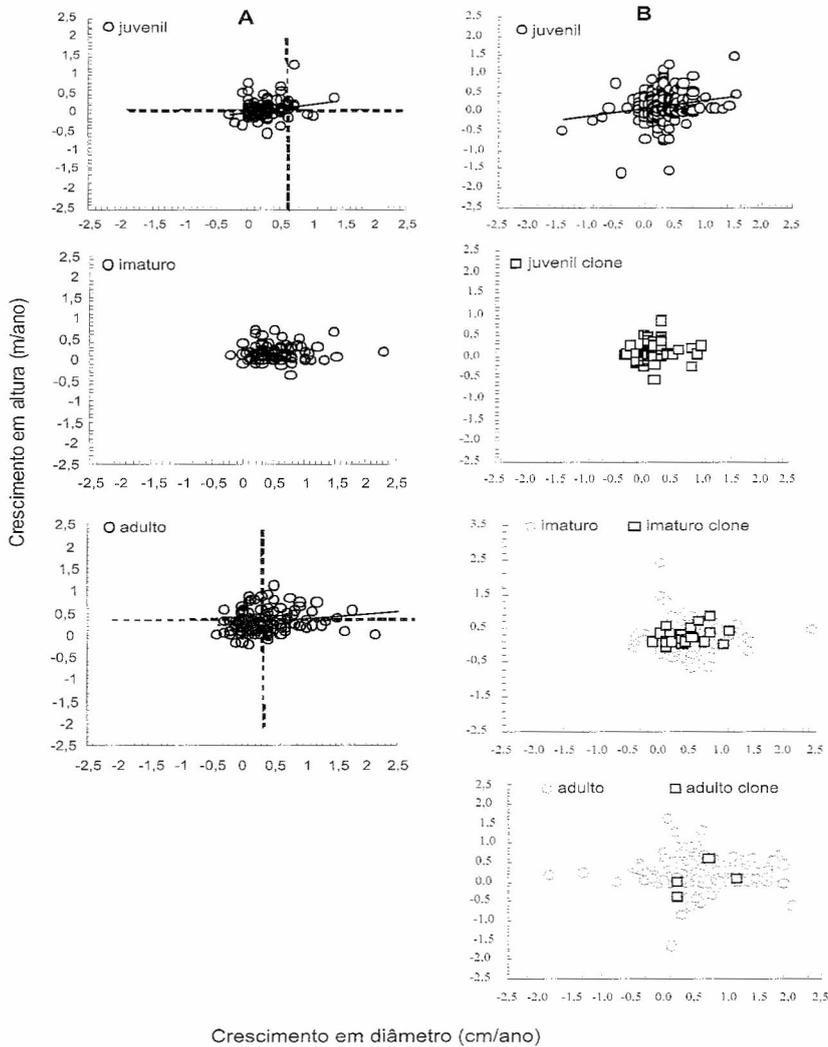


Figura 1. Relação entre a taxa anual de crescimento em altura e a taxa anual de crescimento em diâmetro nos estádios ontogenéticos de *Caesalpinia pyramidalis* (A) e *Croton blanchetianus* (B) em uma área de caatinga de Pernambuco - Brasil. Equações das retas com ajustes significativos: juvenil $C. pyramidalis = 0,14 + 0,38 d$, $r^2 = 0,09$; adulto $C. pyramidalis = 0,21 + 0,89 d$, $r^2 = 0,11$; juvenil de semente $C. blanchetianus = 0,22 + 0,24 d$, $r^2 = 0,05$.

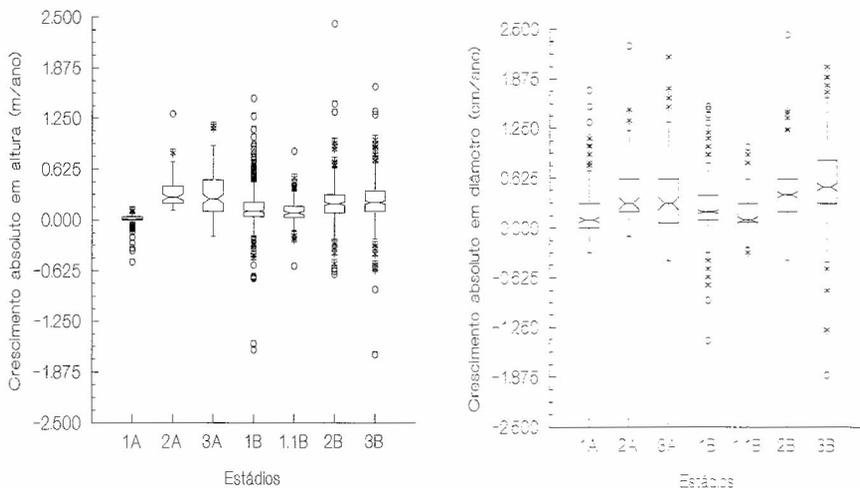


Figura 2. Distribuição da variação anual da altura e do diâmetro nos estádios das populações de *Caesalpinia pyramidalis* (A) e de *Croton blanchetianus* (B) em uma área de caatinga de Pernambuco (1 = juvenil, 1.1 = juvenil clonal; 2 = imaturo; 3 = adulto; * = pontos extremos; \circ = pontos muito extremos; caixa = 50 % da variação do tamanho; linha no interior da caixa = mediana; região estreita ao redor da mediana = intervalo de confiança; 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).

Os estádios juvenil e adulto em *Caesalpinia* e o estágio 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. Em nenhum estágio 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, mostraram uma aderência significativa ao modelo linear

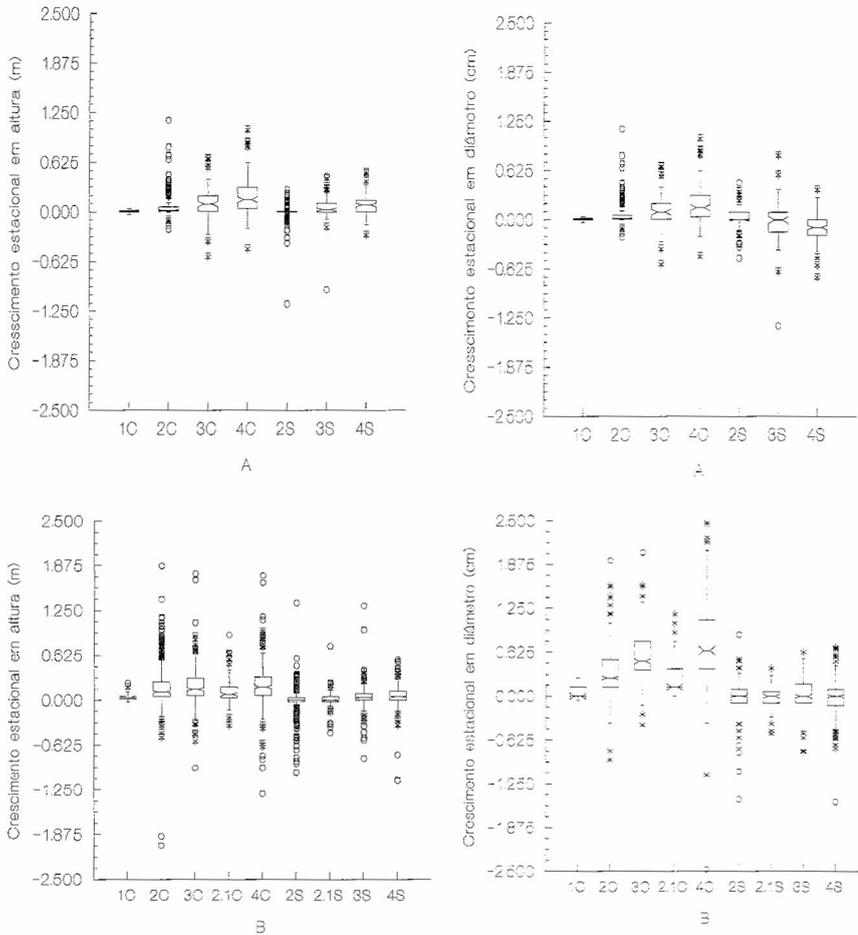


Figura 3. Variações do tamanho das plantas nos diferentes estádios ontogenéticos nas estações chuvosas e secas em uma área de caatinga de Pernambuco (A = *Caesalpinia pyramidalis*; B = *Croton blanchetianus*; 1 = plântula, 2 = juvenil, 2.1 = juvenil clonal, 3 = imaturo, 4 = adulto, C = estação chuvosa; S = estação seca; * = pontos extremos; ^o = pontos muito extremos; caixa = 50 % da variação do tamanho; linha no interior da caixa = mediana; região estreita ao redor da mediana = intervalo de confiança; 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).

apenas no estágio juvenil em *Caesalpinia* e no estágio juvenil de semente em *Croton*. Também houve uma relação linear, embora negativa, entre o crescimento em altura e o tamanho inicial da planta no estágio adulto de *Croton*. Mas em todos os estádios os coeficientes de determinação (r^2) foram menores que 10 % (Fig. 4 e 5).

Nas duas populações, as taxas de crescimento anual em altura diferiram entre alguns estádios ontogenéticos (Kruskal-Wallis = 406,72; $X^2 = 6$; $p < 0,01$, 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 estágio 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 estágio adulto, medianas positivas da taxa de crescimento anual indicam que os indivíduos destinam recursos tanto para o crescimento vegetativo como para a reprodução.

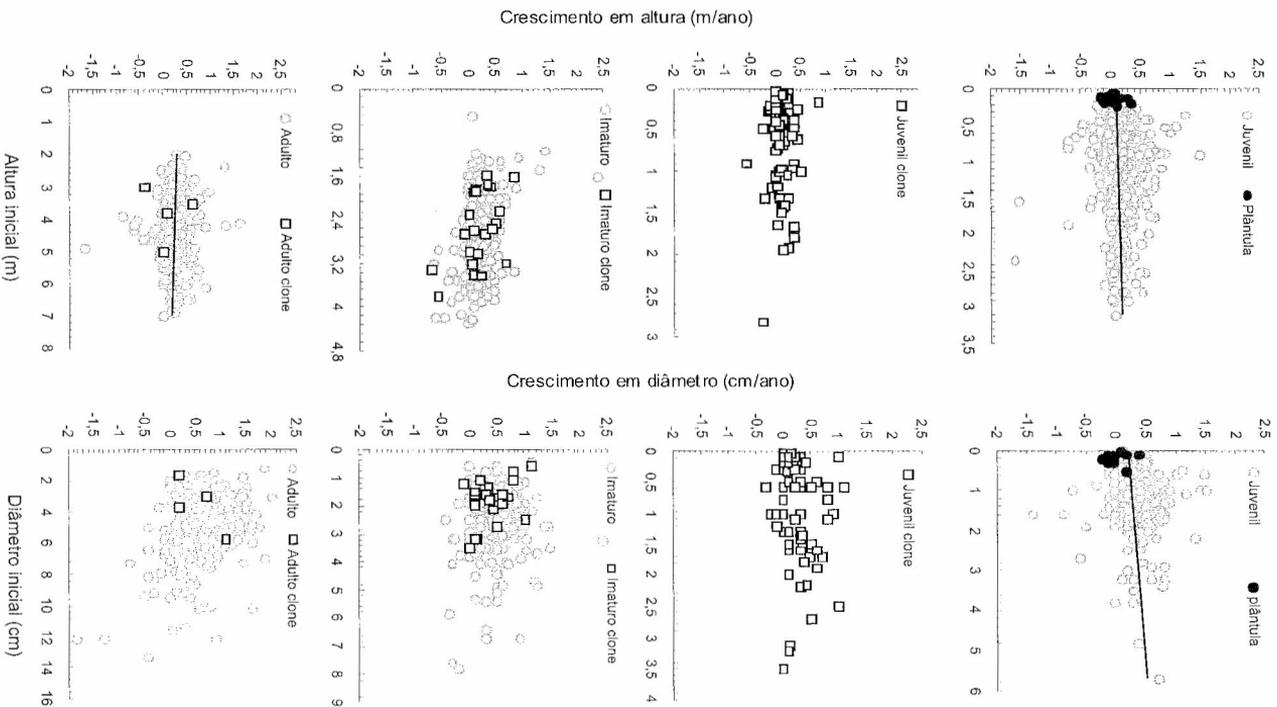


Figura 4. Relação entre o tamanho inicial e a taxa anual de crescimento absoluto em altura (ch) e em diâmetro (cd) nos estádios ontogenéticos de *Croton blanchetianus* em uma área de caatinga de Pernambuco - Brasil. (h = altura; d = diâmetro). Equações das retas significativas: $ch = 0,210 + 0,05 h$; $r^2 = 0,02$ e $cd = 0,09 + 0,04 d$, $r^2 = 0,01$ (estádio juvenil de semente); $ch = 0,86 - 0,05 h$; $r^2 = 0,06$ (estádio adulto).

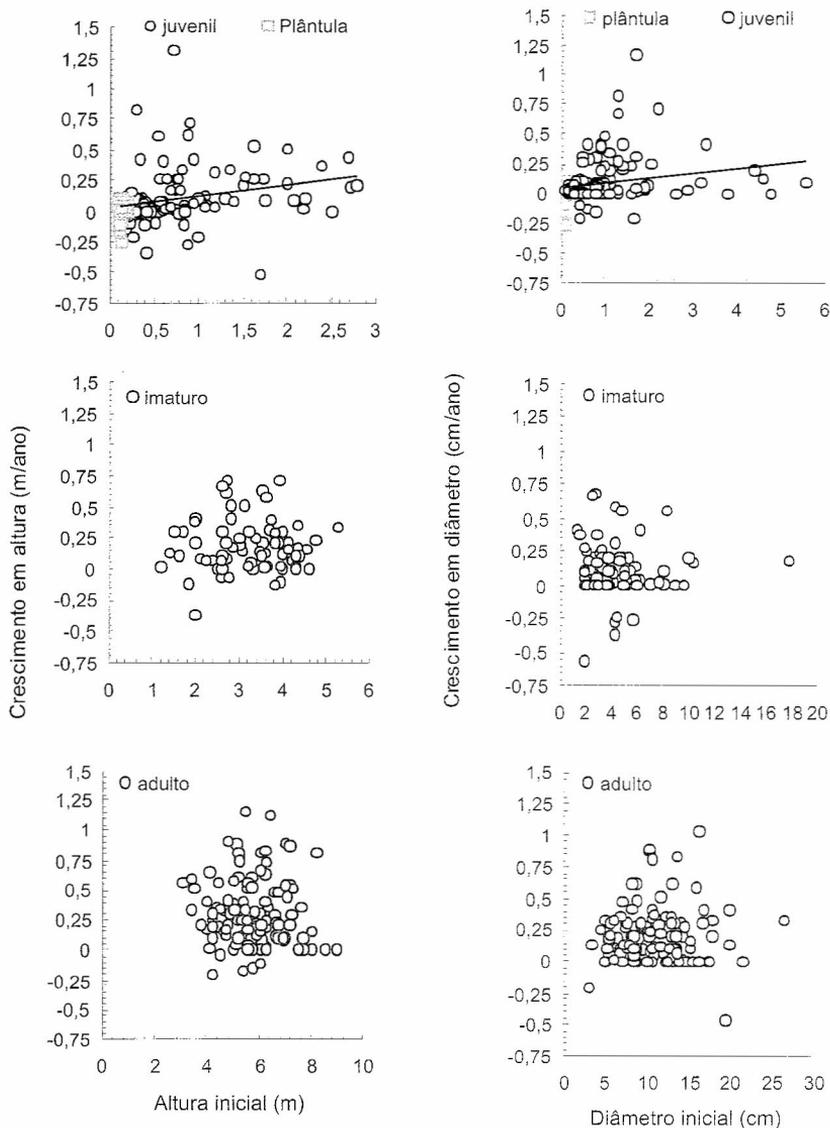


Figura 5. Relação entre o tamanho inicial e a taxa anual de crescimento absoluto em altura (ch) e em diâmetro (cd) nos estádios ontogenéticos de *Caesalpinia pyramidalis* em uma área de caatinga de Pernambuco - Brasil. (h = altura; d = diâmetro). Equações das retas significativas: $ch = 0,03 + 0,06 h$; $r^2 = 0,07$; $cd = 0,01 + 0,10 d$; $r^2 = 0,10$ (estádio juvenil).

DISCUSSÃO

Em ambientes secos, a água é um recurso limitante (Crawley 1986; Lüttge 1997; Araújo 2005; Araújo *et al.* 2005; Figueirôa *et al.* 2006; Araújo *et al.* 2008b). Existe uma relação 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 o 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 registradas neste estudo.

Variações negativas no crescimento ocorreram com frequência nas populações de *Caesalpinia* e *Croton*. A maioria dos indivíduos teve redução no diâmetro na estação seca. Esta redução no diâmetro do caule pode ser devida, em parte, possivelmente seja devida a uma diminuição do turgor celular, já que não foi observado esfoliações no caule que justificassem a redução. Além disso, existe a possibilidade de a planta perder água através da transpiração o que contribuiria para uma redução do turgor celular e redução no diâmetro. Também vale destacar que houve crescimento em altura na estação seca e este crescimento requer uso da água armazenada nos tecidos. Possivelmente, este último fato justifique a razão da redução do diâmetro dos caules.

A ocorrência de medianas positivas para o crescimento em altura nos estádios finais da ontogenia durante a estação seca, indica num primeiro momento a possibilidade de translocação de reservas (Araújo 1998), já que as plantas ficam caducifólias na seca. Todavia, Araújo (2005) postulou a existência de fotossíntese caulinar em algumas plantas lenhosas da caatinga que apresentassem clorofila abaixo do ritidoma. Considerando que as duas populações estudadas apresentam tecido clorofilado abaixo do ritidoma, é possível que na estação seca, época em que estas espécies perdem as folhas, ocorra fotossíntese caulinar mesmo que em menor intensidade, mas o

suficiente para justificar o crescimento em altura registrado (Araújo *et al.* 2008a).

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 unicamente provocada por queda de parte das plantas maiores. Na maioria das vezes, 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 seriam descartados, implicando em diminuição de altura, sempre no sentido ápice-base (Araújo 1998; Araújo 2005). 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 (Araújo 1998). 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 afeta mais o estabelecimento de juvenis que de imaturos e adultos em *Caesalpinia* e em *Croton*, o que de certa forma é apontado para outras espécies da caatinga e de outros ambientes secos que apresentam menor crescimento sob estresse hídrico e menor rebrota em campo durante a estação seca (Figueirôa *et al.* 2004; Tewari *et al.* 2004; Figueirôa *et al.* 2006; Araújo *et al.* 2008a). 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; Tewari *et al.* 2004). Crescimento não proporcional entre altura e diâmetro do caule pode gerar diferenças de formas nas plantas, influenciando a habilidade competitiva das plantas (Crawley 1986; Waller 1986; King 1981; Niklas 1994). Nas duas espécies, o crescimento foi independente do tamanho inicial em todos os estádios, pois indivíduos de todos os estádios apresentaram estagnação, redução ou crescimento em altura, de modo independente da variação em diâmetro. Assim, não há indicação de que a quantidade de recursos destinados 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 da 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; Araújo 1998). O maior crescimento em altura, para uma mesma taxa de crescimento em diâmetro no estádio juvenil, mostra que a ocupação do espaço vertical é mais importante para o estabelecimento dos indivíduos nesse estádio. 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 durante quatro a seis meses, já que juvenil (exceção feita para juvenil clonal recém-recrutado), imaturo e adulto não têm caule visivelmente clorofilado (Araújo 1998). Na caatinga, ocorrem variações na duração e distribuição das chuvas entre anos (Sampaio 1995; Araújo *et al.* 2007) e estas variações sazonais podem influenciar no número e no tamanho das folhas, reduzindo a fotossíntese (Schulze *et al.* 1986; Mooney 1986; Araújo *et al.* 2008a). Assim, maior expansão da copa poderia balancear o efeito de variações sazonais na fotossíntese e no crescimento dos indivíduos entre anos.

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*, favorecendo a manutenção das relações de abundância entre essas espécies (Araújo 1998; Araújo *et al.* 2005). Por outro lado, neste estudo verificamos que 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. Tais diferenças sugerem que a transição de juvenis para imaturo deve ocorrer mais rapidamente em *Croton*, sendo possível que indivíduos de uma mesma coorte se tornem adultos reprodutivos primeiramente na população de *Croton*. Assim, indicamos que o maior crescimento em *Croton* também possa contribuir para compensar suas menores taxas de

recrutamento e influenciar a manutenção das suas relações de abundância com outras espécies da comunidade.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem à Estação Experimental de Pesquisa Agropecuária (IPA) pelo apoio logístico durante o desenvolvimento do estudo. Ao programa de Recursos Humanos em Áreas Estratégicas do CNPq e a CAPES pelo apoio financeiro. Ao Dr G.L. Webster e ao herbário PEUFR pela identificação do material botânico. Aos Drs. C.S.B. Costa, D.M.S. Matos, P.Y. Kageyama, J.D. Hay and S.H. Bullock pelas críticas e sugestões ao manuscrito.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alvin, T. & Alvin, R. 1976. Relation of climate to growth periodicity in tropical trees. Pp. 445-463. In: P.B. Tomlinson & M. H. Zimmermann (eds.) **Tropical trees as living systems**. Cambridge University Press, New York.
- Alcoforado-Filho, F.G.; Sampaio, E.V.S.B. & Rodal, M.J.N. 2003. Florística e fitossociologia de um remanescente de vegetação caducifolia espinhosa arbórea em Caruaru, Pernambuco. **Acta Botanica Brasilica** 17(2): 287-303.
- Araújo, E.L.; Nogueira, R.J.M.C.; Silva, S.I.; Silva, K.A.; Silva, P.P.A.; Santos, A.V.C. & Santiago, G.A.S. 2008a. Ecofisiologia de plantas da caatinga e implicações na dinâmica das populações e do ecossistema. Pp 329-361. In: U.P. Albuquerque; A.N. Moura & E.L. Araújo (eds). **Biodiversidade, potencial econômico e processos eco-fisiológicos em ecossistemas nordestinos**. v. 1. Recife: Comunigraf Editora.

- Araújo, E.L.; Martins, F.R. & Santos, F.A.M. 2008b. Ontogenia e variações alométricas na relação comprimento-diâmetro do caule em plantas lenhosas da caatinga. Pp 81-104. In: U.P. Albuquerque; A.N. Moura & E.L. Araújo (eds). **Biodiversidade, potencial econômico e processos eco-fisiológicos em ecossistemas nordestinos**. v. 1. Recife: Comunigraf Editora.
- Araújo, E.L.; Albuquerque, U.P. & Castro, C.C. 2007. Dynamics of Brazilian caatinga - a review concerning the plants, environment and people. **Functional Ecosystems and Communities 1**: 15 – 29.
- Araújo, E. L. 2005. Estresses abióticos e bióticos como forças modeladoras da dinâmica de populações vegetais da caatinga. Pp. 50-64. In: R.J.M. Nogueira; E.L Araújo; L.G Willadino & U.M.T Cavalcante. (eds.) **Estresses ambientais: danos e benefícios em plantas**. Recife: M X M Gráfica e Editora.
- Araújo, E.L.; Martins, f. R. & Santos, F. 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: R.J.M. Nogueira; E.L. Araújo; L.G. Willadino & U.M.T. Cavalcante (eds.) **Estresses ambientais: danos e benefícios em plantas**. Recife: M X M Gráfica e Editora.
- Araújo, E. L. 1998. **Aspectos da dinâmica populacional de duas espécies em floresta tropical (caatinga), Nordeste do Brasil**. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas. Campinas. São Paulo Brasil, 95 pp.
- 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.
- Clark D.B. & Clark D.A. 1991. The impact of physical damage on canopy tree regeneration in tropical rain forest. **Journal Ecology**

79: 447-457.

- Crawley, M. J. 1986. Life history and environment. Pp. 253-290. In: Michael J. Crawley (ed.). **Plant Ecology**. Blackwell Scientific Publications, Oxford, London.
- Enright, N.J. & Hartshorn, G. S. 1980. The demography of tree species in undisturbed tropical rainforest. Pp.107-119. In: F.H. Bormann & G. Berlyn (eds.). **Age and growth rate of tropical tree** New Haven, Yale University.
- Figueirôa, J.M.; Barbosa, D.A.C. & Simabukuro, E.A., 2004. Crescimento de plantas jovens de *Myracrodruon urundeuva* Allemão (Anacardiaceae) sob diferentes regimes hídricos. **Acta Botanica Brasilica** 18(3): 577-584.
- Figueirôa, J.M.; Pareyn, F.G.; Araújo, E.L.; Silva, C.E.; Santos, V.F.; Cutter, 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: 294 - 303.
- Florentino, A.T.N., Albuquerque, U. P. & Araújo, E. L. 2007. Contribuições de quintais florestais na conservação de plantas da caatinga, município de Caruaru, PE, Brazil. **Acta Botanica Brasilica** 21:37 – 46.
- 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.
- King, D.A. 1981. Tree dimensions: maximizing the rate of height growth in dense stands. **Oecologia** 51: 351-356.
- King, D.A. 1995. Allometry and life history of tropical trees. **Journal Tropical Ecology** 12: 25-44.

- King, D.A. 1990a. The adaptive significance of tree height. **American Naturalist** **135**: 808-828.
- King, D.A. 1990b. Allometry of saplings and understorey trees of a Panamanian forest. **Func. Ecol.** **4**: 27-32.
- Lieberman, M. & Lieberman, D. 1987. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica. **Journal Tropical Ecology** **3**: 347-358.
- Lucena, R. F. P.; Nascimento, V. T.; Araújo, E. L. & Albuquerque, U. P. 2008. Local uses of native plants in area of caatinga vegetation Pernambuco - NE, Brazil. **Ethnobotany Research and Applications** **6**: 3 - 13.
- Lucena, R.F.P.; Araújo, E.L. & Albuquerque, U P. 2007. Does the local availability woody caatinga plants (NE) explain their use-value?. **Economic Botany** **61**: 347-361.
- Luoga, E.J.; Witkowski, E.T.F. & Balkwill, K., 2004. Regeneration by coppicing (resprouting) of miombo (African savanna) trees in relation to land use. **Forest Ecology and Management** **189**: 23-35.
- Lüttge, U. 1997. **Physiological ecology of tropical plants**. Springer-Verlag, Germany.
- McLaren, K.P. & McDonald, M.A., 2003a. Coppice regrowth in a disturbed tropical dry limestone forest in Jamaica. **Forest Ecology and Management** **180**: 99-111.
- Mooney, H.A. 1986. Photosynthesis. Pp. 345-373. In: Michael J. Crawley ed. **Plant Ecology**. Blackwell Scientific Publications. Oxford, London.
- Negreros-Castillo, P. & Hall, R.B., 2000. Sprouting capability of 17 tropical tree species after overstorey removal in Quintana Roo.

- Mexico. **Forest Ecology and Management** **126**: 399-403.
- 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. **Annual of Botany** **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. Pp.128-135. In: F.H. Bormann & G. Berlyn (eds.) **Age and growth rate of tropical tree**. New Haven, Yale University.
- Rydberg, D. 2000. Initial sprouting, growth and mortality of European aspen and birch after selective coppicing in central Sweden. **Forest Ecology and Management** **130**: 27-35.
- Sampaio, E.V.B.S. 1995. Overview of the Brazilian caatinga. Pp. 35-58. In: S. Bullock; H.A. & E. Medina (eds.). **Seasonally Dry Tropical Forests**. Cambridge University Press, Cambridge.
- Santos, J., Araújo, E. L. & Albuquerque, U. P. 2008. Richness and distribution of useful woody plants in the semi-arid region of northeastern Brazil. **Journal of Arid Environments** **72**: 652 – 663.
- Schulze, E. D.; Küppers, M. & Matyssek, R. 1986. The roles of carbon balance and branching pattern in the growth of woody species. Pp. 585-602. In: T.J. Givnish (ed.). **On the economy of plant form and function**. 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). **Journal Tropical Ecology** 3: 331-345.
- Swaine, M.D.; Lieberman, D. & Putz, F. 1987b. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. **Journal Tropical Ecology** 3: 359-366.
- Tewari, S.K.; Katiyar, R.S.; Ram, B. & Misra, P.N., 2004. Effect of age and season of harvesting on the growth, coppicing characteristics and biomass productivity of *Leucaena leucocephala* and *Vitex negundo*. **Biomass and Bioenergy** 26(3): 229-234.
- 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. Pp. 291-320. In: Michael J. Crawley (ed.) **Plant Ecology**. 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.