



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

ANDRÉA PEREIRA SILVEIRA

**ATRIBUTOS DE HISTORIA DE VIDA, ESTRUTURA E DINÂMICA
POPULACIONAL DE ÁRVORE SOB CLIMA TROPICAL SAZONALMENTE SECO.**

FORTALEZA, 2012

ANDRÉA PEREIRA SILVEIRA

ATRIBUTOS DE HISTORIA DE VIDA, ESTRUTURA E DINÂMICA POPULACIONAL
DE ÁRVORE SOB CLIMA TROPICAL SAZONALMENTE SECO.

Tese apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutora em Ecologia e Recursos Naturais.

Orientador(a): Profa. Dra. Francisca Soares de Araujo/UFC
Co-orientador: Prof. Dr. Fernando Roberto Martins/UNICAMP

FORTALEZA, 2012

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Biblioteca de Ciências e Tecnologia

-
- S586a Silveira, Andréa Pereira.
Atributos de história de vida, estrutura e dinâmica populacional de árvore sob clima tropical sazonalmente seco/ Andréa Pereira Silveira. – 2012.
121 f. : il. color., enc. ; 30 cm.
- Tese (Doutorado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Departamento de Biologia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Fortaleza, 2012.
Área de Concentração: Ecologia Terrestre.
Orientação: Profª. Dra. Francisca Soares de Araújo.
Coorientação: Prof. Dr. Fernando Roberto Martins.
1. *Cordia oncocalyx*. 2. Ontogenia 3. Alometria. I. Título.

ANDRÉA PEREIRA SILVEIRA

ATRIBUTOS DE HISTORIA DE VIDA, ESTRUTURA E DINÂMICA POPULACIONAL
DE ÁRVORE SOB CLIMA TROPICAL SAZONALMENTE SECO.

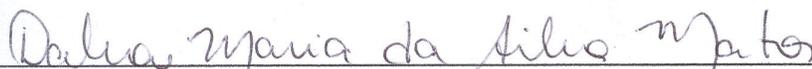
Tese apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da
Universidade Federal do Ceará, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor
em Ecologia e Recursos Naturais.

Aprovada em: 25 / 06 / 2012

BANCA EXAMINADORA



Prof.^a. Dr.^a. Francisca Soares de Araújo (Orientadora)
Universidade Federal do Ceará (UFC)
Titular



Prof.^a. Dr.^a. Dalva Maria da Silva Matos
Universidade Federal de São Carlos (UFSCAR)
Titular



Prof. Dr. Waldir Mantovani
Universidade de São Paulo (USP)
Titular



Prof. Dr. Lorenzo Roberto Sgobaro Zanette
Universidade Federal do Ceará (UFC)
Titular



Dr. Rafael Carvalho da Costa
Universidade Federal do Ceará (Pós-Doc/PPGERN/UFC)
Titular

Prof.^a. Dr.^a. Arlete Aparecida Soares (UFC)
1º. Suplente

Prof. Dr. Oriel Herrera Bonilla (UECE)
2º. Suplente

A Professora Maria Angélica Figueiredo (*in memoriam*), com quem iniciei na graduação o desafio de ter *Cordia oncocalyx* como um objeto de estudo. Pelo conjunto de sua obra, junto-me aos diversos profissionais que tiveram o privilégio de ser influenciado por esta grande nordestina.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a:

Professores Dr^a. Francisca Soares de Araújo e Dr. Fernando Roberto Martins, pela excelente orientação.

Professores participantes da Banca examinadora Dr^a. Dalva Maria da Silva Matos, Dr. Waldir Mantovani, Dr. Lorenzo Roberto Sgobaro Zanette e Dr. Rafael Carvalho da Costa, pelo tempo e pelas valiosas colaborações.

FUNCAP, pela concessão de bolsa e suporte financeiro do projeto processo no 093.01.00/09.

UECE, pela liberação das atividades docentes para realização do curso de doutorado.

Associação Caatinga e Gestores da Reserva Serra das Almas, pela permissão para trabalhar nas terras sob sua supervisão e pelo apoio logístico. Ewertom, Fernanda, Marcos, Átila, Renato e Ronaldo, por me receberem no centro ecológico da RPPN Serra das Almas, proporcionar estrutura e garantir a continuidade dos dois anos de coleta de dados, faça chuva ou faça sol, com atoleiro ou sem água para o banho.

INMET, pela concessão dos dados climáticos.

Todos os professores, funcionários e alunos do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais da UFC, em especial a pioneira turma de 2008.

Fabiano, Adriano e Paulo Filho, “meus meninos de Crateús”, pela ajuda constante nos trabalhos de campo e por serem guardiões das “minhas plantas”. Irlaine e Ivan, “meus meninos de Fortaleza”, pela ajuda constante nos trabalhos de campo e de laboratório. Bruno Menezes, Carlos, Itayguara e Cristiano, pela ajuda na locomoção e trabalho de campo. Ingrid, Djane, Carla, Roberta, Marcela, Aline, Vitória, Andréia, Luíza, Fernando, Ivoneide, Tati e Auri pela ajuda constante ou esporádica na preparação, coleta e/ou tabulação dos dados. Saibam todos vocês que, cada plaqueta numerada, parcela demarcada, coletor montado, semente coletada, planta medida, fotografia batida e/ou dado tabulado fizeram a diferença para a “minha sobrevivência”.

Toda a minha família, em especial Ivoneide (mãe), Antonio (pai *in memoriam*), Iran Soareas (tio *in memoriam*), Fernando Peixoto (esposo), irmãos, sobrinhos, cunhados e amigos, por apoiar e compreender as minhas ausências durante mais essa caminhada.

Meu agradecimento maior cabe, sem dúvida alguma, a Deus, àquele que disse de si próprio: “Eu sou o que sou”. A Ele consagro meu louvor e gratidão por ter conseguido dar desfecho a esta tese de doutorado.

RESUMO

A estacionalidade e a estocasticidade pluviométrica são os principais reguladores da estrutura e da dinâmica das populações em vegetações tropicais sazonais secas. Essa estocasticidade, no entanto, pode resultar em ambientes heterogêneos tanto em relação à disponibilidade hídrica como em relação à disponibilidade vertical e horizontal de luz. Na vegetação decídua espinhosa do semiárido brasileiro (caatinga), uma das espécies lenhosas mais abundantes é *Cordia oncocalyx*, árvore endêmica e explorada por extrativismo devido ao valor madeireiro, energético, forrageiro, medicinal e paisagístico. Para entender como árvores da caatinga respondem à sazonalidade e estocasticidade pluviométrica foram analisados, ao longo de dois anos, a estrutura e a dinâmica populacional de *C. oncocalyx* na RPPN Serra das Almas, Crateús-Ceará. Foram determinados: i) estádios ontogenéticos, modelo arquitetural e relação altura-diâmetro; ii) fenodinâmica; iii) padrão espacial; iv) taxas de natalidade, mortalidade, recrutamento e crescimento biométrico. Parâmetros de estrutura e de dinâmica foram correlacionados com precipitação, umidade do solo, temperatura e disponibilidade vertical e horizontal de luz. A estrutura de *C. oncocalyx* se assemelha a das espécies tolerantes à sombra de florestas pluviais por concentrar a maior densidade nos estádios iniciais, mas difere porque forma banco de infantes ao invés de banco de plântulas. A disponibilidade vertical de luz, com apenas 4.7% atingindo o solo, e a arquitetura Prévost indicam a luz como fator limitante para os estádios iniciais. Contudo, o coeficiente alométrico diferiu dos modelos de similaridade geométrica, similaridade elástica e estresse constante. O crescimento contínuo em diâmetro, mesmo após os indivíduos atingirem altura máxima, aponta a baixa densidade de árvores e as restrições hídricas como as principais forças impulsionadoras da alometria, as quais podem limitar o crescimento em altura mas não em diâmetro. As fenofases vegetativas e reprodutivas respondem similarmente aos pulsos de chuva, com ajustes na época, duração e intensidade, correlacionadas com variações na precipitação e umidade do solo, excluído o fotoperíodo como gatilho. Menor sincronia, separação temporal de fenofases e estoque de frutos no banco do solo, foram estratégias de distribuição de risco apresentadas pela população. A modificação da agregação em semente e plântula para aleatoriedade em infante, e a dissociação dos reprodutivos e sementes em relação aos estádios juvenil e imaturo, indicam que a mortalidade dependente de densidade atua na estruturação espacial da população. Entretanto, a retomada da agregação nos estádios juvenil, virgem e reprodutivo indica que a estocasticidade pluviométrica pode gerar a distribuição agregada desses estádios. A natalidade e o recrutamento ocorrem na estação chuvosa, mas a mortalidade registrada apenas em plântula e infante se dá ao longo do ano com pico nos meses secos. O crescimento em altura e

diâmetro mostrou decréscimo ou estagnação na seca e acréscimo na chuva. Juvenil apresentou maior crescimento em altura em áreas com dossel mais aberto ($r_s=0.24$). A taxa de incremento populacional (λ) foi de 1,0336 e a maior sensibilidade foi na transição de infante para juvenil. Dominância local e tendência de aumento populacional são explicadas pela formação de dois bancos, sementes e infantes, os quais garantem um estoque para recomposição populacional mesmo em anos de seca.

Palavras-chave: *Cordia oncocalyx*, ontogenia, alometria, fenodinâmica, padrão espacial, modelo matricial.

ABSTRACT

The rainfall seasonality and stochasticity are the main regulators of structure and population dynamics in seasonally dry tropical vegetations. This stochasticity, however, can result in heterogeneous environments both in relation to water availability as in the availability of vertical and horizontal light. In deciduous thorny woodland vegetation of semiarid northeastern Brazil (caatinga), one of the most abundant woody species is *Cordia oncocalyx*, endemic tree and explored through extractivism due to its timber, energetic, foraging, medicinal, and scenic value. To understand how the caatinga trees respond to rainfall seasonality and stochasticity were analyzed, over two years, the structure and population dynamics of *C. oncocalyx* in Serra das Almas RPPN, Crateús-Ceará. Were determined: i) ontogenetic stages, architectural model and height-diameter relationship, ii) phenodynamics, iii) spatial pattern, iv) birth, mortality, recruitment and growth biometric rates. Parameters of structure and dynamics were correlated with rainfall, soil humidity, temperature and vertical and horizontal light availability. The structure of *C. oncocalyx* resembles that of shade-tolerant species of tropical rainforest to concentrate the highest density in the early stages, but differs because it forms the bank of infant rather than a seedling bank. The availability of vertical light, with only 4.7% reaching the ground, and Prévost architecture indicate light as a limiting factor in the early stages. Nevertheless, the allometric coefficient differ from geometric similarity, elastic similarity and constant stress models. The uninterrupted growth in diameter, even after individuals reach the maximum height, indicates the low density of trees and water restrictions as the main driving strength of allometry, which may limit the growth in height, but not in diameter. Both the vegetative and reproductive phenophases respond similarly to variations in rain pulses, with adjustments in time, duration, and intensity, which were correlated with variations in rainfall and soil humidity, excluding photoperiod as a trigger. Lower synchrony, temporal separation of phenophases, and storage of fruits on the ground were risk-spreading strategies used by the population in the dry year. The change of aggregation in seeds and seedlings for randomness in the infant, and the decoupling of reproductive and seeds in relation to juvenile and immature stages, may indicate that the density-dependent mortality operates in the spatial structure of the population. However, the resumption of aggregation in juvenile, virginile and reproductive stages indicates that rainfall stochasticity creates the aggregate distribution of these stages. The dynamics of birth and recruitment occur in the rainy season, but recorded mortality only in seedling and infant occurs throughout the year with a peak in the dry months. The height and diameter growth showed decline or stagnation in the drought and increase in the rainfall.

Juveniles showed greater growth in height in areas with more open canopy ($r_s = 0.24$). The rate of population increase (λ) was 1.0336 and the highest sensitivity was in the transition from infant to juvenile. Local dominance and population growth tendency are explained by the formation of two banks, seeds and infants, which ensure a stock for recomposition even in drought years.

Keywords: *Cordia oncocalyx*, ontogeny, allometry, phenodynamics, spatial pattern, matrix model.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.	Localização da Reserva Natural Serra das Almas, Crateús, Ceará, Brasil.....	17
Figura 2.	Representação das 100 parcelas permanentes (10 x 10 m) na área de estudo....	19
Figura 3.	Aspecto geral da árvore de <i>Cordia oncocalyx</i> (A), inflorescência (B), infrutescência (C), cálice acrescente e fruto nuculanium (D), fruto em corte longitudinal e transversal mostrando a semente (E).....	21

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	11
	1.1 DESCRIÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO.....	17
	1.2 DESCRIÇÃO DA ESPÉCIE.....	20
	REFERÊNCIAS	22
2	MANUSCRITO I - Estrutura ontogenética e relações alométricas de árvores independentem do tipo de formação vegetacional? Um estudo de caso com <i>Cordia oncocalyx</i> na Caatinga Brasileira?.....	29
3	MANUSCRITO II - As fenofases vegetativas e reprodutivas de espécies tropicais decíduas respondem de forma similar aos pulsos de precipitação?.....	54
4	MANUSCRITO III - O padrão espacial de uma espécie arbórea sob clima semiárido é influenciado por fatores determinísticos ou estocásticos?.....	74
5	MANUSCRITO IV - O ciclo de vida e a dinâmica populacional de árvore dominante em vegetação sazonal seca são explicados pela precipitação?.....	94
6	CONSIDERAÇÕES FINAIS	120

1 INTRODUÇÃO GERAL

A demografia de espécies pode ser compreendida por meio de estudos de estrutura e de dinâmica populacional. Enquanto a estrutura descreve a distribuição dos indivíduos considerando diferenças de tamanho, características genéticas, ontogenéticas, espaciais e etárias; a dinâmica se propõe a compreender a variação do número de indivíduos em determinado período de tempo (HUTCHINGS, 1997). Os estudos populacionais que descrevem a estrutura e/ou analisam a dinâmica categorizam os indivíduos por idade, classes de tamanho ou estádios ontogenéticos. A divisão em estádios ontogenéticos, por um lado, contorna o difícil problema de determinar a idade cronológica dos indivíduos, principalmente em espécies vegetais de vida longa. Por outro lado, vincula significado biológico aos estudos populacionais, pois diferentes estádios podem ser alcançados por indivíduos com tamanhos e/ou idades similares, mas podem apresentar propriedades ecológicas distintas, isto é, requerimentos ambientais e uso de recursos de forma diferenciada (ARAÚJO *et al.*, 2008; CARVALHO *et al.*, 1999).

A classificação em estádios ontogenéticos, inicialmente proposta por Gatsuk *et al.* (1980), tem por base o conceito de que os indivíduos passam por diversas etapas ao longo do desenvolvimento e de que cada etapa é marcada por critérios biológicos, qualitativos e quantitativos, que representam o estado de desenvolvimento do organismo. Assim, cada estágio ontogenético pode ser reconhecido pelo aparecimento de novas estruturas e ou pela perda de estruturas que estavam presentes nos estádios anteriores (GATSUK *et al.*, 1980). Além disso, as sucessivas formas apresentadas pelos indivíduos nos diferentes estádios ontogenéticos resultam no modelo arquitetural da espécie (HALLÉ *et al.*, 1978). A arquitetura como sinônimo de forma pode ser observada em qualquer momento do desenvolvimento, já o programa de crescimento, resultante das sucessivas formas apresentadas pelos indivíduos ao longo da ontogênese (GATSUK *et al.*, 1980) originam o modelo arquitetural da espécie (HALLÉ *et al.*, 1978). Estudos que utilizem a identificação e a descrição de estádios ontogenéticos e modelo arquitetural são importantes por possibilitar a padronização e comparação entre estudos populacionais e permitem tirar conclusões mais precisas acerca das condições das populações de espécies herbáceas, arbustivas e arbóreas, em seus ambientes naturais (PORTELA; SANTOS, 2011).

Em termos gerais, a arquitetura de uma árvore é resultado de um rápido crescimento vertical nas fases iniciais em detrimento de um crescimento lateral e, a arquitetura final é o resultado da demanda conflitante (trade-off) entre crescimento, defesa e reprodução nos

diversos estádios ontogenéticos (ARCHIBALD; BOND, 2003). A maneira como as árvores resolvem essa demanda conflitante entre crescer em altura para elevar seus órgãos fotossintéticos e reprodutivos e investir em diâmetro para sustentar o peso do tronco pode ser descrita por caracteres quantitativos, expressos por relações alométricas, por exemplo, entre a altura da planta e o diâmetro do caule (RICH *et al.*, 1986). Conhecer as relações alométricas desde a fase plântula até a maturidade é útil para entender as mudanças na forma de crescimento das árvores, e possibilita que a morfologia possa ser examinada a partir de uma perspectiva dinâmica ao longo da ontogênese (KING, 1990). Três modelos teóricos foram propostos para descrever essas relações alométricas entre altura e diâmetro: similaridade elástica ($H \propto D^{2/3}$), estresse constante ($H \propto D^{1/2}$) e similaridade geométrica ($H \propto D^1$) (MACMAHON, 1973). Esses modelos são apenas referenciais teóricos, e ajustes ou aproximações permitem reconhecer um padrão em que árvores adultas não pioneiras investem em estabilidade mecânica em detrimento do rápido crescimento em altura (NIKLAS, 1995). Ainda não se sabe se os modelos biomecânicos correspondem bem à alometria do tronco de árvores de vegetações sazonais secas, como a caatinga do semiárido brasileiro. Na verdade, modelos biomecânicos foram freqüentemente testados em árvores da floresta de clima temperado e tropical e, variações na alometria do tronco durante a ontogenia das árvores são freqüentemente associadas com a disponibilidade de luz. Resta saber: 1) Como varia a alometria durante a ontogenia de uma árvore dominante na caatinga? 2) Se há variação de luz na caatinga suficiente para induzir a expressão de estrutura populacional e relações alométricas semelhantes as encontrados em árvores tolerantes à sombra das florestas pluviais?

A fenodinâmica é também um importante componente das características demográficas das plantas, e os fatores que afetam o padrão fenológico podem provocar alterações futuras na taxa de recrutamento e na dinâmica das populações (MILES *et al.*, 2006). Anos com baixa produção de flores e sementes, por exemplo, podem levar a uma redução na quantidade de diásporos que anualmente chegam ao banco do solo, comprometendo o recrutamento de plantas em anos posteriores (GRACE, 1999). Na caatinga, as fenofases das espécies decíduas com madeira de alta densidade são desencadeadas principalmente pela precipitação (LIMA; RODAL, 2010). Mas ainda não se sabe: Como a expressão, duração e intensidade das fenofases vegetativas e reprodutivas de populações arbóreas da caatinga são afetadas pelas variações intra-anual e interanual da precipitação? Qual a relação entre as respostas fenológicas e a manutenção das populações de espécies arbóreas dominantes na caatinga?

A maneira como os indivíduos estão distribuídos no espaço reflete a ação de fatores bióticos e abióticos. E em uma escala local são três os padrões de distribuição esperados para populações de plantas: agregado, aleatório e regular (DALE, 2002). Em geral, as pesquisas abordam apenas um estágio, entretanto, o padrão espacial pode mudar ao longo do desenvolvimento, e a avaliação dos padrões espaciais em todos os estágios ontogenéticos é importante para a compreensão dos processos que influenciam a dinâmica da espécie (DOVCIAK; FRELICH; REICH, 2001). No geral, o padrão espacial muda ao longo do desenvolvimento, de forma que, os indivíduos adultos tendem a ser menos agregados que as plântulas, e a mortalidade dependente de densidade tem sido o principal fator que explica essa diminuição da agregação ao longo da ontogênese, tanto em florestas tropicais pluviais (FONSECA; MARTINI; SANTOS, 2004; RAMOS; SILVA-MATOS; SANTOS, 2005; STERNER; RIBIC; SCHATZ, 1986) quanto em vegetações sazonais secas (BAROT; GIGNOUX; MENAUT, 1999a,b; OLIVEIRA; RIBEIRO; GONZALES, 1989; SOUZA; SILVA, 2006; WIEGAND; JELTSCH; WARD, 2000). No entanto, fatores tais como: propagação assexuada, eventos locais de dispersão, topografia e/ou disponibilidade de microhabitats com condições favoráveis para a sobrevivência até a maturidade (isto é, heterogeneidade ambiental estocástica ou determinística), resultam em uma estruturação espacial onde os indivíduos adultos são igualmente ou mais agregados do que as plântulas (CONDIT *et al.*, 2000; COSTA; SANTOS, 2011; HAY *et al.*, 2000; PARE *et al.*, 2009) em ambos os tipos vegetacionais. Mas será que: A estruturação espacial de uma árvore de vegetação seca como a caatinga pode ser explicada pela ação isolada de eventos de mortalidade dependente de densidade ou fatores relacionados a estocasticidade pluviométrica também explicam os padrões espaciais ao longo da ontogenia?

As taxas de natalidade, de mortalidade, de crescimento e de recrutamento (passagem de um estágio a outro) podem variar consideravelmente ao longo dos anos e essas variações podem estar ligadas ao clima e/ou aos ciclos biológicos inerentes à própria espécie (HUTCHINGS, 1997; SILVERTOWN; DOUST, 1993). Quando se quantificam os nascimentos, os recrutamentos e as mortes pode-se responder questões sobre as flutuações de densidades populacionais, as fases críticas do ciclo de vida, além de fornecer informações sobre a capacidade de regeneração frente à ocorrência de perturbações e distúrbios naturais ou antrópicos. Portanto, a estrutura ontogenética espacial e temporal, as taxas de mortalidade, natalidade e crescimento biométrico, assim como a influência da produção e da dispersão de sementes são aspectos fundamentais da história de vida das espécies, por meio dos quais é

possível compreender a maneira como os indivíduos respondem a ação de fatores bióticos e abióticos ao longo da ontogenia.

A influência de fatores bióticos e abióticos na dinâmica dos eventos de natalidade, sobrevivência, crescimento e recrutamento de populações arbóreas, é amplamente investigada em espécies de florestas tropicais pluviais, onde a luz é um recurso limitante, porém, são pouco investigados em vegetações tropicais secas, nas quais a disponibilidade hídrica é tida como o fator de maior influência (BORCHERT; RIVERA; HAGNAUER, 2002; NATH *et al.*, 2006; SING; KUSHWAHA, 2005). Embora a luz não seja comumente reportada como um fator limitante no interior das formações sazonais secas, devido ao baixo porte das árvores e dossel mais aberto da vegetação, a dinâmica de natalidade, crescimento e recrutamento ocorre na estação chuvosa, período em que pode haver mudanças na disponibilidade vertical e horizontal de luz, em função do componente herbáceo, da produção gradual de folhas do componente lenhoso, da perda de folhas em algumas árvores, resultado da ocorrência de estiagem dentro da estação chuvosa, ou ainda da existência de pequenas clareiras formadas pela ocorrência de árvores mortas em pé (HUANTE; RINCÓN, 1998; CECCON *et al.*, 2006). Por isso, apesar da forte restrição hídrica, a influência da disponibilidade da luz, principalmente para os estádios ontogenéticos iniciais, não deve ser ignorada nos estudos de populações em vegetações sob clima sazonalmente seco. Diante disso, resta saber: 1) Quais traços da história de vida explicam a alta abundância local de espécie arbórea no componente lenhoso da caatinga? 2) A precipitação explica o crescimento biométrico de populações arbóreas em ambientes sazonalmente secos, ou este é também influenciadas pela disponibilidade de luz?

Atualmente resta cerca de 1 milhão de km² de vegetações tropicais secas no mundo, e mais da metade localiza-se na América do Sul (MILES *et al.*, 2006). Em ecossistemas áridos do hemisfério sul, entre 1961 e 1990, houve redução em 20% da precipitação média anual e aumento de 0,5 °C na temperatura média anual (WALTHER *et al.*, 2002). A redução da precipitação nas regiões áridas e semiáridas, decorrente das mudanças climáticas globais, pode interferir na dinâmica das populações locais (CIPRIOTTI *et al.*, 2008; FOWLER, 1986; SCHWINNING; STARR; EHLERINGER, 2005; SINGH; KUSHWAHA, 2005). Em consequência, é esperado que essas alterações, associadas com o aquecimento global, ocasionem modificações na estrutura das populações e das comunidades nesses ecossistemas (SCHWINNING; SALA, 2004). Prever as respostas das espécies de ecossistemas de zonas áridas e semiáridas às mudanças climáticas depende do conhecimento da estrutura e funcionamento atual das populações (CHESSON *et al.*, 2004). Além disso, o manejo eficiente

de espécies arbóreas para a recuperação de áreas degradadas, exploração econômica ou preservação de espécies dependem de informações sobre sua biologia.

A característica climática marcante das regiões áridas e semiáridas é a escassez e a estacionalidade pluviométrica. Nessas regiões a água é disponibilizada em discretos e variáveis eventos, “pulsos de chuva”, intercalados por longos períodos de limitação desse recurso, “interpulsos de seca” (NOY MEIR, 1973). Na região semiárida brasileira a estação seca dura aproximadamente sete meses e a estação chuvosa é curta, com precipitações erráticas, distribuídas irregularmente no espaço e no tempo (BARBOSA; HUETE; BAETHGEN, 2006); um único evento de chuva pode representar alta proporção da precipitação total anual e ser seguido por vários dias sem chuva. Além disso, há grandes variações na quantidade e na duração dos pulsos de chuva, com eventos de seca interanual no qual a precipitação pode ser reduzida a menos da metade (SAMPAIO, 1995). A formação vegetacional dominante nas terras baixas sobre o embasamento cristalino do semiárido brasileiro é uma vegetação decídua espinhosa, denominada localmente de caatinga e adaptada a forte sazonalidade na distribuição da precipitação pluviométrica (COLE, 1960). Na caatinga a maior riqueza é de um componente herbáceo restrito ao curto período chuvoso e constituído principalmente pela forma de vida terofítica, seguido pelo componente lenhoso perene e constituído por fanerófitos, composto por árvores e arbustos, a maioria apresentando caducifolia total na estação seca (ARAÚJO *et al.*, 2011).

Os principais estudos a cerca da dinâmica e do funcionamento das populações e comunidades na caatinga enfocam aspectos da fenologia (BARBOSA *et al.*, 1989; BARBOSA; BARBOSA; LIMA, 2003; LIMA; RODAL, 2010; MACHADO; BARROS; SAMPAIO, 1997), síndromes de dispersão (BARBOSA; SILVA; BARBOSA, 2002; GRIZ; MACHADO, 2001), sistemas de reprodução (MACHADO; LOPES, 2004), banco de sementes no solo (COSTA; ARAÚJO, 2003; MAMEDE; ARAÚJO, 2008) e chuva de sementes (LIMA; RODAL; SILVA, 2008). Mas, estudos com enfoque na estrutura e na dinâmica populacional foram realizados em apenas três espécies lenhosas; *Anadenanthera macrocarpa* (SILVA; BARBOSA, 2000), *Caesalpinia pyramidalis* e *Croton blanchetianus* (ARAÚJO; MARTINS; SANTOS, 2008), três herbáceas (SILVA *et al.*, 2008) e uma abordagem das interações de herbáceas com plântulas de espécies lenhosas (LIMA, 2011). Entretanto, nenhum deles abordou em conjunto a influência da disponibilidade de luz e da variabilidade pluviométrica intra e interanual na fenodinâmica, chuva de sementes, banco de sementes do solo, estrutura ontogenética, relações alométricas de altura-diâmetro, estrutura espacial e dinâmica populacional de árvores abundantes no componente lenhoso da caatinga.

Com o objetivo de ampliar o conhecimento a cerca da dinâmica das espécies lenhosas da caatinga e entender como populações arbóreas se mantêm em ambientes com fortes restrições hídricas, analisamos aspectos da estrutura ontogenética, relações alométricas, fenodinâmica, distribuição espacial e dinâmica populacional de *Cordia oncocalyx*, em um hectare de caatinga da Reserva Natural Serra das Almas, município de Crateús, estado do Ceará, nordeste do Brasil. *Cordia oncocalyx* Allemão (Boraginaceae) é explorada por extrativismo devido ao valor madeireiro, energético, forrageiro, medicinal e paisagístico, e é uma árvore endêmica, abundante e característica da vegetação de caatinga, atributos que motivaram a seleção da espécie para alcançar o objetivo proposto neste estudo. Os aspectos da estrutura e da dinâmica são abordados em quatro capítulos delimitados pelas seguintes perguntas: I) Estrutura ontogenética e relações alométricas de árvores independem do tipo de formação vegetacional? II) As fenofases vegetativas e reprodutivas de espécies tropicais decíduas respondem de forma similar aos pulsos de precipitação? III) O padrão espacial de uma espécie arbórea sob clima semiárido é influenciado por fatores determinísticos ou estocásticos? e IV) O ciclo de vida e a dinâmica populacional de árvore dominante em vegetação sazonal seca são explicados pela precipitação? Cada um busca responder questões específicas e contribuem para o conhecimento de como populações de espécies arbóreas de formações tropicais sazonalmente secas, como a caatinga, respondem às variáveis ambientais de precipitação e luz.

Por fim, cada capítulo foi estruturado nas normas do periódico que será submetido para publicação:

I) Estrutura ontogenética e relações alométricas de árvores independem do tipo de formação vegetacional? Um estudo de caso com *Cordia oncocalyx* na Caatinga Brasileira? *Acta Oecologica* (Publicado na *Acta Oecologica* v. 43, p. 126 -133, 2012)

II) As fenofases vegetativas e reprodutivas de espécies tropicais decíduas respondem de forma similar aos pulsos de precipitação? *Journal of Forestry Research* (Aceito)

III) O padrão espacial de uma espécie arbórea sob clima semiárido é influenciado por fatores determinísticos ou estocásticos? *Journal of Vegetation Science*

IV) O ciclo de vida e a dinâmica populacional de árvore dominante em vegetação sazonal seca são explicados pela precipitação? *Journal of Arid Environment*

1.1 DESCRIÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO

A estrutura e a dinâmica de uma população de *Cordia oncocalyx* Allemão (Boraginaceae) foram analisadas em uma área de caatinga, na localidade do Grajaú, da Reserva Natural Serra das Almas, situada na parte setentrional do semi-árido brasileiro, no município de Crateús, centro-oeste do estado do Ceará, nordeste do Brasil (Figura 1).

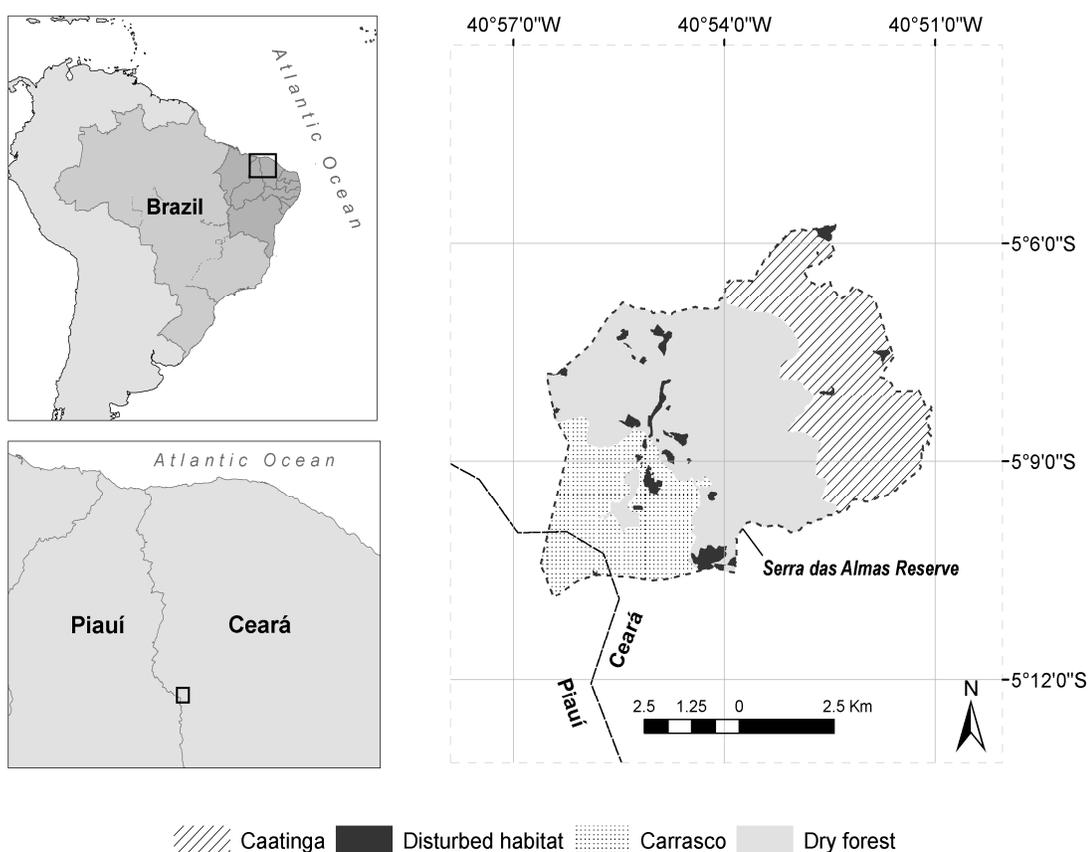


Figura 1. Localização da Reserva Natural Serra das Almas, Crateús, Ceará, Brasil.

A Reserva Natural Serra das Almas criada em 2000 (Portaria IBAMA no. 51/00 de 08/09/00) envolve uma área de 6.146 hectares, está localizada em duas unidades geomorfológicas: i) o complexo do embasamento cristalino, com relevo plano, ligeiramente ondulado e baixa altitude (ca. 400 m) e ii) a bacia sedimentar do meio norte, em sua porção oriental que forma uma cuesta assimétrica, conhecida como Planalto da Ibiapaba (altitudes entre 500 m e 700 m), e abrange três fitofisionomias: i) carrasco (*deciduous shrubland*) com um área de 11.79 km² (20.12%), ii) mata seca (*seasonal deciduous forest*) com uma área de

27.93 km² (47.64%) e iii) caatinga (*xeric vegetation*) com uma área de 17.10 km² (29.19%), protegidas de ação antrópica desde 1998 (ARAÚJO *et al.*, 2011). Em 1999 foi instalada uma parcela permanente de um hectare em cada uma das três fitofisionomias, e desde então um grupo de pesquisadores, liderados pela professora Dra. Francisca Soares de Araújo da Universidade Federal do Ceará, vem desenvolvendo diversos estudos florísticos, fitossociológicos e ecológicos, divulgados em monografias de graduação, dissertações de mestrado, teses de doutorado, bem como livros (ARAÚJO; RODAL; BARBOSA, 2005; PAGANO *et al.*, 2011; PAGANO; ARAÚJO, 2011) e artigos publicados em revistas especializadas (ver ARAÚJO *et al.*, 2011; BRITO; ARAÚJO, 2009; COSTA; ARAÚJO, 2012; LIMA *et al.*, 2007; LIMA *et al.*, 2009; LIMA *et al.*, 2011; VASCONCELOS; ARAÚJO; LOPES, 2010).

A caatinga é a vegetação predominante do nordeste semiárido brasileiro, ocorre no complexo do embasamento cristalino, onde predominam os solos Solodic Planosol, Solodized Solonetz (Planosols) e Lithosol, com altitudes que variam de 300 m a 500 m (ARAÚJO *et al.*, 2011). O termo caatinga é uma denominação regional para uma vegetação decídua espinhosa, a qual em uma classificação global é incluída no bioma “*woody savanna*” (WOODWARD *et al.*, 2004). A caatinga possui fisionomias que incluem “*savanna*”, “*scrubland*” e “*woodland*” (COLE, 1960). Na área de caatinga estudada da RPPN Serra das Almas, a maior riqueza de espécies é de um componente herbáceo, que é sazonal e composto principalmente por terófitos (ARAÚJO *et al.*, 2011). No componente lenhoso, predominam indivíduos de altura intermediária (3-4m) e grande concentração de área basal nos indivíduos altos (> 8m); o componente lenhoso é decíduo, composto por 25 espécies fanerófitas, das quais, *Cordia oncocalyx* Allemão (Boraginaceae) e *Mimosa caesalpinifolia* Benth. (Fabaceae) são as mais abundantes e representaram 48% do VI total (COSTA; ARAÚJO, 2012). A partir da análise da fisionomia e estrutura da vegetação, Costa e Araújo (2012), consideraram adequada a inclusão de um novo tipo de comunidade na classificação das caatingas de Andrade-Lima, correspondente as caatingas florestais médias e baixas, denominada então de caatinga com *Cordia oncocalyx*. Assim, na RPPN Serra das Almas, a área de caatinga estudada possui uma fisionomia arbóreo-arbustiva (*deciduous thorny woodland*).

O clima local é BSh (semi-árido quente com chuvas de verão e inverno seco) de acordo com a classificação de Köppen-Geiger (PEEL *et al.*, 2007); possui duas estações, uma seca e outra chuvosa, com curtos períodos de chuva na estação chuvosa, chuvas erráticas na seca e uma ocorrência imprevisível de anos secos. A média pluviométrica anual é de 683 mm (média histórica de 1978-2008), distribuídos ao longo de dois a cinco meses (janeiro a maio),

os quais contribuem geralmente com mais de 85% da precipitação total anual, porém, apresenta-se bastante variável entre os anos, podendo ocorrer anos com precipitação acima da média como em 2009 (1.107 mm) e 2011 (877 mm), e anos abaixo da média como em 2010 (441 mm). A média anual de temperatura é de 27° C, variando de 21° C nos meses mais frios (março a junho) a 36° C nos meses mais quentes (outubro a dezembro). Os dados climáticos foram fornecidos pelo Instituto Nacional de Meteorologia (INMET), instalada no município de Crateús, em altitude similar e distante apenas 25 km da área de estudo.

A área de estudo se encontra dividida em 100 parcelas permanentes, contíguas, de 100 m² (10x10 m), totalizando um hectare, delimitadas nos vértices por estacas de aço e nas laterais por cordões coloridos de nylon. Foram instaladas 100 sub-parcelas (2 x 2m) no canto inferior direito de cada uma das 100 parcelas. Nessas parcelas e subparcelas foram coletados os dados de estrutura e dinâmica de *Cordia oncocalyx*, no período de abril de 2009 a março de 2011 (Figura 2).

10	11	30	31	50	51	70	71	90	91
9	12	29	32	49	52	69	72	89	92
8	13	28	33	48	53	68	73	88	93
7	14	27	34	47	54	67	74	87	94
6	15	26	35	46	55	66	75	86	95
5	16	25	36	45	56	65	76	85	96
4	17	24	37	44	57	64	77	84	97
3	18	23	38	43	58	63	78	82	98
2	19	22	39	42	59	62	79	82	99
1	20	21	40	41	60	61	80	81	100

Figura 2. Representação das 100 parcelas permanentes (10 x 10 m) na área de estudo.

1.2 DESCRIÇÃO DA ESPÉCIE

A espécie *Cordia oncocalyx* Allemão (Figura 3), pertence a família Boraginaceae, é endêmica da caatinga, de ocorrência nas terras baixas (< 500m) sobre solos rasos do embasamento cristalino localizados da parte central para o norte do Ceará e em áreas limítrofes dos vizinhos estados do Rio Grande do Norte e Paraíba (SILVEIRA *et al.*, 2005). É uma árvore de copa frondosa e folhagem decídua na estação seca, com flores heterostílicas, pequenas, alvas, dispostas em inflorescência do tipo tirso e de aroma agradável (SILVA; MACHADO, 1997). Floresce e frutifica na estação chuvosa (janeiro a maio) e dispersa seus frutos na transição da estação chuvosa para a estação seca. O fruto é do tipo nuculanium indeiscente, tetralocular, tem cerca de 2,2 cm de comprimento e 1,7 cm de largura, piriforme e glabro, de coloração marrom quando maduro e envolto por um cálice acrescente e persistente após a fecundação, chegando a atingir 8 cm, o que favorece a dispersão pelo vento. Os frutos apresentam endocarpo rígido e possuem uma camada de cortiça formada pelo epicarpo e mesocarpo. As sementes, de uma a quatro sementes por fruto, são predadas pelo coleóptero *Pachymerus nucleorum* e apresentaram em laboratório baixos percentuais de germinação e estabelecimento de plântulas devido à ação de fungos (SILVA; MACHADO, 1997; SILVEIRA *et al.*, 2005). Popularmente é conhecida por “pau-branco-preto” e é explorada por seu valor madeireiro, energético, forrageiro, medicinal e paisagístico (LORENZI, 2009). A espécie já foi denominada de *Auxemma oncocalyx* (Allemão) Baill., entretanto Gottschling; Miller (2006) propuseram a mudança nomenclatural e a classificaram como pertencente ao gênero *Cordia*.

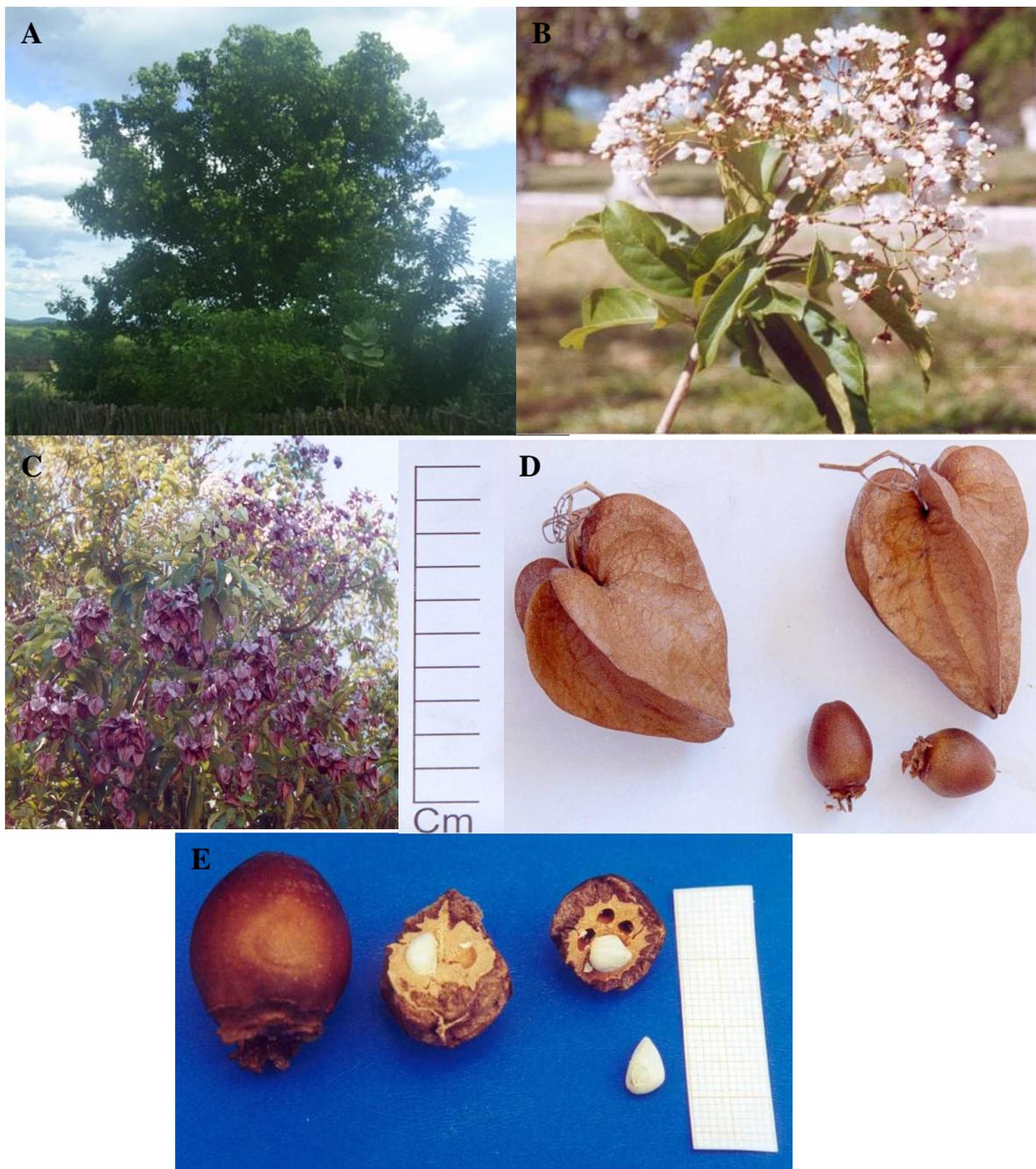


Figura 3. Aspecto geral da árvore de *Cordia oncocalyx* (A), inflorescência (B), infrutescência (C), cálice acrescente e fruto nuculanium (D), fruto em corte longitudinal e transversal mostrando a semente (E).

REFERENCIAS

- ARAÚJO, E. L.; MARTINS, F. R.; SANTOS, F. A. M. Ontogenia e variações alométricas na relação comprimento-diâmetro do caule em plantas lenhosas da caatinga. p. 81-104. In: MOURA, A. N.; ARAÚJO, E. L. ALBUQUERQUE, U. P. (Orgs.). **Biodiversidade, potencial econômico e processos eco-fisiológicos em ecossistemas nordestinos**. Recife: Comunigraf, 2008.
- ARAÚJO, F. S.; COSTA, R. C.; LIMA, J. R.; VASCONCELOS, S. F.; GIRÃO, L. C.; SOBRINHO, M. S.; BRUNO, M. M. A.; SOUZA, S. S. G.; NUNES, E. P.; FIGUEIREDO, M. A.; LIMA-VERDE, L.W.; LOIOLA, M. I. B. Floristics and life-forms along a topographic gradient, central-western Ceará, Brazil. **Rodriguésia**, v. 62, n. 2, p. 341-366, 2011.
- ARAÚJO, F. S.; RODAL, M. J. N.; BARBOSA, M. R. V. (Orgs.). **Análise das variações da biodiversidade do bioma caatinga: suporte a estratégias regionais de conservação**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 2005.
- ARCHIBALD S., BOND W. J. Growing tall vs growing wide: tree architecture and allometry of *Acacia karroo* in forest, savanna, and arid environments. **Oikos**, 102, p. 3-14, 2003.
- BARBOSA, D. C. A.; BARBOSA, M. C. A.; LIMA, L. C. M. Fenologia de espécies lenhosas da caatinga. p. 657-693. In: LEAL, I. R.; TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C. (Orgs.). **Ecologia e conservação da caatinga**. Recife: Imprensa Universitária UFPE, 2003.
- BARBOSA, D. C. A.; HAMBURGO-ALVES, J. L.; PRAZERES, S. M.; PAIVA, A. M. A. Dados fenológicos de 10 espécies arbóreas de uma área de Caatinga (Alagoinha - PE). **Acta Botânica Brasileira**, v. 3, n. 2, p.109-117, 1989.
- BARBOSA, D. C. A.; SILVA, P. G. G.; BARBOSA, M. C. A. Tipos de frutos e síndromes de dispersão de espécies lenhosas da Caatinga de Pernambuco. p. 609-621. In: TABARELLI, M.; SILVA, J.M.C. (Orgs.). **Diagnóstico da Biodiversidade de Pernambuco**. Recife: Massagana, 2002.
- BARBOSA, H. A.; HUETE, A. R.; BAETHGEN, W. E. A 20-year study of NDVI variability over the Northeast Region of Brazil. **Journal of Arid Environments**, v. 67, n. 2, p. 288-307, 2006.
- BAROT, S.; GIGNOUX, J.; MENAUT, J. C. Demography of a savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial pattern analysis. **Ecology**, v. 80, n. 6, p. 1987-2005, 1999a.
- BAROT, S.; GIGNOUX, J.; MENAUT, J. C. Seed shadows, survival and recruitment: how simple mechanisms lead to dynamics of population recruitment curves. **Oikos**, v. 86, n. 2, p. 320-330, 1999b.
- BORCHERT, R.; RIVERA, G.; HAGNAUER, W. Modification of vegetative phenology in a tropical semi-deciduous forest by abnormal drought and rain. **Biotropica**, 34: 27-39. 2002.
- BRITO, L. B. M ; ARAÚJO, F. S. Banco de sementes de *Cordia oncocalyx* Allemão em uma área de caatinga sobre planossolo. **Revista Caatinga**, v. 22, p. 206-212, 2009.

CARVALHO, R. M.; MARTINS, F. R.; SANTOS, F. A. M. Leaf ecology of pre-reproductive stages of the palm tree *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae). **Annals of Botany**, v. 83, n. 3, p. 225-233, 1999.

CECCON, E.; HUANTE, P.; RINCÓN, E. Abiotic factors influencing tropical dry forests regeneration. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 49, n. 2, 305-312, 2006.

CHESSON, P.; GEBAUER, R. L. E.; SCHWINNING, S.; HUNTLY, N.; WIEGAND, K.; ERNEST, S. K. M.; SHER, A.; NOVOPLANSKY, A.; WELTZIN, J. F. Resource pulses, species interactions and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. **Oecologia**, v. 141, n. 2, p. 236-253, 2004.

CIPRIOTTI, P. A.; FLOMBAUM, P.; SALA, O. E.; AGUIAR, M. R. Does drought control emergence and survival of grass seedlings in semi-arid rangelands? An example with a Patagonian species. **Journal of Arid Environments**, v. 72, n. 3, p.162-174, 2008.

COLE, M. M. Cerrado, Caatinga and Pantanal: the distribution and origin of the savanna vegetation of Brazil. **The Geographical Journal**, v. 126, p. 168-179. 1960.

CONDIT, R.; ASHTON, P.S.; BAKER, P.; BUNYAVEJCHEWIN, S.; GUNATILLEKE, S.; GUNATILLEKE, N.; HUBBELL, S.P.; FOSTER, R.B.; ITOH, A.; LAFRANKIE, J.V.; LEE, H. S.; LOSOS, E.; MANOKARAN, N.; SUKUMAR, R.; YAMAKURA, T. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. **Science**, v. 228, p. 1414-1418. 2000.

CONNELL, J. H.; TRACEY, J. G.; WEBB, L. J. Compensatory recruitment, growth, and mortality as factor maintaining rain forest tree diversity. **Ecological Monographs**, v. 54, n. 2, p. 141-164, 1984.

COSTA, R. C.; ARAÚJO, F. S. Densidade, germinação e flora do banco de sementes no solo, no final da estação seca, em uma área de Caatinga, Quixadá, CE. **Acta Botanica Brasilica**, v. 17, n. 2, p. 259-264, 2003.

COSTA, R. C., ARAÚJO, F. S. Physiognomy and structure of a caatinga with *Cordia oncocalyx* (Boraginaceae), a new type of community in Andrade-Lima's classification of caatingas. **Rodriguésia**, v. 63, p. 269-276, 2012.

COSTA, R. C.; SANTOS, F. A. M. Padrões espaciais de *Qualea Grandiflora* Mart. em fragmentos de Cerrado no estado de São Paulo. **Acta Botânica Brasileira**, v. 25, n. 1, p. 215-222. 2011.

DALE, M. R. T. **Spatial pattern analysis in plant ecology**. Cambridge, Cambridge University Press. 1999.

DOVCIAK, M.; FRELICH, L. E.; REICH, P. B. Discordance in spatial patterns of white pine (*Pinus strobus*) size-classes in a patchy near-boreal forest. **Journal of Ecology**, v. 89, p. 280-291. 2001.

FONSECA, M. G.; MARTINI, A. M. Z.; SANTOS, F. A. M. Spatial structure of *Aspidosperma Polyneuron* in two semi-deciduous forests in southeast Brazil. **Journal of Vegetation Science** v. 15, p. 41-48. 2004.

FOWLER, N. B. The role of competition in plants communities in arid and semiarid regions. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 17, p. 89-110, 1986.

GATSUK, L. E.; SMIRNOVA, O. V.; VORONTZOVA, I.; ZAUGOLNOVA, L. B.; ZHUKOVA, L. A. Age states of plants of various growth forms: a review. **Journal of Ecology**, v. 68, n. 2, p. 675-696, 1980.

GOTTSCHLING, M. C; MILLER, J. S. Clarification of the Taxonomic Position of *Auxemma*, *Patagonula*, and *Saccellium* (Cordiaceae, Boraginales). **Systematic Botany**, v. 31, p. 361-367, 2006.

GRACE, J. B. The factors controlling species density in herbaceous plant communities: an assessment. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 1, n. 2, p. 1-28, 1999.

GRIZ, L. M. S.; MACHADO, I. C. S. Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in northeast of Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v. 17, n. 2, p. 303-321, 2001.

GRUBB, P. J. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. **Biological Reviews**, v. 52, n. 1, p. 107-145, 1977.

HALLÉ, F.; OLDEMAN, R. A. A.; TOMLINSON, P. B. Tropical trees and forests: an architectural analysis. New York: Springer Verlag, 1978.

HAY, J. D.; BIZERRIL, M. X.; CALOURO, A. M.; COSTA, E. M. N.; FERREIRA, A. M. A.; GASTAL, M. L. A.; JUNIOR, C. D. G.; MANZAN, D. J.; MARTINS, C. R.; MONTEIRO, J. M. G.; OLIVEIRA, S. A.; RODRIGUES, M. C. M.; SEYFFARTH, J. A. S.; WALTER, B. M. T. Comparação do padrão da distribuição espacial em escalas diferentes de espécies nativas do cerrado, em Brasília, DF. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 23, n. 3, p. 341-347, 2000.

HUANTE, P.; RINCÓN, E. Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates. **Oecologia** 113, 53-66. 1998.

HUBBELL, S. P.; FOSTER, R. B.; O'BRIEN, S. T.; HARMS, K. E.; CONDIT, R.; WECHSLER, B.; WRIGHT, S. J.; LOO DE LAO, S. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. **Science**, v. 283, n. 5401, p. 554-557, 1999.

HUTCHINGS, M. J. The structure of plant populations. p. 325-358. In: CRAWLEY, M. J. **Plant Ecology**. 2. ed. Oxford: Blackwell Science, 1997.

JANZEN, D. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. **American Naturalist**, v. 104, n. 940, p. 501-528, 1970.

KING, D.A. Allometry and life history of tropical trees. **Journal of Tropical Ecology**, v. 12, n. 1, p. 25–44. 1996.

LAMB, E. G.; CAHILL, J. F. Consequences of differing competitive abilities between juvenile and adult plants. **Oikos**, v. 122, n. 3, p. 502-512, 2006.

LIMA, A. B.; RODAL, M. J. N.; SILVA, A. C. B. L. Chuva de sementes em uma área de vegetação de caatinga no estado de Pernambuco. **Rodriguesia**, v. 59, n. 4, p. 649-658, 2008.

LIMA, A. L. A.; RODAL, M. J. N. Phenology and wood density of plants growing in the semi-arid region of northeastern Brazil. **Journal of Arid Environments**, v. 74, p. 1363-1373, 2010.

LIMA, E. N. **Influência do componente herbáceo da caatinga na regeneração natural de plantas lenhosas em uma área de vegetação preservada e uma área de agricultura abandonada**. Tese (Doutorado em Botânica) – Departamento de Botânica, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, 2011.

LIMA, J. R.; SAMPAIO, E. V. S. B.; RODAL, M. J. N.; ARAÚJO, F. S. Estrutura da floresta estacional decidual montana (mata seca) da RPPN Serra das Almas, Ceará. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 5, p. 438-440, 2007.

LIMA, J. R.; SAMPAIO, E. V. S. B.; RODAL, M. J. N.; ARAÚJO, F. S. Composição florística da floresta estacional decídua montana de Serra das Almas, CE, Brasil. **Acta Botânica Brasílica**, v. 23, p. 756-763, 2009.

LIMA, J. R.; SAMPAIO, E. V. S. B.; RODAL, M. J. N.; ARAÚJO, F. S. Physiognomy and structure of a seasonal deciduous forest on the Ibiapaba plateau, Ceará, Brazil. **Rodriguesia**, v. 62, p. 379-389, 2011.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. Plantarum, São Paulo, Brasil. 2009.

MACHADO, I. C. S.; BARROS, L. M.; SAMPAIO, E. V. S. B. Phenology of caatinga species at Serra Talhada, Northeastern Brazil. **Biotropica**, v. 29, n. 1, p. 57-68, 1997.

MACHADO, I. C. S.; LOPES, A. V. Floral traits and pollination systems in the caatinga, a Brazilian tropical dry forest. **Annals of Botany**, v. 94, n. 3, p. 365-376, 2004.

MAMEDE, M. A.; ARAÚJO, F. S. Effects of slash and burn practices on a soil seed bank of caatinga vegetation in Northeastern Brazil. **Journal of Arid Environments**, v. 72, p: 458-470, 2008.

MARQUES, M. C. M.; JOLY, C. A. Estutura e dinâmica de uma população de *Calophyllum brasiliense* Camb. Em floresta higrófila do sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 23, n. 1, p. 107-112, 2000.

MCMAHON T.A. Size and shape in biology. **Science**, v. 179, 1201-1204. 1973.

MILES, L.; NEWTON, A. C.; DEFRIES, R. S.; RAVILIOUS, C.; MAY, I.; BLYTH, S.;

VALERIE KAPOS, V.; GORDON, J. E. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. **Journal of Biogeography**, v. 33, n. 3, p. 491-502, 2006.

MURDOCH, W. W. Population Regulation in Theory and Practice. **Ecology**, v. 75, n. 2, p. 271-287, 1994.

NATH, C. D.; DATTARAJA, H. S.; SURESH, H. S.; JOSHI, N. V. Patterns of tree growth in relation to environmental variability in the tropical dry deciduous forest at Mudumalai, southern India. **Journal of Biosciences**, v. 31, n. 5, p. 651-669, 2006.

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

NOY MEIR, I. Desert ecosystems: environment and producers. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 4: 25-51, 1973.

OLIVEIRA, P. E. A. M., RIBEIRO, J. F.; GONZALES, M. I. Estrutura e distribuição espacial de uma população de *Kielmeyera coriacea* Mart. de cerrados de Brasília. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 12, n. 1/2, p. 39-47, 1989.

PAGANO, M. C.; ARAÚJO, F. S. Semi-Arid Vegetation in Brazil: Biodiversity, Impacts and Management. In: KARA M. DEGENOVINE. (Org.). **Semi-Arid Environments: Agriculture, Water Supply and Vegetation**. Nova Publishers: New York, p. 99-114, 2011.

PAGANO, M. C.; LUGO, M. A; ARAÚJO, F. S.; FERRERO, M. A.; MENOYO, E.; STEINAKER, D. Native Species for Restoration and Conservation of Biodiversity in South America. In: LLUVIA MARÍN; DIMOS KOVAČ. (Org.). **Native Species: Identification, Conservation and Restoration**. Nova Science Publishers, v. 1, p. 1-10, 2011.

PARE, S.; SAVADOGO, P.; TIGABU, M.; ODEN, P.C.; OUADBA, J.M. Regeneration and spatial distribution of seedling populations in sudanian dry forests in relation to conservation status and human pressure. **Tropical Ecology**, v. 50, p. 339-353. 2009.

PEEL, M. C.; FINLAYSON, B. L.; MCMAHON, T. A. Updated world map of the Koppen-Geiger climate classification. **Hydrology and Earth System Sciences** v. 11, p. 1633-1644. 2007.

PORTELA, R. C. Q.; SANTOS, F. A. M. Caracterização dos estádios ontogenéticos de três espécies de palmeiras: uma proposta de padronização para estudos de dinâmica populacional. **Revista Brasileira de Botânica**, v.34, n.4, p.523-535, 2011.

RAMOS, F. N.; SILVA-MATOS, D. M.; SANTOS, F. A. M. Spatial distribution of seeds and juveniles of *Enterolobium glaziovii* Benth (Leguminosae, Mimosoideae) in the Atlantic forest, Brazil. **Acta Botânica Brasílica**, v. 19, n. 3, p. 609-614. 2005.

REED, J. M.; MILLS, L. S.; DUNNING J. B. JR., MENGES, E. S; MCKELVEY, K. S.; FRYE, R.; BEISSINGER, S. R. ANSTETT, M. C.; MILLER, P. Emerging Issues in Population Viability Analysis. **Conservation Biology**, v. 16, n. 1, p. 7-19, 2002.

RICH, P. M.; HELENURM, K.; KEARNS, D.; MORSE, S. R.; PALMER, M. W.; SHORT, L. Height and stem diameter relationships for dicotyledonous trees and arborescent palms of Costa Rica tropical wet forest. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, v. 113, 241–246, 1986.

SAMPAIO, E. V. S. B. Overview of the Brazilian Caatinga. p. 35-63. In: BULLOCK, S. H.; MOONEY, H. A.; MEDINA, E. (Eds.). **Seasonally dry tropical forests**. Cambridge: University Press, 1995.

SCHWINNING, S.; SALA, O.E. Hierarchy of responses to resource pulses in arid and semi-arid ecosystems. **Oecologia**, v. 141, p. 211-200, 2004.

SCHWINNING, S.; STARR, B. I.; EHLERINGER, J. R. Summer and winter drought in a cold desert ecosystem (Colorado Plateau) Part I: effects on soil water and plant water uptake. **Journal of Arid Environments**, v. 60, n. 4, p. 547–566, 2005.

SILVA, K. A.; LIMA, E. N.; SANTOS, J. M. F. F.; ANDREADE, J. R.; SANTOS, D. M.; SAMPAIO, E. V. de S. B.; ARAÚJO, E. L. Dinâmica de gramíneas em uma área de caatinga de Pernambuco-Brasil. P. 106-129. In: MOURA, A. do N.; ARAÚJO, E. L. ALBUQUERQUE, U. P. DE (Orgs.). **Biodiversidade, potencial econômico e processos eco-fisiológicos em ecossistemas nordestinos**. Recife: Comunigraf, 2008.

SILVA, L. M. B.; BARBOSA, D. C. A. Crescimento e sobrevivência de *Anadenanthera macrocarpa* (Benth) Brenan (Leguminosa), em uma área de Caatinga, Alagoinha, PE. **Acta Botânica Brasileira**, v. 14, n. 3, p. 251-261, 2000.

SILVA, M. A. P.; MACHADO, I. C. S. Biologia da Reprodução e Morfologia Polínica de *AUXEMMA* Miers. **Boletim da Sociedade Broteriana**, v. 68, p. 73-88, 1997.

SILVEIRA, A. P.; ARAÚJO, E. L.; ARAÚJO, F. S.; WILLADINO, L. G. Predação de frutos e germinação de sementes em *Auxemma oncocalyx* (Allemão) Baill. e *Auxemma glazioviana* Taub. p. 416-432. In: NOGUEIRA, R. M. C.; ARAÚJO, E. L.; WILLADINO, L. G.; CAVALCANTE, U. M. T. (Orgs.). **Estresses ambientais: danos e benefícios em plantas**. (ISBN 8587459201). v. 1. Recife: MXM Gráfica e Editora, 2005.

SILVERTOWN, W. J.; DOUST, J. L. **Introduction to plant population biology**. Oxford: Blackwell Science. 1993.

SINGH, K. P.; KUSHWAHA, C. P. Emerging paradigms of tree phenology in dry tropics. **Current Science**, v. 89, n. 6, p. 964-975, 2005.

SOUZA, V.L.; SILVA, O.A. Estrutura e distribuição espacial de uma população de *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville em Cerrado da reserva biológica e estação experimental de Mogi Guaçu, estado de São Paulo, Brasil. **Holos**, v. 6, p. 55-69. 2006.

STANO, F.; SEVEGNANI, L.; GHODDOSI, S. M. Estrutura de populações de espécies arbóreas no Parque Natural Municipal São Francisco de Assis, Blumenau-SC. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 5, n. 1, p. 693-695, 2007.

STERNER, R. W.; RIBIC, C. A.; SCHATZ, G. E. Testing for life historical changes in spatial patterns of four tropical tree species. **Journal of Ecology**, v. 74, p. 621-633. 1986.

TILMAN, D.; PACALA, S. The maintenance of species richness in plant communities. p. 13-25. In: RICKEFS, R. E.; SCHHLUTER, D. **Species diversity in ecological communities**. Chicago: University Press, 1993.

TURNBULL, L. A.; CRAWLEY, M. J.; REES, M. Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. **Oikos**, v. 88, n. 2, p. 225-238, 2000.

VASCONCELOS, S. F.; ARAÚJO, F. S.; LOPES, A. V. Phenology and dispersal modes of wood species in the Carrasco, a tropical deciduous shrubland in the Brazilian semiarid. **Biodiversity and Conservation**, v. 19, p. 2263-2289, 2010.

WALTHER, G. R.; POST, E.; CONVEY, P.; MENZEL, A.; PARMESANK, C.; BEEBEE, T. J. C.; FROMENTIN, J. M.; HOEGH-GULDBERG, O.; BAIRLEIN, F. Ecological responses to recent climate change. **Nature**, v. 416, n. 28, p. 389-395, 2002.

WIEGAND, K.; JELTSCH, F. E.; WARD, D. Do spatial effects play a role in the spatial distribution of desert-dwelling *Acacia raddiana*? **Journal of Vegetation Science**, v. 11, n. 4, p. 473-484, 2000.

WOODWARD, F. I.; LOMAS, M. R.; KELLY, C. K. Global climate and the distribution of plant biomes. **Philosophical Transactions of the Royal Society B** 359, p. 1465-1476, 2004.

2 MANUSCRITO I

Estrutura ontogenética e relações alométricas de árvores independem do tipo de formação vegetacional? Um estudo de caso com *Cordia oncocalyx* na Caatinga Brasileira.

Estrutura ontogenética e relações alométricas de árvores independem do tipo de formação vegetacional? Um estudo de caso com *Cordia oncocalyx* na Caatinga Brasileira.

Andréa P. Silveira^{a,b*}, Fernando R. Martins^c, Francisca S. Araújo^b

^aUniversidade Estadual do Ceará, Campus da Faculdade de Educação de Itapipoca – UECE/FACEDI, Av. Monsenhor Tabosa, s/n, 62500-000, Itapipoca, CE, Brasil.

^bPós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Departamento de Biologia, Bloco 906, Universidade Federal do Ceará - UFC, 60455-760, Fortaleza, CE, Brasil.

^cDepartamento de Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, Caixa postal 6109, Universidade Estadual de Campinas – UNICAMP, 13083-970, Campinas, SP, Brasil.

Resumo

Em florestas pluviais tropicais e temperadas, a estrutura ontogenética e as relações alométricas de árvores são frequentemente associadas com gradientes de luz. Luz não é considerada um recurso limitante na caatinga, vegetação decídua espinhosa (deciduous thorny woodland-DTW), mas o estabelecimento e o crescimento ocorrem durante um curto período chuvoso, quando a disponibilidade vertical de luz pode ser modificada em função do crescimento do componente herbáceo e da produção de folhas do componente lenhoso. Nosso objetivo foi investigar se o gradiente de luz na DTW e as limitações biomecânicas no crescimento de árvore seriam suficiente para produzir estrutura ontogenética e crescimento alométrico similares às árvores de dossel das florestas tropicais pluviais. Investigamos os estádios ontogenéticos e as relações altura-diâmetro de *Cordia oncocalyx* (Boraginaceae), árvore dominante no dossel da DTW do nordeste semiárido brasileiro. Marcamos, medimos e classificamos os estádios ontogenéticos de 2.895 indivíduos em um hectare (5°6'58.1"S e 40°52'19.4"W). Na estação chuvosa apenas 4.7% da luz que incide sobre o dossel atingiu o nível do solo. Estádios ontogenéticos iniciais, principalmente infante (50.9%) e plântula (42.1%), foram predominantes na população, os 7% restantes foram distribuídos entre juvenil, imaturo, virgem e reprodutivo. A estrutura ontogenética foi similar a de espécies arbóreas de florestas tropicais pluviais, mas a população formou banco de sementes e de infantes em resposta ao longo período de seca e as chuvas erráticas. Como outras árvores de Boraginaceae das florestas pluviais, *C. oncocalyx* tem um modelo arquitetural Prévost, mas o coeficiente alométrico diferiu dos modelos de similaridade geométrica, similaridade elástica e estresse constante, diferente das árvores de florestas tropicais pluviais e temperadas. *Cordia oncocalyx* investiu em diâmetro no início, em seguida em altura e finalmente investiu grandemente em diâmetro mesmo após atingir uma altura assintótica no final da ontogenia. O crescimento contínuo em diâmetro, mesmo nos estádios finais e a altura assintótica apontam a baixa densidade de árvores e as restrições hídricas como as principais forças impulsionadoras da forma alométrica de árvore em DTW. Isso indica que a estrutura ontogenética e as relações alométricas de árvores dependem do tipo de formação vegetacional.

Palavras-chave: estágio ontogenético; alometria; desenho mecânico; caatinga; *Cordia oncocalyx*.

*Correspondência: Universidade Estadual do Ceará, Campus da Faculdade de Educação de Itapipoca, Av. Monsenhor Tabosa, s/n, 62500-000, Itapipoca, CE, Brazil.

E-mail: andrea.silveira@uece.br (A.P. Silveira), fmartins@unicamp.br (F.R. Martins), tchesca@ufc.br (F.S. Araújo).

1. Introdução

Durante o ciclo de vida as plantas passam por uma sequência de etapas conhecidas como estádios ontogenéticos, caracterizados por mudanças discretas (Gatsuk et al., 1980). As mudanças que distinguem os diferentes estádios podem ser qualitativas e/ou quantitativas e podem diferir entre espécies, mas a duração de cada estágio é geneticamente determinada e independe da idade cronológica (Gatsuk *et al.*, 1980; Hutchings, 1997; Smirnova *et al.*, 2002). Estádios ontogenéticos diferentes têm propriedades ecológicas distintas, dinâmicas específicas e desempenham diferentes papéis nas populações e comunidades (Grubb, 1977; Smirnova & Bobrovskii, 2001).

Durante a ontogenia, os indivíduos expressam diferentes arquiteturas que eventualmente revelam o modelo arquitetural da espécie (Hallé et al., 1978). A arquitetura refere-se à forma e a posição das estruturas, resultante de um compromisso entre as necessidades e restrições da planta, que permitem captação de luz, crescimento em altura e reprodução (Iida et al., 2011; Poorter et al., 2005, 2006; Poorter & Rozendall, 2008). Quando confrontados com restrições, ajustes na arquitetura podem ser feitos (Hallé et al., 1978), mas o modelo arquitetural final é determinado geneticamente e é a realização de apenas um dos 23 modelos (Oldeman, 1979; Sterck & Bongers, 2001). Considerações explícitas da sequência de estádios ontogenéticos e das mudanças de arquitetura durante o desenvolvimento acrescentam significado biológico aos estudos populacionais, uma vez que se constituem um fundo de confiança para inferir a história de vida da população (Souza et al., 2008). Uma estrutura ontogenética com uma maior proporção de indivíduos nos estádios iniciais e menos indivíduos nos estádios finais é um padrão típico de espécies tolerantes à sombra, e pode ser observado na maioria das árvores das florestas tropicais pluviais, onde um banco de plântulas fornece uma estratégia de sobrevivência (Souza et al., 2000; Wright *et al.* 2003).

Descrever a estrutura populacional com base em classes de tamanho ou estádios ontogéticos é o primeiro passo para a compreensão das populações de plantas (Hutchings, 1997). Por exemplo, a falta de indivíduos de um determinado tamanho ou estágio ontogenético pode ser interpretado como evidência de gargalo demográfico no recrutamento, crescimento e/ou sobrevivência, mas a estrutura populacional só deve ser usada para fazer inferências sobre a estabilidade ou manejo da população, se analisadas juntamente com outras características demográficas tais como fecundidade, recrutamento, crescimento e mortalidade (Souza, 2007; Virillo et al., 2011). Características morfológicas e biométricas são bons descritores de estádios ontogenéticos, e a estrutura populacional com base em estádios têm

sido amplamente utilizadas em espécies tropicais (Araújo et al., 2005; Carvalho et al., 1999; Souza et al., 2000).

Outras medidas relacionadas à forma como as plantas investem recursos no crescimento vertical (para elevar os órgãos fotossintética e/ou reprodutivos) e no crescimento em diâmetro (para suportar o peso do tronco), podem ser quantificadas por relações alométricas altura-diâmetro de acordo com modelos biomecânicos (Rich et al., 1986). Três modelos foram propostos para descrever o desenho mecânico das árvores. No modelo de similaridade geométrica ($D \propto H^1$), o crescimento em diâmetro é diretamente proporcional à altura de tal maneira que a estrutura principal permanece geometricamente semelhante (Norberg, 1988). O modelo de similaridade elástica ($D \propto H^{3/2}$) prevê que o diâmetro do tronco (D) cresce a uma proporção da altura (H) elevado a potência de 1.5 para evitar deformações causada pelo próprio peso (Macmahon, 1973). No modelo de estresse constante ($D \propto H^2$), o diâmetro cresce a uma proporção do quadrado da altura, para resistir à tensão gerada pelo vento (Dean & Long 1986). Em florestas tropicais pluviais e temperadas, o modelo de similaridade geométrica descreve o padrão de crescimento de árvores de rápido crescimento, tais como indivíduos jovens de espécies de dossel e subdossel (King, 1996; Niklas, 1995; Olesen, 2001) e indivíduos adultos de árvores pioneiras (Alvarez-Buylla and Martinez-Ramos, 1992; Sposito and Santos, 2001). Enquanto os modelos de similaridade elástica e de estresse constante, explicaram com sucesso os padrões de árvores adultas de dossel, subdossel e emergentes (Alves and Santos, 2002; King, 1996; Niklas, 1995; O'Brien et al., 1995; Olesen, 2001; Rich et al., 1986). No entanto, em algumas espécies, o padrão de crescimento não se encaixa em nenhum destes modelos e, conseqüentemente, seu uso tem sido criticado (*e.g.* Rich et al., 1986; Sterck and Bongers, 1998).

Quando variações na alometria do tronco são investigadas durante a ontogenia, diferentes estratégias de crescimento tornam-se evidentes (Rich et al., 1986). Padrões alométricos de árvores das florestas de clima temperado e tropical podem variar entre espécies, ou durante a ontogenia de uma única espécie, devido às diferentes necessidades de luz para a sobrevivência, crescimento e reprodução, em resposta a variações na disponibilidade vertical de luz (King, 1996; Niklas, 1995; Olesen, 2001; Rich et al., 1986; Sterck and Bongers, 1998). O incremento em diâmetro aumenta com o transcurso da ontogenia, como uma estratégia de investimento em altura para melhor captação de luz nos estádios iniciais. Desvios desse padrão foram registrados nos juvenis de algumas árvores pioneiras que apresentam elevado crescimento em diâmetro, de modo que quando aparecem

lacunas por ocasião da queda de árvores elas podem apresentar um rápido crescimento em altura (Rich et al., 1986; Sposito and Santos, 2001).

Nas florestas temperadas e tropicais pluviais, variações na alometria do tronco durante a ontogenia das árvores são frequentemente associadas com a disponibilidade de luz, mas como varia a alometria durante a ontogenia de uma árvore dominante na caatinga, vegetação decídua espinhosa (*deciduous thorny woodland* - DTW)? Nas florestas tropicais pluviais, as árvores são sempreverdes e altas, a competição por luz é intensa no sub-bosque, e o investimento em crescimento vertical e horizontal é vital para o estabelecimento dos indivíduos (Poorter et al., 2006). Em contraste, tem sido especulado que a luz não é um recurso limitante nas formações sazonais secas devido a fisionomia mais aberta da vegetação e ao baixo porte das árvores (Archibald and Bond, 2003; Martínez and Jorge, 2003). Entretanto, a dinâmica de germinação, estabelecimento e crescimento das plantas nesses ambientes sazonais secos ocorre durante um curto período chuvoso, quando água e nutrientes estão disponíveis, mas a quantidade de luz pode ser reduzida e a sua qualidade ao nível do solo modificada (Rincón and Huante, 1993). Além disso, mesmo as DTW são susceptíveis de ter alterações na distribuição de luz sobre o perfil da vegetação, com mais luz na parte superior, constituindo assim um gradiente de luz.

Há variação de luz na DTW suficiente para induzir a expressão de estrutura populacional e relações alométricas semelhantes as encontrados em árvores tolerantes à sombra das florestas pluviais? Se assim for, uma árvore de dossel da DTW deve ter estrutura ontogenética e relações alométricas semelhantes às observadas em árvores não pioneiras de florestas pluviais, que são: (1) grande proporção de indivíduos nos estádios ontogenéticos iniciais e poucos indivíduos nos estádios finais, e (2) grande crescimento em altura de acordo com o modelo de similaridade geométrica nos estádios iniciais, e elevado crescimento em diâmetro de acordo com o modelo de similaridade elástica nos estádios finais. Embora não tenhamos conhecimento de quaisquer estudos sobre as condições de luz na DTW, é provável que os estádios iniciais de árvores prosperem em condições que são muito diferentes das condições sombreadas da floresta tropical pluvial. Se sim, a estrutura ontogenética e a alometria de uma espécie de dossel da DTW seria completamente diferente daquela registrada em uma espécie de dossel da floresta pluvial. No entanto, ainda não se sabe se os modelos biomecânicos correspondem bem à alometria do tronco de árvores da DTW. Na verdade, modelos biomecânicos foram frequentemente testados em árvores da floresta de clima temperado e tropical, mas os testes de sua validade em espécies de vegetação sazonais secas tropicais é quase ausente. Um estudo (Dodonov et al. 2011) relataram que esses modelos não

se aplicam a algumas espécies lenhosas do cerrado brasileiro. Além disso, se as árvores de dossel da DTW têm estrutura ontogenética e padrões alométricos semelhante aos de árvores das floresta pluviais, isso indica que, em ambas as formações os ambientes de luz são semelhantes ou que o crescimento da forma de vida árvore está sujeito a restrições biomecânicas semelhantes (Niklas, 1995)?

Nosso objetivo foi abordar a hipótese de que o crescimento das árvores está sujeito às mesmas restrições biomecânicas onde quer que ocorra. Se a hipótese estiver correta, a trajetória ontogenética de uma árvore de dossel da DTW deve ser semelhante ao de uma árvore do dossel da floresta pluvial. Para examinar esta previsão foi investigada a estrutura ontogenética e a relação altura-diâmetro durante a ontogenia de *Cordia oncocalyx* Allemão (Boraginaceae), uma árvore endêmica e dominante na DTW do nordeste do Brasil. À medida que investigamos essa hipótese pretendemos discutir o significado ecológico das alterações morfológicas e biométricas durante a ontogenia em árvores de dossel da DTW.

2. Métodos

2.1. Área de estudo e espécie focal

Nossa área de estudo é localizada na Reserva Natural Serra das Almas (5°6'58.1"S e 40°52'19.4"W) no município de Crateús, estado do Ceará, na região tropical semiárida do nordeste Brasileiro. É localizada a 368 m acima do nível do mar em terras do embasamento cristalino. O solo é raso, pedregoso, fértil e classificado com Litossolo de acordo com o sistema da FAO. O clima local é BSh (semi-árido quente com chuvas de verão e inverno seco) de acordo com a classificação de Köppen-Geiger (Peel et al., 2007); possui duas estações, uma seca e outra chuvosa, com curtos períodos de chuva na estação chuvosa, chuvas erráticas na seca e uma ocorrência imprevisível de anos secos. A média anual de temperatura é de 27°C, variando de 25°C nos meses mais frios (março a junho) a 30°C nos meses mais quentes (outubro a dezembro). A média pluviométrica anual é de 683 mm distribuídos ao longo de dois a cinco meses (janeiro a maio), os quais contribuem geralmente com mais de 85% da precipitação total anual. A precipitação anual é bastante variável; por exemplo, em 2010, a precipitação total foi de 440 milímetros e, em 2009 e 2011 foi de 1107 e 843 mm, respectivamente. Os dados climáticos foram fornecidos pelo Instituto Nacional de Meteorologia (INMET).

A vegetação predominante na região semiárida do nordeste brasileiro é um tipo de “woody savanna” (Woodward et al., 2004), conhecida regionalmente como caatinga, com

fisionomias que incluem “savanna”, “scrubland” e “woodland”. A área estudada possui fisionomia arbóreo-arbustiva e é uma “deciduous thorny woodland” (DTW) com cobertura de dossel de 61-88 % composto de árvores e arbustos. A maioria das espécies lenhosas tem altura média (3-4m) com alguns indivíduos atingindo alturas > 8m. A maior riqueza de espécies é de um componente herbáceo, que é sazonal e composto principalmente por terófitos. O componente lenhoso é decíduo, composto por 25 espécies fanerófitas, das quais *Croton blanchetianus* Baill., *Mimosa caesalpinifolia* Benth., *Croton adenocalyx* Baill., *Bauhinia cheilantha* Bong. e *Cordia oncocalyx* Allemão são as mais abundantes (Costa and Araújo, 2012).

Cordia oncocalyx Allemão, (Boraginaceae) é um mesofanerófito que ocorre nos solos raros das terras baixas do embasamento cristalino (< 500 m). É endêmica da caatinga do nordeste semiárido do Brasil (Silveira et al., 2005). Tem uma copa coberta com folhas durante a estação chuvosa e lança sua folhagem na estação seca. Suas flores são dispostas em inflorescências do tipo, o fruto é do tipo *nuculanium* indeiscente com uma a quatro sementes dentro e envolto por um cálice accrescente (Silva e Machado, 1997). *Cordia oncocalyx* tem fenodinâmica regular com produção anual de flores entre fevereiro e maio (pers. obs.). Ela é conhecida localmente como "pau-branco-preto", e é explorada por extrativismo devido ao valor madeireiro, energético, forrageiro, medicinal e paisagístico (Lorenzi, 2009).

2.2. Coleta e análise de dados

Uma área de um hectare foi dividida em 100 parcelas permanentes, contíguas de 10 x 10 m. Todos os indivíduos em cada parcela, exceto plântula, foram amostrados. Para a amostragem de plântulas, nos demarcamos subparcelas de 5 x 5 m em cada uma das 100 parcelas. Iniciamos a amostragem em abril de 2009 (período chuvoso), que foi um ano atípico em que 95% dos 1107 mm de precipitação total caiu entre janeiro e maio. Todos os indivíduos enraizadas nas parcelas e subparcelas foram marcadas e classificadas de acordo com seu estágio ontogenético. Para classificar os estádios ontogenéticos examinamos a presença ou ausência de características morfológicas externas de acordo com Gatsuk et al. (1980): a) cotilédones; b) coloração do caule (se verde ou marrom); c) ramificações ortotrópicas ou plagiotrópicas; d) flores e frutos. Plântulas foram definidas de acordo com Garwood (1996), e o modelo arquitetural foi determinado de acordo com a chave de identificação proposta por Hallé *et al.* (1978). O número de plântulas, amostrada em subparcelas (25 m²), foi multiplicado por quarto, para permitir a comparação de densidade com os demais estádios amostrados em parcelas (100 m²). Todos os indivíduos marcados

foram examinados mensalmente de abril de 2009 até março de 2011. Durante este período, registramos o surgimento de novas plântulas, as mortes, os recrutamentos de um estágio ontogenético para o estágio seguinte, e a fenodinâmica da população. Nós usamos esses dados para apoiar a distinção entre os estádios ontogenéticos, mas os resultados não são apresentados aqui.

Usamos um paquímetro digital para medir no nível do solo os diâmetros de caules menores que 150 mm e fita métrica para caules maiores. As medidas de perímetro foram posteriormente convertidas em diâmetro (D). Usamos canos de alumínio encaixáveis até oito metros para medir a altura (H), que definimos como a distância vertical do ponto de enraizamento da planta no solo até a extremidade de seu ramo mais alto. Para analisar a dispersão dos dados de diâmetro e altura em cada estágio ontogenético utilizamos o coeficiente de variação (CV), dado pela semi-amplitude do intervalo de confiança dividido pela mediana. A altura das plantas e o diâmetro dos diferentes estádios ontogenéticos foram comparadas por meio de diagramas de caixa (box-plots).

Relações alométricas entre altura (H) e diâmetro (D) foram descritas pela regressão modelo II (standardized major axis - SMA) com dados transformados em log, para cada estágio separadamente e para todas os estádios conjuntamente. SMA é mais adequada do que a regressão “quadrados mínimos”, também chamada de regressão modelo I, e deve ser usada quando não há uma variável claramente independente e/ou quando as duas variáveis estão sujeitas a erros de medições (Henry and Aarssen, 1999). Comparamos os coeficientes alométricos das regressões entre os diferentes estádios ontogenéticos através de uma análise post-hoc de comparações múltiplas entre os grupos. Usamos teste F ($p > 0.05$) para comparar o coeficiente alométrico (b) da regressão com o coeficiente esperado pelos diferentes modelos: similaridade geométrica ($b = 1.0$, Norberg 1988), similaridade elástica ($b = 0.66$, McMahon 1973) e estresse constante ($b = 0.5$, Dean & Long 1986), obtidos quando o diâmetro é plotado no eixo X e a altura no eixo Y. Estas análises foram realizadas com o software SMATR 2.0 (Falster et al., 2006), e os gráficos foram feitos no ambiente R (R Development Core Team 2010).

Para investigar a existência de um gradiente vertical de luz, nós medimos a radiação fotossinteticamente ativa a 1.30 m acima do solo e no nível do solo com sensores quantum LI-191 acoplados a um data logger LI-1400. As medições da densidade de fluxo de fótons DFF ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) na faixa fotossinteticamente ativa, foram realizadas na estação chuvosa por um período de cinco dias, em cinco parcelas que eram representativas da vegetação local. Parcelas representativas tinham as maiores e menores densidades e biomassa (Menezes,

2010). A porcentagem de luz incidente em cada estrato foi calculada como a diferença entre a luz incidente acima dossel e que atingia a altura de 1.3 m acima do solo e no nível do solo. DFF acima do dossel foi representada por uma medida tomada em um local aberto.

3. Resultados

3.1 Estádios ontogenéticos

Seis estádios foram caracterizados na população de *C. oncocalyx* (Fig. 1):

Plântula: indivíduos germinados recentemente com caule tenro e verde, ortotrópico e sem ramificação, presença de cotilédones e presença ou não de folhas. Cotilédones e/ou uma a cinco folhas estavam presentes apenas durante o período chuvoso. As folhas são simples, obovadas a oblanceoladas, dispostas de forma alterna. Plântulas são fanerocotiledonar-epigéia-cotilédones foliáceos (Garwood, 1996), pois os cotilédones são erguidos acima do nível do solo, fotossintetizantes e livres dos envoltórios da semente.

Infante: caracterizado por um eixo ortotrópico castanho, aparentando lignificação, sem ramificação e sem cotilédones, com folhas simples, obovadas a oblanceoladas, filotaxia alterna espiralada. Os indivíduos desse estágio apresentaram no mínimo duas folhas definitivas (metafilos) em decorrência da perda dos eofilos, evidenciada por cicatrizes no caule.

Juvenil: marcado pelo surgimento de eixos plagiotrópicos de primeira ordem, com folhas assumindo posição horizontal devido à torção dos pecíolos. A filotaxia alterna espiralada das folhas é mantida nos ramos plagiotrópicos.

Imaturo: surgem verticilos de eixos plagiotrópicos com ramificações de segunda ordem (reiteraões) e a distinção entre tronco (eixo ortotrópico) e ramos (eixos plagiotrópicos) torna-se aparente. Neste estágio o modelo arquitetural da espécie, identificado como modelo Prévost foi alcançado. Assim, o estágio imaturo foi caracterizado por uma arquitetura modular com dois tipos de módulos: um formando tronco e o outro formando ramos. O tronco é simpodial, com crescimento determinado tanto no módulo do tronco quanto nos módulos dos ramos. A ramificação dos eixos plagiotrópicos, também é modular, repete a estrutura do tronco principal e resulta em sucessivas repetições do modelo (Hallé et al., 1978).

Virgem: caracterizado pelo aparecimento de ramos de terceira ordem ou superior; indivíduos com traços típicos de adultos, mas sem estruturas reprodutivas. A partir desse estágio observamos indivíduos com três tipos de troncos: (1) tronco único; (2) tronco único com eixo caulinares múltiplos (rebrotas) acima do nível do solo; e (3) tronco múltiplo, com

mais de um eixo caulinar que emerge no nível do solo. Nos casos 2 e 3, até três rebrotas foram observadas.

Reprodutivo: ramos de terceira ordem ou superior com estruturas reprodutivas (flores e/ou frutos) presentes. Estruturas reprodutivas são hapaxânticas, pois, após um período de atividade vegetativa o meristema apical é completamente transformado em eixo floral (Hallé et al., 1978). O número de rebrotas desde a base do caule variou de um a quatro.

Indivíduos de *Cordia oncocalyx* foram encontrados em alta densidade (4.230 plants/ha⁻¹) na população, com predomínio de indivíduos nos estádios infante (50.9%) e plântula (42.1%) (Tabela 1). O tamanho (altura e diâmetro) variou entre indivíduos de um mesmo estágio, especialmente em imaturo, virgem e reprodutivo, indicados pelos coeficientes de variação (Tabela 1). Apesar das sobreposições de tamanho entre indivíduos de estádios próximos, as medianas da altura e do diâmetro aumentaram progressivamente durante a ontogenia (Fig. 2).

3.2. Relações alométricas e modelos biomecânicos

Os coeficientes alométricos variaram significativamente entre os estádios ontogenéticos ($F = 275.03$; $P = 0.001$). Plântula, infante e imaturo tinham coeficiente ~ 1.0 ; imaturo, virgem e reprodutivo coeficiente ~ 0.5 ; e juvenil coeficiente ~ 1.5 (Tabela 2). Essas mudanças indicam que o crescimento foi inicialmente igualmente proporcional em altura e em diâmetro, então ele foi direcionado para a altura no estágio juvenil, e mudou para um grande crescimento em diâmetro nos estádios ontogenéticos finais.

Embora a regressão tenha sido estatisticamente significativa em cada estágio ontogenético ($P < 0.005$), o coeficiente de determinação foi geralmente baixo, mas quando todos os estádios foram analisados conjuntamente, um alto valor de R^2 (0.942) foi observado (Tabela 2, Fig. 3). Portanto, concluímos que a população teve apenas uma forma alométrica ($b = 0.966$). Isso significa que embora a alometria varie em cada estágio, ela não se altera durante a ontogenia, e a população apresenta crescimento em diâmetro um pouco maior do que o crescimento em altura. O coeficiente alométrico da população de *C. oncocalyx* foi estatisticamente diferente do previsto pelos três modelos biomecânicos: similaridade geométrica ($F = 58.6$; $P = 0.000$), similaridade elástica ($F = 7261.6$; $P = 0.000$) e estresse constante ($F = 25200.2$; $P = 0.000$).

Verificamos um gradiente vertical de luz nos estratos analisados: $6.2\% \pm 2.4\%$ da densidade de fluxo de fótons que atinge o dossel chega no sub-bosque a 1.30 m de altura e

4.7% \pm 3.1% chega no nível do solo. Este é o primeiro registro de um gradiente vertical de luz no perfil da vegetação de caatinga.

4. Discussão

4.1 Estrutura ontogenética

A maioria dos estudos anteriores em florestas temperadas e tropicais não adotam a abordagem ontogenética que adotamos aqui. Por exemplo, a maioria dos autores classificam como plântula qualquer planta com altura \leq 0,5 m (e.g. Alvarez-Buylla and Martinez-Ramos, 1992; Wright *et al.* 2003). Nós acreditamos que esta abordagem apresenta pelo menos dois possíveis problemas: (1) desconsidera o desenvolvimento ontogenético, uma vez que plantas de porte semelhante podem alcançar diferentes estádios ontogenéticos; e (2) adiciona ruído as análises alométricas, porque a classificação dos indivíduos em diferentes classes de tamanho para demonstrar relacionamentos alométricos, viola a exigência de independência entre as variáveis explicativas. A sobreposição de tamanho entre indivíduos de diferentes estádios de *C. oncocalyx* mostra que a altura e o diâmetro não são adequados para diferenciar estádios ontogenéticos. Sobreposição de tamanho entre estádios tem sido bastante observada em outras espécies tropicais (Araújo et al., 2005; Souza et al., 2000, 2008), reforçando a idéia de que o tamanho da planta não é diretamente relacionado com seu estágio ontogenético.

Confirmando nossa primeira expectativa, registramos na população de *C. oncocalyx* alta proporção de indivíduos nos estádios ontogenéticos iniciais e poucos nos estádios finais. A alta densidade de infante indica que a formação de um banco de infantes é uma importante estratégia de regeneração da população, juntamente com a formação de um banco de sementes (dados não mostrados). Em florestas tropicais pluviais, um banco de plântulas (conceito ontogenético) é uma estratégia de sobrevivência esperada em ambientes de baixa luminosidade, e a alta densidade de plântulas é associada com padrões de frutificação em massa e longa duração do estágio plântula (Carvalho et al., 1999; Souza et al., 2000). Em contraste, em vegetações sazonais secas, Araújo et al. (2005) e Miranda-Melo et al. (2007) registraram que a densidade de plântula é menor que a de juvenil-1 (que corresponde a infante neste trabalho). De acordo com esses autores, isto é devido aos padrões supra-anuais de floração e frutificação, propagação vegetativa, e curta duração do estágio plântula. Uma vez que reprodução vegetação não ocorre em *C. oncocalyx*, e que a floração e frutificação são anuais (dados não mostrados), a alta concentração de infantes deve ser devido ao recrutamento anterior de plântulas que germinaram a partir do banco de sementes, que foi

acumulado ao longo de muitos eventos reprodutivos. De acordo com Araújo et al. (2005) e Cipriotti et al. (2008), o estresse hídrico é a principal causa de mortalidade nos estádios ontogenéticos iniciais de espécies de clima árido e semiárido. Portanto, a manutenção conjunta de um banco de sementes (Baskin and Baskin, 1989) e de um banco de infantes pode ser uma estratégia eficiente para a regeneração de populações de árvores que não se reproduzem assexuadamente e que prosperam em climas sazonais com chuvas irregulares e secas inter-anuais.

Nós adaptamos o sistema de estádios ontogenéticos para incluir um estágio infante em *C. oncocalyx* porque os indivíduos já tinham perdido as características de plântulas, mas ainda não tinham adquirido traços de juvenis. Na arborigênese, que leva a árvore a expressar seu modelo arquitetural, o primeiro passo após o estágio de plântula é a adequação ao modelo, ao qual se segue uma ou mais etapas de metamorfose (Oldeman, 1990). Aqui, consideramos que a etapa de adequação ao modelo arquitetural se inicia no estágio infante, e as etapas da metamorfose se iniciam no estágio juvenil. Os estádios virgem e reprodutivo são diferenciados principalmente pela presença ou ausência de estruturas reprodutivas. Apesar de esse critério ser de difícil aplicação para espécies com floração supra-anual (Araújo et al., 2005; Souza et al., 2000), ele foi apropriado para *C. oncocalyx*, por apresentar floração anual (observação pessoal). Vários estudos (por exemplo, Gatsuk et al. 1980; Hutchings 1997; Smirnova & Bobrovskii 2001; Sminorva et al 2002) reportaram que o estádio senil é esperado para populações antigas. Na população de *C. oncocalyx* investigada, a ausência de um período pós-reprodutivo (estádios subsenil e senil) indica que a população está em plena atividade reprodutiva. Menezes (2010) registrou que a presença de adultos de *C. oncocalyx* caracterizam os setores mais estáveis da comunidade local, devido a baixa taxa de mortalidade (somente um indivíduo morto em seis anos). Isto sugere que a população de *C. oncocalyx* ainda é jovem, cujos indivíduos mais velhos teriam se estabelecido na comunidade durante um processo de recuperação de distúrbios ocorridos num passado recente. A vegetação de caatinga na qual analisamos esta população é considerada conservada, mas foi transformada em reserva natural somente em 2000 (IBAMA N. 51/00), e embora registros históricos sejam ausentes, observamos sinais de distúrbios antrópicos, como corte seletivo de madeira, que era comum antes da criação da reserva.

4.2 Mudanças morfológicas e significado ecológico

A variação morfológica geral nos diferentes estádios de *C. oncocalyx*, reflete diferenças na alocação de recursos, conforme previsto por Gatsuk et al. (1980) and Grubb (1977). No estádio infante de *C. oncocalyx*, a não sobreposição das folhas decorrente da disposição espiralada pode ser considerada uma estratégia de otimização fotossintética devido ao padrão não ramificado desse estádio. No estádio juvenil, a torção dos pecíolos e a disposição horizontal das folhas nos primeiros ramos plagiotrópicos podem aumentar a eficiência fotossintética e, conseqüentemente, favorecer o acúmulo de biomassa necessário para passar ao estádio imaturo, quando o modelo arquitetural da espécie é completado. Essas observações, juntamente com o modelo arquitetural Prévost, indicam que a luz pode ser um fator limitante para os estádios iniciais de *C. oncocalyx*. A arquitetura modular tipo Prévost tem sido registrada para outras espécies de *Cordia*, mas em florestas tropicais pluviais (Borchert, 1983). Nesse modelo, a orientação plagiotrópica dos ramos, com clara distinção entre tronco e ramos a partir do início do desenvolvimento, parece favorecer a sobrevivência dos indivíduos em ambientes com menor luminosidade, como nos estratos inferiores da floresta tropical pluvial (Hallé et al., 1978). Essa estratégia tem sido confirmada para árvores de florestas tropicais pluviais com ramificações plagiotrópicas nos estádios iniciais que tiveram crescimento mais lento e foram mais tolerantes à sombra do que aquelas que não tinham tais ramificações (Coomes and Grubb 1998). O fato de a arquitetura Prévost também ocorrer em uma espécie de DTW pode indicar que esse modelo é intrínseco a grupos taxonômicos melhor adaptados a ambientes florestais (uma vez que o gênero *Cordia* tem poucas espécies na caatinga), ou pode indicar que mesmo árvores de formações xerófilas podem ser influenciadas pela disponibilidade de luz nos seus estádios ontogenéticos iniciais.

Luz é um recurso limitante em florestas tropicais pluviais, nas quais cerca de 1-2% da radiação incidente no dossel chega ao chão da floresta, e o sucesso no estabelecimento das espécies é, em grande parte, determinado pelas formas apresentadas ao longo da ontogenia em resposta a essa limitação de luz (Poorter et al., 2006; Sterck and Bongers, 1998). Em vegetações sazonais secas, a luz não tem sido reportada como um recurso limitante, e variações na forma de crescimento das plantas têm sido explicadas como respostas à pressão seletiva de incêndios e grandes herbívoros (Archibald and Bond, 2003), ou à disponibilidade hídrica (Martínez and Jorge, 2003). Porém, a dinâmica de germinação, estabelecimento e crescimento das plantas de formações sazonais secas ocorre durante o curto período chuvoso, quando a disponibilidade de água e nutrientes não são drasticamente limitadas, mas a irradiância pode ser reduzida, e a qualidade da luz no nível do solo modificada (Rincón and

Huante, 1993). Lebrija-Trejos et al. (2010) demonstraram que apenas 6% da luz fotossinteticamente ativa incidente no dossel chega ao sub-bosque de formações decíduas, no México. Nós registramos que do total de luz fotossinteticamente ativa que atinge o dossel, somente 6.2% atinge a vegetação a 1.30 m e 4.7% chega ao solo. O gradiente de luz que registramos suporta a idéia de que diferenças na disponibilidade vertical de luz também podem ocorrer em vegetações sazonais de clima seco e que o abundante componente herbáceo e a produção de folhas do componente lenhoso durante a estação chuvosa podem limitar a disponibilidade de luz e influenciar o crescimento inicial de plantas lenhosas da caatinga. Portanto, a arquitetura dos indivíduos nos estádios infante, juvenil e imaturo de *C. oncocalyx* devem refletir estratégias de otimização fotossintética associadas a diferentes condições de luz nos estratos inferiores da vegetação. Diante disso, a produção de mudas e o plantio desta espécie para restaurar áreas degradadas devem considerar que o excesso de luz nos estádios iniciais de desenvolvimento pode prejudicar o estabelecimento das plantas.

4.3 Relações alométricas e modelos biomecânicos

Contrário a nossa segunda expectativa (grande investimento em altura nos estádios iniciais e em diâmetro nos estádios finais), os coeficientes alométricos de *C. oncocalyx* indicaram um grande crescimento em altura apenas no estágio intermediário (juvenil), um crescimento proporcional em altura e diâmetro nos estádios iniciais, e um elevado crescimento em diâmetro nos estádios finais. Crescimento em diâmetro nos estádios iniciais também foi registrado por Sposito and Santos (2001) em espécies pioneiras, estratégia que permite a formação de uma base de tronco para suportar o rápido crescimento em altura que ocorre por ocasião da abertura de clareiras em florestas pluviais. Em geral, árvores pioneiras de florestas pluviais apresentam crescimento ajustado ao modelo de similaridade geométrica ao longo de toda a ontogenia, e são mais propensas a falhas mecânicas e tombamentos (Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos 1992; Sposito & Santos 2001). Em vegetações sazonais secas, a probabilidade de morte por ruptura do caule é baixa em função da alta relação raiz/parte aérea, que contribui para a estabilidade mecânica das árvores e, como consequência, a maior parte da mortalidade é de indivíduos mortos em pé (Dickinson et al., 2001). Na DTW do nordeste Brasileiro, mortos em pé formam a maior proporção de árvores mortas da comunidade (Menezes, 2010). O investimento em diâmetro no início da ontogenia de *C. oncocalyx* pode ser associado com uma necessidade de suportar folhas grandes na fase infante e é provável que reflitam um crescimento lento e tolerante ao sombreamento. Além disso, a

elevada concentração de infantes e a reduzida densidade de juvenis sugerem que fatores abióticos (por exemplo água, luz) e/ou fatores bióticos (por exemplo, competição, predação) podem afetar o crescimento de infantes e limitar seu recrutamento para o estágio juvenil. Estudos têm registrado que espécies tipicamente tolerantes à sombra (árvores não pioneiras de florestas pluviais), têm estratégias de crescimento lento na sombra e por isso são capazes de sobreviver no sub-bosque até que sejam capazes de crescer e alcançar o dossel (Shukla and Ramakrishnan, 1986). Nos juvenis de *C. oncocalyx*, a alocação de recursos parece ser redirecionada do crescimento em diâmetro para o crescimento em altura. A diminuição acentuada do crescimento em diâmetro pode indicar uma estratégia de ocupação vertical e horizontal, uma vez que as ramificações plagiotrópicas surgem nesse estágio. Sterck and Bongers (1998) destacaram que os indivíduos menores apresentam um maior crescimento em altura ou na formação de ramos para aumentar a captação de luz. Assim, a ocupação dos espaços vertical (crescimento em altura) e lateral (ramificações) é uma estratégia de crescimento adotada por *C. oncocalyx*, para alcançar os estratos mais elevados da vegetação, nos estádios juvenil e imaturo, enquanto a ocupação definitiva do espaço vertical e horizontal ocorre nos estádios finais, quando ocorre um maior crescimento em diâmetro.

Henry and Aarssen (1999) afirmaram que os maiores investimentos em diâmetro nos estádios finais podem minimizar o risco de tombamento associado principalmente com a expansão da copa e não com o crescimento em altura como previsto pelos modelos biomecânicos. Esse parece ser o caso de *C. oncocalyx*, uma vez que o coeficiente alométrico da população não se ajustou a nenhum dos três modelos biomecânicos. Além disso, a densidade de árvores é menor em DTW do que em florestas tropicais pluviais, oferecendo mais espaço para incrementos maiores de crescimento em diâmetro em relação à altura (Henry and Aarssen, 1999). Os baixos coeficientes alométricos ($b < 0.5$) que nós registramos para os estádios virgem e reprodutivo, indicam que os indivíduos desses estádios continuam crescendo em diâmetro mesmo depois de alcançar o dossel. Esse fenômeno (de crescimento em diâmetro após a árvore ter alcançado a altura máxima) é descrito como uma relação assintótica de altura-diâmetro (Thomas, 1996). Nas vegetações sazonais secas, a escassez de água pode levar à embolia do xilema, principalmente em maiores alturas, o que pode limitar o crescimento em altura, mas não em diâmetro (Bullock 2000). Considerando nossos resultados, nós sugerimos que a relação altura-diâmetro de árvores em DTW pode estar relacionada à disponibilidade de espaço e restrições hídricas, em vez de falha mecânica. Futuros estudos poderão investigar essa hipótese.

Nossos resultados reforçam as críticas aos modelos biomecânicos feitas por outros autores (Dodonov et al., 2011; Rich et al., 1986; Sposito and Santos, 2001; Sterck and Bongers, 1998). Em um estudo de relações alométricas de árvores no cerrado Brasileiro, Dodonov et al. (2011) concluiu que o maior crescimento em altura em relação ao diâmetro é uma resposta aos incêndios recorrentes e não às restrições mecânicas. Não temos conhecimento de qualquer estudo comparando frequência de fogo entre a caatinga e o cerrado, mas enquanto o fogo tem sido considerado um fator-chave na evolução no cerrado (Simon et al. 2009), ele não tem sido relacionado à caatinga (e.g. Dupont et al. 2010). Uma vez que o padrão de crescimento alométrico que encontramos para *C. oncocalyx* diferiu daqueles observados em árvores de cerrado e de florestas pluviais, nossos resultados não confirmam a hipótese de que os modelos alométricos de árvore seriam independente do tipo de formação vegetacional.

Agradecimentos

Nós agradecemos à Fundação Cearense de Apoio ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico (FUNCAP) pelo apoio financeiro (processo 093.01.00/09). À Faculdade de Educação de Itapipoca (FACEDI) da Universidade Estadual do Ceará (UECE) pela liberação das atividades docentes da primeira autora para realização do curso de doutorado. Agradecemos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelas bolsas de produtividade em pesquisa concedidas a F. R. Martins e F. S. Araújo. À Menezes, B. S. e Costa, I. R. pela ajuda nos trabalhos de campo, K. Clark pelas ilustrações e aos gestores da Reserva Serra das Almas pela permissão para trabalhar nas terras sob suas supervisões e pelo suporte logístico.

Referências

- Alvarez-Buylla, E., Martinez-Ramos, M., 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.
- Alves, L.F., Santos, F.A.M., 2002. Tree allometry and crown shape of four tree species in Atlantic rain forest, south-east Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 18, 245–260.
- 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. p. 76-91. In:

- Nogueira, R. J. M. C.; Araújo, E. L.; Willadino, L. G.; Cavalcanti, U. T. M. T. (Eds). Estresses ambientais: danos e benefícios em plantas. MXM, Recife.
- Archibald, S., Bond, W.J., 2003. Growing tall vs growing wide: tree architecture and allometry of *Acacia karroo* in forest, savanna, and arid environments. *Oikos* 102, 3–14.
- Baskin, J.M., Baskin, C.C., 1989. Physiology of dormancy and germination in relation to seed bank ecology. In: Leck M.A., Parker V.T., Simpson R.L. (Eds.). *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, London, 53-65.
- Borchert, R., 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica* 15, 81-89.
- Bullock, S.H., 2000. Developmental patterns of tree dimensions in a neotropical deciduous forest. *Biotropica* 32, 42–52.
- Carvalho, R.M., Martins, F.R., Santos, F.A.M., 1999. Leaf ecology of pre-reproductive ontogenetic stages of the palm *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae). *Annals of Botany* 83, 225-233.
- Cipriotti, P.A., Flombaum, P., Sala, O.E., Aguiar, M.R., 2008. Does drought control emergence and survival of grass seedlings in semi-arid rangelands? An example with a Patagonian species. *Journal of Arid Environments* 72, 162-174.
- Coomes, D.A., Grubb, P.J., 1998. A comparison of 12 tree species of Amazonian caatinga using growth rates in gaps and understorey, and allometric relationships. *Functional Ecology* 12, 426–435.
- Costa, R.C., Araújo, F.S., 2012. Physiognomy and structure of a caatinga with *Cordia oncocalyx* (Boraginaceae), a new type of community in Andrade-Lima's classification of caatingas. *Rodriguesia*. 63, 269-276.
- Dean, T.J., Long, J.N., 1986. Validity of constant-stress and elastic-instability principles of stem formation in *Pinus contorta* and *Trifolium pratense*. *Annals of Botany* 58, 833–840.
- Dickinson, M.B., Hermann, S.M., Whigham, D.F., 2001. Low rates of background canopy-gap disturbance in a seasonally dry forest in the Yucatan Peninsula with a history of fires and hurricanes. *Journal of Tropical Ecology* 17, 895-902.
- Dodonov, P., Lucena, I.C., Leite, M.B., Silva-Matos, D.M., 2011. Allometry of some woody plant species in a Brazilian savanna after two years of a dry season fire. *Brazilian Journal of Biology* 71, 527-535.
- Dupont, L.M., Schlütz F., Ewah, C.T., Jennerjahn T.C., Paul, A., Behling H., 2010. Two-step vegetatin response to enhanced precipitation in Northeast Brazil during Heinrich event 1. *Global Change Biology* 16, 1647-1660.

- Falster, D.S., Warton, D.I., Wright, I.J., 2006. User's guide to SMATR: Standardised Major Axis Tests & Routines Version 2.0, Copyright 2006. <http://www.bio.mq.edu.au/ecology/SMATR/>
- Garwood, N.C., 1996. Functional morphology of tropical tree seedlings. In: Swaine M.D. (Ed). The ecology of tropical forest tree seedlings. Parthenon, Carnforth, 59–129.
- Gatsuk, L.E., Smirnova, O.V., Vorontzova, I., Zaugolnova, L.B., Zhukova, L.A., 1980. Age states of plants of various growth forms: a review. *Journal of Ecology* 68, 675-696.
- Grubb, P.J., 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52, 107-145.
- Hallé, F., Oldeman, R.A.A., Tomlinson, P.B., 1978. Tropical trees and forests: an architectural analysis. Springer-Verlag, New York.
- Henry, H.A.L., Aarssen, L.W., 1999. The interpretation of stem diameter-height allometry in trees: biomechanical constraints, neighbour effects, or biased regressions? *Ecology Letters* 2, 89-97
- Hutchings, M.J., 1997. The structure of plant populations. In: Crawley, M.J. (Ed.) *Plant ecology*. Blackwell, Oxford, 325-358.
- Iida, Y., Kohyama, T.S., Kubo, T., Kassim, A.R., Poorter, L., Sterck, F., Potts, M.D., 2011. Tree architecture and life-history strategies across 200 co-occurring tropical tree species. *Functional Ecology* 25, 1260-1258.
- King, D.A., 1996. Allometry and life history of tropical trees. *Journal of Tropical Ecology* 12, 25–44.
- Lebrija-Trejos, E., Pérez-García, E.A., Meave, J.A., Bongers, F., Poorter, L., 2010. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology* 91, 386-398.
- Lorenzi, H., 2009. *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*, 5th edn. Plantarum, São Paulo.
- Martínez, A.J., Jorge, L.P., 2003. Allometry of *Prosopis glandulosa* var. *torreyana* along a topographic gradient in the Chihuahuan desert. *Journal of Vegetation Science* 14, 111-120.
- Mcmahon, T.A., 1973. Size and shape in biology. *Science* 179, 1201–1204.
- Menezes, B.S., 2010. Dinâmica espaço-temporal em um fragmento de savana decídua espinhosa, semi-árido do Brasil. Ms. Thesis, Federal University of Ceara, Fortaleza.
- Miranda-Melo, A.A., Martins, F.R., Santos, F.A.M., 2007. Estrutura populacional de *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. e de *Roupala montana* Aubl. em fragmentos de cerrado no Estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica* 30, 501-507.

- Niklas, K.J., 1995. Size-dependent allometry of tree height, diameter and trunk taper. *Annals of Botany* 75, 217–227.
- Norberg, R.A., 1988. Theory of growth geometry of plants and self-thinning of plant populations: geometric similarity, elastic similarity, and different growth modes of plant parts. *American Naturalist* 131, 220–256.
- O'Brien, S.T., Hubbell, S.P., Spiro, P., Condit, R., Foster, R.B., 1995. Diameter, height, crown, and age relationships in eight neotropical tree species. *Ecology* 76, 1926–1939.
- Oldeman, R.A.A., 1979. Quelques aspects quantifiables de l'aborigenèse et de la sylvigenèse. *Oecologia Plantarum* 14, 289–312.
- Oldeman, R.A.A., 1990. *Forest. Elements of Sylvology*. Springer, Berlin.
- Olesen, T., 2001. Architecture of a cool-temperate rain forest canopy. *Ecology* 82, 2719–2730.
- Peel, M.C., Finlayson, B.L., McMahon, T.A., 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences* 11, 1633–1644.
- Poorter, L., Bongers, F., Sterck, F., Wöll, H. 2005. Beyond the regeneration phase: differentiation of height–light trajectories among tropical tree species. *Journal of Ecology* 93, 256–267.
- Poorter, L., Bongers, L., Bongers, F., 2006. Architecture of 54 moist-forest tree species: traits, trade-offs, and functional groups. *Ecology* 87, 1289–1301.
- Poorter, L., Rozendaal, D.M.A., 2008. Leaf size and leaf display of thirty-eight tropical tree species. *Oecologia* 158, 35–46.
- R Development Core Team, 2010. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rich, P.M., Helenurm, 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 Rica tropical wet forest. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 113, 241–246.
- Rincón, E., Huante, P., 1993. Growth responses of tropical deciduous tree seedlings to contrasting light conditions. *Trees* 7, 202–207.
- Shukla, R.P., Ramakrishnan, P.S., 1986. Architecture and growth strategies of tropical trees in relation to successional status. *Journal of Ecology* 74, 33–46.
- Silva, M.A.P., Machado, I.C.S., 1997. Biologia da reprodução e morfologia polínica de *Auxemma* Miers. *Boletim da Sociedade Broteriana* 68, 73–88.
- Silveira, A.P., Araújo, E.L., Araújo, F.S., Willadino, L.G. 2005. Predação de frutos e germinação de sementes em *Auxemma oncocalyx* (Allemão) Baill. e *Auxemma glazioviana*

- Taub. p. 416- 432. In: Nogueira, R.M.C., Araújo, E.L., Willadino, L.G., Cavalcante, U.M.T. (Eds). *Estresses ambientais: danos e benefícios em plantas*. MXM, Recife.
- Simon, M.F., Grether, R., Queiroz, L.P., Skema, C., Pennington, R.T., Hughes, C.E., 2009. Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *PNAS* 106, 20359-20364.
- Smirnova, O.V., Bobrovskii, M.V., 2001. Tree ontogeny and its reflection in the structure and dynamics of plant and soil covers. *Russian Journal of Ecology* 32, 159–163.
- Smirnova, O.V., Palenova, M.M., Komarov, A.S., 2002. Ontogeny of different life-forms of plants and specific features of age and spatial structure of their populations. *Russian Journal of Developmental Biology* 33, 1-10.
- Souza, A.F., 2007. Ecological interpretation of multiple population size structures in trees: The case of *Araucaria angustifolia* in South America. *Austral Ecology* 32, 524–533
- Souza, A.F., Forgiarini, C., Longhi, S.J., Brena, D.A., 2008. Regeneration patterns of a long-lived dominant conifer and the effects of logging in southern South America. *Acta oecologica* 34, 221-232.
- Souza, A.F., Martins, F.R., Silva-Matos, D.M., 2000. Detecting ontogenetic stages of the palm *Attalea humilis* in fragments of the Brazilian Atlantic Forest. *Canadian Journal of Botany* 78, 1227-1237.
- Sposito, T.C.S., Santos, F.A.M., 2001. Scaling of stem and crown in eight *Cecropia* (Cecropiaceae) species of Brazil. *American Journal of Botany* 88, 939–949.
- Sterck, F.J., Bongers F., 1998. Ontogenetic changes in size, allometry, and mechanical design of tropical rain forest trees. *American Journal of Botany* 85, 266–272.
- Sterck, F.J., Bongers, F., 2001. Crown development in tropical rain forest trees: patterns with tree height and light availability. *Journal of Ecology* 89, 1-13.
- Thomas, S.C., 1996. Asymptotic height as a predictor of growth and allometric characteristics in Malaysian rain forest trees. *American Journal of Botany* 83, 556-566.
- Virillo, C.B, Martins, F.R., Tamashiro, J.Y., Santos, F.A.M., 2011. Is size structure a good measure of future trends of plant populations? An empirical approach using five woody species from the Cerrado (Brazilian savanna). *Acta Botânica Brasílica* 25, 593-600.
- Woodward, F.I., Lomas, M.R., Kelly, C.K., 2004. Global climate and the distribution of plant biomes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 359, 1465–1476.
- Wright, S.J., Muller-Landau, H.C., Condit, R., Hubbell, S.P., 2003. Gap-dependent recruitment, realized vital rates, and size distributions of tropical trees. *Ecology* 84, 3174-3185.

Tabela 1

Estrutura ontogenética e biometria de *Cordia oncocalyx* Allemão. N = número de indivíduos; (%) = porcentagem de indivíduos; Min = mínimo; Max = máximo; M = mediana; CV = coeficiente de variação (semiamplitude do intervalo de confiança / mediana).

	N (%)	Diâmetro basal (cm)				Altura da planta (m)			
		Min	Max	M	CV	Min	Max	M	CV
Plântula*	1780 (42.1)	0.04	0.29	0.15	2.2	0.02	0.11	0.07	2.2
Infante	2152 (50.9)	0.11	1.53	0.42	2.2	0.05	1.14	0.16	3.4
Juvenil	86 (2.0)	0.85	2.08	1.23	4.0	0.44	2.00	0.97	5.9
Imaturo	16 (0.4)	1.49	3.81	2.43	13.0	1.19	3.00	2.25	12.5
Virgem	33 (0.8)	3.50	31.83	8.60	33.6	3.00	8.00	6.00	9.7
Reprodutivo	163 (3.8)	9.87	84.03	35.97	6.0	7.00	13.00	10.00	1.8

* o número de plântulas (amostrado em 0.25 ha) foi multiplicado por quarto para comparação com os demais estádios amostrados em 1 ha.

Tabela 2

Regressão SMA entre altura (H) e diâmetro (D) após transformação log ($\log H = \log A + B \log D$) para os estádios ontogenéticos de *Cordia oncocalyx* Allemão. B = coeficiente alométrico, CI = intervalo de confiança, A = intercepto, R^2 = coeficiente de determinação. Letras iguais indicam similaridade estatística (F test, $p < 0.05$).

Estádios	B	CI 95% (B)	A	CI 95% (A)	R^2
Plântula	1.055 ^a	0.965 to 1.154	-0.299	-0.379 to 0.218	0.086
Infante	1.102 ^a	1.080 to 1.124	-0.336	-0.345 to -0.327	0.784
Juvenil	1.497 ^b	1.279 to 1.753	-0.160	-0.191 to -0.130	0.469
Imaturo	1.096 ^{ab}	0.713 to 1.681	-0.107	-0.297 to 0.083	0.407
Virgem	0.486 ^c	0.354 to 0.665	0.234	0.071 to 0.397	0.235
Reprodutivo	0.296 ^d	0.256 to 0.342	0.537	0.471 to 0.604	0.138
Todos juntos	0.966	0.958 to 0.975	-0.379	-0.385 to -0.374	0.942

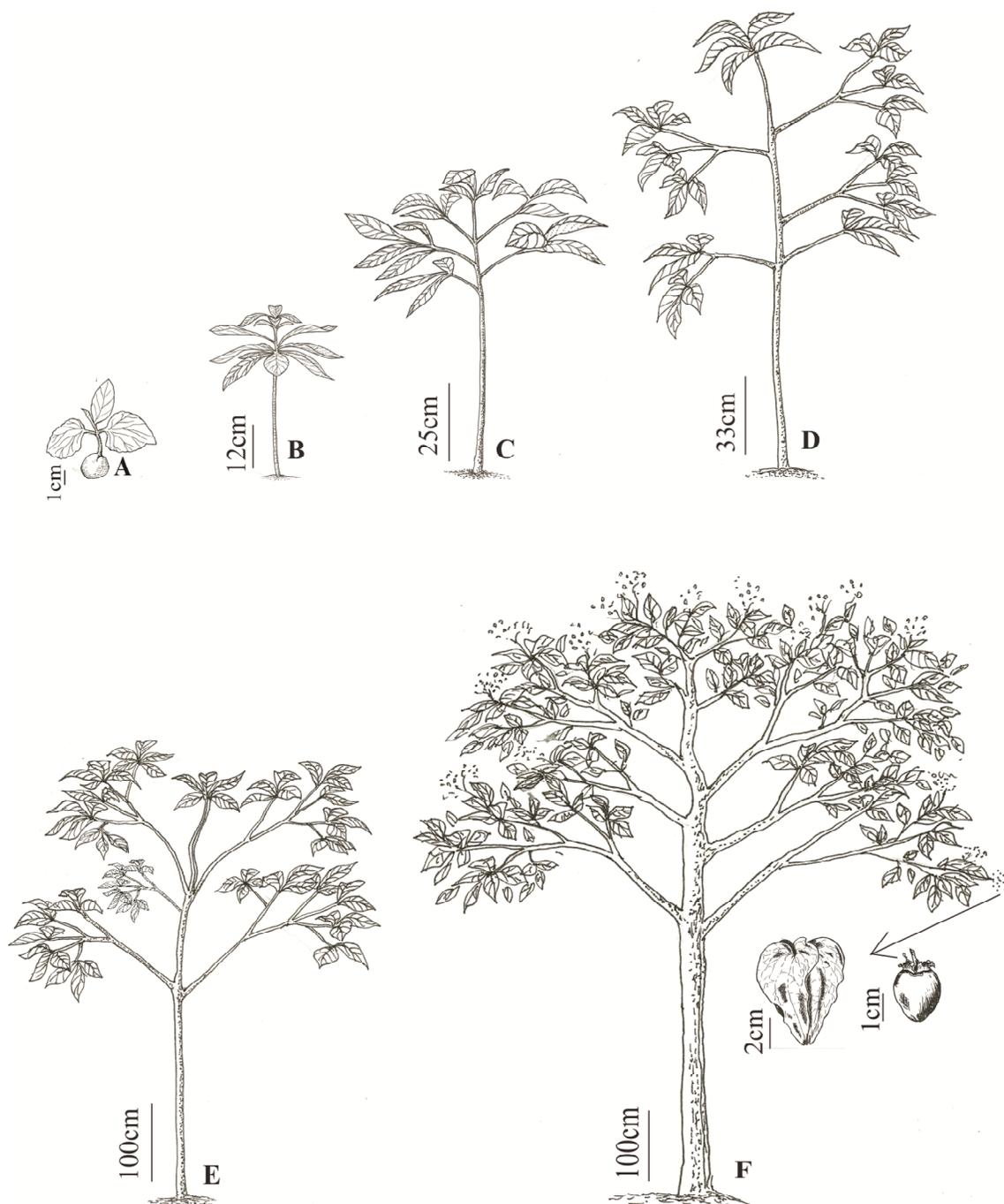


Figura 1. Estádios ontogenéticos de *Cordia oncocalyx* Allemão. (A) Plântula com cotilédones e primeiras folhas. (B) Infante sem cotilédones e com folhas alternas espiraladas. (C) Juvenil com primeiras ramificações plagiotrópicas. (D) Imaturo com ramificações de segunda ordem (reiteraões) e realização do modelo arquitetural Prévost. (E) Virgem com ramificações de terceira ordem ou superior. (F) Reprodutivo com ramificações de Terceira ordem ou superior e presença de flores, frutos ou cicatrizes dessas estruturas. Detalhe: cálice acrescente e fruto tipo nuculanium indeiscente.

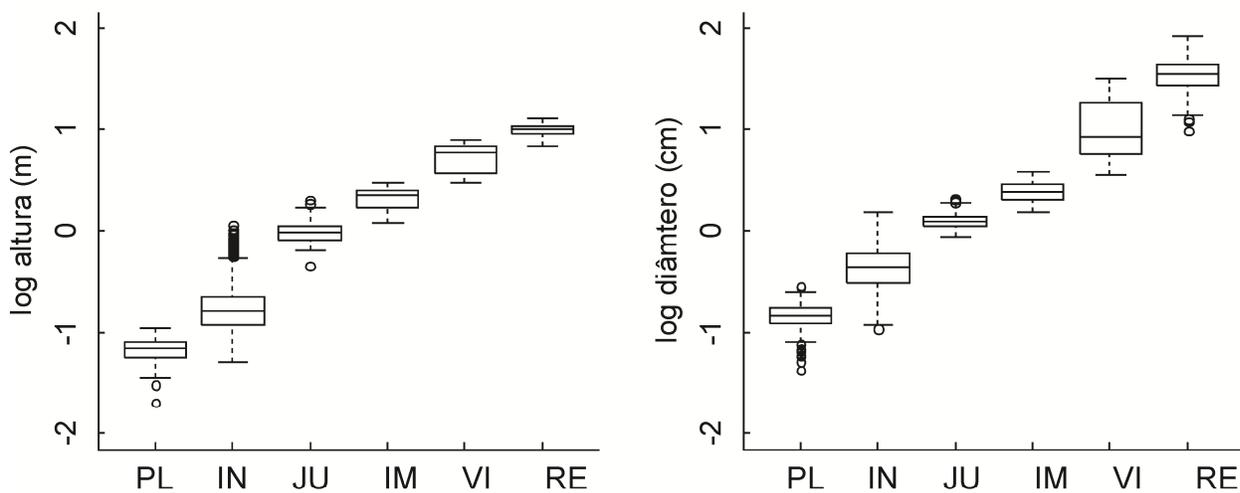


Figura 2. Box-plots dos valores de altura e diâmetro dos estádios ontogenéticos de *Cordia oncocalyx* Allemão: PL = plântula, IN = infante, JU = juvenil, IM = imaturo, VI = virgem e RE = reprodutivo.

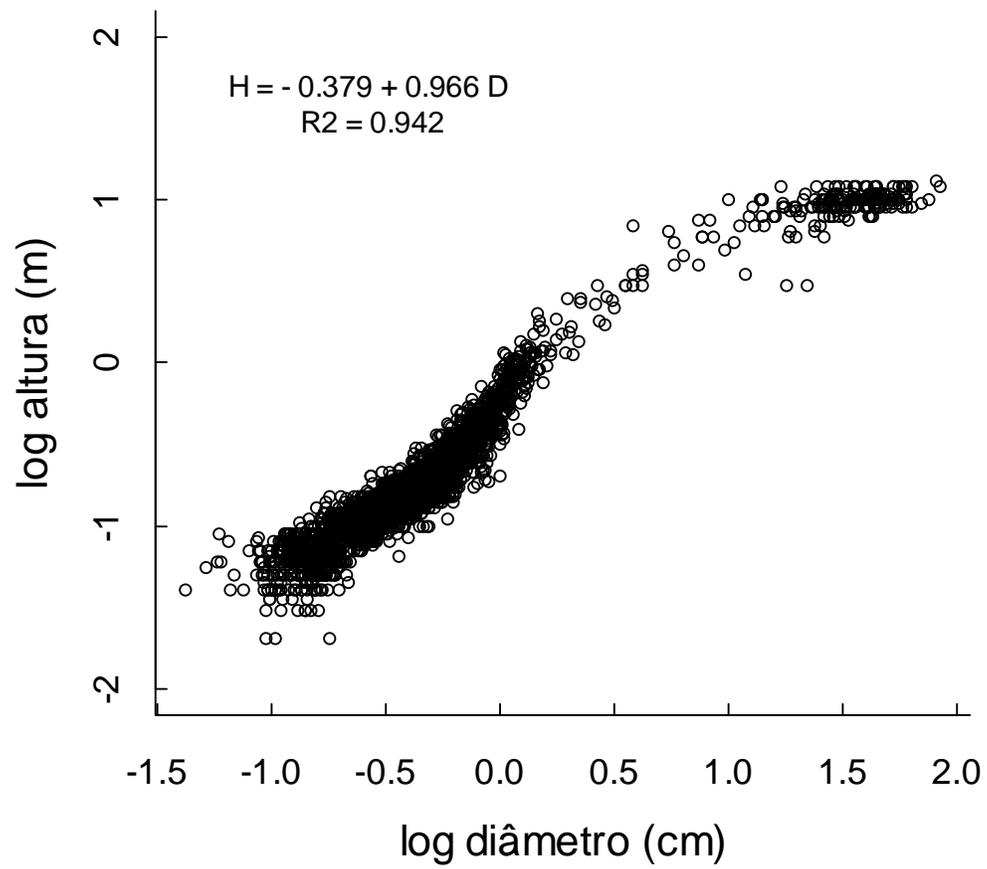


Figura 3. Relação Altura-Diâmetro de *Cordia oncocalyx* Allemão. O coeficiente alométrico foi estimado através de regressão SMA. N = 2.895 indivíduos.

3 MANUSCRITO II

As fenofases vegetativas e reprodutivas de espécies tropicais decíduas respondem de forma similar aos pulsos de precipitação?

As fenofases vegetativas e reprodutivas de espécies tropicais decíduas respondem de forma similar aos pulsos de precipitação?

A.P. Silveira^{1,2}, F.R. Martins³ and F.S. Araújo²

1. Universidade Estadual do Ceará, Campus da Faculdade de Educação de Itapipoca - UECE, Av. Monsenhor Tabosa, s/n, 62500-000, Itapipoca, CE, Brasil.

2. Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Departamento de Biologia, Bloco 906, Universidade Federal do Ceará - UFC, 60455-760, Fortaleza, CE, Brasil.

3. Departamento de Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, Caixa postal 6109, Universidade Estadual de Campinas – UNICAMP, 13083-970, Campinas, SP, Brasil.

Correspondência: A. P. Silveira, Universidade Estadual do Ceará, Campus da Faculdade de Educação de Itapipoca, Av. Monsenhor Tabosa, s/n, 62500-000, Itapipoca, CE, Brasil.

Tel.: +55 85 3366 9805; Fax: +55 85 3366 9806.

E-mail: andrea.silveira@uece.br (A. P. Silveira).

Resumo

Árvores decíduas com madeira de alta densidade de regiões tropicais sazonais secas respondem a sazonalidade pluviométrica com sincronia populacional na expressão das fenofases. Entretanto, elas podem apresentar diferenças interanuais na sincronia e intensidade das fenofases como estratégias frente à grande variação na duração e intensidade dos pulsos de chuva. Porém, permanece desconhecido como as fenofases de árvores decíduas do semiárido brasileiro respondem a essas variações pluviométricas. Nós acompanhamos a fenologia de *Cordia oncocalyx* em uma vegetação lenhosa decídua espinhosa (caatinga), de abril de 2009 a março de 2011, e correlacionamos com precipitação, umidade do solo, temperatura e fotoperíodo. Os anos chuvosos de 2009 e 2011 apresentaram maior duração dos pulsos e menor frequência de interpulsos, mas em 2010, houve menor duração dos pulsos e menor precipitação total. A estatística circular demonstrou brotação seguida de floração e frutificação no período chuvoso, queda de folhas e dispersão de frutos no período seco. As fenofases vegetativas e reprodutivas responderam similarmente aos pulsos de chuva, com ajuste na época, duração e intensidade, correlacionadas com variações na precipitação e umidade do solo, excluindo o fotoperíodo como gatilho. O desfolhamento total ocorreu nos meses mais secos de cada ano, novembro a dezembro/2009 e agosto a outubro/2010. O brotamento esporádico de folhas em novembro de 2010 foi impulsionado por chuvas ocasionais. Sincronia vegetativa e reprodutiva foi alta nos anos chuvosos, mas em 2010 a sincronia foi baixa, houve atraso e redução na floração e, apesar do baixo percentual de frutificação, registramos alta densidade de frutos no banco do solo. Menor sincronia, separação temporal de fenofases e estoque de frutos no banco do solo, foram estratégias de distribuição de risco adotadas pela população no ano seco, o que sugere variabilidade intrapopulacional nas respostas ao estresse hídrico. Acreditamos que essa plasticidade contribui para a alta densidade da espécie na caatinga.

Palavras-chave: assincronia; estatística circular; decídua; fenologia; distribuição de risco; sazonalidade.

1. Introdução

O crescimento e a reprodução em plantas de regiões sob climas áridos e semi-áridos tropicais são limitados pela oferta do recurso água, pois a precipitação é escassa e os pulsos de chuva apresentam grande variação intra e interanual (Chesson et al., 2004). As espécies que ocorrem nesses ambientes apresentam múltiplas estratégias, consideradas dispersão de risco, para garantir a persistência e o sucesso reprodutivo dos indivíduos, entre as quais destacamos: elevadas taxas reprodutivas em anos chuvosos (Venable, 2007) e armazenamento no banco de sementes do solo, de parte das sementes produzidas em anos com maiores disponibilidades pluviométricas para compensar os anos de escassez (Facelli et al., 2005).

Nesse contexto, os processos fenológicos são importantes componentes do fitness das plantas, pois a época e duração dos ciclos vegetativos e reprodutivos afetam a capacidade de uma espécie de se estabelecer e persistir em determinado local (Pau et al., 2011). Portanto, ao analisar a relação da fenologia com os fatores climáticos, pode-se inferir o quanto os efeitos da escassez ou abundância de recursos afetam a reprodução e a regeneração das populações (Kelly and Sork, 2002). Essas informações são fundamentais tanto para compreender o comportamento atual, quanto para prever as respostas das espécies às futuras mudanças climáticas (Walther et al., 2002), especialmente para as plantas de florestas sazonais secas, que apresentam padrões fenológicos predominantemente governados por fatores abióticos (Sarmiento and Monasterio, 1983; Van Schaik et al., 1993).

Na flora lenhosa desses ambientes, predominam espécies decíduas com produção de folhas, flores e frutos correlacionadas com a precipitação (Singh and Kushwaha, 2005). Porém, há espécies, em que as fenofases não respondem diretamente aos pulsos de precipitação e sim a variações, mesmo que pequenas, no fotoperíodo e na temperatura (Borchert et al., 2005; Elliott et al., 2006; Rivera et al., 2002). Essas espécies possuem raízes profundas, armazenam água na raiz ou têm madeira de baixa densidade, características que conferem independência dos pulsos de precipitação para o desencadeamento das fenofases (Borchert, 1994; Borchert et al., 2002; De Bie et al., 1998; Reich and Borchert, 1984).

As árvores decíduas com madeira de alta densidade, que ocorrem nas regiões tropicais sob clima sazonal, respondem a sazonalidade pluviométrica com sobreposição entre as fenofases vegetativas e reprodutivas (Bullock and Solis-Magallanes, 1990) e sincronia populacional na expressão das fenofases, como estratégias para otimizar o fitness dos indivíduos que devem fazer uso rápido da água disponível durante os curtos períodos de chuva, enquanto, a assincronia é mais comum nas brevedecíduas e sempreverdes (Devineau, 1999; Mahall et al., 2010; Sayer and Newbery, 2003; Williams et al., 1997). Porém, esse

comportamento fenológico pode ser afetado por variações pluviométricas interanuais. Seghieri et al. (1995) observaram que espécies decíduas diminuíram a sincronia da floração em anos de reduzida precipitação. Pavón and Briones (2001), Yadav and Yadav (2008) registraram que em anos com precipitação abaixo da média, houve atraso e redução na produção de folhas, flores e frutos, além de um maior período de caducifolia. Assincronia na floração ou no brotamento de folhas parecem ser respostas das espécies de savanas a distúrbios locais, tais como fogo ou seca (Devineau 1999). Contudo, ainda não há consenso sobre tais repostas fenológicas, pois Seghieri et al. (2009), baseados nas taxas de produção de folhas, flores e frutos, afirmam serem as fenofases vegetativas, as mais afetadas pela diminuição da precipitação.

A vegetação predominante no semiárido brasileiro, conhecida localmente como caatinga, possui fisionomias “savanna”, “scrubland” e “woodland” (Cole, 1960). Em uma classificação global é incluída no bioma “woody savanna” (Woodward et al., 2004). Corroborando estudos em outras regiões sazonais secas, autores têm relatado que na caatinga, as fenofases das espécies decíduas com madeira de alta densidade são desencadeadas principalmente pela precipitação (Machado et al., 1997; Lima and Rodal, 2010). A questão que permanece é: quais são os efeitos da variação intra-anual e interanual da precipitação na fenodinâmica de populações arbóreas da caatinga que expressam as fenofases durante o período chuvoso?

A caatinga ocorre sobre solos rasos, com baixa capacidade de armazenamento de água e precipitação bastante variável (Sampaio, 1995). Levando isso em conta, esperamos que populações de espécies decíduas apresentem baixa sincronia nas fenofases vegetativas e reprodutivas e estoque no banco de sementes do solo, como estratégia de distribuição de risco, em anos de seca (quando a precipitação está abaixo da média histórica anual e há mais interpulsos no período chuvoso), em oposição à alta sincronia e elevadas taxas reprodutivas em anos chuvosos. Para testarmos essas previsões, analisamos a fenodinâmica de uma população adulta de *Cordia oncocalyx*, árvore com alta densidade da madeira, endêmica, abundante e característica da vegetação de caatinga, visando responder as seguintes questões: (i) quais variáveis abióticas (precipitação, temperatura e fotoperíodo) desencadeiam as fenofases? (ii) variações na quantidade e na duração dos pulsos e interpulsos de precipitação, afetam o período de início, a duração, a sincronia e a intensidade das fenofases vegetativas e reprodutivas de forma similar? e (iii) como as variações pluviométricas interanuais afetam o fitness reprodutivo dos indivíduos desta espécie?

2. Material e Métodos

2.1. Descrição da espécie e da área de estudo

Cordia oncocalyx Allemão (Boraginaceae) é um mesofanerófito que ocorre nas terras baixas (<500 m) sobre solos rasos do embasamento cristalino no semiárido do Brasil. Tem distribuição restrita (3⁰-7⁰S e 37⁰-41⁰W), apresenta flores dispostas em inflorescências do tipo tirso, o fruto é do tipo nuculanium (Spjut, 1994), contém de uma a quatro sementes e é envolto por um cálice acrescente que auxilia na dispersão anemocórica (Silva and Machado 1997). *C. oncocalyx* é uma das espécies mais abundantes na área estudada (Costa and Araújo, 2011 *in press*), possui madeira de alta densidade 0,70 g.cm⁻³ (Carvalho 2008) e é explorada por extrativismo devido ao valor madeireiro, energético, forrageiro, medicinal e paisagístico (Lorenzi, 2009). A população analisada está situada na caatinga (vegetação lenhosa decídua espinhosa) da Reserva Natural Serra das Almas (5°6'58.1''S e 40°52'19.4''W), a 368 m.n.m.

O clima regional é do tipo BSh (semiárido quente com chuvas de verão e invernos secos) pelo sistema de Köppen-Geiger (Peel et al., 2007). O diagrama climático da série histórica (1978-2008) demonstra que há um período chuvoso (janeiro a maio) e outro seco (junho a dezembro) bem definidos (Figura 1). A precipitação média anual é de 683 mm, porém, apresenta-se bastante variável entre os anos, podendo ocorrer anos com precipitação acima da média como em 2009 (1.107 mm) e 2011 (877 mm), e anos abaixo da média como em 2010 (441 mm) (Figura 1). A temperatura média anual é de 27°C, apresenta pequena variação anual, oscila de 21°C nos meses mais frios (março a junho) a 36°C nos meses mais quentes (outubro a dezembro). Quanto ao fotoperíodo, a variação anual é em torno de 36 minutos. O dia com menor duração ocorre em junho (11:49h), inverno no hemisfério sul, e o dia de maior duração ocorre em dezembro (12:25h), verão no hemisfério sul. Os dados de precipitação e temperatura foram obtidos da estação climatológica do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET), instalada no município de Crateús, em altitude similar à da área de estudo e distante apenas 25 km. O fotoperíodo diário e mensal foi calculado a partir de Lammi (2009). Analisamos também a disponibilidade hídrica do solo através de coletas mensais de alíquotas deformadas de solo. A área de um hectare foi estratificada em três porções: norte, centro e sul e, em cada porção sorteamos três parcelas de 10 x10 m, com o intuito de distribuir os pontos de coleta de forma que a área total fosse bem representada. Avaliamos o teor de água das alíquotas retiradas no centro de cada parcela por meio da diferença entre peso fresco e peso seco. A umidade média do solo apresentou correlação positiva com a precipitação (rs=0.8625; p<0,001), atingiu os valores mais baixos, menos do que 6% de teor de água, no período seco.

2.2. Acompanhamento fenológico

Sorteamos 30 indivíduos adultos reprodutivos, que apresentaram alturas entre 8.5 a 12 m e diâmetro no nível do solo entre 13.7 a 70.1 cm, presentes na área de um hectare. Esta área está dividida em 100 parcelas contíguas de 10 x 10 m. Os 30 indivíduos selecionados foram monitorados mensalmente durante 24 meses, no período de abril de 2009 a março de 2011, com auxílio de binóculo, durante o período diurno, das 7 às 17 horas. Para cada indivíduo, observamos três fenofases vegetativas: brotamento de folha, folha adulta e queda de folha; e três fenofases reprodutivas: flor aberta, fruto imaturo e fruto maduro. Consideramos brotamento a presença de folhas pequenas com coloração verde-claro, tanto na presença de folhas adultas quanto após o período de deciduidade foliar total. A queda de folhas foi demarcada pelo visível desfolhamento da copa, presença de folhas amarelas, queda de folhas com facilidade ao ventar. Flor aberta foi caracterizada pelo período em que a árvore apresenta flores em antese. Frutos imaturos foram caracterizados pela presença de frutos em desenvolvimento, marcados pela formação de frutos visíveis de coloração verde, e frutos maduros quando os diásporos apresentavam coloração marrom e estavam prontos para dispersão.

2.3. Análise dos dados

Para sabermos quais dos fatores abióticos: precipitação, umidade do solo, temperatura e fotoperíodo apresentam correlação com o desencadeamento das fenofases vegetativas e reprodutivas, analisamos a relação destas variáveis no mês de ocorrência do evento fenológico e no mês anterior a ocorrência do evento fenológico com a atividade e a intensidade de cada uma das fenofases, através do teste de correlação de Spearman (rs).

Para investigar se o início, a duração, a sincronia e a intensidade das fenofases vegetativas e reprodutivas são similarmente afetadas pelas variações na duração e distribuição dos pulsos de precipitação, seguimos as recomendações de Heideman (1989). Esse autor sugere a utilização dos índices de atividade e intensidade, uma vez que o pico de atividade reflete o número máximo de indivíduos que apresentam a fenofase, mas não necessariamente com a intensidade máxima, a qual pode ocorrer sem que a fenofase seja expressa por todos os indivíduos da amostra. Para a análise dos percentuais de atividade, registramos apenas a presença e a ausência das fenofases em cada período de observação. Consideramos: a) assincronia, quando < 20% dos indivíduos apresentaram a fenofase, b) sincronia baixa 20-60% de indivíduos na fenofase e, c) sincronia alta > 60% dos indivíduos manifestaram a fenofase. Para analisar a intensidade de cada fenofase, utilizamos o método semi-quantitativo

de Fournier (1974), o qual estabelece cinco categorias em escala ordinal e intervalar: 0 = 0%; 1 = 1 a 25%; 2 = 26 a 50%; 3 = 51 a 75% e 4 = 76 a 100%. Os percentuais de atividade e intensidade foram analisados por meio de fenogramas.

Para verificar a existência de sazonalidade na expressão das fenofases vegetativas e reprodutivas, elaboramos histogramas circulares com as distribuições de frequências dos 30 indivíduos nos períodos: 1) abril/2009 a março/2010 e 2) abril/2010 a março/2011. Consideramos frequência de ocorrência a proporção de indivíduos em cada fenofase. Os meses foram convertidos em ângulos, em intervalos de 30° e em seguida calculamos: o ângulo médio ou data média (μ), a concentração do evento ao redor desta data (r) e o desvio padrão circular (dp). O ângulo médio (μ) é o período em torno do qual uma determinada fenofase foi registrada na maioria dos indivíduos. A posteriori, fizemos o teste de Rayleigh (z) para determinar a significância do ângulo. No caso do ângulo médio ser significativo, indica sazonalidade na fenofase. A intensidade de concentração em torno do ângulo médio, indicado por r , varia de 0 (atividade fenológica distribuída uniformemente ao longo do ano) a 1 (atividade fenológica concentrada em um período do ano). Para tais análises utilizamos o programa ORIANA 3 (Kovach, 2007).

Para saber se e como as variações pluviométricas interanuais afetam o fitness reprodutivo dos indivíduos, quantificamos o número de frutos recém dispersos através da chuva de diásporos e o número de frutos acumulados no banco de diásporos do solo. Para a chuva de diásporos, selecionamos 50 parcelas com numeração ímpar na área do hectare, no centro de cada uma, instalamos um coletor de 0,5 x 0,5m, suspenso a 10 cm de altura do solo e contabilizamos mensalmente o número de frutos em cada coletor. Para a coleta do banco de diásporos do solo, utilizamos as outras 50 parcelas, de numeração par, e no centro de cada uma, alocamos uma subparcela de 0,5 x 0,5m para a amostragem da serrapilheira e do solo de 0-2cm de profundidade. Realizamos duas coletas, uma em dezembro de 2009 e outra em dezembro de 2010, antes do início do período de germinação das sementes.

3. Resultados

3.1. Fenofases vegetativas

Como esperado para espécies decíduas de ambientes tropicais sazonais, as fenofases vegetativas foram desencadeadas pela precipitação e conseqüente umidade do solo. Brotamento e folha adulta foram correlacionadas positivamente com a precipitação e umidade do solo, enquanto, queda de folha foi correlacionada negativamente com a umidade do solo

(Tabela 1). Apesar do brotamento e da queda de folha terem apresentado correlação positiva e negativa com o fotoperíodo, respectivamente, a variabilidade interanual registrada na época de início e na data média (Figura 2) exclui o fotoperíodo como fator desencadeador dessas fenofases.

Verificamos que a expressão do início, duração, sincronia e intensidade das fenofases vegetativas se manifestaram conforme as variações intra e interanuais nos pulsos e interpulsos de chuva (Figura 2 A; B). Nos anos de maior precipitação, em 2009 e 2011, o brotamento de folhas foi contínuo e com alta sincronia ao longo dos meses chuvosos. Porém, em 2010, ano com precipitação abaixo da média, registramos a ocorrência de três eventos descontínuos de brotamento: dois durante o período chuvoso (um em janeiro e outro em abril) interrompidos devido à ocorrência de um interpulso (seca) em fevereiro, e outro no final do período seco (novembro e dezembro) coincidente com pequenos pulsos de precipitação fora do período previsto para a ocorrência de chuvas. Nesse período atípico de brotamento, em novembro de 2010, registramos baixa sincronia, apenas 57% dos indivíduos rebrotaram (Figura 2 A).

A fenofase folha adulta apresentou alto índice de atividade e, portanto alta sincronia durante todo o período chuvoso, em ambos os anos analisados. Em 2009, ano de maior total anual e maior duração na precipitação, a intensidade só diminuiu em agosto, enquanto em 2010 ocorreu precocemente, em junho, ambos os períodos coincidindo com o fim das chuvas. Em 2009, a queda de folhas ocorreu durante os meses de junho a outubro, quando atingiu 100% de caducifolia. Em 2010, a caducifolia ocorreu mais cedo, de fevereiro a dezembro, e os indivíduos permaneceram com copa completamente desfolhada por três meses, de agosto a outubro (Figura 2 A; B).

Os indivíduos que perderam folhas mais tardiamente em 2010, emitiram folhas precocemente no mês de novembro, em decorrência de um pulso ocasional de chuva no final do período seco ($rs=-0.4824$, $p=0.0069$) e apresentaram as maiores intensidades na floração durante o período chuvoso seguinte, fevereiro e março de 2011 ($rs=-0.3815$, $p=0.0375$; $rs=-0.4251$, $p=0.0191$). No entanto, não houve correlação entre o tamanho dos indivíduos (altura e diâmetro) e o início dessas fenofases ($p>0.05$).

Todas as fenofases vegetativas foram sazonais (Rayleigh Z, $p<0.01$), e o brotamento de folhas foi a fenofase que apresentou a maior sazonalidade e a menor duração em comparação com as fenofases folha adulta e queda de folha. A fenofase folha adulta, em 2009, ano com precipitação acima da média, apresentou o menor índice de sazonalidade ($r=0,21$) entre as fenofases vegetativas (Figura 2 C).

3.2. Fenofases reprodutivas

As fenofases reprodutivas dessa espécie também são desencadeadas pela precipitação. Flor aberta e fruto imaturo apresentaram correlação positiva com a precipitação do mês anterior e com a umidade do solo tanto do mês do evento quanto do mês anterior. Como esperado, fruto maduro apresentou correlação negativa com a precipitação e com a umidade do solo (Tabela 1), pois o amadurecimento dos frutos ocorre no final do período de chuvas e a dispersão anemocórica se dá ao longo do período seco.

A floração e a frutificação (imaturo) foram curtas (Rayleigh Z, $p < 0.01$), com duração de apenas dois meses para flor aberta e de dois a quatro meses para fruto imaturo, mas a ocorrência de frutos maduros foi mais distribuída ao longo do ano (Figura 3 C). Floração e frutificação apresentaram altos índices de sincronia e intensidade nos anos chuvosos de 2011 e 2009, mas em 2010, ano com menor duração dos pulsos e menor precipitação total, houve atraso no início da floração e frutificação, baixa sincronia intrapopulacional e baixos índices de intensidade (Figura 3 A, B).

Quanto à produção de frutos, contabilizamos 429 frutos na chuva de diásporos de 2009 (17 frutos/m²) e apenas quatro frutos em 2010 (0.16 frutos/m²). Em relação ao estoque de frutos quantificamos no ano de 2009, 1.330 frutos (53 frutos/m²) na serrapilheira e 228 frutos (9 frutos/m²) na camada de 0-2cm do solo. Mas em 2010, apesar da baixa produção de frutos, quantificamos 762 frutos acumulados na serrapilheira (30 frutos/m²) e 268 frutos (10 frutos/m²) na camada de 0-2 cm do solo.

Em 2010, ano seco, também verificamos menor sobreposição entre as fenofases reprodutivas (flor e fruto) e entre as fenofases vegetativas e reprodutivas (Figura 2 e 3). No ano chuvoso de 2009, verificamos maior período de sobreposição de frutos imaturos e maduros (três meses) em relação ao ano seco (dois meses). Além disso, no ano chuvoso de 2011, também registramos sobreposição entre flor aberta e fruto imaturo e entre brotamento de folhas, floração e início da frutificação (nos meses de fevereiro e março). Mas no ano seco de 2010, não observamos sobreposição entre o brotamento de folha (janeiro e abril), flor aberta (maio) e início da frutificação (junho).

4. Discussão

4.1. Fenologia vegetativa

O início do brotamento de folhas em *C. oncocalyx*, após o período de caducifolia e correlacionado positivamente com a precipitação e umidade do solo, indica que as primeiras

chuvas ativam as gemas vegetativas e desencadeiam a formação de novas folhas. Além disso, o brotamento esporádico associado a um pulso ocasional de chuva no final do período seco de 2010, de acordo com Borchert (1994), De Bie et al. (1998), Elliot et al. (2006), Sarmiento and Monasterio (1983) e Singh and Kushwaha (2005), pode ser resposta ao aumento da umidade no solo, devido à ocorrência de chuvas ocasionais. Embora em 2010 o brotamento foliar no período seco tenha coincidido com o aumento do fotoperíodo, em 2009, não ocorreu evento esporádico de chuva no período seco e não foi verificado brotamento foliar, portanto, excluímos a possibilidade de influência do fotoperíodo. Isso reforça as informações de Rivera et al. (2002) que relataram ocorrências de brotamento e queda de folha desencadeadas pelo fotoperíodo em baixas latitudes, somente quando não houve variações interanuais na época de expressão dessas fenofases.

O fato de o brotamento de folhas em *C. oncocalyx* ter ocorrido ao longo dos meses chuvosos, indica que, apesar do rápido brotamento e desenvolvimento de folhas adultas por ocasião das primeiras chuvas, os indivíduos continuam produzindo novas folhas de forma seqüencial. A produção seqüencial de folhas em espécies decíduas, segundo Kikuzawa (1995) se deve ao baixo custo de produção, à alta capacidade fotossintética inicial e diminuição com a idade da folha. Ainda segundo o autor, desenvolver folhas de forma não simultânea, minimiza o sombreamento e aumenta a produção fotossintética. Assim, a produção seqüencial de folhas em *C. oncocalyx* associada à filotaxia alterna espiralada devem minimizar o sombreamento e maximizar a fotossíntese durante o curto período chuvoso.

A correlação da deciduidade de *C. oncocalyx* com o aumento na duração e na severidade da estação seca resulta em árvores sem folhas por períodos progressivamente mais longos, como já afirmado por Elliott et al. (2006), Pavón and Briones (2001), Yadav and Yadav (2008) para outras espécies de ambientes tropicais sazonalmente secos. Por outro lado, Borchert et al. (2002) demonstraram que, em espécies decíduas de madeira dura, a seca severa reduziu a vida útil das folhas mais velhas, de oito para quatro meses. Embora não tenhamos acompanhado o tempo de vida das folhas, a caducifolia registrada em fevereiro de 2010, um mês após o brotamento, resultante de um pulso de seca durante o período chuvoso, indica que é o estresse hídrico e não a idade foliar o principal fator desencadeador da abscisão foliar em *C. oncocalyx*.

Apesar de ser esperada uma alta sincronia populacional na expressão das fenofases vegetativas em espécies decíduas de climas sazonais secos (Devineau, 1999; Mahall et al., 2010; Williams et al., 1997), verificamos que essa sincronia varia na população de *C. oncocalyx* em função de diferenças pluviométricas interanuais. A baixa sincronia registrada

para o início da queda de folhas e para o brotamento esporádico de folhas no final do período seco de 2010 nos permitiu verificar que há variabilidade intrapopulacional nas respostas ao estresse hídrico, fato também, já registrado por De Bie et al. (1998) e Singh and Kushwaha (2005). Eles argumentam que a produção precoce de folhas aumenta o fitness já que, em tese, a produção de novas folhas no final da estação seca proporciona um aparato fotossintético pronto para funcionar na estação chuvosa seguinte. Portanto, essa plasticidade intrapopulacional registrada em *C. oncocalyx* pode conferir uma vantagem adaptativa, principalmente em condições variáveis e imprevisíveis de disponibilidade hídrica.

Nossos resultados demonstram que a expressão das fenofases vegetativas está correlacionada com variações sazonais na pluviometria, inclusive com maior duração de folhas adultas no ano chuvoso em relação ao ano seco. Esses resultados corroboram Borchert et al. (2002) que denomina de oportunista a expressão das fenofases vegetativas das espécies decíduas de madeira dura.

4.2. Fenologia reprodutiva

A alta sincronia da floração no ano chuvoso registrada em *C. oncocalyx*, deve favorecer a alogamia, como já registrado por Borchert et al. (2005) para espécies de diferentes tipos funcionais. Porém, como no ano seco, o fitness reprodutivo foi prejudicado tanto em relação a sincronia quanto em relação a quantidade de frutos produzidos, isso contraria as afirmações de Seghieri et al. (2009) de que em vegetações savânicas, a redução da precipitação afetaria mais fortemente a produção de folhas do que a produção de flores e frutos, mas confirma as explicações de Borchert et al. (2004), Pavón and Briones (2001) e Singh and Kushwaha (2005) de que a periodicidade da floração é determinada pela periodicidade das chuvas e disponibilidade de água do solo. Isso significa que, os processos endógenos que regulam a expressão das fenofases vegetativas e reprodutivas em *C. oncocalyx* são similarmente afetados pela diminuição das chuvas e da umidade do solo.

Os efeitos negativos de anos de seca na floração já foram registrados em diversas espécies de ambientes submetidos à estocasticidade hídrica. Estes efeitos negativos incluem: abscisão de botões florais antes de ocorrer antese (Borchert et al., 2002), redução no número de flores produzidas (Pavón and Briones 2001), atraso no florescimento (Yadav and Yadav, 2008), redução na proporção de indivíduos que florescem e até mesmo inibição da floração (Seghieri et al., 1995). Entretanto, as altas taxas de floração e frutificação em anos chuvosos, em conjunto com o estoque de sementes no banco do solo no ano seco, oriundos de uma parcela dos frutos produzidos em anos chuvosos, registradas para a população de *C.*

oncocalyx, corroboram Pau et al. (2011) e Venable (2007), os quais afirmaram que essa é uma das estratégias de distribuição de risco, já que em espécies que ocorrem em ambientes com grandes variabilidades interanuais de recursos, as altas taxas reprodutivas em anos com maiores disponibilidade hídrica podem compensar as baixas taxas reprodutivas em anos de escassez pluviométrica.

Contudo, uma série de vários anos secos (Seghieri et al., 1995) ou de vários pulsos de seca ao longo do período chuvoso, fato comum em vegetações sazonais secas (Vieira and Scariot, 2006), podem ocasionar declínio populacional através da morte das plântulas. E nesse caso, mesmo um estoque de diásporos no solo poderá não ser suficiente para amortecer os efeitos de freqüentes períodos de seca. Portanto, se as previsões das mudanças climáticas em ecossistemas áridos e semi-áridos do hemisfério sul, resultar em climas ainda mais secos (Miles et al., 2006; Walther et al., 2002), as reduções nas taxas de produção de frutos e sementes podem ocasionar declínio populacional e comprometer o recrutamento e a manutenção de espécies endêmicas como *C. oncocalyx*. Entretanto, para sermos mais conclusivos sobre este assunto, há necessidade de complementação com estudo de dinâmica populacional.

Enquanto a alta sincronia das fenofases vegetativas e reprodutivas em anos chuvosos (2009 e 2011) aponta para a adaptação de *C. oncocalyx* a sazonalidade hídrica, a diminuição da sincronia no ano seco (2010), durante os interpulsos de seca no período chuvoso e durante os pulsos de precipitação no final do período seco, reflete variabilidade intrapopulacional. Nesse caso, os indivíduos que expressaram as fenofases sob estas condições são provavelmente os menos exigentes em termos de disponibilidade hídrica. No entanto, isto não está relacionado com o tamanho dos indivíduos, pois não houve correlação entre o tamanho (altura e diâmetro) com o início, a duração e a intensidade das fenofases, como sugerido por Sayer and Newbery (2003) e Singh and Kushwaha (2005), mas provavelmente deve ser reflexo da heterogeneidade genética da população que habita ambientes variáveis.

Chamamos atenção para o fato de que as fenofases vegetativas e reprodutivas de *C. oncocalyx* respondem de forma similar as variações anuais e interanuais nos pulsos e interpulsos de precipitação, com alta sincronia e sobreposição de fenofases em anos chuvosos, enquanto em anos secos ocorre baixa sincronia intrapopulacional na expressão das fenofases, diminuição das taxas reprodutivas e menor sobreposição de fenofases. Isto corrobora as idéias de Singh and Kushwaha (2005) de que o estresse hídrico não é só refletido em termos de um maior período de caducifolia, mas é também evidente a partir da separação temporal entre as fenofases vegetativas e reprodutivas.

Portanto, a plasticidade registrada em *C. oncocalyx*, tanto em relação aos ajustes no período de início, duração, sincronia e intensidade das fenofases vegetativas e reprodutivas, em função das variações pluviométricas interanuais, quanto em relação à variabilidade na expressão fenológica no ano seco, confirmam a nossa hipótese de que, em espécies decíduas, tanto as fenofases vegetativas quanto as reprodutivas são ajustadas as variações nos pulsos de precipitação. Acreditamos que essa flexibilidade fenológica deve conferir uma vantagem adaptativa, principalmente em condições variáveis e imprevisíveis de disponibilidade hídrica, e contribuir para a alta densidade da espécie na caatinga do nordeste brasileiro. Contudo, apesar da plasticidade fenológica e da atual abundância local, se o clima do semiárido brasileiro se tornar ainda mais seco conforme as previsões de mudanças climáticas, o banco de sementes do solo, juntamente com a assincronia e menor sobreposição de fenofases, consideradas estratégias de distribuição de risco em anos secos, e registradas nesse estudo, podem não ser suficientes para manter as populações endêmicas de *C. oncocalyx*.

Agradecimentos

Nós agradecemos à Fundação Cearense de Apoio ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico (FUNCAP) pelo apoio financeiro (processo 093.01.00/09). À Faculdade de Educação de Itapipoca (FACEDI) da Universidade Estadual do Ceará (UECE) pela liberação das atividades docentes da primeira autora para realização do curso de doutorado. Agradecemos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelas bolsas de produtividade em pesquisa concedidas a F. R. Martins e F. S. Araújo. À Menezes, B. S. e Costa, I. R. pela ajuda nos trabalhos de campo. Aos gestores da Reserva Serra das Almas pela permissão para trabalhar nas terras sob suas supervisões e pelo suporte logístico.

Referências

- Borchert R. 1994. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology*, **75**: 1437–1449.
- Borchert R, Meyer SA, Felger RS, Porter-Bolland L. 2004. Environmental control of flowering periodicity in Costa Rican and Mexican tropical dry forests. *Global Ecology and Biogeography*, **13**: 409-425.

- Borchert R, Renner SS, Calle Z, Vavarrete D, Tye A, Gautier L, Spichiger R, Hildebrand P. 2005. Photoperiodic induction of synchronous flowering near the Equator. *Nature*, **433**: 627-629.
- Borchert R, Rivera G, Hagnauer W. 2002. Modification of vegetative phenology in a tropical semi-deciduous forest by abnormal drought and rain. *Biotropica*, **34**: 27-39.
- Bullock SH and Solis-Magallanes A. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, **22**: 22-35.
- Carvalho PER. 2008. Pau-Branco-do-Sertão (*Auxemma oncocalyx*). *Circular Técnica Embrapa*, **153**: 1-6.
- Chesson P, Gebauer RLE, Schwinning S, Huntly N, Wiegand K, Ernest SKM, Sher A, Novoplansky A, Weltzin JF. 2004. Resource pulses, species interactions and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. *Oecologia*, **141**: 236-253.
- Cole MM. 1960. Cerrado, Caatinga and Pantanal: the distribution and origin of the savanna vegetation of Brazil. *The Geographical Journal*, **126**: 168-179.
- Costa RC and Araújo FS. 2012. Physiognomy and structure of a caatinga with *Cordia oncocalyx* (Boraginaceae), a new type of community in Andrade-Lima's classification of caatingas. *Rodriguésia*, *In press*.
- De Bie S, Ketner P, Paasse M, Geerling C. 1998. Woody plant phenology in the west Africa savanna. *Journal of Biogeography*, **25**: 883-900.
- Devineau JL. 1999. Seasonal rhythms and phenological plasticity of savanna woody species in a fallow farming system (south-west Burkina Faso). *Journal of Tropical Ecology*, **15**: 497-513.
- Elliott S, Baker JP, Borchert R. 2006. Leaf flushing during the dry season: the paradox of Asian monsoon forests. *Global Ecology and Biogeography*, **15**: 248-257.
- Facelli JM, Chesson P, Barnes N. 2005. Differences in seed biology of annual plants in arid lands: a key ingredient of the storage effect. *Ecology*, **86**: 2998-3006.
- Fournier LA. 1974. Um método quantitativo para la medición de características fenológicas en arboles. *Turrialba*, **24**: 422-423.
- Heideman PD. 1989. Temporal and spatial variation in the phenology of flowering and fruiting in a tropical rainforest. *Journal of Tropical Ecology*, **77**: 1059-1079.
- Kelly D and Sork VL. 2002. Mast seeding in perennial plants: why, how, where? *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**: 427-447.
- Kikuzawa K. 1995. Leaf phenology as an optimal strategy for carbon gain in plants. *Canadian Journal of Botany*, **73**: 158-163.
- Kovach WL. 2007. Oriana for Windows 3. Wales, Kovach Computing Services.
- Lammi, J., 2009. Online photoperiod calculator. <http://www.nic.fi/wbenefon/sun.php3> (accessed on: 20/05/2011).
- Lima ALA and Rodal MJN. 2010. Phenology and wood density of plants growing in the semi-arid region of northeastern Brazil. *Journal of Arid Environments*, **74**: 1363-1373.
- Lorenzi H. 2009. *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. v 1. 5 ed. São Paulo: Plantarum. 384 pp.

- Machado ICS, Barros LM, Sampaio EVSB. 1997. Phenology of caatinga species at Serra Talhada, Northeastern Brazil. *Biotropica*, **29**: 57-68.
- Mahall BE, Thwing LK, Tyler CMA. 2010. Quantitative comparison of two extremes in chaparral shrub phenology. *Flora*, **205**: 513-526.
- Miles L, Newton AC, Defries RS, Ravilious C, May I, Blyth S, Valerie VK, Gordon JE. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography*, **33**: 491-502.
- Pau S, Elizabeth MW, Benjamin IC, Jonathan D, Nathan JBK, Kjell B, Julio LB, Elsa EC. 2011. Predicting phenology by integrating ecology, evolution and climate science. *Global Change Biology*, **17**: 3633-3643.
- Pavón NP and Briones O. 2001. Phenological patterns of nine perennial plants in an intertropical semi-arid Mexican scrub. *Journal of Arid Environments*, **49**: 265-277.
- Peel MC, Finlayson BL, McMahon TA. 2007. Updated world map of the Koppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences*, **11**: 1633-1644.
- R Development Core Team, 2010. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Reich PB and Borchert R. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*, **72**: 61-74.
- Rivera G, Elliott S, Caldas LS, Nicolossi G, Coradin VTR, Borchert R. 2002. Increasing day-length induces spring flushing of tropical dry forest trees in the absence of rain. *Trees*, **16**: 445-456.
- Sampaio E. 1995. Overview of the Brazilian caatinga, in: Bullock SH, Mooney HA, Medina E. (Eds.), *Seasonally dry tropical forests*. New York: Cambridge University Press, pp. 35-63.
- Sarmiento G. and Monasterio M. 1983. Life forms and phenology, in: Bourlière F. (Ed.), *Ecosystems of the world: tropical savannas*. Amsterdam: Elsevier, pp. 79-108.
- Sayer EJ and Newbery DM. 2003. The role of tree size in the leafing phenology of a seasonally dry tropical forest in Belize, Central America. *Journal of Tropical Ecology*, **19**: 539-548.
- Seghieri J, Floret CH, Pontanier R. 1995. Plant phenology in relation to water availability: herbaceous and woody species in the savannas of northern Cameroon. *Journal of Tropical Ecology*, **11**: 237-254.
- Seghieri J, Vescovo A, Padel K, Soubie R, Arjounin M, Boulain N, Rosnay P, Galle S, Gosset M, Mouctar AH, Peugeot C, Timouk F. 2009. Relationships between climate, soil moisture and phenology of the woody cover in two sites located along the West African latitudinal gradient. *Journal of Hydrology*, **375**: 78-89.
- Silva MAP and Machado ICS. 1997. Biologia da reprodução e morfologia polínica de *Auxemma* Miers. *Boletim da Sociedade Broteriana*, **68**: 73-88.
- Singh KP and Kushwaha CP. 2005. Emerging paradigms of tree phenology in dry tropics. *Current Science*, **89**: 964-975.
- Spjut RW. 1994. *A systematic treatment of fruit types*. New York: New York Botanic Garden. pp 182.

- Van Schaik CP, Terborgh JW, Wright JS. 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **24**: 353-377.
- Venable DL. 2007. Bet hedging in a guild of desert annuals. *Ecology* 88, 1086–1090.
- Vieira DLM and Scariot A, 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology*, **14**: 11–20.
- Walther GR, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJC, Fromentin JM, Hoegh-Guldberg O, Bairlein F. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature*, **416**: 389-395.
- Williams RJ, Myers BA, Muller WJ, Duff GA, Eamus D. 1997. Leaf phenology of woody species in a North Australian tropical savanna. *Ecology*, **78**: 2542-2558.
- Woodward FI, Lomas MR, Kelly CK. 2004. Global climate and the distribution of plant biomes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **359**: 1465–1476.
- Yadav RK and Yadav AS. 2008. Phenology of selected woody species in a tropical dry deciduous forest in Rajasthan, India. *Tropical Ecology*, **49**: 25-34.

Tabela 1. Correlação de Spearman (r_s) entre os fatores abióticos e as fenofases de *Cordia oncocalyx* no período de abril de 2009 a março de 2011. P = Precipitação; U = Umidade do solo; T = Temperatura; F = Fotoperíodo; 0 = mês de ocorrência do evento fenológico e 1 = mês anterior à ocorrência do evento fenológico. * Resultados não significativos ($p > 0.05$).

Fenofases		P0	P1	U0	U1	T0	T1	F0	F1
Índice de Atividade	Brotamento folha	0.72	0.44	0.71	*	*	*	*	0.60
	Folha adulta	0.53	0.72	*	0.53	-0.66	-0.44	*	*
	Queda de folha	*	*	-0.40	*	*	*	-0.45	-0.45
	Flor aberta	*	0.46	0.41	0.41	*	*	*	*
	Fruto imaturo	*	0.57	0.47	0.63	-0.71	-0.67	-0.51	*
	Fruto maduro	-0.62	-0.39	-0.45	*	*	*	*	-0.62
Índice de Intensidade	Brotamento folha	0.65	*	0.66	*	*	*	0.43	0.61
	Folha adulta	0.68	0.79	0.53	0.58	-0.59	*	*	*
	Queda de folha	*	*	-0.40	*	*	*	-0.44	-0.45
	Flor aberta	*	0.46	0.41	0.40	*	*	*	*
	Fruto imaturo	*	0.56	0.47	0.62	-0.72	-0.66	-0.54	*
	Fruto maduro	-0.63	-0.44	-0.49	*	*	*	*	-0.60

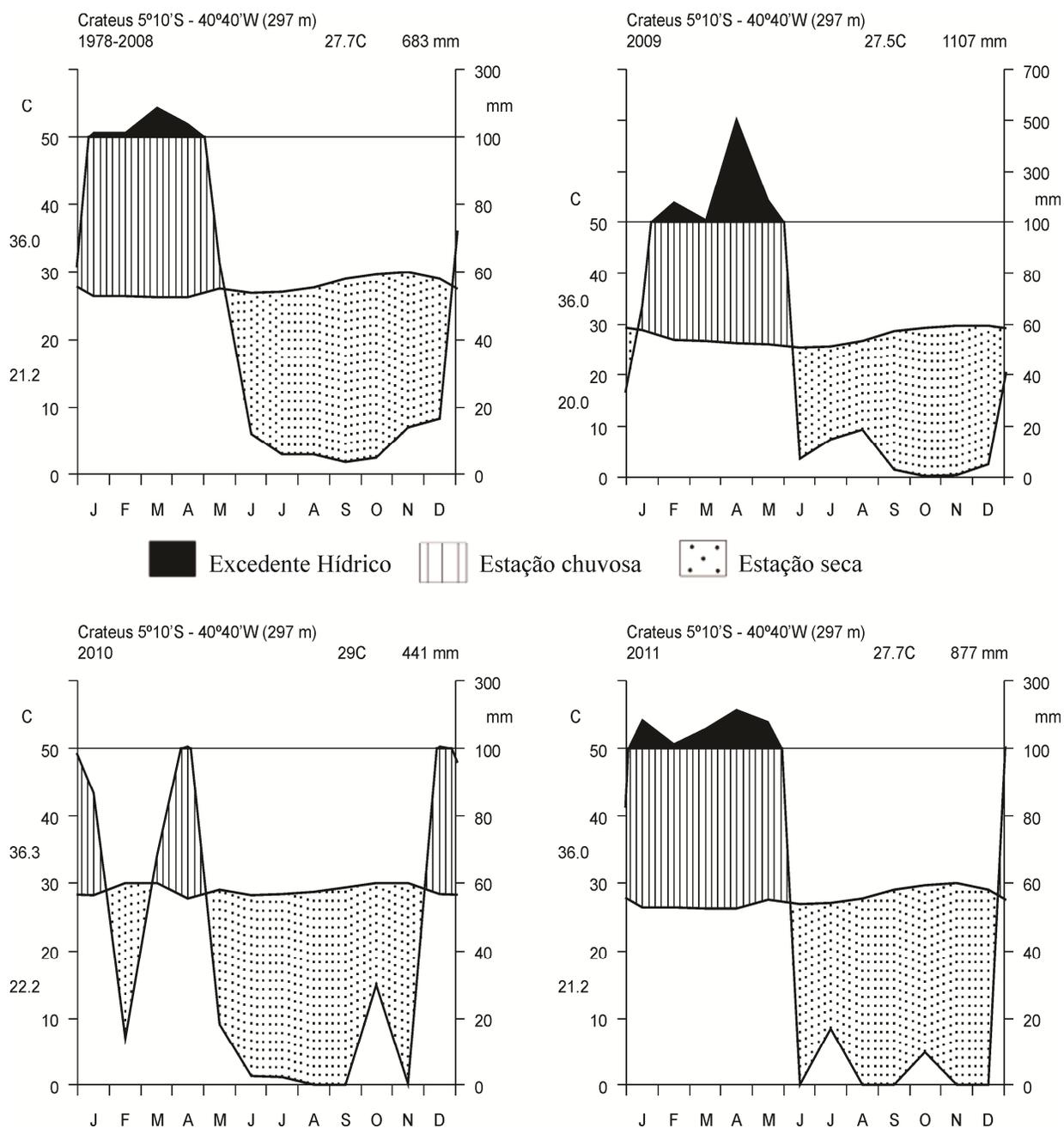


Figura 1. Diagrama climático de Walter e Lieth, durante a média histórica (1978-2008) e durante o período do estudo (2009, 2010, 2011) para Crateús, estado do Ceará, nordeste do Brasil. Ambiente R, pacote climatol (R Development Core Team 2010).

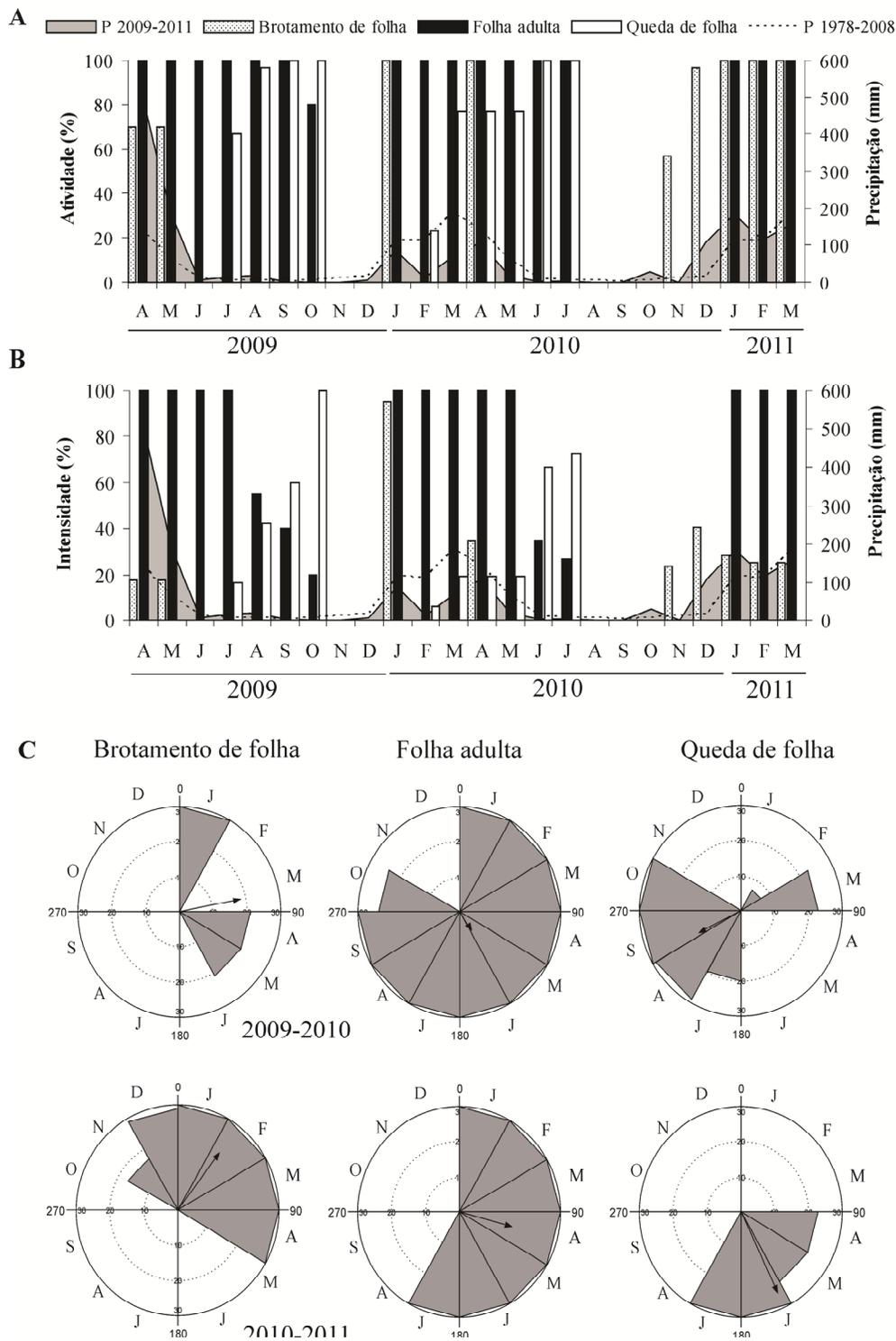


Figura 2. A) Índice de atividade e B) Índice de Intensidade de Fournier, das fenofases vegetativas, e precipitação mensal do período de estudo e da média histórica. C) Histograma circular de frequência relativa mensal indicando a data média. Brotamento de folha (2009-2010 $r = 0.62$, $dp = 56.50^\circ$ e 2010-2011 $r = 0.69$, $dp = 49.72^\circ$), Folha adulta (2009-2010 $r = 0.21$, $dp = 100.54^\circ$ e 2010-2011 $r = 0.54$, $dp = 63.67^\circ$) e Queda de folha (2009-2010 $r = 0.46$, $dp = 71.23^\circ$ e 2010-2011 $r = 0.84$, $dp = 32.83^\circ$), onde r =comprimento do vetor médio e dp = desvio padrão circular.

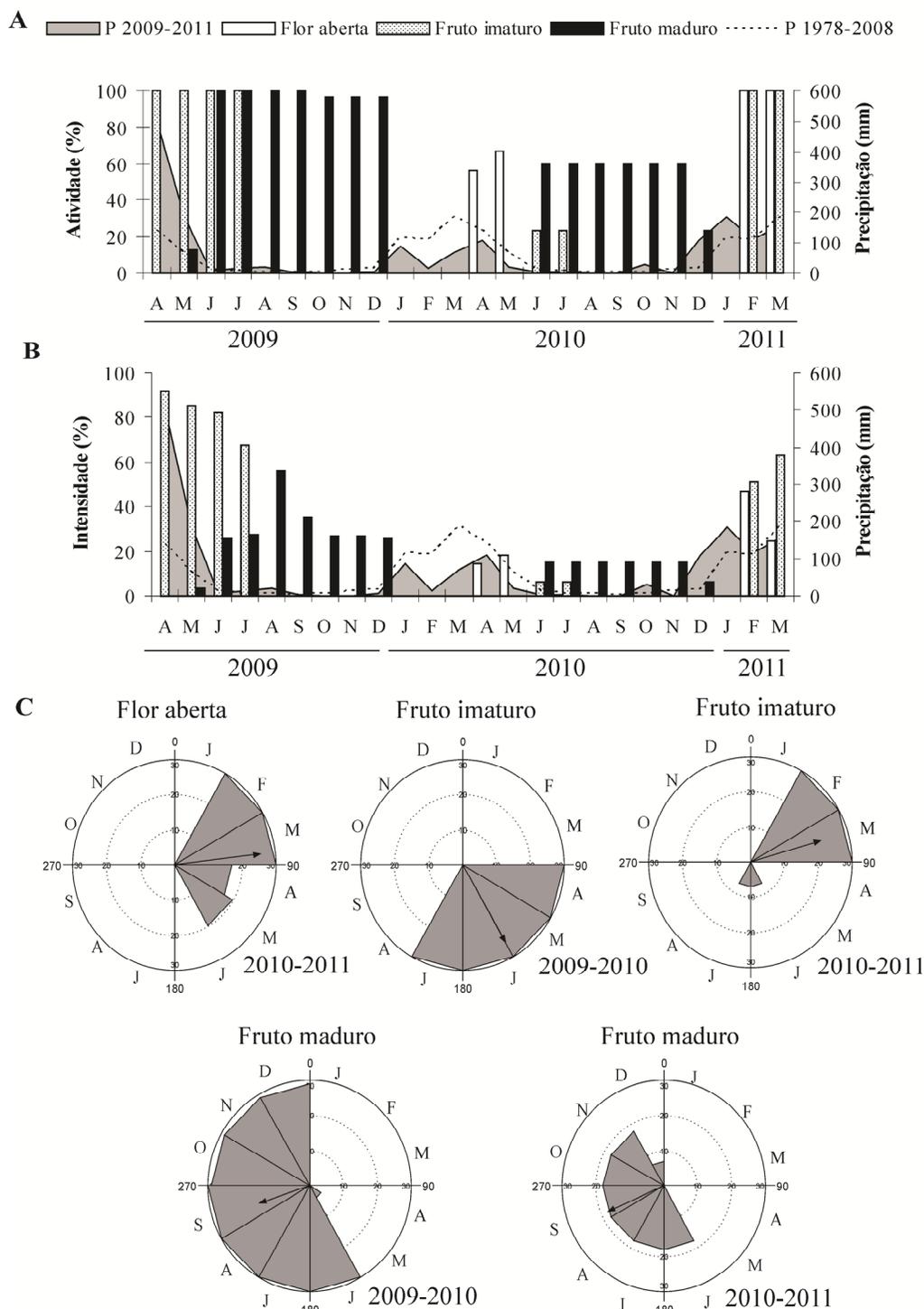


Figura 3. A) Índice de atividade e B) Índice de Intensidade de Fournier, das fenofases reprodutivas, e precipitação mensal do período de estudo, e da média histórica. C) Histograma circular de frequência relativa mensal indicando a data média. Flor aberta (2010-2011 $r = 0.85$, $dp = 32.77^\circ$), Fruto imaturo (2009-2010 $r = 0.85$, $dp = 33.12^\circ$ e 2010-2011 $r = 0.72$, $dp = 46.65^\circ$) e Fruto maduro (2009-2010 $r = 0.52$, $dp = 65.40^\circ$ e 2010-2011 $r = 0.59$, $dp = 58.03^\circ$), onde r = comprimento do vetor médio e dp = desvio padrão circular.

4 MANUSCRITO III

O padrão espacial de uma espécie arbórea sob clima semiárido é influenciado por fatores determinísticos ou estocásticos?

O padrão espacial de uma espécie arbórea sob clima semiárido é influenciado por fatores determinísticos ou estocásticos?

Andréa Pereira Silveira^{a,b*}, Fernando Roberto Martins^c, Francisca Soares de Araújo^b

^aFaculdade de Educação de Itapipoca, Av. Monsenhor Tabosa s/no., Universidade Estadual do Ceará – FACEDI/UECE, 62500-000 Itapipoca, CE, Brasil.

^bPós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Departamento de Biologia, Bloco 906, Universidade Federal do Ceará - UFC, 60455-760 Fortaleza, CE, Brasil.

^c Departamento de Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, Caixa postal 6109, Universidade Estadual de Campinas - UNICAMP, 13083-970 Campinas, SP, Brasil.

Resumo

Questão: A mortalidade dependente de densidade (MDD) e a estocasticidade ambiental podem atuar em conjunto na estruturação espacial ao longo da ontogênese de árvore sob clima sazonalmente seco que apresentam alta densidade local?

Localização: Vegetação de caatinga “*deciduous thorny woodland*”, no semiárido brasileiro.

Métodos: Nós utilizamos correlogramas com índice *I* de Moran e Análises espaciais por índice de distância (SADIE) para determinar os padrões espaciais dos estádios pré-germinativo (sementes) e pós-germinativo (plântula, infante, juvenil, imaturo, virgem e reprodutivo) de uma população de *Cordia oncocalyx*. Para sabermos se os estádios ontogenéticos tendem ou não a ocupar o mesmo ambiente e verificarmos os potenciais efeitos de densidade e abertura de dossel, utilizamos o teste de associação do SADIE.

Resultados: As sementes foram agregadas a curtas distâncias. Esse padrão se manteve no primeiro estágio pós-germinativo (plântula), no estágio intermediário (juvenil) e nos estádios finais (virgem e reprodutivo). Os estádios infante (entre plântula e juvenil) e imaturo (entre juvenil e virgem) apresentaram padrão aleatório. As sementes foram associadas com reprodutivo e plântula, dissociadas de juvenil e imaturo e independente espacialmente de infante e virgem. Houve associação entre reprodutivo e plântula, mas reprodutivo foi dissociado de juvenil e de imaturo e, independente espacialmente de infante e virgem. A mortalidade de plântula e infante foi associada com as densidades iniciais de cada estágio e com a densidade dos reprodutivos. A abertura do dossel variou de 12.3% a 39.5%, mas não foi correlacionada com os parâmetros de mortalidade, recrutamento e densidade nos estádios ontogenéticos iniciais.

Conclusões: A modificação do padrão agregado de semente e plântula para aleatório em infante, e a dissociação entre reprodutivos e sementes em relação aos estádios intermediários, indicam que a MDD atua na estruturação espacial da população. Entretanto, a retomada do padrão agregado nos juvenis e nos estádios virgem e reprodutivo indica que a estocasticidade pluviométrica deve apagar os efeitos da MDD e gerar a distribuição agregada desses estádios. Concluímos que, tanto a MDD quanto a estocasticidade ambiental atuam como forças modeladoras do padrão espacial ao longo da ontogênese de árvores de ambientes sazonalmente secos.

Palavras chave: *Cordia oncocalyx*; dependência de densidade; estocasticidade pluviométrica; caatinga; estágio ontogenético.

Introdução

Em escala local, são esperados três padrões de distribuição para populações de plantas: agregado, aleatório e regular (Dale 1999). O padrão agregado, comum em árvores adultas de florestas tropicais, é gerado por eventos locais de dispersão de sementes (Hubbell 1979; Nathan & Muller-Landau 2000), propagação assexuada (Pare et al. 2009) ou heterogeneidade ambiental (Hardy & Sonké 2004). Os padrões aleatório e regular são considerados raros (Legendre & Fortin 1989; He et al. 1997) e resultam da atuação de mecanismos de mortalidade dependente de densidade - MDD (Janzen 1970; Connell 1971).

O reconhecimento dos padrões espaciais pode indicar quais são os mecanismos que atuam com maior relevância na demografia e estruturação espacial das populações (Dovciak et al. 2001). Sabemos que a força de atuação da MDD e da heterogeneidade ambiental na estruturação de populações de árvores pode diferir não somente entre espécies, mas também durante a ontogênese, influenciando na variação espacial das taxas de sobrevivência e recrutamento em cada estágio ontogenético (Silvertown & Doust 1993). Os padrões espaciais, dos estádios iniciais, gerados pela dispersão, podem ser modificados pela MDD ou pela ocorrência de distúrbios naturais ou antrópicos resultando na distribuição de manchas de habitats com condições favoráveis à germinação, estabelecimento e/ou recrutamento para estádios maduros (Phillips & MacMahon 1981; Wenny 2001).

Estudos em florestas tropicais úmidas (Sternner et al. 1986; Fonseca et al. 2004; Ramos et al. 2005) e sazonais secas (San José et al. 1991; Skarpe 1991; Barot et al. 1999; Souza & Silva 2006) registraram que, em geral, o padrão espacial muda de forte agregação nos estádios iniciais para padrões aleatórios, regulares ou até mesmo diminuição da agregação nos estádios finais. Essa alteração no padrão espacial em conjunto com a dissociação espacial entre indivíduos jovens e adultos configuram evidências de mecanismos de MDD (Janzen 1970; Connell 1971) como fator determinante da distribuição espacial ao longo da ontogênese. Entretanto, tanto em florestas úmidas (Hubbell 1979; Condit et al. 2000) quanto em vegetações sazonais secas (Hay et al. 2000; Costa & Santos 2011), a agregação em algumas espécies é maior nos indivíduos adultos. Nesses casos, a MDD não explica a estruturação espacial e, a maior agregação dos adultos, tem sido creditada à propagação assexuada (Pare et al. 2009), eventos locais de dispersão (Hubbell 1979; Hardy & Sonké 2004), topografia (Condit et al. 2000) ou disponibilidade de microhabitats com condições favoráveis para a sobrevivência até a maturidade (Hay et al. 2000; Costa & Santos 2011). Portanto, conforme demonstrado nos trabalhos de Hubbell (1979), Condit et al. (2000), Hay et al. (2000), Murrell

(2009) e Costa & Santos (2011), o MDD por si só não é suficiente para explicar o padrão espacial de todas as árvores tropicais.

O mecanismo de MDD tem sido mais utilizado para explicar o padrão espacial de árvores que ocorrem em florestas tropicais úmidas do que para árvores de florestas tropicais secas (John et al. 2002; Bagchi et al. 2011). A justificativa dos referidos autores é de que nos ambientes mais secos os processos mais importantes são causados por distúrbios provocados por incêndios e secas naturais. Entretanto, John et al. (2002) ressaltam que a aparente dicotomia entre a MDD e a heterogeneidade ambiental na regulação da estruturação de populações de climas úmidos e secos se deve a escassez de estudos nas formações sazonais secas. Bagchi e colaboradores (2011) argumentam que a MDD é importante em ambos os ambientes, porém, a heterogeneidade ambiental pode obscurecer as evidências do MDD em ambas as florestas. Em formações sazonais secas, as populações estão submetidas à variações imprevisíveis, intra e interanuais, na distribuição temporal das chuvas (Chesson et al. 2004) além de mudanças na disponibilidade vertical e horizontal de luz (Huante & Rincón 1998; Ceccon et al. 2006) e, por isso, os efeitos da MDD podem ser mascarados pela heterogeneidade ambiental resultante de eventos estocásticos, como ressaltou Bagchi et al. (2011). Além disso, Dovciak et al. (2001) ressaltam que a maioria dos estudos populacionais analisam apenas duas ou três classes de tamanho ou de estádios ontogenéticos e, isso também pode mascarar as alterações espaciais que ocorrem ao longo da ontogênese.

Diante do exposto, nós acreditamos que, em escala local, a estruturação do padrão espacial ao longo da ontogênese de populações de árvores que apresentam alta densidade sob clima sazonalmente seco, seja regulada tanto pela MDD, quanto pela estocasticidade ambiental. Se o mecanismo de MDD for o principal responsável pela estruturação espacial, esperamos encontrar uma maior agregação nos estádios iniciais (plântula) e diminuição da agregação ou mudança para padrões aleatórios ou regulares nos estádios finais, bem como uma dissociação espacial entre os estádios iniciais e finais. Se ambos atuarem conjuntamente, nós esperamos que os efeitos da MDD na estruturação espacial ao longo da ontogenia, sejam apagados pelos efeitos dos eventos estocásticos de secas interanuais, e isso resulte em uma estruturação espacial que difere da diminuição gradual da agregação ao longo da ontogenia.

Para testarmos essa hipótese, investigamos a estrutura espacial da chuva de diásporos, do banco de sementes no solo e de seis estádios ontogenéticos pós-germinativos de *Cordia oncocalyx* (Allemão), árvore endêmica e abundante na “deciduous thorny woodland”, denominada localmente de caatinga, no semiárido brasileiro. Investigamos também os padrões espaciais dos eventos de mortalidade e recrutamento além de associações espaciais

dos estádios entre si e destes com a porcentagem de abertura do dossel. *C. oncocalyx* não apresenta reprodução vegetativa, tem frutos grandes, indeiscentes, dispersos pelo vento, possui alta taxa de predação de frutos e sementes e as plântulas são atacadas por fungos patogênicos (Silveira et al. 2005). Baseados nas características da planta em questão e nas informações de Nathan & Muller-Landau (2000), esperamos que as sementes sejam depositadas próximas às árvores matrizes, resultando em um padrão agregado de plântulas, gerado pela limitação de dispersão das sementes.

Material e Métodos

Espécie focal e área de estudo – *Cordia oncocalyx* Allemão (Boraginaceae) é um mesofanerófito que ocorre sobre solos raros do embasamento cristalino, na região semiárida do nordeste Brasileiro (< 500 m a.s.l.). Possui distribuição geográfica restrita (3^o-7^oS and 37^o-41^oW) a áreas de vegetação “deciduous thorny woodland”, localmente denominada de caatinga, um tipo de “woody savanna” (Woodward et al. 2004). O fruto é do tipo *nuculanium* (Spjut 1994), indeiscente (1.9-2.5cm comprimento e 1.2-2.2 cm largura), contém de uma a quatro sementes e é envolto por um cálice que se desenvolve após a fecundação auxiliando na dispersão anemocórica (Silveira et al. 2005). Ela é explorada devido ao valor madeireiro, energético, forrageiro, paisagístico e medicinal (Lorenzi 2009). Reprodução vegetativa não foi registrada. Analisamos a população em um fragmento de caatinga situada na Reserva Natural Serra das Almas, estado do Ceará (5°6'58.1”S, 40°52'19.4”W) a 368 m a.s.l. A área é marcada por duas estações bem definidas, uma chuvosa (janeiro a maio) e outra seca (junho a dezembro), com média pluviométrica de 683 mm anuais. Entretanto, há irregularidade anual tanto na duração do período chuvoso quanto no total pluviométrico. A precipitação foi acima da média em 2009 (1.107 mm) e em 2011 (847 mm), mas em 2010 foi abaixo da média (441 mm), dados do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET). A vegetação é constituída por um estrato herbáceo, predominantemente terofítico (Araújo et al. 2011) e um estrato lenhoso fanerofítico composto por 25 espécies, dentre as quais *Cordia oncocalyx* Allemão é a quinta mais abundante (Costa & Araújo 2012). O clima regional é BSh (semi-árido quente com chuvas de verão e inverno seco) pelo sistema de Köppen-Geiger (Peel et al. 2007).

Coleta de dados – Para sabermos como a estrutura espacial se modifica ao longo da ontogênese coletamos dados da chuva de diásporos, do banco de sementes do solo e dos estádios ontogenéticos pós-germinativos. Classificamos os indivíduos da população em seis estádios (Silveira et al. 2012a): 1) plântula - eixo ortotrópico e cotilédones presentes, 2)

infante - eixo ortotrópico e cotilédones ausentes, 3) juvenil - ramificações plagiotrópicas de primeira ordem, 4) imaturo - ramificações de segunda ordem, 5) virgem - ramificações de terceira ordem ou superior e 6) reprodutivo - ramificações de terceira ordem ou superior e presença de flor, fruto ou cicatriz dessas estruturas. Registramos mensalmente, no período de abril de 2009 a abril de 2011, o número de plantas de *C. oncocalyx* por estágio ontogenético, em 100 parcelas contíguas de 10 x 10m, formando um quadrado de 1 ha, exceto plântulas. Para amostragem do estágio plântula, alocamos parcelas de 5x5 m no canto inferior esquerdo de cada uma das 100 parcelas (plots) de 10x10 m, totalizando 100 subparcelas de 5x5. Anotamos também os dados de mortalidade e recrutamento (plantas que mudaram de estágio) em cada uma das parcelas e subparcelas. O número de indivíduos em cada estágio (N) foi expresso como o total de indivíduos amostrados no primeiro censo (T0: abril de 2009) e nos anos seguintes (T1: março de 2010 e T2: março de 2011) foi obtido como $(n + i) - o$, onde n= número de indivíduos no ano anterior, i= entrada de indivíduos recrutados para aquele estágio e o= saída de indivíduos por morte ou recrutamento para o estágio seguinte.

Para a coleta dos dados de chuva de diásporos, selecionamos 50 parcelas (ímpares), dentre as 100 parcelas de 10x10 m, e no centro de cada uma delas instalamos um coletor de 0,5 x 0,5 m, suspenso a uma altura de 10 cm do solo. Coletamos mensalmente os diásporos acumulados em cada coletor e contabilizamos a produção anual de frutos em cada parcela. Como a dispersão dos diásporos ocorre na estação seca, de julho a dezembro, não analisamos as sementes produzidas em 2011. Para verificarmos o número real de sementes por diásporos, os frutos foram abertos manualmente e contamos o número de sementes saudáveis.

Para a coleta do banco de sementes no solo, utilizamos as outras 50 parcelas de 10x10m, (pares) e, no centro de cada uma, alocamos uma subparcela de 0,5 x 0,5 m para a amostragem da serrapilheira e do solo na profundidade de 0-2 cm. A densidade de sementes no solo foi analisada através da contagem direta do número de frutos por parcela. Não contabilizamos o número real de sementes no banco porque os diásporos foram utilizados em estudos de emergência de plântula em casa de vegetação. Realizamos duas coletas do banco de sementes, dezembro de 2009 e dezembro de 2010, ambas no final da estação seca.

Para verificar se a estrutura espacial da população apresenta correlação com a porcentagem de abertura do dossel, no pico máximo da estação chuvosa, período de maior cobertura do dossel, fizemos fotografias hemisféricas no centro de cada uma das 100 parcelas de 10x 10 m, à altura de 0.80 m. As fotografias foram feitas com, lente olho de peixe acoplada a uma câmera digital CANON EOS5D, e analisadas através do software Gap Light Analyzer (Frazer et al. 1999).

Análise de dados – Descrevemos o padrão espacial dos estádios ontogenéticos pré e pós-germinativos de *C. oncocalyx* em T0, T1 e T2, por meio de análises espaciais por índice de distância – SADIE com o software SadieShell v1.22 (Conrad 2001). SADIE identifica aglomerados com contagens grandes e próximas (patch) ou com contagens pequenas e próximas (gap). Este método analisa a distância para a regularidade (D) que é obtida usando o algoritmo de transporte existente nas unidades de amostragem doadoras (acima da média) e receptoras (abaixo da média). O padrão espacial é quantificado pela permuta da contagem do conjunto de dados observados entre as unidades da amostra. Este fornece os dados para a hipótese nula, em que as contagens são dispostas de forma aleatória. A divisão do valor observado de D pelo valor médio das aleatorizações dá o índice de agregação (I_a). $I_a=1$ indica distribuição aleatória, $I_a > 1$ demonstra distribuição agregada e $I_a < 1$ indica distribuição regular (Perry et al. 1999). Com a interpolação de v_i (patch) e v_j (gap) produzimos mapas de kriging dos padrões espaciais, utilizando o software Surfer 8 (Golden Software, Inc. 2002), que permite a identificação de clusters e lacunas no espaço. Os correlogramas que utilizam o índice I de Moran permitem análises espaciais em classes de distância. Por isso, nós também analisamos os padrões espaciais por meio dessa técnica utilizando o software PASSaGE 2 (Rosenberg & Anderson 2011). Este método analisa os dados de densidade de cada estádio para diferentes classes de distância entre as parcelas, onde a hipótese nula é de aleatoriedade espacial. O coeficiente I de Moran assume valores entre -1 e 1 , e valores negativos ou positivos significativamente diferentes de zero (aleatoriedade), indicam respectivamente que as densidades são diferentes ou semelhantes nas parcelas que se encontram dentro da classe de distância considerada (Legendere & Fortin 1989). Utilizamos 12 classes de distância e amplitude de 11 metros para cada um dos estádios ontogenéticos e seis classes de distância e amplitude de 22 metros para os dados de chuva de sementes e banco de sementes. Os gráficos dos correlogramas foram feitos no ambiente R (R Development Core Team 2010).

Para sabermos se os estádios ontogenéticos tendem ou não a ocupar o mesmo ambiente e verificarmos os potenciais efeitos de densidade e abertura de dossel, utilizamos o teste de associação do SADIE. Este teste avalia a similaridade espacial (X) com base na semelhança entre os índices de aglomeração (I_a) de dois conjuntos de dados e não das suas propriedades numéricas. Por isso, essa técnica tem um maior poder de detectar associações ou dissociações quando elas estão presentes, independente dos padrões espaciais de cada conjunto de dados (Perry & Dixon 2002). O índice de associação X varia de $+1$ (completa

associação espacial) a -1 (completa dissociação espacial), com 0 indicando independência espacial.

Resultados

Os padrões espaciais interanuais de *C. oncocalyx* se mantiveram constantes ao longo do tempo analisado (Tabela 1). As sementes recém dispersas (chuva de diásporos) e armazenadas no solo (banco de sementes) apresentaram padrão espacial agregado. Esse padrão se manteve no estágio plântula, porém os estádios infante e imaturo apresentaram distribuição aleatória. Os estádios finais (virgem e reprodutivo) também apresentaram padrão agregado (Tabela 1). A mortalidade de plântulas e a transição de plântula para infante foram igualmente agregadas como o padrão agregado inicial do estágio plântula (Tabela 1).

Não verificamos alterações na estrutura geral dos correlogramas e mapas de distribuição entre os três anos do estudo. Diante disso, optamos por apresentar apenas os gráficos de um único período (Fig. 1 e 2). Os correlogramas demonstraram que infante e imaturo apresentam distribuição aleatória em todas as classes de distância, enquanto os demais estádios apresentam estruturação espacial significativa, com um pico de agregação a curtas distâncias (até 22 m para sementes e até 33 m para os demais estádios), seguido por aleatoriedade e segregação em escalas intermediárias e distâncias maiores (Fig. 1).

As sementes recém dispersas e acumuladas no solo apresentaram associação espacial com os estádios reprodutivo e plântula (X entre 0.67 e 0.75, $p < 0.025$), dissociação com jovem e imaturo (X entre -0.34 e -0.47, $p > 0.975$) e independência espacial com infante e virgem. Em relação aos estádios pós-germinativos houve associação entre reprodutivo e plântula, mas os reprodutivos estão dissociados espacialmente de juvenil e de imaturo e apresentam independência espacial de infante e virgem (Tabela 2). As mortalidades de plântula e infante foram associadas positivamente com as densidades iniciais de cada estágio e com a densidade dos reprodutivos (Tabela 2). As relações espaciais entre os estádios, detectadas pelo teste de associação SADIE, estão evidenciadas na análise visual dos mapas, pois os estádios associados positivamente (semente e reprodutivo, semente e plântula, plântula e reprodutivo, infante e juvenil, juvenil e imaturo) apresentam sobreposição nas áreas de maior densidade. Enquanto, os pares de estádios que ocorreram ao acaso no espaço, isto é, não apresentam exclusão nem atração, demonstram pouca sobreposição entre as áreas de maior densidade nos mapas (Fig. 2).

A abertura do dossel variou de 12.3% a 39.5% (média de 20.8 ± 5.0) e apresentou padrão agregado. Porém, o teste de associação espacial SADIE não detectou correlação entre

a abertura do dossel e os parâmetros de mortalidade, recrutamento e densidade para a maioria dos estádios ontogenéticos, exceto virgem que apresentou dissociação significativa ($X = -0.25$, $p > 0.975$) com as áreas de maior porcentagem de abertura do dossel, isto é, ocorrem em maior densidade em áreas com dossel mais fechado.

Discussão

O padrão agregado a curtas distâncias da chuva de sementes e do banco de sementes, em conjunto com a associação espacial positiva de sementes com reprodutivos, encontrados para a população de *C. oncocalyx*, confirmam o modelo leptocúrtico da curva de dispersão proposto por Janzen (1970), Hubbell (1979) e Nathan & Muller-Landau (2000), no qual, mesmo em plantas com diásporos dispersos pelo vento, a deposição de propágulos é maior próximo dos adultos reprodutivos. Essa agregação dos diásporos de *C. oncocalyx*, a despeito de um cálice acrescente e persistente que auxilia na dispersão anemocórica, pode ser devido ao grande tamanho dos frutos (em média 2,2 cm de comprimento por 1,7cm de largura) que possivelmente limita a dispersão a grandes distâncias.

O padrão espacial agregado registrado tanto nas plântulas como nos reprodutivos e sementes de *C. oncocalyx*, inclusive em relação à localização e escala dos agregados demonstra, conforme (Hubbell 1979), que a agregação das plântulas é determinada pela dispersão local e, não pela ocorrência de microsítios favoráveis a germinação, como esperado por Wenny (2001) para ambientes heterogêneos. Por outro lado, Silvertown & Doust (1993) relataram que a associação entre plântulas e adultos reprodutivos só poderá ser explicada pela ocorrência de sítios favoráveis à germinação nos casos de grande coincidência destes sítios com os locais de ocorrência dos reprodutivos. Estudos adicionais são necessários para verificar se a germinação e o estabelecimento agregado das plântulas de *C. oncocalyx* são influenciados apenas pela dispersão local ou se também são condicionados pela ocorrência de sítios favoráveis a germinação, próximo dos adultos reprodutivos.

A população analisada ocorre em um ambiente que apresenta variações interanuais na intensidade e duração da estação chuvosa e não apresentou diferenças interanuais no padrão espacial dos diferentes estádios. Neste caso, se tivesse ocorrido diferença interanual na agregação de plântulas, conforme Houle (1998) e Nathan & Muller-Landau (2000), tais diferenças poderiam ser explicadas pela variabilidade na produção de sementes aliada à ausência de um banco de sementes persistente. Porém, em *C. oncocalyx* a alta densidade de plântulas em 2011, foi oriunda do banco de sementes estocado em anos anteriores, visto que registramos uma produção de sementes inexpressiva em 2010 foi inexpressiva (Silveira et al.

2012b). Isso indica que o estoque agregado de sementes no solo contribui para que a agregação de plântulas não seja alterada pela variação interanual na densidade de sementes recém dispersas.

Os padrões agregados registrados na dispersão e acúmulo de sementes produzem agregados de plântulas próximos aos reprodutivos, por outro lado, a aleatoriedade registrada em infante indica que o padrão espacial foi alterado pela mortalidade dependente de densidade das plântulas. Em adição, as plântulas que crescem longe dos reprodutivos parecem ser as mais prováveis de sobreviver e recrutar para o estágio infante, pois a associação entre infante e reprodutivo, apesar de não significativa, apresentou valores negativos, tendência de repulsão entre esses estádios. Além disso, a dissociação foi completamente alcançada no estágio juvenil, que foi significativamente dissociado de reprodutivo. A ocorrência dessas dissociações evidencia o determinismo da MDD, mecanismo amplamente registrado para diversas espécies tropicais por vários autores, tais como: Clark & Clark (1984), Sterner et al. (1986), San José et al. (1991), Skarpe (1991), Barot et al. (1999), Hay et al. (2000), Fonseca et al. (2004) e Souza & Silva (2006).

Se considerarmos ainda que infante possui alta densidade e baixos índices de mortalidade em comparação com o estágio plântula (ver Tabela 1), podemos ponderar que os indivíduos desse estágio são oriundos de várias coortes e são resistentes à variabilidade pluviométrica interanual. Apesar de não excluir a influência da MDD, esse cenário aponta para uma explicação alternativa, onde a aleatoriedade de infante seria reflexo de fatores independentes de densidade como: pouca especificidade de locais com condições mais favoráveis para sobrevivência de infantes (p. ex. luz, água e/ou nutrientes do solo), ou indício de eventos de sobrevivência diferenciados, devido à alternância de anos mais chuvosos e anos mais secos, proporcionando manchas de habitats com condições favoráveis a sobrevivência dos infantes diferenciados no tempo e no espaço. A progressão de agregação em indivíduos pequenos para aleatoriedade em indivíduos adultos foi registrada por Wiegand (2000) e Caylor et al. (2003) em espécies de regiões áridas e semiáridas, cuja explicação foi atribuída a efeitos independentes de densidade, como a distribuição aleatória de sítios de regeneração. No caso de *C. oncocalyx*, acreditamos que a aleatoriedade dos infantes seja reflexo da estocasticidade pluviométrica que pode ocasionar diferenciação interanual de ambientes favoráveis, tanto em relação a disponibilidade hídrica quanto em relação a disponibilidade vertical de luz, e atuar em conjunto com o mecanismo de MDD no estágio infante.

A agregação do estágio juvenil associada à redução significativa na densidade de indivíduos em relação ao estágio infante demonstra que o recrutamento para juvenil é

espacialmente limitado, isto é, depende de locais específicos para os juvenis (luz, água e/ou nutrientes do solo). Nesta fase, a estocasticidade pluviométrica deve mascarar os efeitos da MDD na estruturação espacial ao longo da ontogenia. Huante & Rincón (1998) e Ceccon et al. (2006) explicam que a estocasticidade na distribuição das chuvas em formações sazonais secas, também ocasiona mudanças na disponibilidade de luz (vertical e horizontal), que pode ser em função do componente herbáceo, da produção gradual de folhas do componente lenhoso, da perda de folhas em algumas árvores resultado da ocorrência de estiagem dentro da estação chuvosa, ou ainda da existência de pequenas clareiras formadas pela ocorrência de árvores mortas em pé. No fragmento de caatinga em que analisamos a estrutura espacial de *C. oncocalyx*, registramos que apenas 4.7% da luz incidente no dossel chega no nível do solo e 6.2% atinge o subosque a 1.30 m (Silveira et al., 2012a). Contudo, apesar de registrarmos que na estação de crescimento (chuvosa), os estádios iniciais estão submetidos a condições de baixa disponibilidade de luz nos estratos inferiores da vegetação, verificarmos que no período chuvoso a porcentagem de abertura do dossel não demonstrou relação com a distribuição espacial dos estádios iniciais.

A alteração do padrão agregado no estádio juvenil para aleatório no estádio imaturo e a associação espacial entre juvenil e imaturo, indica que eles tendem a ocupar os mesmos locais e possivelmente resulta da baixa densidade de imaturos. Por fim, o padrão agregado dos estádios finais, virgem e reprodutivo, diferente do esperado caso a MDD fosse o principal regulador da estrutura espacial ao longo da ontogênese, como explicado por Janzen (1970) e Connell (1971), indica provável dependência de locais específicos para o estabelecimento dos adultos de *C. oncocalyx*. Apesar de virgem ter apresentado correlação espacial com áreas de dossel mais fechado, nós acreditamos que a maior densidade de virgens em determinados locais resulta em áreas com dossel mais fechado, sendo, portanto, uma consequência e não uma causa. Além disso, essa correlação explicou apenas 25% da variação e, outros fatores não mensurados neste estudo como topografia, umidade e nutrientes do solo, podem determinar quais locais são mais adequados para o recrutamento até a maturidade. Assim, há necessidade de estudos futuros para elucidar os fatores condicionantes da agregação nos estádios finais.

Modificação de um padrão aleatório nos estádios iniciais (plantas com altura $\leq 1,5$ m) para agregado nos estádios finais ($> 1,5$ m) também foi registrado para *Qualea grandiflora* no cerrado Brasileiro por Costa & Santos (2011). Nesse caso, como houve associação positiva entre indivíduos grandes e pequenos, os autores argumentam que a MDD não foi responsável pela mudança do padrão espacial, e a agregação foi atribuída à heterogeneidade ambiental. Porém, em *C. oncocalyx* registramos: 1) padrão agregado em plântulas reflexo da dispersão e

acúmulo de sementes também agregada e próximo dos indivíduos reprodutivos; 2) indícios da MDD nos estádios iniciais, plântula e infante; 3) tendência de repulsão entre infantes e reprodutivos e 4) completa dissociação espacial entre reprodutivos e juvenis. Neste caso, os eventos estocásticos de secas e os eventos determinísticos de MDD, não são independentes e atuam em conjunto ocasionando agregação de sementes e plântulas, aleatoriedade em infantes e retorno a um padrão agregado no estádio juvenil e nos estádios finais. Diante disso, acreditamos que a MDD e a estocasticidade ambiental podem atuar em conjunto na estruturação espacial de árvores de formações sazonais secas. Isso significa que, tanto processos dependentes quanto independentes de densidade desempenham papéis importantes na dinâmica das árvores de florestas tropicais úmidas e secas (He et al. 1997; John et al. 2002). Porém, em florestas tropicais úmidas os fatores determinísticos de MDD que atuam em conjunto com fatores estocásticos, conforme Herrera et al. (1994) e Ramos et al. (2005), se devem à ocorrência de clareiras. Enquanto em ambientes sazonais secos a MDD atua em conjunto com a estocasticidade pluviométrica.

Agradecimentos

Nós agradecemos à Fundação Cearense de Apoio ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico (FUNCAP) pelo apoio financeiro (processo 093.01.00/09). À Faculdade de Educação de Itapipoca (FACEDI) da Universidade Estadual do Ceará (UECE) pela liberação das atividades docentes da primeira autora para realização do curso de doutorado. Agradecemos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelas bolsas de produtividade em pesquisa concedidas a F. R. Martins e F. S. Araújo. À Menezes, B. S. e Costa, I. R. pela ajuda nos trabalhos de campo. Aos gestores da Reserva Serra das Almas pela permissão para trabalhar nas terras sob suas supervisões e pelo suporte logístico.

Referências

Araújo, F.S., Costa, R.C., Lima, J.R., Vasconcelos, S.F., Girão, L.C., Sobrinho, M.S., Bruno, M.M.A., Souza, S.S.G., Nunes, E.P., Figueiredo, M.A., Lima-Verde, L.W. & Loiola, M.I.B., 2011. Floristics and life-forms along a topographic gradient, central-western Ceará, Brazil. *Rodriguésia* 62: 341-366.

- Bagchi, R., Henrys, P.A., Brown, P.E., Burslem, D.F.R.P., Diggle, P.J., Gunatilleke, C.V.S., Nimal Gunatilleke, I.A.U., Kassim, A.R., Law, R., Noor, S. & Valencia, R.L. 2011. Spatial patterns reveal negative density dependence and habitat associations in tropical trees. *Ecology* 92: 1723–1729.
- Barot, S., Gignoux, J. & Menaut, J. 1999. Demography of a savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial pattern analyses. *Ecology* 80: 1987-2005.
- Caylor, K.K., Shugart, H.H., Dowty, P.R. & Smith, T.M. 2003. Tree spacing along the Kalahari transect in southern Africa. *Journal of Arid Environments* 54: 281-296.
- Ceccon, E., Huante, P., Rincón, E. 2006. Abiotic factors influencing tropical dry forests regeneration. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49: 305-312.
- Chesson, P., Gebauer, R.L.E., Schwinning, S., Huntly, N., Wiegand, K., Ernest, S.K.M., Sher, A., Novoplansky, A. & Welzlin, J.F. 2004. Resource pulses, species interactions and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. *Oecologia* 141: 236-253.
- Clark, D.A. & Clark, D.B. 1984. Spacing dynamics of tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *The American Naturalist* 124: 769-788.
- Condit, R., Ashton, P.S., Baker, P., Bunyavejchewin, S., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N., Hubbell, S.P., Foster, R.B., Itoh, A., LaFrankie, J.V., Lee, H. S., Losos, E., Manokaran, N., Sukumar, R. & Yamakura, T. 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science* 228: 1414-1418.
- Connell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: Den Böer, P.J., Gradwell, G.R., (eds.). *Dynamics of populations*. Center for agricultural publications and documentation, Wageningen.
- Conrad, K.F. 2001. *SADIEShell Version 1.22*. http://www.rothamsted.ac.uk/pie/sadie/SADIE_downloads_software_page_5_2.htm.
- Costa, R.C. & Araújo, F.S. 2012. Fisionomia e estrutura de uma caatinga com *Cordia oncocalyx* Allemão, um novo tipo de comunidade na classificação das caatingas de Andrade-Lima. *Rodriguésia* 63: 269-276.
- Costa, R.C. & Santos, F.A.M. 2011. Padrões espaciais de *Qualea Grandiflora* Mart. em fragmentos de Cerrado no estado de São Paulo. *Acta Botânica Brasilica* 25: 215-222.
- Dale, M.R.T. 1999. *Spatial pattern analysis in plant ecology*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Dovciak, M., Frelich, L.E. & Reich, P.B. 2001. Discordance in spatial patterns of white pine (*Pinus strobus*) size-classes in a patchy near-boreal forest. *Journal of Ecology* 89: 280-291.

- Fonseca, M.G., Martini, A.M.Z. & Santos, F.A.M. 2004. Spatial structure of *Aspidosperma Polyneuron* in two semi-deciduous forests in southeast Brazil. *Journal of Vegetation Science* 15: 41-48.
- Frazer, G.W., Canham, C.D. & Lertzman, K.P. 1999. *Gap Light Analyzer (GLA)*, Version 2.0. Imaging software extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- Golden Software, Inc. 2002. Surfer Version 8.02 – *Surface Mapping System*. Golden, Colorado.
- Hardy, O.J. & Sonké, B. 2004. Spatial pattern analysis of tree species distribution in a tropical rain forest of Cameroon: assessing the role of limited dispersal and niche differentiation. *Forest Ecology and Management* 197: 191–202.
- Hay, J.D., Bizerril, M.X., Calouro, A.M., Costa, E.M.N., Ferreira, A.M.A., Gastal, M.L.A., Junior, C.D.G., Manzan, D.J., Martins, C.R., Monteiro, J.M.G., Oliveira, S.A., Rodrigues, M.C.M., Seyffarth, J.A.S. & Walter, B.M.T. 2000. Comparação do padrão da distribuição espacial em escalas diferentes de espécies nativas do Cerrado, em Brasília, DF. *Revista Brasileira de Botânica* 23: 341-347.
- He, F., Legendre, P. & Lafrankie, J.V. 1997. Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Vegetation Science* 8: 105-114.
- Herrera, C.M., Jordano, P., Lopez-Soria, L. & Amat, J.A. 1994. Recruitment of a mast-fruited, bird dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs* 64: 315-344.
- Houle, G. 1998. Seed dispersal and seedling recruitment of *Betula alleghaniensis*: spatial inconsistency in time. *Ecology* 79: 807–818.
- Huante, P. & Rincón, E. 1998. Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates. *Oecologia* 113: 53-66.
- Hubbell, S.P. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203: 1299-1309.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501-528.
- John, R., Dattaraja, H.S., Suresh, H.S. & Sukumar, R. 2002. Density-dependence in common tree species in a tropical dry forest in Mudumalai, southern India. *Journal of Vegetation Science* 13: 45-56.

- Legendre, P. & Fortin, M.J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107-138.
- Lorenzi, H. 2009. *Árvores Brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*, 5 ed. Plantarum, São Paulo.
- Murrell, D.J. 2009. On the emergent spatial structure of size-structured populations: when does self-thinning lead to a reduction in clustering? *Journal of Ecology* 97: 256–266
- Nathan, R. & Muller-Landau, H.C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Tree* 15: 278-285.
- Pare, S., Savadogo, P., Tigabu, M., Oden, P.C. & Ouadba, J.M. 2009. Regeneration and spatial distribution of seedling populations in sudanian dry forests in relation to conservation status and human pressure. *Tropical Ecology* 50: 339-353.
- Peel, M.C., Finlayson B.L. & McMahon T.A. 2007. Updated world map of the koppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences* 11: 1633-1644.
- Perry, J.N. & Dixon, P. 2002. A new method for measuring spatial association in ecological count data. *Ecoscience* 9: 133-141.
- Perry, J.N., Winder, L., Holland, J.M. & Alston, R.D. 1999. Red-blue plots for detecting clusters in count data. *Ecology Letters* 2:106-113.
- Phillips, D.L. & Macmahon, J.A. 1981. Competition and spacing patterns in desert shrubs. *Journal of Ecology* 69: 97-115.
- R Development Core Team. 2010. *R: A Language And Environment For Statistical Computing*. R Foundation For Statistical Computing, Vienna, Austria. Isbn 3-900051-07-0, <http://www.r-project.org>.
- Ramos, F.N., Silva-Matos, D.M. & Santos, F.A.M. 2005. Spatial distribution of seeds and juveniles of *Enterolobium glaziovii* Bentham (Leguminosae, Mimosoideae) in the Atlantic forest, Brazil. *Acta Botânica Brasílica* 19: 609-614.
- Rosenberg, M.S. & Anderson, C.D. 2011. Passage: Pattern Analysis, Spatial Statistics, And Geographic Exegesis. Version 2. *Methods in Ecology and Evolution* 2:229-232.
- San José, J.J., Fariñas, M.R. & Rosales, J. 1991. Spatial patterns of trees and structuring factors in a trackypogon savanna of the orinoco llanos. *Biotropica* 23: 114-123.
- Silveira, A. P., Araújo, E.L., Araújo, F.S. & Willadino, L.G. 2005. Predação de frutos e germinação de sementes em *Auxemma oncocalyx* (Allemão) Baill. e *Auxemma glazioviana* Taub. p. 416-432. In: Nogueira, R.M.C., Araújo, E.L., Willadino, L.G., Cavalcante, U.M.T. (eds). *Estresses ambientais: danos e benefícios em plantas*. Recife: Mxm.

- Silveira, A.P., Martins, F.R., Araújo, F.S., 2012a. Are tree ontogenetic structure and allometric relationship independent of vegetation formation type? A case study with *Cordia oncocalyx* in the Brazilian Caatinga. *Acta oecologica* 43: 126-133.
- Silveira, A. P., Martins, F.R., Araújo, F.S., 2012b. Do vegetative and reproductive phenophases of deciduous tropical species respond similarly to rainfall pulses? *Journal of Forestry Research, In press.*
- Silvertown, W.J. & Doust, J.L. 1993. *Introduction to plant population biology*. Oxford, Blackwell Science.
- Skarpe, C. 1991. Spatial patterns and dynamics of woody vegetation in an arid savanna. *Journal of Vegetation Science* 2: 565-572.
- Souza, V.L. & Silva, O.A. 2006. Estrutura e distribuição espacial de uma população de *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville em Cerrado da reserva biológica e estação experimental de Mogi Guaçu, estado de São Paulo, Brasil. *Holos* 6: 55-69.
- Spjut, R.W. 1994. *A systematic treatment of fruit types*. New York: New York Botanic Garden.
- Sterner, R.W., Ribic, C.A. & Schatz, G.E. 1986. Testing for life historical changes in spatial patterns of four tropical tree species. *Journal of Ecology* 74: 621-633.
- Warner, R.R. & Chesson, P.L. 1985. Coexistence mediated by recruitment fluctuations: a field guide to the store effect. *The American Naturalist* 125: 769-787.
- Wenny, D.G. 2001. Advantages of seed dispersal: a re-evaluation of directed dispersal. *Evolutionary Ecology Research* 3: 51-74.
- Woodward, F.I, Lomas, M.R. & Kelly, C.K. 2004. Global climate and the distribution of plant biomes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 359: 1465-1476.

Tabela 1. Análises SADIE dos padrões espaciais de *Cordia oncocalyx*. N é o número de diásporos (frutos ou sementes) e indivíduos (estádios ontogenéticos pós-germinativos). Chuva de semente e banco de semente em 12.5 m², plântula 0.25 ha e demais estádios 1.0 ha. Ia é o índice de agregação, * Espacialmente agregada (p<0.05), ^{ns} distribuição aleatória (p>0.05), - insuficiência de dados para realização das análises e -- ausência de dados. T0: abril/2009, T1: março/2010 e T2: março/2011.

Diásporos	N 2009 (Ia)	N 2010 (Ia)	N 2011 (Ia)
Chuva de semente (fruto)	429 (1.4*)	4 -	--
Chuva de semente (semente)	236 (1.5*)	-	--
Banco de semente (fruto serrapilheira)	1330 (1.8*)	762 (1.5*)	--
Banco de semente (fruto solo)	228 (1.7*)	268 (1.8*)	--
Estádios	N T0 (Ia)	N T1 (Ia)	N T2 (Ia)
Plântula	445 (2.8*)	334 (1.8*)	3317 (2.5*)
Infante	2152 (1.2 ^{ns})	2129 (1.1 ^{ns})	2050 (1.2 ^{ns})
Juvenil	86 (1.6*)	103 (1.8*)	115 (1.8*)
Imaturo	16 (1.0 ^{ns})	20 (1.1 ^{ns})	18 (1.1 ^{ns})
Virgem	33 (1.9*)	33 (1.9*)	34 (1.9*)
Reprodutivo	163 (2.3*)	163 (2.3*)	164 (2.3*)
Mortalidade	N T0 (Ia)	N T1 (Ia)	N T2 (Ia)
Plântula	--	339 (2.7*)	334 (1.8*)
Infante	--	108 (1.9*)	67 (1.7*)
Recrutamento	N T0 (Ia)	N T1 (Ia)	N T2 (Ia)
Plântula para Infante	--	106 (2.1*)	0 -
Infante para Juvenil	--	21 (1.3 ^{ns})	12 (1.1 ^{ns})
Juvenil para Imaturo	--	4 -	0 -
Imaturo para Virgem	--	0 -	2 -
Virgem para Reprodutivo	--	0 -	1 -

Tabela 2. Análises SADIE para associações de *Cordia oncocalyx*. *X* é a medida de associação local, * indica valores com p 5%, teste bicaudal: com probabilidade menor que 0.025 para associação significativa (valor positivo) ou maior que 0.975 para dissociação significativa (valor negativo), e ^{ns} independência espacial. T0: abril/2009, T1: março/2010 e T2: março/2011.

Estádio x Estádio	X T0	X T1	X T2
Plântula x Infante	0.12 ^{ns}	0.02 ^{ns}	0.03 ^{ns}
Plântula x Juvenil	-0.48*	-0.46*	-0.52*
Plântula x Imaturo	-0.32*	-0.34*	-0.51*
Plântula x Virgem	0.38*	0.16 ^{ns}	0.18 ^{ns}
Plântula x Reprodutivo	0.61*	0.56*	0.70*
Infante x Juvenil	0.19 ^{ns}	0.32*	0.30*
Infante x Imaturo	-0.03 ^{ns}	-0.09 ^{ns}	-0.02 ^{ns}
Infante x Virgem	0.07 ^{ns}	0.02 ^{ns}	0.03 ^{ns}
Infante x Reprodutivo	-0.06 ^{ns}	-0.03 ^{ns}	-0.11 ^{ns}
Juvenil x Imaturo	0.28*	0.20*	0.29*
Juvenil x Virgem	-0.27*	-0.26*	-0.30*
Juvenil x Reprodutivo	-0.57*	-0.49*	-0.51*
Imaturo x Virgem	-0.01 ^{ns}	0.02 ^{ns}	0.01 ^{ns}
Imaturo x Reprodutivo	-0.29*	-0.32*	-0.35*
Virgem x Reprodutivo	0.18 ^{ns}	0.18 ^{ns}	0.18 ^{ns}
Mortalidade x Densidade	X T0	X T1	X T2
Plântula x Densidade inicial de plântula		0.93*	1.00*
Plântula x Densidade de reprodutivo		0.57*	0.70*
Infante x Densidade inicial de infante		0.45*	0.41*
Infante x Densidade de reprodutivo		0.44*	0.57*

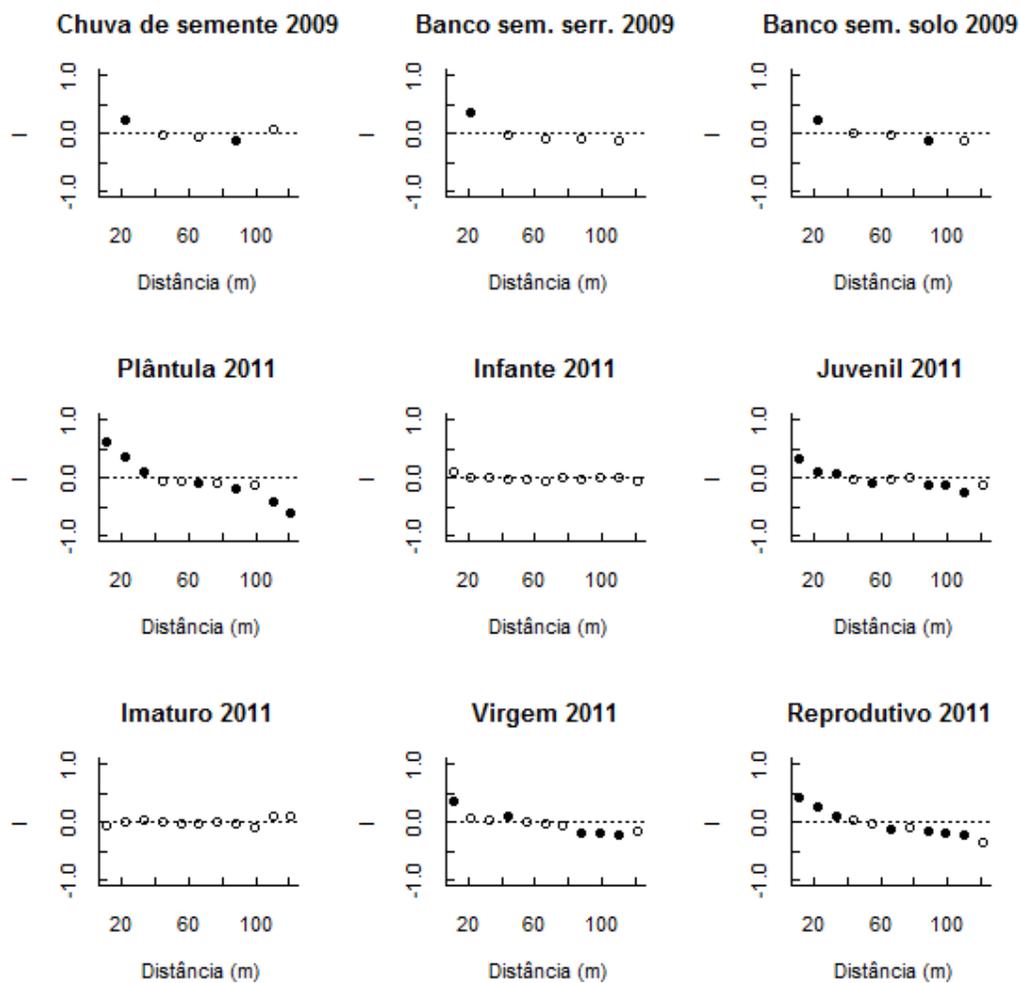


Figura 1. Correlogramas espaciais dos estádios ontogenéticos pós-germinativos de *Cordia oncocalyx*. Símbolos cheios indicam significância de 5% do valor de I (índice de autocorrelação espacial de Moran) para uma determinada classe de distância, símbolos vazios indicam valores não significativos (aleatoriedade) e a linha horizontal pontilhada indica $I = 0$.

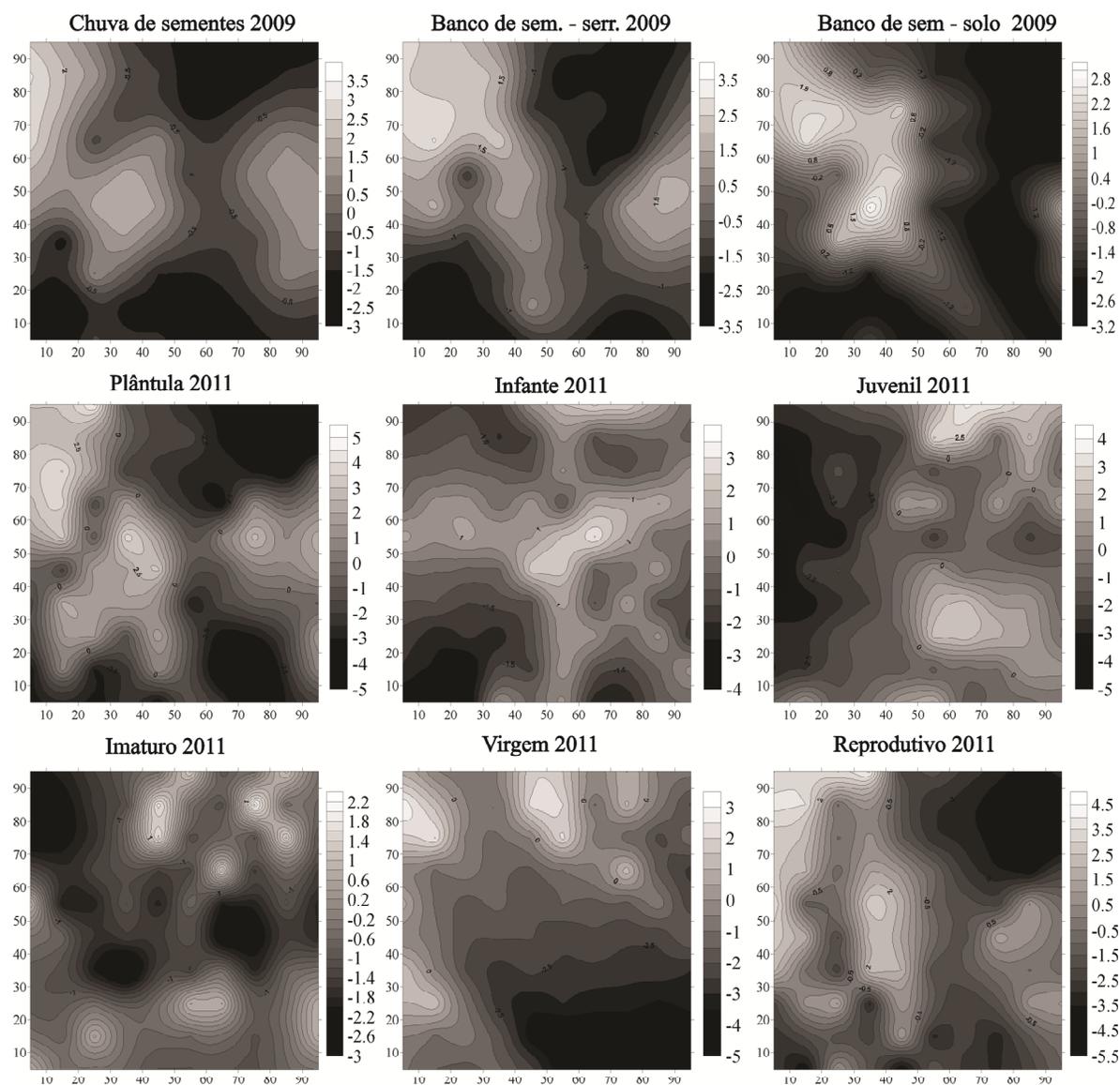


Figura 2. Mapas de distribuição das densidades de chuva de sementes, banco de sementes e estádios ontogenéticos pós-germinativos de *Cordia oncocalyx*, através da técnica de *kriging*. Áreas claras indicam os locais com concentração (patch) e áreas escuras indicam ausência de indivíduos (gap).

5 MANUSCRITO IV

O ciclo de vida e a dinâmica populacional de árvore dominante em vegetação sazonal seca são explicados pela precipitação?

O ciclo de vida e a dinâmica populacional de árvore dominante em vegetação sazonal seca são explicados pela precipitação?

A. P. Silveira^{a,b*}, F. R. Martins^c, F. S. Araújo^b

^aUniversidade Estadual do Ceará, Campus da Faculdade de Educação de Itapipoca - UECE, Av. Monsenhor Tabosa, s/n, 62500-000, Itapipoca, CE, Brazil.

^bPós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Departamento de Biologia, Bloco 906, Universidade Federal do Ceará - UFC, 60455-760, Fortaleza, CE, Brazil.

^cDepartamento de Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, Caixa postal 6109, Universidade Estadual de Campinas – UNICAMP, 13083-970, Campinas, SP, Brazil.

*Correspondência: Universidade Estadual do Ceará, Campus da Faculdade de Educação de Itapipoca, Av. Monsenhor Tabosa, s/n, 62500-000, Itapipoca, CE, Brazil.

RESUMO

A estacionalidade pluviométrica aliada à alta variabilidade temporal e espacial na distribuição da precipitação tem sido os principais fatores abióticos utilizados para explicar a dinâmica de populações arbóreas sob clima sazonalmente seco. Porém, os processos de germinação, sobrevivência e crescimento das espécies lenhosas ocorrem durante o período chuvoso, simultaneamente ao crescimento do componente herbáceo e desenvolvimento da copa do componente lenhoso. Diante disso, estudos de dinâmica devem considerar a possível influência da luz, principalmente nos estádios iniciais das árvores. Para saber quais traços da história de vida de populações arbóreas sob clima sazonalmente seco possibilitam a dominância local de árvores endêmicas, nós analisamos a dinâmica de *Cordia oncocalyx* em um hectare de caatinga da RPPN Serra das Almas ao longo de dois anos. Utilizamos tabelas de vida horizontais e matriz de transição de Lefkovitch e relacionamos os parâmetros demográficos de plântula, infante, juvenil, imaturo, virgem e reprodutivo, com precipitação, teor de umidade do solo e porcentagem de abertura do dossel. A natalidade e o recrutamento ocorrem na estação chuvosa, mas a mortalidade registrada apenas em plântula (76% e 100%) e infante (3% e 6%) se dá ao longo do ano com pico nos meses de seca. O crescimento em altura e diâmetro apresentou decréscimo ou estagnação na seca e acréscimo na chuva. Juvenil apresentou maior crescimento em altura em áreas com dossel mais aberto ($rsS = 0.24$). A taxa de incremento populacional (λ) foi de 1,0336 e a maior sensibilidade foi na transição de infante para juvenil. A dominância local e a tendência de aumento populacional de *C. oncocalyx* são explicadas pela formação de dois bancos, sementes e infantes, os quais garantem um estoque para recomposição populacional mesmo em anos de seca. Nossos resultados confirmam a forte influência da precipitação na dinâmica de árvores de vegetações sazonais secas, mas apontam a luz como fator importante no crescimento dos indivíduos nos estádios iniciais. Além disso, refutam as afirmações existentes na literatura de que o banco de sementes de espécies lenhosas de formações tropicais sazonalmente secas tem papel reduzido na regeneração das populações.

Palavras chave: banco de sementes; endemismo; estocasticidade; matriz de Lefkovitch; sensibilidade.

1. Introdução

Em regiões sob climas sazonalmente secos, a estacionalidade pluviométrica aliada à alta variabilidade temporal e espacial na distribuição da precipitação controlam os eventos fenológicos (Borchert, 1994; Lima and Rodal, 2010) e as dinâmicas de germinação, sobrevivência e crescimento biométrico (Baker et al., 2002; Nath et al., 2006). Conseqüentemente, a dinâmica de regeneração natural de populações que ocorrem em formações vegetacionais sob climas tropicais secos é controlada principalmente pela sazonalidade na precipitação, fertilidade e umidade do solo (Ceccon et al., 2006). O volume e a distribuição das chuvas parecem ser preponderantes na dinâmica das populações e na composição e estrutura de comunidades de ambientes secos (Van der Wall et al., 2009).

No ciclo de vida de uma planta que se reproduz através de sementes, os estádios iniciais do desenvolvimento são etapas críticas (Lamb and Cahill, 2006). Dentre os estádios iniciais, plântula é o que apresenta a maior mortalidade nas diversas formações vegetais. Em formações tropicais sob clima úmido, a alta mortalidade é atribuída à herbivoria, danos mecânicos ocorridos na camada de serrapilheira, ao efeito da densidade e à competição por água, nutrientes do solo e especialmente luz (Clark and Clark, 1987; De Steven, 1994; Engelbrecht et al., 2006, Gilbert et al., 2001; Portela and Santos, 2009; Ramos et al., 2005; Silva Matos et al., 1999). Enquanto em formações sob climas sazonais secos a alta mortalidade de plântulas parece ser mais fortemente influenciada pelo volume e distribuição temporal da precipitação e conseqüente umidade do solo (Garwood, 1983; Ray and Brown, 1995; Cipriotti et al., 2008).

A dinâmica dos ritmos de crescimento biométrico também é controlada pelo clima. Em florestas sob clima úmido, o crescimento ocorre ao longo do ano (Condit et al., 1995). Enquanto em formações sob climas sazonais secos, especialmente no grupo das espécies arbóreas com madeira de alta densidade, o crescimento biométrico responde da seguinte forma: 1) paralisação ou decréscimo durante a estação seca, resultante da perda de água e da redução ou dormência da atividade cambial e; 2) retomada do crescimento na estação chuvosa, devido ao intumescimento celular, reativação da atividade cambial e formação de novas camadas celulares (Baker et al., 2002; Prior et al., 2004; López-Ayala et al., 2006; Worbes, 1999). As respostas das populações de plantas à seca e à chuva têm sido amplamente interpretadas da seguinte forma: a) a dinâmica das árvores de florestas tropicais úmidas é condicionada principalmente pela limitação à luz (Condit, 1995), enquanto que, b) a dinâmica das árvores de formações sazonais secas é limitada pela oferta de água (Schwinning and Sala, 2004). Entretanto, em formações sazonais secas, os processos de germinação, sobrevivência e

crescimento das plantas do componente arbóreo-arbustivo ocorrem durante o período chuvoso, simultaneamente ao crescimento do componente herbáceo e desenvolvimento da copa do componente lenhoso (Ceccon et al., 2006). Apesar dos autores considerarem que a precipitação pluviométrica é o fator chave para a dinâmica das plantas arbóreas em formações sob clima sazonal seco, Vieira and Scariot (2006) ressaltaram que os estudos de dinâmica devem considerar a possibilidade de influência da luz, visto que, nos estádios iniciais, as árvores estão submetidas a condições diferenciadas de luz ao longo da estação chuvosa.

Análises dos parâmetros demográficos, relativos as taxas de natalidade, crescimento e mortalidade, associados a fatores abióticos que potencialmente influenciam esses parâmetros, descrevem padrões momentâneos de estrutura populacional e permitem fazer previsões sobre o passado e/ou futuro de uma população (Chesson, 2004). No campo da demografia, estudos com base em modelos matriciais analisam a dinâmica do ciclo de vida das plantas perenes através das variáveis de idade ou estágio em conjunto com as taxas vitais de sobrevivência, crescimento e fecundidade (Caswell, 2001). Através desses modelos matriciais é possível descrever a situação atual, prever a tendência de aumento ou diminuição frente aos distúrbios naturais e ou antrópicos e identificar os parâmetros demográficos que mais afetam a estabilidade populacional (Freckleton et al., 2003; Matos and Silva Matos, 1998; Portela et al., 2010; Souza and Martins, 2004).

Na vegetação caducifolia espinhosa do nordeste semiárido brasileiro (caatinga), a água é disponibilizada em eventos de curta duração, “pulsos de chuva”, com grande variação intra e interanual na quantidade e duração dos pulsos (Barbosa et al., 2006) e os solos são rasos e com baixa capacidade de retenção de água (Sampaio, 1995). As plantas que ocorrem na caatinga estão submetidas a forte restrição hídrica resultante da sazonalidade e da estocasticidade pluviométrica, entretanto algumas espécies arbóreas têm alta abundância local no componente lenhoso. Diante disso, nós pretendemos saber: (1) quais traços da história de vida explicam a alta abundância local de *Cordia oncocalyx*, árvore endêmica da caatinga? e (2) se a precipitação explica o crescimento biométrico de populações arbóreas em ambientes sazonalmente secos, ou se estas são também influenciadas pela luz?

Em uma análise da estrutura populacional com o mesmo conjunto de dados aqui utilizados, registramos estrutura ontogenética em forma de “J invertido”, com grande proporção de indivíduos nos estádios iniciais e poucos indivíduos nos estádios finais (Silveira et al., 2012a). A fenodinâmica revelou alta densidade de diásporos no banco de sementes do solo mesmo em anos de seca, quando a floração e frutificação foram inexpressivas (Silveira et al., 2012b). Com base nesses resultados prévios, nós esperamos que (1) A formação conjunta

de dois bancos, sementes e infantes, sejam as estratégias de regeneração que possibilitam populações de *C. oncocalyx* manter uma alta densidade local, mesmo frente à forte restrição hídrica a que estão submetidas. A análise da relação alométrica ao longo da ontogenia de *C. oncocalyx* demonstrou que no estágio juvenil, ocorre maior crescimento em altura em relação ao crescimento em diâmetro, diferente dos demais estádios onde o crescimento é maior em diâmetro (Silveira et al., 2012a). Diante disso, nós acreditamos que (2) A luz seja um fator que influencia o crescimento nos estádios iniciais de *C. oncocalyx*, além da disponibilidade hídrica. Para testar estas expectativas nós analisamos a influência da precipitação, do teor de umidade do solo e da porcentagem de abertura do dossel na dinâmica de natalidade, mortalidade, recrutamento e ritmos mensais de crescimento biométrico em uma população de *C. oncocalyx*, ao longo de dois anos, através de tabelas de vida horizontais e matriz de transição de Lefkovitch.

2. Material e Métodos

2.1 Descrição da espécie e da área de estudo

Cordia oncocalyx Allemão (Boraginaceae) é um árvore com distribuição geográfica restrita às coordenadas 3^o-7^oS e 37^o-41^oW, no domínio climático semiárido brasileiro, na formação vegetal lenhosa decídua espinhosa, localmente denominada de caatinga, que em uma classificação global, pode ser incluída no bioma savana tropical descrito por Woodward et al. (2004). As fenofases de *C. oncocalyx* se ajustam aos pulsos de precipitação, com brotamento de folhas seguido de floração e frutificação na estação chuvosa, e folhagem completamente decídua na estação seca, período em que ocorre a dispersão dos frutos (Silveira et al., 2012b). O fruto é do tipo nuculanium indeiscente (Spjut, 1994), contém de uma a quatro sementes e é envolto por um cálice acrescente que auxilia na dispersão anemocórica. Possui madeira de alta densidade, 0.70 g.cm⁻³ (Carvalho, 2008) e é explorada por extrativismo devido ao valor madeireiro, energético, forrageiro, medicinal e paisagístico (Lorenzi, 2009). Reprodução vegetativa não foi observada e, apesar de endêmica é abundante nas áreas onde ocorre, por exemplo, na caatinga da Reserva Natural Serra das Almas, município de Crateús, estado do Ceará, nordeste do Brasil (5^o6'58.1''S - 40^o52'19.4''W a 368 m a.s.l.), área objeto deste estudo, ela é a quinta espécie mais abundante do componente lenhoso (Costa and Araújo, 2012).

O clima da região nordeste do Brasil é classificado como BSh de Köppen-Geiger, semiárido quente com chuvas de verão e inverno seco (Peel et al., 2007). A temperatura

média é de 27° C, e apresenta pequena variação anual. A precipitação média anual é de 683 mm (dados 1978-2008) distribuída no período de dois a cinco meses consecutivos, janeiro a maio, os quais concentram > 85% da precipitação total anual. Além da forte sazonalidade climática caracterizada por uma curta estação chuvosa seguida de longa estação seca, a região é marcada por precipitações interanuais bastante variáveis, tanto em relação aos totais pluviométricos quanto em relação a duração do período chuvoso. A precipitação foi acima da média em 2009 (1.107 mm) e em 2011 (877 mm), mas em 2010 foi abaixo da média (441 mm), dados obtidos na estação climatológica do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET) instalada no município de Crateús, em altitude similar e distante 25 km da área de estudo. Em função dessa variabilidade pluviométrica utilizamos o diagrama climático de Walter e Lieth (pacote climatol, R Development Core Team 2010) para demonstrar a extensão dos períodos seco e chuvoso, dos três anos que incluiu este estudo: 2009 (estação chuvosa: janeiro a maio, estação seca: junho a dezembro), 2010 (estação chuvosa: janeiro a abril, com um interpulso de seca no mês de fevereiro, estação seca: maio a novembro) e 2011 (estação chuvosa: dezembro de 2010 a maio de 2011, estação seca: junho a dezembro).

O solo é fértil, raso, pedregoso e classificado como Litossolo de acordo com o sistema de classificação de solos da FAO (2006). Para uma descrição do conteúdo de água no solo, calculamos o teor de umidade mensal (de abril de 2009 a março de 2011), por meio da diferença entre peso fresco e peso seco. As alíquotas de solo foram coletadas em três profundidades (20, 40 e 60 cm) e nove parcelas sorteadas nas porções norte, centro e sul do hectare, com o intuito de distribuir os pontos de forma que a área total (1 ha) fosse bem representada. Construímos a curva de retenção da água no solo utilizando placas porosas e câmaras de pressão de Richards (Klute, 1986). Adotamos a equação de Van Genuchten (1980) e o software Soil Water Retention Curve (Dourado Neto et al., 2000), para o ajuste da curva. Comparamos os valores da umidade do solo na capacidade de campo CC (0.17 g/g em 10 KPa) e no ponto de murcha permanente PMP (0.08 g/g em 1.500 KPa), obtidos a partir da curva de retenção de água (média das nove parcelas e três profundidades), com o teor de umidade no solo em cada mês. Utilizamos a média das três profundidades, uma vez que não houve diferenças mensais entre os valores de umidade do solo nas diferentes profundidades em relação ao PMP e CC. A umidade média do solo foi correlacionada positivamente com a precipitação ($r_s=0.8625$; $p<0,001$) e atingiu valores abaixo do PMP nos meses sem chuva. A porcentagem de abertura do dossel a 0,80 metros do solo (Silveira et al., 2012c), registrada no centro de cada uma das 100 parcelas de 10 x 10 m, durante a estação chuvosa de 2011, variou de 12.3 a 39.5%.

2.2. Coleta dos dados

A população de *C. oncocalyx* foi previamente classificada em seis estádios ontogenéticos: 1) plântula, indivíduos com eixo ortotrópico e cotilédones presentes; 2) infante, plantas com eixo ortotrópico e cotilédones ausentes; 3) juvenil, com ramificações plagiotrópicas de primeira ordem; 4) imaturo, ramificações de segunda ordem; 5) virgem, ramificações de terceira ordem ou superior e 6) reprodutivo, aqueles com ramificações de terceira ordem ou superior e presença de flor, fruto ou cicatriz dessas estruturas (Silveira et al., 2012a). Indivíduos de todos os estádios foram monitorados em 100 parcelas contíguas de 10 x 10m (formando um quadrado de 1 ha de área), exceto os do estádio plântula que foram amostrados em 100 subparcelas de 5 x 5m (0.25 ha), alocadas no canto inferior esquerdo de cada parcela de 10 x 10 m. Acompanhamos a dinâmica populacional através de registros mensais, de abril de 2009 a março de 2011, dos dados de natalidade (plântulas germinadas), mortalidade (definido como desaparecimento ou desligamento total do solo), estasia (indivíduos que sobreviveram e permaneceram no mesmo estádio) e recrutamento (aqueles que mudaram de estádio). Acompanhamos também a dinâmica de crescimento biométrico, através de medidas mensais de abril de 2009 até março de 2011, do diâmetro (no nível do solo) e da altura (a partir do solo até a gema apical) de plântula, infante, juvenil e imaturo. A precisão das medidas de DNS dos indivíduos com até 150 mm foi de 0.01mm (paquímetro digital), mas para os indivíduos dos estádios virgem e reprodutivo a precisão foi de 1 mm (fita métrica). Por esse motivo, os indivíduos dos estádios virgem e reprodutivo foram remedidos uma vez em cada estação, totalizando duas estações seca (novembro de 2009 e novembro de 2010) e duas estações chuvosa (março de 2010 e março de 2011).

2.3 Análise de dados

Para verificar se os eventos de mortalidade, estasia e recrutamento são influenciados pela variabilidade morfométrica interna dos estádios, comparamos as medianas iniciais do diâmetro e da altura dos indivíduos mortos, sobreviventes e recrutas através do teste U de Mann-Whitney. Para verificar efeitos da sazonalidade pluviométrica no crescimento biométrico, nós avaliamos as taxas de crescimento em diâmetro e altura dos indivíduos que sobreviveram e permaneceram no mesmo estádio, através da diferença entre o valor medido em dois intervalos de tempo, dividido pelo tempo decorrido entre as medições. Excluímos o estádio plântula dessa análise, pois este é um estádio de curta duração e alta taxa de mortalidade (ver resultados). Nos estádios infante, juvenil e imaturo calculamos taxas de crescimento mensais e nos estádios virgem e reprodutivo avaliamos as taxas de crescimento

por estação. As taxas de crescimento mensal, estacional e anual foram comparadas entre os estádios através de diagramas de caixa (Box-plot). Utilizamos teste U de Mann-Whitney para testar diferenças nas medianas de crescimento anual entre os estádios. Taxas de crescimento negativas, nulas ou positivas indicam, respectivamente, diminuição, estagnação ou acréscimo no tamanho dos indivíduos. Para verificar se o crescimento dos indivíduos nos diferentes estádios ontogenéticos apresenta relação com abertura do dossel, correlacionamos a taxa de crescimento obtida durante a estação chuvosa de 2011 com a porcentagem de abertura do dossel, através do teste de correlação de Spearman (rs). Essas análises foram realizadas no programa PAST 1.91 (Hammer et al., 2001) e os gráficos no ambiente R (R Development Core Team 2010).

Com os dados de natalidade, mortalidade e recrutamento, construímos tabelas de vida para intervalos anuais (Intervalo 1 = de abril de 2009 a março de 2010 e Intervalo 2 = março de 2010 a abril de 2011). Calculamos as probabilidades dos indivíduos permanecerem no mesmo estádio (P) e passarem para o estádio seguinte (G). A fecundidade (F) foi considerada como média do número de plântulas produzidas por adulto reprodutivo por ano. Para maiores explicações dos parâmetros demográficos (ver Tabela 2). Utilizamos os valores médios (intervalos 1 e 2) dos parâmetros P, G e F e construímos uma matriz de transição de Lefkovitch. Optamos por utilizar valores médios devido à marcante variação na estrutura da matriz de ano para ano (ver resultados). A partir da matriz de transição média, calculamos a taxa de incremento populacional (λ), para verificar se a população está crescendo ($\lambda > 1$), decrescendo ($\lambda < 1$) ou permanecendo constante em relação ao número de indivíduos ($\lambda = 1$). Realizamos análises de sensibilidade e elasticidade de λ (Caswell, 2001). A elasticidade mostrou valores iguais para a probabilidade de transição para o estádio seguinte, o que inviabiliza as análises de impactos sobre essas taxas. Neste caso, conforme recomendado por Matos and Silva Matos (1998) e Souza and Martins (2004) utilizamos apenas as análises de sensibilidade para avaliar a contribuição de cada estádio ontogenético na taxa de incremento populacional. Os cálculos matriciais foram feitos no ambiente R (pacote popbio, R Development Core Team 2010).

3. Resultados

3.1 Dinâmica populacional e taxa de crescimento biométrico

Os eventos de natalidade (germinação de plântulas) e recrutamento (mudança dos indivíduos para o estádio seguinte) ocorrem na estação chuvosa, especialmente durante os primeiros meses de chuva. A mortalidade, registrada apenas nos estádios plântula e infante

(Tabela 1) ocorre ao longo do ano, mas os picos foram registrados nos meses em que a umidade do solo encontra-se abaixo do PMP, seja na estação seca propriamente dita ou durante a estação chuvosa nos meses de interpulso, estiagem (Figura 1). A mortalidade de plântula foi de 76.2% para a coorte de 2009 (445 plântulas germinadas) e de 100% para a coorte de 2010 (334 plântulas). Não acompanhamos o destino da coorte de plântulas germinadas em 2011 (3.317 plântulas). As plântulas perdem os cotilédones e todas as folhas na estação seca e, aquelas que conseguem sobreviver são recrutadas para infante no início da estação chuvosa seguinte. Essa caducifolia total ocorre em todos os indivíduos de todos os estádios da população.

A variabilidade morfométrica interna dos estádios influenciou o destino dos indivíduos. Nos estádios plântula e infante, os indivíduos mortos tinham medianas iniciais de diâmetro e de altura significativamente menores, enquanto aqueles que foram recrutados para o estágio seguinte apresentaram as maiores medianas (Tabela 1). Nos estádios juvenil, imaturo e virgem a mediana inicial do diâmetro e da altura foi menor nos indivíduos em estase quando comparados àqueles que conseguiram passar para o estágio seguinte (Tabela 1).

Os estádios de infantes a reprodutivos apresentaram diferenças estacionais nas taxas de crescimento em diâmetro. Essas diferenças acompanharam a sazonalidade pluviométrica, com decréscimo ou estagnação na estação seca e acréscimo na estação chuvosa subsequente (Fig. 2 A-E). Nos estádios avaliados mensalmente, foi possível verificar diferenças dentro de uma mesma estação no ano de 2010, com decréscimo no mês de fevereiro, coincidente com um interpulso de seca ocorrido durante a estação chuvosa e acréscimo no mês de outubro, em decorrência de um pulso ocasional de chuva no final da estação seca (Fig. 2 A-E). Em relação à altura também registramos estacionalidade nas medianas, com acréscimo na estação chuvosa e apenas estagnação na estação seca (Fig. 3 A-E). A variabilidade nas taxas de crescimento mensais de todos os estádios foi maior durante as estações chuvosas em relação às estações secas, tanto em diâmetro quanto em altura (Fig. 2 A-E e Fig. 3 A-E).

Apesar das diferenças estacionais, as medianas anuais finais de crescimento em diâmetro (Fig. 2 F) e em altura (Fig. 3 F) foram positivas, exceto a altura do estágio reprodutivo que apresentou mediana zero (91% dos indivíduos). O crescimento anual em diâmetro foi menor em infante (0.6 mm.ano^{-1}) e em juvenil (1.1 mm.ano^{-1}) e diferiram dos estádios imaturo (1.8 mm.ano^{-1}), virgem e reprodutivo, ambos com mediana de 3.2 mm.ano^{-1} (Fig. 2 F). O crescimento em altura também foi menor em infante (2 cm.ano^{-1}) e diferiu de juvenil (5 cm.ano^{-1}), imaturo (8 cm.ano^{-1}) e reprodutivo (Fig. 3 F). Redução no crescimento anual em diâmetro ocorreu em uma pequena proporção de indivíduos dos estádios infante

(6%), virgem (15%) e reprodutivo (1%), e no crescimento anual em altura ocorreu somente em infante (0.3% dos indivíduos).

As taxas de crescimento em altura e diâmetro durante a estação chuvosa de 2011 não foram correlacionadas com a abertura do dossel, nos diferentes estádios ontogéticos ($p > 0.05$), exceto a taxa crescimento em altura do estágio juvenil que foi maior em áreas com maior porcentagem de abertura do dossel ($r_s = 0.24$; $p = 0.03$).

3.2 Tabela de vida e taxa de incremento populacional (λ)

Ao longo da ontogenia de *C. oncocalyx*, registramos taxas de sobrevivência anual acima de 90%, à exceção de plântula que apresentou sobrevivência de 23.8% no primeiro ano e 0% no segundo ano. A probabilidade de sobreviver e permanecer (P) como plântula foi de 0% nos dois períodos analisados, mas a probabilidade de sobreviver e mudar (G) para o estágio infante foi de 23.8% no primeiro ano. Em média cada indivíduo reprodutivo contribuiu com 40 plântulas por ano, mas a fecundidade foi bastante variável entre os dois períodos analisados (Tabela 2).

A taxa de incremento populacional (λ) foi de 1.0336, isto indica que a população cresce a uma taxa de 3.36% ao ano. Analisando os estádios individualmente, podemos verificar que a população de *C. oncocalyx* é mais sensível às mudanças na probabilidade de transição para o estágio seguinte (G), do que à estase, isto é, sobrevivência e permanência no mesmo estágio (P) ou à fecundidade (Fig. 4). A maior sensibilidade de λ na mudança em um elemento da matriz foi registrada na transição de infante para juvenil, seguida pela transição de virgem para reprodutivo (Fig. 4).

4. Discussão

4.1 Dinâmica populacional e taxa de crescimento em diâmetro e altura.

O acompanhamento da dinâmica de *C. oncocalyx* permite afirmar que plântula é o estágio com maior taxa de mortalidade, efêmero e restrito a uma única estação chuvosa. Somente as poucas que conseguem sobreviver à estação seca são recrutadas para infante no início da estação chuvosa seguinte. A infestação por fungos patogênicos é um forte fator de mortalidade em plântulas de *C. oncocalyx* germinadas em laboratório (Silveira et al., 2005). Apesar de nesse estudo não termos avaliado a influência de fatores bióticos nas taxas de mortalidade, não observamos plântulas danificadas no campo pela ação de fungos, o que sugere a existência de mecanismos de defesa em áreas naturais. Isto, aliado ao fato da

mortalidade de plântula e infante de *C. oncocalyx* ter sido maior nos meses secos, com disponibilidade hídrica do solo abaixo do ponto de murcha permanente, confirmam os diversos estudos que apontam o estresse hídrico como a principal causa da mortalidade nos estádios iniciais das plantas de ambientes sazonais secos (Cipriotti et al., 2008; Garwood, 1983; Ray and Brown, 1995), incluindo aqueles que consideram a influencia dos fatores bióticos (ver Armas and Pugnaire, 2005). Nossos resultados também demonstram que a alta taxa de mortalidade de plântula é padrão em formações tropicais úmidas e secas, independente da causa, conforme já afirmado por Clark and Clark (1987) De Steven (1994), Engelbrecht et al. (2006), Gilbert et al. (2001), Portela and Santos (2009), Ramos et al. (2005), Silva Matos et al. (1999). Porém, a duração efêmera de plântula é característica de formações sob climas sazonais secos como resposta a curta duração do período chuvoso (ver Araújo et al., 2005, 2008; Vieira and Scariot, 2006).

A influência da variação morfométrica interna de cada estágio na sobrevivência e no recrutamento mostrou que o destino das plantas de *C. oncocalyx* dependeu do tamanho inicial. Morreram as plantas de menor altura e diâmetro, e as mais altas e mais grossas foram recrutadas para o estágio seguinte. Esta tendência foi mais evidente nos estádios plântula, infante e juvenil. As plantas maiores conseguem escapar da morte no estágio em que estão e têm maiores chances de serem recrutadas. Porém, ingressam no estágio seguinte com tamanho menor do que os indivíduos deste estágio, conseqüentemente, apresentam maior chance de morrer logo depois de recrutadas. Esses resultados de maior mortalidade estão de acordo os já registrados em populações arbóreas por Gilbert et al. (2001) e Ramos et al. (2005) sobre a sobrevivência dependente do tamanho em indivíduos pequenos.

As baixas taxas de mortalidade e de crescimento biométrico no estágio infante em conjunto com as pequenas taxas de transição de infante para juvenil (menor valor de G) indicam que o recrutamento para o estágio juvenil é uma etapa lenta na história de vida de *C. oncocalyx*. Além disso, comprovam claramente que o banco de infante é o estágio pós-germinativo responsável pela regeneração de *C. oncocalyx*, em oposição ao banco de plântulas das árvores de dossel das florestas tropicais pluviais (Silveira et al. 2012a). Indivíduos do estágio infante são independentes nutricionalmente das reservas do embrião, apresentam caule lignificado e potencialmente sistema radicular mais desenvolvido do que plântula (Silveira et al. 2012a). Essas características devem possibilitar as altas taxas de sobrevivência dos infantes, mesmo em períodos de seca severa, como em 2010. Esses dados também corroboram a ideia de que a alta densidade e o padrão de distribuição espacial

aleatório no estágio infante apontam para maior tolerância à variabilidade pluviométrica interanual dos infantes de *C. oncocalyx* (Silveira et al. 2012c).

As altas taxas de sobrevivência em conjunto com as baixas taxas de transição, a partir de infante, demonstram que *C. oncocalyx* possui dinâmica lenta ao longo de toda a ontogênese. Em ambientes tropicais úmidos, as baixas taxas de transição nos estádios iniciais registrada em palmeiras foram explicadas por Piñero et al. (1984) pela posição dos indivíduos dos estádios mais avançados que permite melhor aproveitamento das condições de luz possibilitando maiores taxas de crescimento e recrutamento nos estádios mais avançados. No entanto, de acordo com Huante and Rincón (1998) espécies de crescimento lento são menos afetadas pela redução na disponibilidade de luz quando comparadas aquelas de crescimento rápido. Esse parece ser o caso de *C. oncocalyx*, pois o fato da taxa de crescimento em altura dos juvenis ter sido maior em áreas com maior porcentagem de abertura do dossel demonstra dependência de luz para o crescimento apenas no estágio juvenil. Além disso, apesar das baixas taxas de transição, a maior probabilidade ocorreu na passagem de juvenil para imaturo.

O padrão sazonal registrado para a natalidade, mortalidade e recrutamento também ocorre na dinâmica de crescimento biométrico dos indivíduos em todos os estádios de *C. oncocalyx*. O decréscimo do diâmetro e a estagnação da altura registrados durante as estações secas, confirmam o documentado por Nath et al. (2006) e Worbes (1999) de que o diâmetro é a variável mais afetada pela disponibilidade hídrica. Esse comportamento de estagnação e diminuição em diâmetro durante a estação seca, seguido da retomada do crescimento na estação chuvosa, confirma o esperado, conforme Borchert (1999), Prior et al. (2004), Worbes (1999), para espécies de ambientes sazonais. Elevadas taxas de diminuição em diâmetro na estação seca também foram registradas em espécies decíduas, a exemplo das congêneres *Cordia alliodora* e *Cordia elaeagnoides* estudadas por Borchert (1994) e López-Ayala (2006) e relacionadas com características extrínsecas, como solos rasos e com baixa capacidade de retenção de água, em conjunto com características intrínsecas, como a baixa capacidade de retenção de água no caule devido ao caráter denso da madeira. Além disso, a maior variação nas taxas de crescimento durante as estações chuvosas quando comparada as estações secas, em todos os estádios de *C. oncocalyx*, reforça as afirmações de Baker et al. (2002) e López-Ayala et al., (2006) para outras populações de climas sazonais de que a maior limitação para o crescimento se deve ao déficit hídrico sazonal. Esses autores afirmam que a menor variabilidade no crescimento diamétrico durante a estação seca está relacionada ao fato dos tecidos caulinares atingirem capacidades mínimas de saturação hídrica durante os longos períodos de déficit de água.

Os diferentes estádios ontogenéticos de *C. oncocalyx* apresentaram ritmos de crescimento em diâmetro e altura diferenciados e condicionados principalmente pela estacionalidade pluviométrica, refletindo característica da história de vida, pois conforme Hoffmann (2002), diferenças na taxa de crescimento anual entre indivíduos de diferentes classes de tamanho é uma característica da história de vida da espécie. No caso de *C. oncocalyx*, essas diferenças revelam que: 1) as menores taxas de crescimento em diâmetro e em altura ocorrem nos indivíduos do estágio infante; 2) os indivíduos do estágio juvenil exibem grande investimento em altura e nesta fase do desenvolvimento são influenciados não só pela disponibilidade hídrica, mas também pela abertura do dossel, 3) os indivíduos dos estádios imaturo e virgem destinam recursos tanto para o crescimento em diâmetro quanto para o incremento em altura do caule e; 4) os indivíduos do estágio reprodutivo destinam recursos para a reprodução e continuam investindo em crescimento vegetativo para a expansão lateral do caule, mas não para a altura. Esta fase é influenciada principalmente pela disponibilidade hídrica. Esses resultados confirmam nosso estudo de alometria estática realizada em *C. oncocalyx* (Silveira et al., 2012a), no qual detectamos relações alométricas com grande diâmetro e altura assintótica no final da ontogenia.

Dois importantes fenômenos observados no ano de 2010 foram a ocorrência de um interpulso de chuva (em fevereiro) logo após o início da estação chuvosa (janeiro) e de um pulso ocasional de chuva no final da estação chuvosa (outubro), os quais provocaram mudanças no crescimento em diâmetro de *C. oncocalyx*. Condit et al. (1995) especulam que a ocorrência de estiagem ao longo do período de crescimento (estação chuvosa) pode acarretar em danos a estrutura celular e aos processos fisiológicos e pode aumentar as taxas de mortalidade em curto e longo prazo. Além disso, conforme Baker et al. (2002), diferenças interanuais na precipitação e disponibilidade hídrica do solo se constituem em fatores de erro nas estimativas de crescimento biométrico. Nossos resultados demonstram que o crescimento em diâmetro e em altura em todos os estádios de *C. oncocalyx* é influenciado pelo ritmo sazonal e estocástico das precipitações e, por outro lado, revelam que a população continua apresentando crescimento biométrico, já que as taxas positivas de crescimento anual provêm da diferença entre as medições realizadas na estação chuvosa de 2011 e 2009, anos com índices pluviométricos elevados e disponibilidade hídrica do solo semelhante.

4.2 Taxa de incremento populacional.

Apesar da dinâmica sazonal na demografia e no crescimento biométrico, *C. oncocalyx* mostra-se bem adaptada às condições ambientais atuais, o valor de $\lambda > 1$, reflete aumento

populacional mesmo diante da variabilidade pluviométrica intra e interanual. No entanto, a análise de sensibilidade revelou que qualquer perturbação que atinja a transição de infante para juvenil e de virgem para reprodutivo resultarão em maiores alterações na estabilidade da população. A segunda maior sensibilidade de λ detectada na transição de virgem para reprodutivo em *C. oncocalyx*, corrobora parcialmente a afirmação de Piñero et al. (1984) de que os estádios mais críticos das populações são aqueles próximos a primeira reprodução. Isso decorre do fato de que em *C. oncocalyx* uma sensibilidade maior se deu na transição de infante para juvenil, demonstrando que o recrutamento de infante, potencialmente é a etapa do ciclo de vida que tem maior impacto sobre a taxa de crescimento da população.

A maior sensibilidade de λ registrada para as taxas de transições (G), em conjunto com as baixas taxas de crescimento em diâmetro e altura, demonstram que a população de *C. oncocalyx* apresenta atributos de história de vida que priorizam a sobrevivência em detrimento do recrutamento para o estágio seguinte. Provavelmente estes resultados estejam refletindo o investimento em biomassa subterrânea para aumentar a absorção do recurso limitante, a água e, conseqüentemente, resistir aos longos períodos de secas. O fato de *C. oncocalyx* manter populações abundantes localmente pode ser explicado pela formação conjunta de dois bancos, isto é, um banco de sementes persistentes ou misto que possibilita um recrutamento contínuo de plântulas e um banco de infantes resistente à variabilidade pluviométrica interanual, os quais garantem um estoque para recomposição populacional mesmo em anos de seca. A afirmativa do papel do banco de sementes do solo para a regeneração da população de *C. oncocalyx*, se deve ao fato de ter sido registrada alta densidade de plântulas em 2011. Como a dispersão dos diásporos ocorre durante a estação seca e no ano de 2010 a produção de frutos foi baixa (Silveira et al. 2012c), as 3.317 plântulas da coorte de 2011, foram oriundas de eventos reprodutivos anteriores a 2010.

A ocorrência de um banco de sementes persistente, como destacado por Warner and Chesson (1985) para plantas anuais de regiões áridas e semiáridas, resulta em um “storage effect” e decorre do armazenamento no solo de parte das sementes produzidas em anos favoráveis que não germinam no ano subsequente devido à baixa precipitação e ficam armazenadas no solo até o ano favorável seguinte. Essa contribuição do banco de sementes para a recomposição das populações em formações sazonais secas que se reproduzem exclusivamente por sementes foi comprovada por Hobbs et al. (1984), para plantas anuais e perenes em vegetações submetidas a incêndios naturais, mas não há dados sobre o efeito de distúrbios pluviométricos anuais e interanuais. O que sabemos trata apenas do banco de sementes no solo analisados por Costa and Araújo (2003) e Mamede and Araújo (2008) que

demonstraram ser o banco de sementes no solo da caatinga transitório e rico em espécies herbáceas. Nossos resultados contradizem os estudos de Costa and Araújo (2003) e Mamede and Araújo (2008) sobre o banco de sementes no solo da caatinga e, principalmente, Ceccon et al. (2006) ao afirmarem que o banco de sementes de espécies lenhosas de formações tropicais sazonalmente secas é transitório e tem papel reduzido na regeneração das populações. Além disso, Araújo et al. (2005) descreveram dois modelos de dinâmica para espécies lenhosas da caatinga: 1) ajustado a estacionalidade das chuvas, com germinação rápida e concentrada no início da estação chuvosa e 2) tolerante a irregularidade pluviométrica, com germinação distribuída ao longo da estação chuvosa como forma de dividir as apostas. Estes dois modelos consistem de espécies que possuem banco de semente transitório e se configuram em estratégias de manutenção da abundância local (Araújo et al. 2005). Considerando a demografia de *C. oncocalyx*, acrescentamos um novo modelo de dinâmica: onde a população apresenta germinação rápida e concentrada no início da estação chuvosa, semelhante ao modelo 1 de Araújo et al. (2005), mas diferente por apresentar estratégias de distribuição de risco relacionadas a manutenção de um banco de sementes.

Confirmando as nossas expectativas, concluímos que: 1) a alta densidade local de *C. oncocalyx* se deve à estabilidade populacional com alto potencial de regeneração atual, ocasionada pela formação conjunta de um banco de sementes no solo e de um banco de infantes, e 2) apesar do forte controle da precipitação nas taxas de natalidade, mortalidade, recrutamento e crescimento biométrico, a porcentagem de abertura do dossel influencia o crescimento em altura nos juvenis de *C. oncocalyx*, indicando que a luz também é um fator importante na dinâmica dos estádios iniciais de árvores da caatinga.

Agradecimentos

Nós agradecemos à Fundação Cearense de Apoio ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico (FUNCAP) pelo apoio financeiro (processo 093.01.00/09). À Faculdade de Educação de Itapipoca (FACEDI) da Universidade Estadual do Ceará (UECE) pela liberação das atividades docentes da primeira autora para realização do curso de doutorado. Agradecemos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelas bolsas de produtividade em pesquisa concedidas a F. R. Martins e F. S. Araújo. À Menezes, B. S. e Costa, I. R. pela ajuda nos trabalhos de campo. Aos gestores da Reserva Serra das Almas pela permissão para trabalhar nas terras sob suas supervisões e pelo suporte logístico.

Referências

- 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. In: Nogueira, R.J.M.C., Araújo, E.L., Willadino, L.G., Cavalcanti, U.T.M.T. (Eds.), *Estresses ambientais: danos e benefícios em plantas*. MXM, Recife, Brasil, pp. 76-91.
- Araújo, E.L., Martins, F.R., Santos, F.A.M., 2008. Ontogenia e variações alométricas na relação comprimento-diâmetro do caule em plantas lenhosas da caatinga. In: Moura, A.D.N., Araújo, E.L., Albuquerque, U.P. (Eds.), *Biodiversidade, potencial econômico e processos eco-fisiológicos em ecossistemas nordestinos*. Comunigraf, Recife, Brasil, pp. 81-104.
- Armas, C., Pugnaire, F.I., 2005. Plant interactions govern population dynamics in a semi-arid plant community. *Journal of Ecology* 93, 978–989.
- Baker, T.R., Affum-Baffoe, K., Burslem, D.F.R.P., Swaine, M.D., 2002. Phenological differences in tree water use and the timing of tropical forest inventories: conclusions from patterns of dry season diameter change. *Forest Ecology and Management* 171, 261-274.
- Barbosa, H.A., Huete, A.R., Baethgen, W.E., 2006. A 20-year study of NDVI variability over the Northeast Region of Brazil. *Journal of Arid Environments*, 67 288-307.
- Borchert, R., 1994. Water status development of tropical trees during seasonal drought. *Trees* 8, 115-125.
- Borchert, R., 1999. Climatic periodicity, phenology, and cambium activity in tropical dry forest trees. *IAWA Journal* 20, 239-247
- Carvalho, P.E.R., 2008. Pau-Branco-do-Sertão (*Auxemma oncocalyx*). Circular Técnica Embrapa 153, 1-6.
- Caswell, H., 2001. *Matrix population models: construction, analysis, and interpretation*. Second edition. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Ceccon, E., Huante, P., Rincón, E., 2006. Abiotic factors influencing tropical dry forests regeneration. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49, 305-312.
- Chesson, P., Gebauer, R.L.E., Schwinning, S., Huntly, N., Wiegand, K., Ernest, S.K.M., Sher, A., Novoplansky, A., Weltzin, J.F., 2004. Resource pulses, species interactions and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. *Oecologia* 141, 236-253.
- Cipriotti, P.A., Flombaum, P., Sala, O.E., Aguiar, M.R., 2008. Does drought control emergence and survival of grass seedlings in semi-arid rangelands? An example with a Patagonian species. *Journal of Arid Environments* 72, 162-174.

- Clark, D.B., Clark, D.A., 1987. Population ecology and microhabitat distribution of *Diperyx panamensis*, a neotropical rainforest emergent tree. *Biotropica* 19, 236-244.
- Condit, R. 1995. Research in large, long-term tropical forest plots. *Tree* 10, 18-22.
- Costa, R.C., Araújo, F.S., 2003. Densidade, germinação e flora do banco de sementes no solo, no final da estação seca, em uma área de Caatinga, Quixadá, CE. *Acta Botânica Brasílica* 17, 259-264.
- Costa, R.C., Araújo, F.S., 2012. Physiognomy and structure of a caatinga with *Cordia oncocalyx* (Boraginaceae), a new type of community in Andrade-Lima's classification of caatingas. *Rodriguesia* 63, 269-276.
- De Steven, D., 1994. Tropical tree seedling dynamics: recruitment patterns and their population consequences for canopy three species in Panama. *Journal of Tropical Ecology* 10, 369-383.
- Dourado Neto, D., Nielsen, D.R., Hopmans, J.W., Reichardt, K., Bacchi, O.O.S., 2000. Software to model soil water retention curves (SWRC, version 2). *Scientia Agricola* 57, 191-200.
- Engelbrecht, B.M.J., Dalling, J.W., Pearson, T.R.H., Wolf, R.L., Gálvez, D.A., Koehler, T., Tyree, M.T., Kussar, T.A., 2006. Short dry spells in the wet season increase mortality of tropical pioneer seedlings. *Oecologia* 148, 258-269.
- FAO., 2006. World reference base for soil resources: a framework for international classification, correlation and communication. FAO/ISSS/ISRIC, 2006. 145p. World Soil Resources Reports,103.
- Freckleton, R.P., Silva Matos, D.M., Bovi, M.L.A., Watkinson, A.R., 2003. Predicting the impacts of harvesting using structured population models: the importance of density-dependence and timing of harvest for a tropical palm tree. *Journal of Applied Ecology* 40, 846-858.
- Garwood, N.C., 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. *Ecological Monographs* 53, 159-181.
- Gilbert, G.S., Harms, K.E., Hamill, D.M., Hubbell, S.P., 2001. Effects of seedling size, El Niño drought, seedling density, and distance to nearest conspecific adult on 6-year survival of *Ocotea whitei* seedlings in Panama. *Oecologia* 127, 509-516.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D., 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4, 1-9.
- Hobbs, R.J., Mallik, A.U., Gimingham, C.H., 1984. Studies on fire in scottish heathland communities. *Journal of Ecology* 72, 963-976.

- Hoffmann, W.A., 2002. Direct and indirect effect of fire on radial growth of cerrado savanna trees. *Journal of Tropical Ecology* 18, 137-142.
- Huante, P., Rincón, E., 1998. Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates. *Oecologia* 113, 53-66.
- Klute, A., 1986. Water retention: laboratory methods. In: black, C.A. (Ed.), *Methods of Soil Analysis. I. Physical and mineralogical methods*. American Society of Agronomy, Soil Science Society of America, pp. 635-662.
- Lamb, E.G., Cahill, J.F., 2006. Consequences of differing competitive abilities between juvenile and adult plants. *Oikos* 122, 502-512.
- Lima, A.L.A., Rodal, M.J.N., 2010. Phenology and wood density of plants growing in the semi-arid region of northeastern Brazil. *Journal of Arid Environments* 74, 1363-1373.
- López-Ayala, J.L., Valdez-Hernández, J.I., Terrazas, T., Valdez-Lazalde, J.R., 2006. Diameter growth of tree species in a semideciduous tropical forest at Colima, Mexico. *Agrociencia* 40, 139-147.
- Lorenzi, H., 2009. *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. Plantarum, v1, 5ed, São Paulo, Brasil.
- Mamede, M.A., Araújo, F.S., 2008. Effects of slash and burn practices on a soil seed bank of caatinga vegetation in Northeastern Brazil. *Journal of Arid Environments* 72, 458-470.
- Matos M.B.; Silva Matos, D.M., 1998. Mathematical constraints on transition matrix elasticity analysis. *Journal of Ecology* 86, 706–708.
- Nath, C.D., Dattaraja, H.S., Suresh, H.S., Joshi, N.V., 2006. Patterns of tree growth in relation to environmental variability in the tropical dry deciduous forest at Mudumalai, southern India. *Journal of Biosciences* 31, 651-669.
- Noy Meir, I., 1973. Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4, 25-51.
- Peel, M.C., Finlayson, B.L., McMahon, T.A., 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences* 11, 1633-1644.
- Piñero, D., Martínez-Ramos, M., Sarukhán, J., 1984. A population model of *Astrocaryum mexicanum* and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. *Journal of Ecology* 72, 997-991.
- Portela, R.C.Q., Bruna, E.M., Santos, F.M.A., 2010. Demography of palm species in Brazil's Atlantic forest: a comparison of harvested and unharvested species using matrix models. *Biodiversity and Conservation* 19, 2389-2403.

- Portela, R.C.Q., Santos, F.M.A., 2009. Mortality and mechanical damage of seedlings in different size fragments of the Brazilian Atlantic Forest. *Tropical Ecology* 50, 267-275.
- R Development Core Team, 2010. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ramos, F.N., Silva Matos, D.M., Santos, F.M.A., 2005. Juvenile dynamics of the endemic and rare *Enterolobium glaziovii* Benth. (Mimosaceae) around reproductive trees in the Atlantic forest, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 28, 765-772.
- Ray, G.J., Brown, B.J., 1995. Restoring Caribbean dry forests: evaluation of tree propagation techniques. *Restoration Ecology* 3, 86-94.
- Sampaio, E.V.S.B., 1995. Overview of the Brazilian Caatinga. p. 35-63. In: Bullock, S.H., Mooney, H.A., Medina, E. (Eds.), *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge: University Press. Cambridge, United States, pp. 35-63.
- Schwinning, S., Sala, O.E., 2004. Hierarchy of responses to resource pulses in arid and semi-arid ecosystems. *Oecologia* 141, 211-220.
- Silva Matos, D. M., Freckleton, R.P., Watkinson, A.R., 1999. The role of density dependence in the population dynamics of a tropical palm. *Ecology* 80, 2635-2650.
- Silveira, A.P., Araújo, E.L., Araújo, F.S., Willadino, L.G., 2005. Predação de frutos e germinação de sementes em *Auxemma oncocalyx* (Allemão) Baill. e *Auxemma glazioviana* Taub. p. 416-432. In: Nogueira, R.M.C., Araújo, E.L., Willadino, L.G., Cavalcante, U.M.T. (Eds). *Estresses ambientais: danos e benefícios em plantas*. (ISBN 8587459201). v. 1. Recife: MXM Gráfica e Editora.
- Silveira, A.P., Martins, F.R., Araújo, F.S., 2012a. Are tree ontogenetic structure and allometric relationship independent of vegetation formation type? A case study with *Cordia oncocalyx* in the Brazilian Caatinga. *Acta oecologica* 43: 126-133.
- Silveira, A.P., Martins, F.R., Araújo, F.S., 2012b. Do vegetative and reproductive phenophases of deciduous tropical species respond similarly to rainfall pulses? *Journal of Forestry Research* *In press*.
- Silveira, A.P., Martins, F.R., Araújo, F.S., 2012c. O padrão espacial de uma espécie arbórea sob clima semiárido é influenciado por fatores determinísticos ou estocásticos? (Manuscrito III).
- Souza, A. F., Martins, F.R., 2004. Population structure and dynamics of a neotropical palm in fire-impacted fragments of the Brazilian Atlantic Forest. *Biodiversity and Conservation* 13, 1611-1632.

- Spjut, R.W., 1994. A systematic treatment of fruit types. New York, New York Botanic Garden.
- Van der Waal, C., Kroon, H, Boer, W.F., Heitkönig, I.M.A., Skidmore, A.K., Knecht, H.J., Langevelde, F.V., Wieren, S.E.V., Grant, R.C., Page, B.R., Slotow, R., Kohi, E.M., Mwakiwa, E., Prins, H.H.T., 2009. Water and nutrients alter herbaceous competitive effects on the seedlings in a semi-arid savanna. *Journal of Ecology* 97, 430-439.
- Van Genuchten, M.T., 1980. A closed-form equation for predicting the conductivity of unsaturated soils. *Soil Science Society of American Journal* 44, 892-898.
- Vieira, D.L.M., Scariot, A., 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forest for restoration. *Restoration Ecology* 14, 11-20.
- Warner, R.R., Chesson, P.L., 1985. Coexistence mediated by recruitment fluctuations: a field guide to the store effect. *The American Naturalist* 125, 769-787.
- Woodward, F.I., Lomas, M.R., Kelly, C.K., 2004. Global climate and the distribution of plant biomes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 359, 1465-1476.
- Worbes, M., 1999. Annual growth rings, rain fall-dependent growth and long-term growth patterns of tropical trees from the Caparo forest Reserve in Venezuela. *Journal of Ecology* 87, 391-403.

Tabela 1. Mediana inicial do diâmetro e altura do caule para os indivíduos da coorte de 2009 que morreram (morto), sobreviveram e permaneceram no mesmo estágio (estase) ou foram recrutados para o estágio seguinte (recruta) durante o período de abril de 2009 a março de 2011. O número de indivíduos é dado entre parêntese.

	Diâmetro mm			Altura cm		
	morto	estase	recruta	morto	estase	recruta
Plântula	1.4 ^a (339)	(0)	1.6 ^b (106)	6.5 ^a (339)	(0)	7.5 ^b (106)
Infante	2.2 ^a (94)	4.3 ^b (2025)	10.1 ^c (33)	10 ^a (94)	16 ^b (2025)	59 ^c (33)
Juvenil	(0)	12.2 ^a (82)	17.1 ^b (4)	(0)	95.5 ^a (82)	134.5 ^b (4)
Imaturo	(0)	22.5 (14)	32 (2)	(0)	218 (12)	300 (2)
Virgem	(0)	83.6 (32)	128.1 (1)	(0)	600 (32)	800 (1)
Reprodutivo	(0)	362.9 (163)	(0)	(0)	1000 (163)	(0)

Letras diferentes nas linhas indicam diferença estatística entre as medianas de diâmetro e altura (teste U de Mann-Whitney, $p \leq 0.05$).

Tabela 2. Tabela de vida de *Cordia oncocalyx*. Intervalo 1 de abril de 2009 a março de 2010. Intervalo 2 de abril de 2010 a março de 2011. P é a probabilidade de sobreviver e permanecer no mesmo estágio. G é a probabilidade de sobreviver e mudar para o estágio seguinte. F é a fecundidade, obtida pelo número de plântulas no final de um intervalo dividido pelo número de reprodutivos no início do intervalo. O número de plântulas, amostrada em 0.25 ha foi multiplicado por quatro para comparações com os demais estádios, amostrados em 1 ha.

	Plântula	Infante	Juvenil	Imaturo	Virgem	Reprodutivo
Intervalo 1						
Número de indivíduos ha ⁻¹ (N)	1780	2152	86	16	33	163
Número de sobreviventes (S)	424	2097	86	16	33	163
Taxa de sobrevivência (σ) = S/N	0.238	0.974	1	1	1	1
Número de recrutas (C)	424	21	4	0	0	0
Taxa de transição (γ) = C/S	1	0.010	0.047	0	0	0
Fecundidade planta ⁻¹ (F)						6.871
P = $\sigma * (1 - \gamma)$	0	0.964	0.953	1	1	1
G = $\sigma * \gamma$	0.238	0.009	0.046	0	0	0
Intervalo 2						
Número de indivíduos ha ⁻¹ (N)	1336	2288	103	20	33	163
Número de sobreviventes (S)	0	2137	103	20	33	163
Taxa de sobrevivência (σ) = S/N	0	0.934	1	1	1	1
Número de recrutas (C)	0	12	0	2	1	0
Taxa de transição (γ) = C/S	0	0.006	0	0.100	0.030	0
Fecundidade planta ⁻¹ (F)						72.319
P = $\sigma * (1 - \gamma)$	0	0.929	1	0.9	0.969	1
G = $\sigma * \gamma$	0	0.005	0	0.1	0.030	0
Média dos dois intervalos						
Fecundidade planta ⁻¹ (F)						39.595
P = $\sigma * (1 - \gamma)$	0	0.947	0.977	0.95	0.985	1
G = $\sigma * \gamma$	0.119	0.008	0.023	0.05	0.015	0

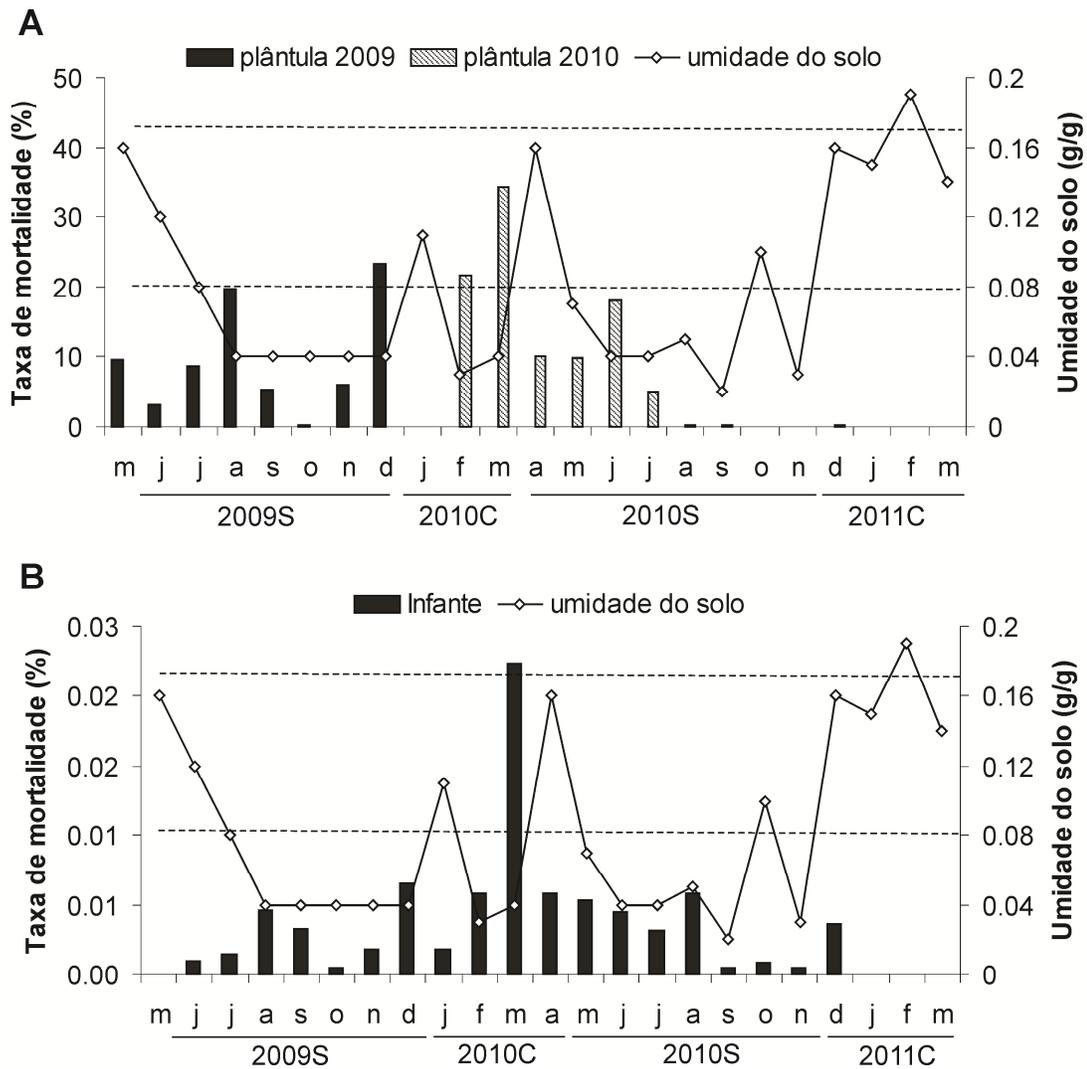


Figura 1. Taxa de mortalidade dos indivíduos dos estádios plântula (A) e infante (B) de *C. oncocalyx*. S = estação seca e C = estação chuvosa. As linhas pontilhadas no gráfico indicam o teor de umidade do solo correspondente ao ponto de murcha permanente (0.08 g/g) e a capacidade de campo (0.17 g/g).

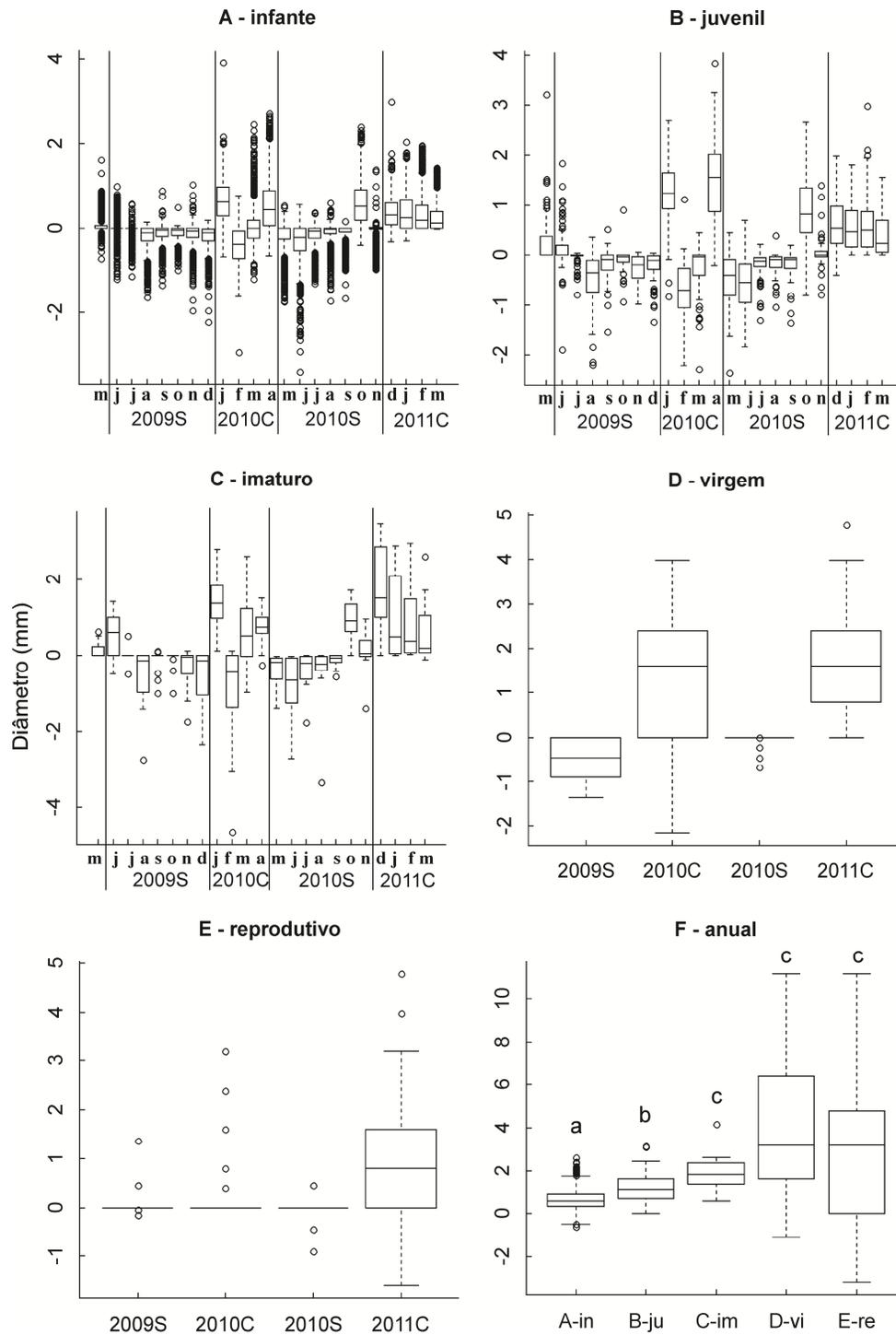


Figura 2. Boxplots das taxas de crescimento em diâmetro dos estádios ontogenéticos de *Cordia oncocalyx*. Medianas, quartis superiores, inferiores e outliers são apresentados. (A-C) variação mensal (D-E) variação entre as estações S - seca e C - chuvosa (F) variação anual, considerando a diferença entre a medida final (março de 2011) e a medida inicial (abril de 2009), ambas realizadas na estação chuvosa de anos com precipitação acima da média histórica (1.107 mm e 843 mm, respectivamente). Letras diferentes indicam diferença estatística entre os estádios (teste U de Mann-Whitney, $p \leq 0.05$).

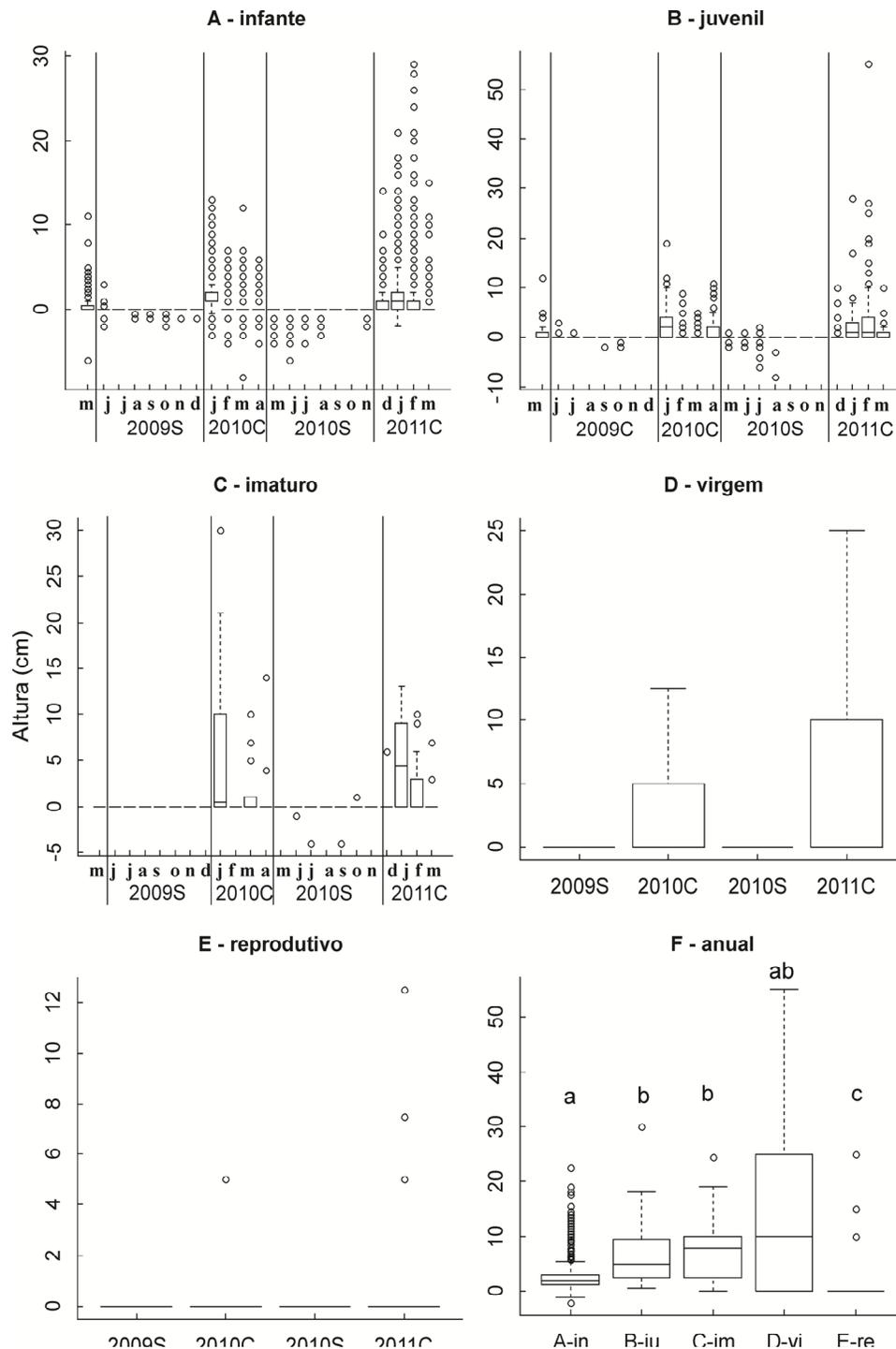


Figura 3. Boxplots das taxas de crescimento em altura dos estádios ontogenéticos de *Cordia oncocalyx*. Medianas, quartis superiores, inferiores e outliers são apresentados. (A-C) variação mensal (D-E) variação entre as estações S - seca e C - chuvosa (F) variação anual, considerando a diferença entre a medida final (março de 2011) e a medida inicial (abril de 2009), ambas realizadas na estação chuvosa de anos com precipitação acima da média histórica (1.107 mm e 843 mm, respectivamente). Letras diferentes indicam diferença estatística entre os estádios (teste U de Mann-Whitney, $p \leq 0.05$).

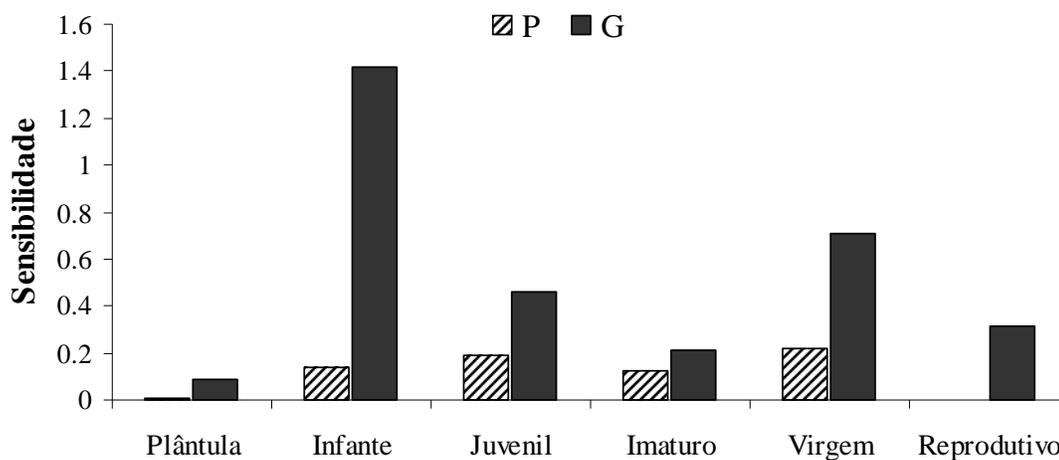


Figura 4. Impacto da sensibilidade no tamanho da população de *Cordia oncocalyx*, calculada a partir da matriz de transição geral ($\lambda = 1.0336$) considerando a média dos dois intervalos de tempo analisados. P é a probabilidade de sobreviver e permanecer no mesmo estágio e G é a probabilidade de sobreviver e mudar para o estágio seguinte.

6 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este estudo possibilitou a compreensão dos atributos de história de vida, estrutura e dinâmica populacional de *Cordia oncocalyx* sob clima tropical sazonalmente seco, em ambiente de caatinga, os quais contribuem para explicar como essa população arbórea se mantém abundante em ambientes com fortes restrições hídricas.

A análise da estrutura ontogenética e das relações alométricas demonstrou que: i) a estrutura populacional de *C. oncocalyx* se assemelha a da maioria das espécies tolerantes à sombra das florestas pluviais tropicais por concentrar a maior densidade nos estádios iniciais, mas ao mesmo tempo difere porque forma um banco de infantes ao invés de um banco de plântulas (conceito ontogenético); ii) do total de luz fotossinteticamente ativa que atinge o dossel, somente 6.2% atinge a vegetação a 1.30 m e 4.7% chega ao solo. Esse gradiente juntamente com o modelo arquitetural Prévost, ramificações plagiotrópicas e filotaxia alterna espiralada das folhas, são atributos que sugerem a luz como um fator limitante para os estádios iniciais. Previmos que se o gradiente de luz fosse suficiente para provocar mudanças alométricas em *C. oncocalyx*, os estádios iniciais deveriam apresentar crescimento em altura-diâmetro em conformidade com o modelo de similaridade geométrica, enquanto os estádios finais deveriam apresentar crescimento altura-diâmetro ajustado ao modelo de similaridade elástica ou estresse constante, tal como acontece nas árvores de florestas pluviais tropicais e florestas temperadas. No entanto, iii) a forma de crescimento altura-diâmetro de *C. oncocalyx* não se ajustou a nenhum dos três modelos biomecânicos, e houve alto crescimento em diâmetro, especialmente nos estádios finais. Isto parece resultar de restrições hídricas que limitam o crescimento em altura e de disponibilidade de espaço que possibilitam o incremento em diâmetro mesmo após as árvores atingirem uma altura máxima. É indiscutível a existência de um gradiente de luz no perfil da vegetação de caatinga, embora este não seja suficiente para que *C. oncocalyx* expresse o mesmo modelo de estrutura e alometria das árvores de florestas pluviais. Na caatinga, as condições modeladoras parecem ser consequência de restrições preponderantemente ligadas à disponibilidade hídrica.

A descrição da fenologia revelou que: i) as fenofases vegetativas e reprodutivas de *C. oncocalyx* são ajustadas às variações intra e interanual dos pulsos de precipitação; ii) a alta sincronia e a elevada intensidade das fenofases vegetativas e reprodutivas nos anos chuvosos contrastam com a diminuição da sincronia e com a baixa intensidade nos anos secos. Essa plasticidade em conjunto com o estoque de frutos no banco do solo configuram estratégias de

distribuição de risco, que possivelmente contribuem para a alta densidade da espécie nas áreas de caatinga, onde a espécie está presente.

O reconhecimento dos padrões espaciais, em escala local, evidenciou que tanto os mecanismos determinísticos de mortalidade dependente de densidade, como a estocasticidade pluviométrica, relacionada à variação intra e interanual nos pulsos de chuva, atuam como forças modeladoras do padrão espacial ao longo da ontogênese de *C. oncocalyx*. A análise dos padrões espaciais pode indicar quais são os mecanismos que atuam com maior relevância na demografia das populações, esses resultados sugerem que os processos dependentes e independentes de densidade desempenham papéis importantes na dinâmica de árvore em ambientes sazonalmente secos.

O estudo da dinâmica com base em modelos matriciais mostrou que apesar da forte influência da precipitação nas taxas de natalidade, mortalidade, recrutamento e crescimento biométrico em todos os estádios, a porcentagem de abertura do dossel influenciou o crescimento em altura no estádio juvenil, indicando que a luz também é um fator importante na dinâmica dos estádios iniciais de árvore da caatinga. Além disso, a dominância local e a tendência de aumento populacional de *C. oncocalyx* são seguramente explicadas por uma estratégia de regeneração que conta com a formação de dois bancos, sementes e infantes, os quais garantem um estoque para recomposição populacional mesmo em anos de seca. No entanto, apesar da estabilidade atual, *C. oncocalyx* possui pontos chave na taxa de incremento populacional localizados nos estádios iniciais, particularmente na sobrevivência e transição de infantes. Como nesse estádio os indivíduos ainda apresentam taxas de mortalidade em função da escassez pluviométrica, se as previsões de mudanças climáticas se confirmarem e o clima do semiárido brasileiro se tornar ainda mais severo tanto em relação à quantidade de chuvas como em relação à frequência de anos secos, a estabilidade desta importante árvore endêmica da caatinga pode ser alterada.

Juntos, estes resultados demonstram que a plasticidade fenológica em conjunto com o banco de sementes e infantes são as estratégias de regeneração que possibilitam as populações de *C. oncocalyx* se manterem abundantes em ambientes com fortes restrições hídricas. Evidenciam também que a luz, embora seja desconsiderada na maioria dos estudos que avaliam a estrutura e a dinâmica das populações nas vegetações sazonais secas ao redor do mundo, apresenta uma distribuição vertical (gradiente) e horizontal (abertura de dossel) diferenciadas na caatinga arbóreo-arbustiva estudada, às quais apesar de não superar a disponibilidade hídrica como força modeladora da estrutura, alometria e dinâmica populacional de *C. oncocalyx*, influenciam a taxa de crescimento em altura no estádio juvenil.