



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

WANESSA NEPOMUCENO FERREIRA

**INFLUÊNCIA DE FATORES BIÓTICOS E ABIÓTICOS NA REGENERAÇÃO INICIAL DE
ESPÉCIES COM ABUNDÂNCIAS DISTINTAS NA CAATINGA**

FORTALEZA

2015

WANESSA NEPOMUCENO FERREIRA

INFLUÊNCIA DE FATORES BIÓTICOS E ABIÓTICOS NA REGENERAÇÃO INICIAL DE
ESPÉCIES COM ABUNDÂNCIAS DISTINTAS NA CAATINGA

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.

Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

Orientador: Prof. Dr. Sebastião Medeiros Filho/UFC

Co-orientador: Prof. Dr. Claudivan Feitosa de Lacerda/UFC.

FORTALEZA

2015

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

-
- F439i Ferreira, Wanessa Nepomuceno.
Influência de fatores bióticos e abióticos na regeneração inicial de espécies com abundâncias distintas na caatinga. / Wanessa Nepomuceno Ferreira. – 2015.
86f. : il.; enc. color.
- Tese (Doutorado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Departamento de Biologia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Fortaleza, 2015.
Área de Concentração: Ecologia e Recursos Naturais.
Orientação: Prof. Dr. Sebastião Medeiros Filho.
Coorientação: Prof. Dr. Claudivan Feitosa de Lacerda.
1. Sementes. 2. Espécies. 3. Regeneração (Biologia). I. Título.

WANESSA NEPOMUCENO FERREIRA

INFLUÊNCIA DE FATORES BIÓTICOS E ABIÓTICOS NA REGENERAÇÃO INICIAL DE
ESPÉCIES COM ABUNDÂNCIAS DISTINTAS NA CAATINGA

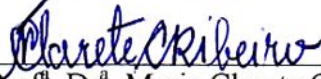
Tese apresentada ao Curso de Pós-Graduação em
Ecologia e Recursos Naturais da Universidade
Federal do Ceará, como parte dos requisitos para
obtenção do título de Doutora em Ecologia e
Recursos Naturais.

Aprovado em 17 / 12 / 2015

BANCA EXAMINADORA




Prof. Dr. Sebastião Medeiros Filho (Orientador)
Universidade Federal do Ceará – UFC



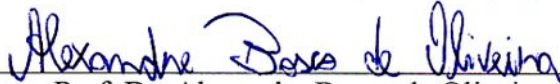
Prof.ª. Dr.ª. Maria Clarete Cardoso Ribeiro
Universidade da Integração Internacional da Lusofonia Afro Brasileira – Unilab



Prof.ª. Dr.ª. Aiala Vieira Amorim
Universidade da Integração Internacional da Lusofonia Afro Brasileira – Unilab



Prof.ª. Dr.ª. Maria Iracema Bezerra Loiola
Universidade Federal do Ceará – UFC



Prof. Dr. Alexandre Bosco de Oliveira
Universidade Federal do Ceará – UFC

Prof. Dr. Salvador Barros Torres (suplente)
Universidade Federal Rural do Semiárido – UFRSA

Prof. Dr. Antônio Marcos Esmeraldo Bezerra (suplente)
Universidade Federal do Ceará – UFC

AGRADECIMENTOS

Desafio maior que escrever esta tese foi resumir meu sentimento de gratidão a todas as pessoas que fizeram parte da minha trajetória durante estes dez anos dentro da universidade (2005-2015), que deixo com uma sensação boa de amadurecimento e dever cumprido, mas ainda com muito a aprender.

Nesse momento, é inevitável não lembrar como tudo começou. Portanto, agradeço aos professores do curso de Ciências Biológicas da Universidade Regional do Cariri – URCA, pela oportunidade da iniciação científica e pelo incentivo à Pós-graduação.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CAPES, pela concessão das bolsas de estudo.

Ao Prof. Dr. Sebastião Medeiros Filho, meu orientador durante seis anos (mestrado/doutorado) na Universidade Federal do Ceará – UFC, pela orientação sempre com muita paciência, atenção e profissionalismo.

Aos professores Claudivan Feitosa de Lacerda (co-orientador) e Rafael Carvalho da Costa (colaborador), que em vários momentos contribuíram com meu aprendizado e amadurecimento. Foi um prazer conhecer e trabalhar com estes dois profissionais que são exemplos de competência e simplicidade!

Aos estudantes e funcionários que compõem o Laboratório de Análises de Sementes, Estação Meteorológica e Laboratório de Engenharia Agrícola/UFC, especialmente, Regina, Charles, Henrique, Edineide, Jardelson e Leila pelo carinho, apoio e ajuda sempre que precisei!

Aos funcionários da Fazenda Experimental Vale do Curu/UFC e moradores de Pentecoste-CE (Kleber, Cícero e Íris) pela receptividade maravilhosa, atenção e ajuda grandiosa!

Às pessoas especiais que conheci durante a graduação, mestrado e doutorado: Rodrigo Monte, Marcelo Moreira, Aldení Lima, Sarahbelle Cartaxo, Maria Amanda, Camila Nobre, Helton Colares, Júnior Pereira, Ubirajara Lima, Ingrid H'Oara, Giovana Lopes, Selma Freire, Belchior Dantas e Paulo Lima pelos incentivos, ajuda, brincadeiras e por dividirmos uma parte de nossas vidas.

A toda a minha família (incluindo a família do meu esposo), por tanto carinho e amor! Obrigada por nos apoiar, fortalecer e sempre compreender nossa ausência tantas vezes.

Meu profundo agradecimento ao meu esposo, Nonato, que esteve ao meu lado em todos os momentos, contribuindo em todos os meus experimentos, mesmo estando sobrecarregado com os seus. Meu amor, obrigada pela solidariedade, parceria e companheirismo durante estes seis anos. Obrigada por tanta força e por me fazer acreditar, todos os dias que nós conseguiríamos concluir esta etapa de nossas vidas! Eu amo você imensamente!

Agradeço a Deus pela força, saúde e por sempre iluminar o nosso caminho!

Obrigada!

RESUMO

Uma questão central em ecologia refere-se à distribuição e abundância das espécies, e como estes atributos são influenciados por fatores bióticos e abióticos. O nicho de regeneração expressa os limites de condições bióticas e abióticas toleradas e/ou requeridas durante o processo de regeneração de uma espécie. Esse processo envolve desde a produção de sementes até o recrutamento de juvenis, incluindo a dispersão e germinação de sementes, e estabelecimento de plântulas. Qualquer fator que diminua a probabilidade de sobrevivência, em qualquer etapa da regeneração, pode reduzir o tamanho da população, sendo este efeito conhecido como gargalo demográfico. Dentro desse contexto, nosso objetivo foi avaliar como fatores bióticos e abióticos podem afetar o processo de regeneração inicial em espécies da caatinga, sugerindo possíveis preditores de suas abundâncias. As espécies focais foram *Poincianella bracteosa* (Tul.) L.P. Queiroz, que apresenta alta densidade de indivíduos adultos em áreas de caatinga e *Libidibia ferrea* (Mart. ex Tul.) L.P. Queiroz, que possui baixa densidade nessas áreas e ocorre, preferencialmente, nas margens de rios temporários. Portanto, a escolha das espécies deveu-se ao contraste de abundância entre elas, o que as tornam bons modelos para compreender a relação entre nicho de regeneração e abundância. No **manuscrito I**, os fatores estudados foram predação pré-dispersão e dormência de sementes. Os frutos das espécies foram coletados em área de caatinga localizada na Fazenda Experimental Vale do Curu/UFC, no município de Pentecoste-CE. No experimento de predação, realizamos a biometria dos frutos (n=100/espécie), em seguida, estes foram beneficiados e as sementes classificadas em três grupos (sadias, mal-formadas e predadas). Para cada espécie, calculou-se a taxa de predação e contabilizou-se o número de insetos predadores. No experimento de dormência, as sementes sadias de ambas as espécies foram submetidas a seis tratamentos pré-germinativos. Ao final do ensaio, calculou-se a porcentagem de germinação, índice de velocidade de germinação e tempo médio de germinação. *L. ferrea* apresentou maior taxa de predação de sementes do que *P. bracteosa* e baixo potencial de germinação, pois, suas sementes possuem tegumento fortemente impermeável à água. Nossos resultados sugerem que os fatores estudados podem afetar a regeneração inicial de *L. ferrea* e parecem não ter efeitos significativos para *P. bracteosa*. No **manuscrito II**, o fator estudado foi o estresse hídrico. Avaliamos características morfológicas e fisiológicas de plântulas submetidas a diferentes regimes hídricos (10, 40, 70 e 100% da capacidade de campo) durante 85 dias, em casa de vegetação localizada na Estação Meteorológica/UFC, em Fortaleza-CE. *P. bracteosa* apresentou características de espécie de

baixo-recurso, que conferem vantagens ecológicas em condições de estresse, enquanto *L. ferrea* apresentou características de espécie de alto-recurso. Nossos resultados sugerem que os atributos da “Síndrome de resistência ao estresse” podem favorecer a alta abundância de *P. bracteosa* em áreas de caatinga. No **manuscrito III** os fatores estudados foram o estresse hídrico e a herbivoria. Avaliamos o crescimento inicial e a sobrevivência das plantas em condições naturais de disponibilidade hídrica sazonal e ataque de insetos herbívoros, em área de caatinga localizada na Fazenda Experimental Vale do Curu/UFC. Plantas jovens (dois meses de idade) de ambas as espécies foram submetidas a dois tratamentos, controle e inseticida. Mensalmente, foram realizadas medidas de altura, diâmetro e número de foliólulos durante um ano (abril/2013 - abril/2014). As taxas de crescimento em altura e diâmetro foram calculadas para diferentes períodos: chuvoso/2013, seco/2013 e chuvoso/2014. A herbivoria foi avaliada durante as estações chuvosas (2013/2014), contabilizando-se o número de foliólulos com danos causados por insetos. Também foram realizadas medidas de trocas gasosas durante as estações chuvosa e seca/2013. As espécies não apresentaram diferenças significativas nas taxas de crescimento, mas *L. ferrea* foi mais susceptível à herbivoria e à seca do que *P. bracteosa*. Nossos resultados sugerem que, durante o estágio de planta juvenil, os efeitos do estresse hídrico associados aos danos cumulativos da herbivoria podem limitar a regeneração natural de *L. ferrea* em áreas de caatinga, sendo os efeitos pouco expressivos na regeneração de *P. bracteosa*.

Palavras-chave: *Poincianella bracteosa*, *Libidibia ferrea*, abundância, predação pré-dispersão, dormência, estresse hídrico, herbivoria.

ABSTRACT

A central question in ecology refers to the distribution and abundance of species, and how these attributes are influenced by biotic and abiotic factors. The regeneration niche expressed limits biotic and abiotic conditions tolerated and/or required during the regeneration process of a species. This process involves from producing seed until recruitment of juvenile, including seed dispersal, germination, and seedling establishment. Any factor that decreases the probability of survival at any stage of regeneration can reduce the size of the population, and this effect is known as demographic bottleneck. In this context, the aim of this study was to evaluate how biotic and abiotic factors can affect the natural regeneration process and to suggest possible predictors of species abundance. The focal species were *Poincianella bracteosa* (Tul.) LP Queiroz, who has a high abundance of adults in caatinga areas and *Libidibia ferrea* (Mart. Ex Tul.) LP Queiroz, who has low abundance in these areas and occurs preferentially on the banks temporary rivers. The choice of species is due to the contrast of abundance between them, which makes them good models for understanding the relationship between regeneration niche and abundance. In the **manuscript I**, studied factors were pre-dispersal predation and seed dormancy. The fruits were collected in caatinga area located at the Fazenda Experimental Vale do Curu/UFC in the city of Pentecoste-CE. In the predation experiment, conducted biometrics fruits (n=100/species), then fruits have benefited and the seeds were classified into three groups (healthy, malformed and preyed). For each species, we calculated the rate of predation and recorded the number of predator insects. In the dormancy experiment, healthy seeds of both species were subjected to six pre-germinative treatments. At the end of the test, was calculated the germination percentage, germination speed index and average germination time. *L. ferrea* showed the highest seed predation than *P. bracteosa* and low germination potential, since its seeds have strongly coat impermeability to water. Our results suggest that the factors can affect the regeneration of *L. ferrea* and seem to have no significant effects on *P. bracteosa*. In the **manuscript II**, the studied factor was water stress. We assess morphological and physiological characteristics of seedlings under different water regimes (10, 40, 70 and 100% of field capacity) for 85 days, in a greenhouse located at the Meteorological Station/ UFC, in the city of Fortaleza-CE. *P. bracteosa* showed features of species low-resource, which provide ecological benefits in conditions of stress, while *L. ferrea* showed features of species high-resource. Our results suggest that the attributes of "Stress resistance syndrome" may favor the high abundance of *P. bracteosa* in areas of caatinga. In the **manuscript III** the factors studied were water stress and herbivory.

We evaluate the initial growth and survival of seedlings under natural conditions of seasonal water availability and attack insect herbivores on caatinga area located at the Fazenda Experimental Vale do Curu/UFC. Seedlings (two months of age) of species were submitted to two treatments, control and insecticide. Monthly, were performed measures of height, diameter and number of leaflets for one year (April/2013 - April/2014). Growth rates in height and diameter were calculated for different periods: rainy/2013, dry/2013 and rainy/2014. The herbivory was conducted during the rainy seasons (2013/2014), counting the number of leaflets with insect damage. Were also conducted measurements of gas exchange during the rainy season and dry/2013. The species showed no significant differences in growth rates, but *L. ferrea* was more susceptible to herbivory and drought than *P. bracteosa*. Our results suggest that during the seedling stage, water stress associated with cumulative damage of herbivory may affect the natural regeneration of *L. ferrea* in areas of caatinga and is little significant in the regeneration of *P. bracteosa*.

Keywords: *Poincianella bracteosa*, *Libidibia ferrea*, abundance, pre-dispersal predation, dormancy, water stress, herbivory.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

MANUSCRITO I

- Figura 1** (a) Fruto e sementes de *Poincianella bracteosa* (Tul.) L.P. Queiroz predados por larva de inseto. (b) fase larval, (c) fase pupal e (d) fase adulta do inseto (Lepidoptera: Crambidae) predador das sementes de *P. bracteosa*. (e) fase adulta do inseto parasitoide (Hymenoptera: Braconidae). (f) frutos de *Libidibia ferrea* (Mart. ex Tul.) L.P. Queiroz com septos (destacados com círculos brancos) de emergência do inseto adulto. (g) ovo viável e (h) ovo inviável do inseto (Coleoptera: Bruchidae) predador das sementes de *L. ferrea*; (i-l) emergência do inseto adulto a partir da semente; (m) bruquídeo adulto. Barras= 1 cm. Fotos: Wanessa Nepomuceno..... 36
- Figura 2** Porcentagem de sementes saudáveis, malformadas e predadas de *Poincianella bracteosa* (Tul.) L.P. Queiroz ($n=100$) e *Libidibia ferrea* (Mart. ex Tul.) L.P. Queiroz ($n=100$)..... 36

MANUSCRITO II

- Figura 1** Height (A), diameter (B), number of leaves (C), leaf area (D), total dry mass (E), and relative growth rate (F) of seedlings of *L. ferrea* and *P. bracteosa* that, at 15 days after sowing, were subjected to four irrigation regimes (10%, 40%, 70%, and 100% of field capacity) for 85 days. Lowercase letters (compare species in the same treatment) and uppercase letters (compare treatments in the same species) equal, do not differ by Tukey test at 5% probability. Vertical bars indicate standard error of the mean..... 57
- Figura 2** Biomass allocation to roots, stems, and leaves of seedlings of *L. ferrea* and *P. bracteosa* that, at 15 days after sowing, were subjected to four irrigation regimes (10%, 40%, 70%, and 100% of field capacity) for 85 days. Numbers within parentheses indicate standard error of the mean..... 60

MANUSCRITO III

- Figura 1** Dados de precipitação total, temperatura média mínima e temperatura média máxima, obtidos na Estação Meteorológica da Fazenda Experimental Vale do Curu, durante os meses de janeiro/2013 a julho/2014. 74
- Figura 2** Altura, diâmetro e número de folíolos das plantas de *L. ferrea* (A, C, E) e *P. bracteosa* (B, D, F) submetidas a dois tratamentos (controle e inseticida) durante um ano (abril/2013 - abril/2014), em área de caatinga localizada na Fazenda Experimental Vale do Curu, município de Pentecoste-CE, Brasil. Barras verticais indicam o erro padrão da média. Asteriscos (** $p<0,01$) indicam diferença significativa entre tratamentos dentro de cada mês..... 78

- Figura 3** Taxas de crescimento relativo em altura e diâmetro das plantas de *L. ferrea* e *P. bracteosa* submetidas a dois tratamentos (controle e inseticida), para diferentes períodos (chuvoso/2013, seco/2013 e chuvoso/2014). Barras verticais indicam o erro padrão da média..... 79
- Figura 4** Porcentagem de foliólulos com herbivoria em plantas de *L. ferrea* e *P. bracteosa* submetidas a dois tratamentos (controle e inseticida), para a estação chuvosa de 2013. Letras maiúsculas (comparam tratamentos na mesma espécie) e minúsculas (comparam espécies no mesmo tratamento) iguais, não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Barras verticais indicam erro padrão da média..... 79
- Figura 5** Fotossíntese (A), condutância estomática (B) e transpiração (C) das plantas de *L. ferrea* e *P. bracteosa* submetidas a dois tratamentos (controle e inseticida), nos períodos chuvoso e seco de 2013. Barras verticais indicam o erro padrão da média..... 80

LISTA DE TABELAS

INTRODUÇÃO GERAL

Tabela 1	Parâmetros fitossociológicos de <i>Poincianella bracteosa</i> (Tul.) L. P. Queiroz e <i>Libidibia ferrea</i> (Mart. ex Tul.) L. P. Queiroz, registrados em levantamentos realizados em áreas de caatinga no Nordeste do Brasil. Ni=número de indivíduos, DA= densidade absoluta (indivíduos ha ⁻¹), DR= densidade relativa (%), CI= critério de inclusão, CAS= circunferência a altura do solo (cm), CAP= circunferência a altura do peito (cm), DNS= diâmetro ao nível do solo (cm), pq= ponto quadrante, AA= área amostrada (m ²), Alt.= altitude (m), Prec.= Precipitação (mm ano ⁻¹), Subs.= substrato, EC= embasamento cristalino, BS= bacia sedimentar.....	19
-----------------	---	----

MANUSCRITO I

Tabela 1	Estatística descritiva das variáveis biométricas dos frutos de <i>Poincianella bracteosa</i> (Tul.) L.P. Queiroz (n=100) e <i>Libidibia ferrea</i> (Mart. ex Tul.) L.P. Queiroz (n=100), coletados em setembro/2013 na Fazenda Experimental Vale do Curu, no município de Pentecoste-CE, Brasil. Média ± erro padrão (EP); Amplitude de variação; Desvio padrão (DP); Coeficiente de variação (CV %).....	35
-----------------	---	----

Tabela 2	Porcentagem de germinação (PG), Índice de velocidade de germinação (IVG) e Tempo médio de germinação (TMG) de sementes de <i>Poincianella bracteosa</i> (Tul.) L.P. Queiroz e <i>Libidibia ferrea</i> (Mart. ex Tul.) L.P. Queiroz submetidas a seis tratamentos pré-germinativos. Tratamentos comuns às duas espécies: (T ₁) controle, (T ₂) imersão em água quente a 80°C e (T ₃) escarificação mecânica com lixa. Tratamentos com ácido sulfúrico, T ₄ , T ₅ e T ₆ , tiveram tempos (minutos) diferentes para as espécies: 6', 8' e 10' para <i>P. bracteosa</i> e 20', 25' e 30' para <i>L. ferrea</i> , respectivamente.....	37
-----------------	--	----

MANUSCRITO II

Tabela 1	Mean square of growth and gas exchange variables in seedlings of <i>L. ferrea</i> and <i>P. bracteosa</i> subjected to four irrigation regimes (10%, 40%, 70%, and 100% of field capacity) for 85 days. Degree of freedom (df), leaf area (LA), specific leaf area (SLA), total dry matter (TDM), relative growth rate (RGR), biomass allocation to leaves (BA _L), stem (BA _S) and roots (BA _R), root/shoot ratio (R/S), stomatal conductance (gs), transpiration (E), photosynthesis (A), and water-use efficiency (WUE).....	56
-----------------	--	----

Tabela 2	Average values of growth and gas exchange traits in seedlings of <i>L. ferrea</i> and <i>P. bracteosa</i> subjected to four irrigation regimes (10%, 40%, 70%, and 100% of field capacity) for 85 days. There were no significant interactions between species and irrigation levels for any of the variables measured. Specific leaf area (<i>SLA</i>), biomass allocation to leaves (<i>BA_L</i>) and roots (<i>BA_R</i>), root/shoot ratio (<i>R/S</i>), stomatal conductance (<i>g_s</i>), transpiration (<i>E</i>), photosynthesis (<i>A</i>), and water-use efficiency (<i>WUE</i>).....	59
-----------------	--	----

MANUSCRITO III

Tabela 1	ANOVA <i>two-way</i> dos dados de taxas de crescimento relativo em altura e diâmetro, e porcentagem de herbivoria em plantas de <i>L. ferrea</i> e <i>P. bracteosa</i> submetidas a dois tratamentos (controle e inseticida), em diferentes períodos.....	79
Tabela 2	ANOVA <i>two-way</i> dos dados de fotossíntese, condutância estomática e transpiração em plantas de <i>L. ferrea</i> e <i>P. bracteosa</i> submetidas a dois tratamentos (controle e inseticida), em diferentes períodos (chuvoso/2013 e seco/2013).....	80

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	16
Espécies focais.....	21
Referências.....	22
MANUSCRITO I - Predação pré-dispersão e dormência de sementes em duas espécies com abundâncias distintas em floresta tropical sazonalmente seca.....	29
Introdução.....	30
Material e Métodos.....	32
<i>Área de coleta dos frutos e espécies estudadas.....</i>	<i>32</i>
<i>Predação pré-dispersão.....</i>	<i>32</i>
<i>Dormência física.....</i>	<i>33</i>
<i>Análise de dados.....</i>	<i>34</i>
Resultados.....	34
<i>Predação pré-dispersão.....</i>	<i>34</i>
<i>Dormência física.....</i>	<i>36</i>
Discussão.....	38
Referências.....	40
MANUSCRITO II - Effect of water stress on seedling growth in two species with different abundances: the importance of Stress Resistance Syndrome in seasonally dry tropical forest.....	50
Introduction.....	51
Material and methods.....	53
<i>Site and studied species.....</i>	<i>53</i>
<i>Experimental design.....</i>	<i>53</i>
<i>Morphological measurements.....</i>	<i>54</i>
<i>Physiological measurements.....</i>	<i>55</i>
<i>Data analysis.....</i>	<i>55</i>
Results.....	56
<i>Morphological measurements.....</i>	<i>56</i>
<i>Physiological measurements.....</i>	<i>60</i>
Discussion.....	60
Acknowledgments.....	63
References.....	63
MANUSCRITO III - Influência da disponibilidade hídrica sazonal e herbivoria no crescimento inicial de duas espécies com abundâncias distintas em floresta tropical sazonalmente seca.....	70
Introdução.....	71

Material e Métodos.....	73
<i>Área e espécies estudadas.....</i>	73
<i>Delineamento experimental.....</i>	73
<i>Medidas morfológicas.....</i>	75
<i>Medidas fisiológicas.....</i>	75
<i>Análise de dados.....</i>	76
Resultados.....	76
<i>Medidas morfológicas.....</i>	76
<i>Medidas fisiológicas.....</i>	80
Discussão.....	81
Referências.....	83
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	87

INTRODUÇÃO GERAL

Uma questão central em ecologia refere-se à distribuição e abundância das espécies, e como estes atributos são influenciados por fatores bióticos e abióticos (Krebs 2009). O nicho de regeneração expressa os limites de condições bióticas e abióticas toleradas e/ou requeridas durante o processo de regeneração de uma espécie (Grubb 1977). Esse processo envolve desde a produção de sementes até o recrutamento de juvenis, incluindo a dispersão e germinação de sementes, e estabelecimento de plântulas (Jordano & Herrera 1995; Clark *et al.* 1999; Rey & Alcántara 2000). Qualquer fator que diminua a probabilidade de sobrevivência, em qualquer etapa da regeneração, pode reduzir o tamanho da população, sendo este efeito conhecido como gargalo demográfico (Jordano *et al.* 2004). De acordo com Jordano *et al.* (2004), alguns exemplos de gargalos demográficos são os impostos por processos bióticos, tais como predação de sementes, dormência e herbivoria; e abióticos, como, por exemplo, a seca.

A predação das estruturas reprodutivas pode ter um efeito significativo na densidade das populações naturais. Esse processo pode ser observado em duas etapas: pré- e pós-dispersão das sementes (Zhang *et al.* 1997). A predação pré-dispersão é comumente realizada por insetos e representa uma pressão negativa forte na sobrevivência das plantas, frequentemente levando a perdas superiores a 50% das sementes produzidas (Janzen 1971; Zhang *et al.* 1997; Fenner & Thompson 2005; Kolb *et al.* 2007; Crawley 2013). Ao se alimentar das sementes, as larvas dos insetos podem matar o embrião ou remover parte do endosperma, impedindo o processo de germinação (El Atta 1993; Camargo-Ricalde *et al.* 2004; Tomaz *et al.* 2007). A alimentação das larvas também pode criar aberturas para a infestação de bactérias e fungos patogênicos (Chang *et al.* 2011), então, mesmo que ocorra a germinação, a infestação pode distorcer o desenvolvimento dos cotilédones ou impedir a formação de folhas verdadeiras (Hegazy & Eesa 1991).

Os requisitos para a germinação também têm um impacto direto sobre a distribuição e abundância das espécies, uma vez que é um elemento-chave que afeta a dinâmica populacional (Godinez-Alvarez *et al.* 1999; Valverde *et al.* 2004; Ramirez-Padilla & Valverde 2005). Existem sementes, denominadas dormentes, que mesmo viáveis não germinam embora as condições de água, oxigênio e temperatura estejam adequadas. A dormência é um fenômeno intrínseco da semente e sua importância ecológica se baseia, principalmente, no bloqueio da germinação quando as condições ambientais são adequadas

para a germinação, mas as perspectivas de futuro estabelecimento e crescimento das plântulas não são promissoras (Eira & Caldas 2000). Embora seja um mecanismo eficiente para garantir a sobrevivência e perpetuação da espécie, a dormência também pode limitar a sua propagação, uma vez que pequena porcentagem das sementes germina em condições naturais (Lopes *et al.* 1998). Além disso, a dormência pode promover o aumento do risco de perda de sementes por deterioração, já que estas permanecem mais tempo no solo antes da germinação (Eira *et al.* 1993).

Ao transpor as barreiras da predação e da dormência, a semente germina e atinge a fase de plântula, na qual a seca e a herbivoria são consideradas as principais causas de morte em populações naturais (Moles & Westoby 2004).

A disponibilidade de água no solo é considerada um fator chave para a regeneração, sobrevivência e crescimento de plântulas, principalmente, em Florestas Tropicais Sazonalmente Secas – FTSS. No Brasil, esse tipo de vegetação (*caatinga*) ocorre em clima predominantemente semiárido, com alto potencial de evapotranspiração (1500-2000 mm ano⁻¹) e baixa precipitação (300-1000 mm ano⁻¹), que geralmente é concentrada dentro de 3-5 meses (Sampaio 1995). A estação chuvosa também é caracterizada por eventos de chuvas intensas (superior a 100 mm) em um único dia e sazonalidade irregular, ou seja, pode começar e terminar em meses diferentes entre os anos (Sampaio 2010). Essa inconstância das primeiras chuvas e a ocorrência de veranicos durante a estação chuvosa pode levar à dessecação e mortalidade de plântulas (McLaren & McDonald 2003; Vieira & Scariot 2006).

Ao longo da evolução, algumas espécies desenvolveram um conjunto de atributos que conferem maior resistência em ambientes de baixo-recurso (limitação hídrica, nutricional ou luminosa). Essa combinação de atributos é chamada de “Síndrome de Resistência ao Estresse” e tem como principais características: baixa taxa de fotossíntese, baixa absorção de nutrientes, baixa renovação dos tecidos, alta longevidade foliar, alta razão raiz/parte aérea, alta capacidade de acumular reservas e produção de folhas pequenas e espessas (Chapin III 1980; Coley *et al.* 1985; Chapin III *et al.* 1993; Aerts & Chapin 2000). Essas espécies de baixo-recurso crescem lentamente mesmo com grande oferta de recursos, assim, a baixa demanda metabólica confere maior capacidade de resistir ao estresse (Chapin III *et al.* 1993). Em contrapartida, plantas adaptadas a ambientes de alto-recurso apresentam alta taxa de fotossíntese, alta absorção de nutrientes, alta renovação dos tecidos, baixa longevidade foliar e baixa razão raiz/parte aérea. As espécies de alto-recurso apresentam crescimento intrinsecamente rápido e alta plasticidade fenotípica (Chapin III 1980; Chapin III *et al.* 1993).

Quanto aos efeitos da herbivoria, sabe-se que a redução de área foliar pode afetar a produção de fotoassimilados e, conseqüentemente, o crescimento individual, podendo inclusive influenciar a demografia das plantas consumidas (Coley 1983). Em florestas tropicais, os herbívoros removem cerca de 10-30% da área foliar da planta a cada ano (Coley & Barone 1996). Diversos animais vertebrados ou invertebrados apresentam hábito herbívoro, porém os insetos se destacam por causar os maiores danos às plantas hospedeiras (Coley & Barone 1996).

Evolutivamente, as plantas responderam ao ataque de herbívoros desenvolvendo estratégias de defesa baseadas, principalmente, na presença de compostos químicos ou barreiras mecânicas, que agem como repelentes naturais, diminuem a palatabilidade da planta ou evitam o contato com herbívoros (Coley *et al.* 1985; Coley & Barone 1996; Madeira *et al.* 1998; Lucas *et al.* 2000; Baraza *et al.* 2007; Aoyama & Labinas 2012; Fürstenberg-Hägg *et al.* 2013). De acordo com Coley *et al.* (1985), diferenças interespecíficas em defesa foliar e taxas de herbivoria podem ser explicadas pela “Hipótese da disponibilidade de recursos”, que prediz que as estratégias de defesa são determinadas pela taxa de crescimento intrínseco da planta, a qual está diretamente condicionada à disponibilidade de recursos do hábitat. Desse modo, espécies que evoluíram em ambientes de baixo-recurso possuem crescimento intrinsecamente lento, mas investem fortemente em características anti-herbivoria, enquanto as espécies que evoluíram em ambientes de alto-recurso possuem crescimento intrinsecamente rápido e baixos níveis de defesa contra herbívoros (Coley *et al.* 1985).

Dentro desse contexto, nosso objetivo foi avaliar como fatores bióticos e abióticos podem afetar o processo de regeneração inicial em espécies da caatinga, sugerindo possíveis preditores de suas abundâncias. As espécies focais foram *Poincianella bracteosa* (Tul.) L.P. Queiroz, que apresenta alta densidade de indivíduos adultos em áreas de caatinga e *Libidibia ferrea* (Mart. ex Tul.) L.P. Queiroz, que possui baixa densidade nessas áreas e ocorre, preferencialmente, nas margens de rios temporários (Tab.1). Portanto, a escolha das espécies deveu-se ao contraste de abundância entre elas, o que as tornam bons modelos para compreender a relação entre nicho de regeneração e abundância.

Tabela 1. Parâmetros fitossociológicos de *Poincianella bracteosa* (Tul.) L. P. Queiroz e *Libidibia ferrea* (Mart. ex Tul.) L. P. Queiroz, registrados em levantamentos realizados em áreas de caatinga no Nordeste do Brasil. Ni=número de indivíduos, DA= densidade absoluta (indivíduos ha⁻¹), DR= densidade relativa (%), CI= critério de inclusão, CAS= circunferência a altura do solo (cm), CAP= circunferência a altura do peito (cm), DNS= diâmetro ao nível do solo (cm), AA= área amostrada (m²), pq= ponto quadrante, Alt.= altitude (m), Prec.= Precipitação (mm ano⁻¹), Subs.= substrato, EC= embasamento cristalino, BS= bacia sedimentar.

<i>Poincianella bracteosa</i> (= <i>Caesalpinia bracteosa</i>)			<i>Libidibia ferrea</i> (= <i>Caesalpinia ferrea</i>)			CI	AA	Alt.	Prec.	Subs.	Local	Referência
Ni	DA	DR	Ni	DA	DR							
53	584,5	18,93	1	11,0	0,36	DNS _≥ 3	70 pq	430	816	BS	São José do Piauí-PI	Mendes (2003)
45	93,75	2,89	2	4,16	0,13	CAS _≥ 10	4800	90	670	BS	Mossoró-RN	Assis; Maracajá (2007)
58	241,0	25,78	0	0	0	CAS _≥ 10	2400	-	704	-	Assu-RN	Lira <i>et al.</i> (2007)
90	375,0	34,5	7	29,1	2,68	CAS _≥ 12	2400	144	649	-	Carnaúbas-RN	Moreira <i>et al.</i> (2007)
26	108,3	10,66	0	0	0	CAS _≥ 10	2400	130	750	-	Apodi-RN	Pessoa <i>et al.</i> (2008)
1031	644,38	45,90	0	0	0	CAP _≥ 6	16000	323	503	BS	Floresta-PE	Alves-Júnior (2010)
240	300,0	23,8	0	0	0	CAP _≥ 6	8000	316	594	BS	Floresta-PE	Ferraz (2011)
63	131,3	2,34	24	50,0	0,89	DNS _≥ 3	4800	370	807	EC	Iguatu-CE	Lima (2011)
20	41,7	0,83	3	6,3	0,12	DNS _≥ 3	4800	370	807	BS	Iguatu-CE	Lima (2011)
75	75,0	4,2	9	9,0	0,5	DNS _≥ 3	10000	368	698	EC	Crateús-CE	Costa; Araújo (2012)

Para atender ao objetivo proposto realizamos uma série de experimentos, delimitados em três manuscritos. No **manuscrito I** os fatores estudados foram predação pré-dispersão e dormência de sementes. Considerando-se que a espécie menos abundante deve apresentar maiores entraves à regeneração, levantamos as seguintes previsões:

- (1) *L. ferrea* apresenta maior taxa de predação pré-dispersão de sementes do que *P. bracteosa*, sendo este fator um gargalo demográfico que reduz severamente a oferta de sementes viáveis;
- (2) *L. ferrea* apresenta baixo potencial de germinação, uma vez que suas sementes possuem tegumento fortemente impermeável à água; enquanto *P. bracteosa* apresenta alto potencial de germinação, sem a necessidade de tratamentos pré-germinativos.

No **manuscrito II** o fator estudado foi o estresse hídrico. Avaliamos características morfológicas e fisiológicas de plântulas submetidas a diferentes regimes hídricos, em casa de vegetação. Considerando-se que as diferenças de abundância entre espécies podem estar relacionadas às diferentes estratégias no uso de recursos, levantamos a seguinte previsão, com base nos conceitos da “Síndrome de Resistência ao Estresse”:

- (1) *P. bracteosa* possui características de espécie de baixo-recurso, que conferem vantagens ecológicas (crescimento e sobrevivência) em condições de estresse, enquanto *L. ferrea* apresenta características de espécie de alto-recurso.

No **manuscrito III** os fatores estudados foram estresse hídrico e herbivoria. Avaliamos o crescimento inicial e a sobrevivência das plantas em condições naturais de disponibilidade hídrica sazonal e ataque de insetos herbívoros, em área de caatinga. Considerando-se que as diferenças de abundância entre espécies podem estar relacionadas às diferentes estratégias em lidar com a seca e a herbivoria, levantamos as seguintes previsões, com base na “Hipótese de disponibilidade de recursos”:

- (1) Plantas de *P. bracteosa* apresentam crescimento inerentemente lento e outras características que conferem vantagens em condições de estresse hídrico, enquanto às de *L. ferrea* apresentam uma estratégia de crescimento rápido, principalmente, durante os pulsos de recurso hídrico na estação chuvosa;
- (2) A espécie de crescimento lento (*P. bracteosa*) é menos susceptível ao ataque de insetos herbívoros, enquanto a espécie de crescimento rápido (*L. ferrea*) tem maior taxa de herbivoria, uma vez que supostamente apresenta menor investimento em defesas anti-herbivoria.

Espécies focais

Poincianella bracteosa (Tul.) L.P. Queiroz e *Libidibia ferrea* (Mart. ex Tul.) L.P. Queiroz pertencem à família Fabaceae, subfamília Caesalpinioideae, com gêneros segregados de *Caesalpinia*. Assim, antes eram referidas como *Caesalpinia bracteosa* Tul. e *Caesalpinia ferrea* Mart. ex Tul. (Queiroz, 2009).

Poincianella bracteosa, conhecida popularmente como catingueira, é um arbusto ou arvoreta de 1-6 m de altura, tronco acinzentado (ca. 15 cm DAP), folhas bipinadas, flor amarela (ca. 2,5 cm de diâmetro) e fruto do tipo legume deiscente (8-14 x 2-2,7 cm) (Queiroz, 2009). Esta espécie perde as folhas na estação seca e é uma das primeiras a rebrotar com o início das chuvas. O tronco oco serve de abrigo para abelhas e outros insetos, assim como para pequenos animais e pássaros. É indicada para recomposição florestal mista de áreas degradadas, pois apresenta ampla faixa de tolerância aos diferentes tipos de solos e condições ambientais (Campanha & Araújo 2010). Ocorre principalmente em formações secas como caatinga, cerrados, florestas estacionais e dunas litorâneas (Queiroz, 2009). Na caatinga, esta espécie ocorre principalmente em fitofisionomia arbórea, mas também em formas mais abertas sobre solo arenoso, em altitude de 100-600 m (Queiroz, 2009).

Libidibia ferrea, conhecida popularmente como jucá ou pau-ferro, é uma árvore de 4-15 m de altura, tronco com casca lisa e acinzentada (ca. 10-40 cm DAP), folhas bipinadas, flor amarela (ca. 1 cm de diâmetro) e fruto do tipo legume indeiscente (8-14 x 2-2,7 cm) (Queiroz, 2009). O jucá pode apresentar comportamento decíduo (Machado *et al.* 1997) ou perenifólio (Maia, 2004). As cascas e as sementes possuem valor medicinal e a madeira, por ser muito dura, é utilizada em construções e cercas. Também tem grande importância ecológica, como forrageira e abrigo para animais silvestres, proteção contra erosão e melhoramento do solo (Maia, 2004). Esta espécie ocorre especialmente nas margens de rios temporários, sendo menos frequente na caatinga arbórea, em altitudes de 300 a 750 m (Queiroz 2009).

REFERÊNCIAS

- Aerts R, Chapin III FS. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research* 30: 1-67.
- Alves Júnior FT. 2010. Estrutura, biomassa e volumetria de uma área de caatinga, Floresta-PE. Tese (Doutorado em Ciências Florestais) - Universidade Federal Rural de Pernambuco.
- Aoyama EM, Labinas AM. 2012. Características estruturais das plantas contra a herbivoria por insetos. *Enciclopédia Biosfera* 8: 365-386.
- Assis EM, Maracajá PB. 2007. Impactos Ambientais no Assentamento Cabelo de Nego em Mossoró-RN. *Revista Agropecuária Científica no Semi-Árido* 3: 44-56.
- Baraza E, Zamora R, Hódar JA, Gómez JM. 2007. Plant-herbivore interaction: beyond a binary vision. In: Pugnaire FI, Valladares F (eds.). *Functional plant ecology*. 2nd edn. CRC Press, Boca Raton, p. 481-514.
- Camargo-Ricalde SL, Dhillion SS, Garcia-Garcia V. 2004. Phenology, and seed production and germination of seven endemic *Mimosa* species (Fabaceae: Mimosoideae) of the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* 58: 423-437.
- Campanha MM, Araújo FS. 2010. Árvores e arbustos do sistema agrossilvipastoril caprinos e ovinos. Embrapa Caprinos e Ovinos, Sobral. (Documentos, 96). 32 p.
- Chang SM, Gonzalez E, Pardini E, Hamrick JL. 2011. Encounters of old foes on a new battle ground for an invasive tree, *Albizia julibrissin* Durazz (Fabaceae). *Biological Invasions* 13: 1043-1053.
- Chapin III FS, Autumn K, Pugnaire F. 1993. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *The American Naturalist* 142: 79-92.
- Chapin III FS. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 233-260.

Clark JS, Beckage B, Camill P, Cleveland B, Hillerrislammers J, Lichter J, McLachlan J, Mohan J, Wyckoff P. 1999. Interpreting recruitment limitation in forests. *American Journal of Botany* 86: 1-16.

Coley PD, Barone JA. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 305-335.

Coley PD, Bryant JP, Chapin FS. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230: 895-899.

Coley PD. 1983. Intraspecific variation in herbivory on two tropical tree species. *Ecology* 64: 426-433.

Costa RC, 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* 63: 269-276.

Crawley MJ. 2013. Seed predators and plant population dynamics. In: Gallagher RS. (Ed.), *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, 3rd ed. CAB International, Wallingford, p. 94-110.

Eira MTS, Caldas LS. 2000. Seed dormancy and germination as concurrent processes. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 12: 85-104.

Eira MTS, Freitas RWA, Mello CMC. 1993. Superação da dormência de sementes de *Enterolobium contortisiliquum* (VELL.) Morong. Leguminosae. *Revista Brasileira de Sementes* 15: 177-181.

El Atta HA. 1993. The effect of *Caryedon serratus* Olivier (Col.: Bruchidae) on viability and germination of seeds of *Acacia nilotica* (L.Will) in the Sudan. *Forest Ecology and Management* 57: 169-177.

Fenner M, Thompson K. 2005. *The ecology of seeds*. Cambridge, University Press.

Ferraz JSF. 2011. Análise da vegetação de caatinga arbustivo - arbórea em Floresta, PE, como subsídio ao manejo florestal. Tese (Doutorado em Ciências Florestais) - Universidade Federal Rural de Pernambuco.

Fürstenberg-Hägg J, Zagrobelny M, Bak S. 2013. Plant defense against insect herbivores. *International Journal of Molecular Sciences* 14: 10242-10297.

Godinez-Alvarez H, Valiente-Banuet A, Valiente-Banuet L. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Canadian Journal of Botany* 77: 203-208.

Grubb PJ. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52: 107-145.

Hegazy AK, Eesa NM. 1991. On the ecology, insect seed-predation, and conservation of a rare endemic plant species, *Ebenus armitagei* (Leguminosae). *Conservation Biology* 5: 317-324.

Janzen DH. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 465-492.

Jordano P, Herrera CM. 1995. Shuffling the offspring: uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. *Ecoscience* 2: 230-237.

Jordano P, Pulido F, Arroyo J, García-Castaño JL, García-Fayos P. 2004. Procesos de limitación demográfica. In: Valladares, F (ed). *Ecología Del Bosque Mediterráneo en un Mundo Cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, p 229-248.

Kolb A, Ehrlén J, Eriksson O. 2007. Ecological and evolutionary consequences of spatial and temporal variation in pre-dispersal seed predation. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9: 79-100.

Krebs CJ. 2009. *Ecology: the Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. London, Benjamin Cummings.

Lima BG. 2011. Composição florística e análise fitossociológica em duas áreas de caatinga no centro-sul cearense. PhD Thesis, Universidade Federal Rural do Semiárido, Brazil.

Lira RBD, Maracajá PB, Miranda MADS, Sousa DDD, Melo SBD, Amorim LBD. 2010. Estudo da composição florística arbóreo-arbustivo na floresta nacional de Açú no semiárido do RN Brasil. Revista agropecuária científica no semiárido 3: 23-30.

Lopes JC, Capucho MT, Krohling B, Zanotti P. 1998. Germinação de sementes de espécies florestais de *Caesalpineia ferrea* Mart. ex Tul. var. *leiostachya* Benth., *Cassia grandis* L. e *Samanea saman* Merrill, após tratamentos para superar a dormência. Revista Brasileira de Sementes 20: 80-86.

Lucas PW, Turner IM, Dominy NJ, Yamashita N. 2000. Mechanical defences to herbivory. Annals of Botany 86: 913-920.

Machado IC, Barros LM, Sampaio EVSB. 1997. Phenology of caatinga species at Serra Talhada - PE, Northeastern Brazil. Biotropica 29: 57-68.

Madeira JA, Ribeiro KT, Fernandes GW. 1998. Herbivory, tannins and sclerophylly in *Chamaecrista linearifolia* (Fabaceae) along an altitudinal gradient. Brazilian Journal of Ecology. 2: 24-29.

Maia GN. 2004. Caatinga: árvores, arbustos e suas utilidades. São Paulo, G&Z Computação Gráfica e Editora.

McLaren KP, McDonald MA. 2003. The effects of moisture and shade on seed germination and seedling survival in tropical dry forest in Jamaica. Forest Ecology and Management 183: 61-75.

Mendes MRA. 2003. Florística e fitossociologia de um fragmento de caatinga arbórea, São José do Piauí, Piauí. Msc. Thesis, Universidade Federal de Pernambuco, Brazil.

Moles AT, Westoby M. 2004. What do seedlings die from and what are the implications for evolution of seed size? Oikos 106: 193-199.

Moreira ARP, Maracajá PP, Guerra AMNM, Sizenando Filho FA, Pereira TFC. 2007. Composição florística e análise fitossociológica arbustivo-arbóreo no município de Caraúbas-RN. *Revista Verde* 2: 113-126.

Pessoa MF, Guerra AMNM, Maracajá PB, Lira JFB, Diniz Filho ET. 2008. Estudo da cobertura vegetal em ambientes da caatinga com diferentes formas de manejo no assentamento Moacir Lucena, Apodi – RN. *Revista Caatinga* 3: 40-48.

Queiroz LP. 2009. Leguminosas da caatinga. Feira de Santana, Universidade Estadual de Feira de Santana.

Ramírez-Padilla CA, Valverde T. 2005. Germination responses of three congeneric cactus species (*Neobuxbaumia*) with differing degrees of rarity. *Journal of Arid Environments* 61: 333-343.

Rey P, Alcántara JM. 2000. Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *Journal of Ecology* 88: 622-633.

Sampaio EVSB. 1995. Overview of the Brazilian caatinga. In: Bullock SH, Mooney HA, Medina E. (eds.) *Seasonally dry tropical forests*. New York, Cambridge University Press. p. 35-63.

Sampaio EVSB. 2010. Características e potencialidades. In: Gariglio MA, Sampaio EVSB, Cestaro LA, Kageyama PY. (eds.) *Uso sustentável e conservação dos recursos florestais da caatinga*. Brasília, Serviço Florestal Brasileiro. p. 29-48.

Tomaz CA, Kestring D, Rossi MN. 2007. Effects of the seed predator *Acanthoscelides schrankiae* on viability of its host plant *Mimosa bimucronata*. *Biological Research* 40: 281-290.

Valverde T, Quijas S, López-Villavicencio M, Castillo S. 2004. Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth (Cactaceae) in a lava-field in Central Mexico. *Plant Ecology* 170: 167-184.

Vieira DLM, Scariot A. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forest for restoration. *Restoration Ecology* 14: 11-20.

Zhang J, Drummond FA, Liebman M, Hartke A. 1997. Insect predation of seeds and plant population dynamics. *Maine Agricultural and Forest Experiment Station Technical Bulletin* 163: 5-32.

MANUSCRITO I

MANUSCRITO I**Predação pré-dispersão e dormência de sementes de duas espécies com abundâncias distintas em floresta tropical sazonalmente seca**

Wanessa Nepomuceno Ferreira^{1*}, Rafael Carvalho da Costa², Claudivan Feitosa de Lacerda³ e Sebastião Medeiros Filho⁴

¹ Programa de pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Centro de Ciências, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, CE, Brasil

² Departamento de Biologia, Centro de Ciências, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, CE, Brasil

³ Departamento de Engenharia Agrícola, Centro de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, CE, Brasil

⁴ Departamento de Fitotecnia, Centro de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, CE, Brasil

* Autor para correspondência: wanessanepomuceno@hotmail.com

Resumo

Predação e dormência de sementes são fatores bióticos que podem limitar a propagação de populações vegetais. Desse modo, nosso objetivo foi avaliar como estes fatores podem afetar a regeneração inicial de duas espécies que apresentam abundâncias distintas em áreas de caatinga: *Poincianella bracteosa* (Tul.) L.P. Queiroz (alta abundância) e *Libidibia ferrea* (Mart. ex Tul.) L.P. Queiroz (baixa abundância). Considerando-se que a espécie menos abundante deve apresentar maiores entraves à regeneração, levantamos as seguintes previsões: (1) *L. ferrea* apresenta maior taxa de predação pré-dispersão do que *P. bracteosa*, e este fator pode ser um gargalo demográfico que reduz severamente a oferta de sementes viáveis; (2) *L. ferrea* apresenta baixo potencial de germinação, pois, suas sementes possuem tegumento fortemente impermeável à água, enquanto *P. bracteosa* apresenta alto potencial de germinação sem a necessidade de tratamentos pré-germinativos. Os frutos das espécies foram coletados em área de caatinga localizada na Fazenda Experimental Vale do Curu/UFC, no município de Pentecoste-CE, Brasil. No experimento de predação, realizamos a biometria dos frutos (n=100/espécie), em seguida, estes foram beneficiados e as sementes classificadas em três grupos (sadias, malformadas e predadas). Para cada espécie, calculou-se a taxa de predação e contabilizou-se o número de insetos predadores. No experimento de dormência, as sementes sadias de ambas as espécies foram submetidas a seis tratamentos pré-germinativos. Ao final do ensaio, calculou-se a porcentagem de germinação, índice de velocidade de germinação e tempo médio de germinação. Nossas previsões foram ratificadas, sugerindo que os fatores estudados podem afetar a fase de regeneração inicial em *L. ferrea*, mas parecem não ter efeitos significativos em *P. bracteosa*.

Palavras-chave: predação, dormência, *Libidibia ferrea*, *Poincianella bracteosa*, caatinga.

Introdução

Uma questão central em ecologia refere-se à distribuição e abundância das espécies, e como estes atributos são influenciados por fatores bióticos e abióticos (Krebs 2009). Dentre os agentes bióticos, a predação desponta como um dos principais responsáveis pela mortalidade de sementes (Crawley 2013). Temporalmente, a predação de sementes ocorre em dois períodos: pré e pós-dispersão. No período pré-dispersão o ataque ocorre quando as sementes ainda se encontram aderidas à planta genitora e no pós-dispersão a predação ocorre nas sementes já livres, junto ao solo (Janzen 1971). A predação pré-dispersão é comumente realizada por insetos e representa uma pressão negativa forte na sobrevivência das plantas, frequentemente levando a perdas superiores a 50% das sementes produzidas (Zhang *et al.* 1997; Fenner & Thompson 2005; Kolb *et al.* 2007; Crawley 2013).

Frutos e sementes de leguminosas (Fabaceae) são frequentemente predados por insetos das ordens Lepidoptera e Coleoptera (Ramirez & Traveset 2010). Os efeitos líquidos da infestação dos insetos na germinação e recrutamento de leguminosas hospedeiras podem ser imprevisíveis. Se o dano atuar como agente de escarificação do tegumento em sementes com dormência física, isto pode ter um efeito grande e positivo sobre a frequência de germinação (Takakura 2002; Arévalo *et al.* 2010; Nakai *et al.* 2011). Porém, em alguns casos o inseto atua claramente como predador de sementes e a alimentação larval efetivamente mata o embrião ou remove parte do endosperma, impedindo o processo de germinação (El Atta 1993; Camargo-Ricalde *et al.* 2004; Tomaz *et al.* 2007). A alimentação das larvas também pode criar aberturas para a infestação de bactérias e fungos patogênicos (Chang *et al.* 2011), então, mesmo que ocorra a germinação, a infestação pode distorcer o desenvolvimento dos cotilédones ou impedir a formação de folhas verdadeiras (Hegazy & Eesa 1991). Vários estudos têm destacado como a predação por insetos tem o potencial de afetar a dinâmica populacional de suas espécies hospedeiras, limitando o recrutamento (Louda & Potvin 1995; Kelly & Dyer 2002; Münzbergová 2005) e diminuindo a densidade populacional das plantas (Zhang *et al.* 1997).

Os requisitos para a germinação também têm um impacto direto sobre a distribuição e abundância das espécies, uma vez que é um elemento-chave que afeta a dinâmica populacional (Godinez-Alvarez *et al.* 1999; Valverde *et al.* 2004; Ramirez-Padilla & Valverde 2005). Existem sementes, denominadas dormentes, que mesmo viáveis não germinam embora as condições de água, oxigênio e temperatura estejam adequadas. A dormência é um fenômeno intrínseco da semente e sua importância ecológica se baseia,

principalmente, no bloqueio da germinação quando as condições ambientais são adequadas para a germinação, mas as perspectivas de futuro estabelecimento e crescimento das plântulas não são promissoras (Eira & Caldas 2000). Embora seja um mecanismo eficiente para garantir a sobrevivência e perpetuação da espécie, a dormência também pode limitar a sua propagação, uma vez que pequena porcentagem das sementes germina em condições naturais (Lopes *et al.* 1998).

Vários fatores podem determinar a dormência em sementes, como a impermeabilidade do tegumento à água e gases, imaturidade do embrião, presença de inibidores ou ausência de promotores de germinação e exigências de luz ou temperatura (Bewley & Black 1994). A dormência física ou impermeabilidade tegumentar é causada por uma ou mais camadas de células impermeáveis à água, situadas no tegumento ou nos envoltórios da semente (Cardoso 2009). Segundo Carvalho e Nakagawa (2000), esse tipo de dormência é encontrado com maior frequência em plantas da família Fabaceae. Conforme levantamento realizado por Rolston (1978), de 260 espécies de leguminosas examinadas, cerca de 85% apresentavam sementes com tegumento total ou parcialmente impermeável à água. Em ambiente natural, essa dormência é superada por processos de escarificação, que resultam na ruptura ou enfraquecimento do tegumento, permitindo a entrada de água e gases para iniciar o processo germinativo. A escarificação pode ocorrer pela ação do fogo (Keeley & Fotheringham 2000), variação da temperatura do solo (Van Assche *et al.* 2003), ação de ácidos durante a ingestão das sementes por animais (Vazquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993, Venier *et al.* 2012), além da ação microbiana e/ou abrasão pelas partículas do solo (Vazquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993; Soriano *et al.* 2014; Zalamea *et al.* 2015). Em laboratório, foram desenvolvidos diversos métodos de superação da dormência, tais como: escarificação mecânica e química, embebição das sementes em água e tratamentos com altas temperaturas em condição úmida ou seca (Alves *et al.* 2000; Smiderle & Sousa 2003; Alves *et al.* 2004; Alves *et al.* 2007; Benedito *et al.* 2008; Nars *et al.* 2013).

Levantamentos fitossociológicos realizados em Floresta Tropical Sazonalmente Seca (caatinga) têm registrado, frequentemente, alta abundância de indivíduos adultos de *Poincianella bracteosa* (Tul.) L.P. Queiroz e baixa abundância de indivíduos de *Libidibia ferrea* (Mart. ex Tul.) L.P. Queiroz (Mendes 2003; Moreira *et al.* 2007; Lima 2011; Costa & Araújo 2012) embora esta espécie produza, anualmente, moderada quantidade de sementes viáveis (Lorenzi 1992). Diante desses registros, avaliamos como a predação pré-dispersão e a dormência de sementes podem afetar o processo de regeneração inicial dessas espécies. Considerando-se que a espécie menos abundante deve apresentar maiores entraves à

regeneração, levantamos as seguintes hipóteses: (1) *L. ferrea* apresenta maior taxa de predação pré-dispersão do que *P. bracteosa*, e este fator pode ser um gargalo demográfico que reduz severamente a oferta de sementes viáveis; (2) *L. ferrea* apresenta baixo potencial de germinação, pois, suas sementes possuem tegumento fortemente impermeável à água, enquanto *P. bracteosa* apresenta alto potencial de germinação sem a necessidade de tratamentos pré-germinativos.

Material e métodos

Área de coleta dos frutos e espécies estudadas

Os frutos de *Poincianella bracteosa* (Tul.) L.P. Queiroz e *Libidibia ferrea* (Mart. ex Tul.) L.P. Queiroz foram coletados (setembro/2013) em área de caatinga, localizada na Fazenda Experimental Vale do Curu, da Universidade Federal do Ceará-UFC, no município de Pentecoste-CE (3°47'34"S - 39°16'13"W), Brasil. Também foram coletados ramos férteis para identificação acurada das espécies e suas exsiccatas foram incorporadas ao acervo do Herbário Prisco Bezerra/UFC com os *vouchers*: 54707 (*L. ferrea*) e 54708 (*P. bracteosa*).

Ambas as espécies pertencem à família Fabaceae, subfamília Caesalpinioideae.

Poincianella bracteosa é uma árvore decídua, que apresenta fruto do tipo legume deiscente com dispersão balística (que lança as sementes a certa distância da planta-mãe de forma explosiva). Esta espécie é relatada como potencialmente útil para recuperação de áreas degradadas, e é encontrada principalmente em formações secas como caatinga, cerrados, florestas estacionais e dunas litorâneas (Queiroz 2009).

Libidibia ferrea é uma árvore perenifólia ou semi-decídua, que apresenta fruto do tipo legume indeiscente com dispersão barocórica (Silva *et al.* 2013). Possui grande potencial medicinal e ornamental, e sua madeira é utilizada na construção civil e na carpintaria. Esta espécie é encontrada especialmente nas margens de rios temporários, sendo menos frequente na caatinga arbórea (Queiroz 2009).

Predação pré-dispersão

Foram coletados 100 frutos de *P. bracteosa* e 100 frutos de *L. ferrea* em 10 indivíduos adultos de cada espécie. A coleta foi realizada diretamente da copa das árvores, que foram determinadas de acordo com a disponibilidade de frutos. Os frutos foram

acondicionados em sacos separados, devidamente etiquetados e conduzidos ao Laboratório de Análises de Sementes/UFC.

Todos os frutos foram cuidadosamente observados, registrando-se as características biométricas (peso, comprimento, largura e espessura) e quantidade de orifícios de emergência dos insetos, ovos viáveis (aqueles com coloração esbranquiçada) e ovos inviáveis (aqueles transparentes) dos insetos (Linzmeier *et al.* 2004). Em seguida, os frutos foram beneficiados e as sementes foram classificadas em três grupos: sadias, malformadas (abortadas ou chochas) e predadas (aquelas com orifício ou demarcação do orifício de emergência do inseto).

Sementes sadias ficaram em quarentena e foram monitoradas diariamente para verificar a eclosão de insetos. Durante este período, registrou-se a umidade relativa do ar (mín.: 42%; máx.: 78%) e temperatura (mín.: 22°C; máx.: 33°C) com auxílio de termohigrômetro digital. Os insetos encontrados durante o beneficiamento dos frutos e os que eclodiram das sementes após quarentena foram contabilizados e identificados em nível de família.

A taxa de predação das sementes foi calculada como $Tp=[Np/(Np+Ns)]x100$, em que Np é o número de sementes predadas e Ns o número de sementes sadias.

Para *L. ferrea* também foi estimada a massa de semente consumida pela larva do inseto, através da diferença de peso entre sementes sadias e predadas. Para cada categoria foram separados, aleatoriamente, seis lotes contendo 50 unidades/cada, totalizando 300 sementes sadias e 300 predadas, em seguida cada lote foi pesado utilizando-se balança com precisão de 0,001g. Esta estimativa não foi realizada para *P. bracteosa* devido ao número reduzido de sementes predadas.

Dormência física

Foram utilizadas sementes sadias de ambas as espécies para avaliar o potencial de germinação com e sem tratamentos pré-germinativos. Três tratamentos foram comuns às espécies: (T₁) controle, (T₂) imersão em água quente a 80°C até esfriamento da água à temperatura ambiente e (T₃) escarificação mecânica com lixa d'água nº100; os demais tratamentos (T₄, T₅ e T₆) foram de imersão em ácido sulfúrico e tiveram tempos (minutos) diferentes para as espécies: 6', 8' e 10' para *P. bracteosa* e 20', 25' e 30' para *L. ferrea*, respectivamente. Um teste preliminar de embebição (temperatura constante de 25±1°C) mostrou que sementes não-tratadas de *P. bracteosa* iniciaram a absorção de água em 1 hora,

enquanto as sementes não-tratadas de *L. ferrea* iniciaram a absorção a partir das 22 horas, demonstrando a necessidade dessas sementes serem submetidas a maiores tempos de imersão em ácido sulfúrico.

Depois de tratadas, as sementes foram colocadas em placas de Petri de 15 cm de diâmetro, previamente esterilizadas e forradas com dupla camada de papel filtro umedecido com água destilada, com volume correspondente a duas vezes o peso do papel (Brasil 2009). O teste de germinação foi realizado em câmara tipo BOD, regulada à temperatura constante de $25 \pm 1^\circ\text{C}$ e fotoperíodo de 12 horas. As placas foram monitoradas diariamente, durante 30 dias, e umedecidas com água destilada, sempre que necessário. O critério de avaliação utilizado foi a protrusão da radícula com 2 mm de comprimento.

Para cada espécie, adotou-se o delineamento experimental inteiramente casualizado com seis tratamentos de 100 sementes cada, distribuídas em quatro repetições de 25 sementes. Ao final do ensaio foram calculados: Porcentagem de germinação (PG), Índice de velocidade de germinação (IVG) (Maguire 1962) e Tempo médio de germinação (TMG) (Labouriau 1983).

Análise de dados

Predação de sementes – Foi realizada a estatística descritiva das variáveis biométricas dos frutos. Para comparar as taxas de predação entre espécies foi realizado um teste de comparação de duas proporções (teste *z*). Os pesos das sementes sadias e predadas de *L. ferrea* foram comparados pelo teste U de Mann-Whitney (Zar 1996).

Dormência – As espécies foram analisadas separadamente. Os dados obtidos em porcentagem de germinação foram transformados em valor angular (arco-seno $x/100$) para fins de análise estatística. Os dados foram submetidos a análise de variância e as medias dos tratamentos foram comparadas pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade, utilizando-se o programa estatístico ASSISTAT.

Resultados

Predação pré-dispersão

As características biométricas dos frutos de *P. bracteosa* e *L. ferrea* estão apresentadas na Tabela 1.

Tabela 1. Estatística descritiva das variáveis biométricas dos frutos de *Poincianella bracteosa* (Tul.) L.P. Queiroz ($n=100$) e *Libidibia ferrea* (Mart. ex Tul.) L.P. Queiroz ($n=100$), coletados em setembro/2013 na Fazenda Experimental Vale do Curu, no município de Pentecoste-CE, Brasil. Média \pm erro padrão (EP); Amplitude de variação; Desvio padrão (DP); Coeficiente de variação (CV %).

Variáveis	Espécies							
	<i>Poincianella bracteosa</i>				<i>Libidibia ferrea</i>			
	Média \pm EP	Amplitude	DP	CV	Média \pm EP	Amplitude	DP	CV
Peso (g)	4,5 \pm 0,13	2,7–10,0	1,26	28	6,9 \pm 0,23	3,3–14,8	2,27	33
Comprimento (cm)	9,2 \pm 0,11	7,0–13,4	1,15	12	9,0 \pm 0,13	6,0–12,4	1,29	14
Largura (cm)	2,1 \pm 0,02	1,7–2,5	0,17	8	1,8 \pm 0,01	1,6–2,6	0,15	8
Espessura (cm)	0,4 \pm 0,01	0,23–0,5	0,05	14	0,7 \pm 0,01	0,48–1,0	0,12	16
Nº sementes/fruto	5,1 \pm 0,09	3,0–7,0	0,86	17	7,9 \pm 0,22	3,0–13,0	2,22	28

Apenas quatro frutos de *P. bracteosa* apresentaram sinais de predação (Fig. 1a) e nenhum fruto apresentou ovo de inseto. Foram encontradas apenas cinco lagartas nos frutos dessa espécie. Durante o período de quarentena, as lagartas passaram pelo processo de metamorfose até atingirem a fase adulta (Fig. 1b-d) e, após identificação, constatou-se que os insetos pertenciam à ordem Lepidoptera, família Crambidae. Uma larva de Crambidae estava infestada por 12 pupas e, após metamorfose, os insetos adultos foram identificados como parasitoides da ordem Hymenoptera, família Braconidae (Fig. 1e).

Para *L. ferrea* foram registrados 55 frutos com septos provocados por insetos (Fig. 1f), com variação de 1-5 septos por fruto e total de 93 septos. Registrou-se 52 frutos com ovos viáveis (variação: 1-14, total: 159) (Fig. 1g) e 32 frutos com ovos inviáveis (variação: 1-3, total: 49) (Fig. 1h). Após quarentena das sementes de *L. ferrea*, foram contabilizados 83 insetos da ordem Coleoptera, família Bruchidae (Fig. 1i-l).

Foram contabilizadas 510 sementes de *P. bracteosa*, sendo 82% sadias, 17% malformadas e apenas 1% predadas. Já para *L. ferrea*, foram registradas 795 sementes, sendo 49% sadias, 4% malformadas e 47% predadas (Fig. 2). O teste de comparação de duas proporções mostrou diferença estatística significativa ($p < 0,001$) entre as taxas de predação das sementes de *L. ferrea* ($T_p=48,9$) e *P. bracteosa* ($T_p=1,65$).

Houve diferença significativa ($p=0,002$) no peso das sementes sadias ($\bar{X} = 6,4 \text{ g} \pm 0,19$) e predadas ($\bar{X} = 4,0 \text{ g} \pm 0,19$) de *L. ferrea*, constatando-se que a larva do inseto consome em média 37% da massa da semente.

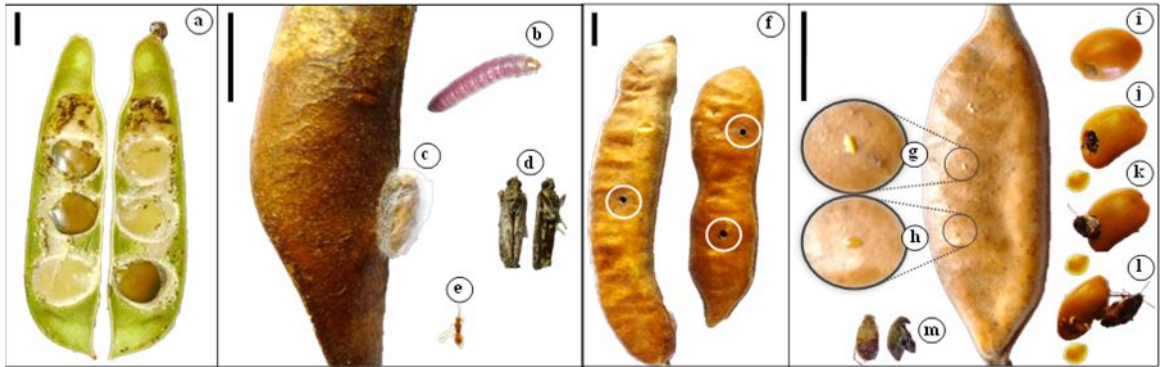


Figura 1. (a) Fruto e sementes de *Poincianella bracteosa* (Tul.) L.P. Queiroz predados por larva de inseto. (b) fase larval, (c) fase pupal e (d) fase adulta do inseto (Lepidoptera: Crambidae) predador das sementes de *P. bracteosa*. (e) fase adulta do inseto parasitoide (Hymenoptera: Braconidae). (f) frutos de *Libidibia ferrea* (Mart. ex Tul.) L.P. Queiroz com septos (destacados com círculos brancos) de emergência do inseto adulto. (g) ovo viável e (h) ovo inviável do inseto (Coleoptera: Bruchidae) predador das sementes de *L. ferrea*; (i - l) emergência do inseto adulto a partir da semente; (m) bruquídeo adulto. Barras= 1 cm. Fotos: Wanessa Nepomuceno.

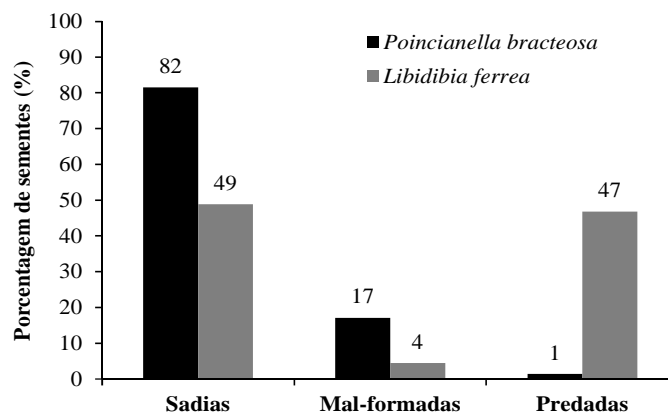


Figura 2. Porcentagem de sementes sadias, malformadas e predadas de *Poincianella bracteosa* (Tul.) L.P. Queiroz ($n=100$) e *Libidibia ferrea* (Mart. ex Tul.) L.P. Queiroz ($n=100$).

Dormência física

O teor de água das sementes de *P. bracteosa* e *L. ferrea* antes da realização dos experimentos foi de $13\% \pm 0,12$ e $12\% \pm 0,12$ (média \pm erro padrão), respectivamente.

Para as duas espécies, as três variáveis analisadas – PG, TMG e IVG – apresentaram diferenças significativas entre os tratamentos (Tab. 2).

Tabela 2. Porcentagem de germinação (PG), Índice de velocidade de germinação (IVG) e Tempo médio de germinação (TMG) de sementes de *Poincianella bracteosa* (Tul.) L.P. Queiroz e *Libidibia ferrea* (Mart. ex Tul.) L.P. Queiroz submetidas a seis tratamentos pré-germinativos. Tratamentos comuns às duas espécies: (T₁) controle, (T₂) imersão em água quente a 80°C e (T₃) escarificação mecânica com lixa. Tratamentos com ácido sulfúrico, T₄, T₅ e T₆, tiveram tempos (minutos) diferentes para as espécies: 6', 8' e 10' para *P. bracteosa* e 20', 25' e 30' para *L. ferrea*, respectivamente.

Tratamentos	Espécies					
	<i>Poincianella bracteosa</i>			<i>Libidibia ferrea</i>		
	PG (%)	IVG	TMG	PG (%)	IVG	TMG
T ₁	82 a	6,59 ab	3,29 a	57 c	1,57 c	12,31 a
T ₂	80 ab	6,99 ab	3,29 a	76 b	2,28 c	11,70 a
T ₃	79 ab	7,40 a	2,81 bc	91 a	6,86 b	3,42 b
T ₄	64 c	5,38 b	3,21 a	83 ab	7,10 b	3,03 b
T ₅	71 abc	6,88 ab	2,78 c	87 ab	7,57 ab	2,95 b
T ₆	68 bc	5,87 ab	3,14 ab	91 a	8,50 a	2,75 b
<i>p</i> -valor	0,0026	0,0235	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
CV (%)	6,7	12,5	4,8	6,3	7,6	17,5

Médias seguidas das mesmas letras dentro da coluna, tratamentos não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

P. bracteosa obteve as maiores porcentagens de germinação nos tratamentos controle (T₁), imersão em água quente (T₂), escarificação mecânica (T₃) e imersão em ácido sulfúrico por 8' (T₅), que foram estatisticamente semelhantes. As menores porcentagens de germinação foram registradas nos três tratamentos de escarificação química (T₄, T₅ e T₆), que não diferiram entre si. Ao contrário de *P. bracteosa*, *L. ferrea* apresentou as menores porcentagens de germinação nos tratamentos controle (T₁) e imersão em água quente (T₂) e as maiores porcentagens nos três tratamentos de imersão em ácido sulfúrico (T₄, T₅ e T₆), que foram semelhantes à escarificação mecânica (T₃) (Tab. 2).

P. bracteosa apresentou alto IVG tanto nas sementes sem tratamento como naquelas submetidas aos tratamentos pré-germinativos, sendo que o tratamento de imersão em ácido sulfúrico por 6' (T₄) apresentou menor média. *L. ferrea* obteve os menores índices de velocidade de germinação nos tratamentos controle (T₁) e água quente (T₂), e os maiores índices nos tratamentos de imersão em ácido sulfúrico por 25' e 30' (T₅ e T₆) (Tab. 2).

O TMG das sementes de *P. bracteosa* foi de aproximadamente três dias em todos os tratamentos. Enquanto que para *L. ferrea* foi de aproximadamente 12 dias nos tratamentos controle (T₁) e água quente (T₂), e de aproximadamente três dias nos demais tratamentos pré-germinativos (Tab. 2).

Discussão

Como previsto, *L. ferrea* apresentou maior taxa de predação pré-dispersão que *P. bracteosa*. A baixa taxa de predação das sementes de *P. bracteosa* pode estar relacionada também à presença de parasitóides, fato não registrado nos frutos de *L. ferrea*. De acordo com Janzen (1971), os insetos parasitoides podem reduzir as taxas de infestação de insetos predadores de sementes e, conseqüentemente, os danos causados às sementes. Segundo Perioto *et al.* (2004), os insetos parasitóides atuam em condições naturais e também são utilizados como forma de controle biológico e/ou integrado de pragas agrícolas.

Observou-se que as sementes de *P. bracteosa* servem de recurso alimentar para larvas de Lepidópteros. Estes insetos são holometabólicos e, geralmente, exercem a predação da semente durante a fase larval. Dentro da ordem Lepidoptera, famílias como Crambidae, Tortricidae e Pyralidae figuram entre as com maior riqueza de espécies associadas à predação de sementes (Janzen 1971).

As larvas de insetos da família Bruchidae (Coleoptera) foram responsáveis pelos danos causados às sementes de *L. ferrea*. Entre os insetos que danificam sementes, os da família Bruchidae são os que exercem maior influência sobre árvores e arbustos de leguminosas que crescem nos trópicos (Johnson *et al.* 1995). Estes insetos geralmente são generalistas quanto a hábitos alimentares, e na maioria das espécies já estudadas, responsáveis por altos índices de infestação, causando assim grandes danos às plantas (Janzen 1971). As fêmeas de bruquídeos depositam seus ovos na superfície do fruto e a larva que daí emerge penetra através do pericarpo. A larva, durante o seu desenvolvimento até o estágio de pupa, pode consumir todo o endosperma da semente (Ribeiro-Costa 1998).

A diferença significativa entre o peso das sementes sadias e predadas de *L. ferrea* demonstra que os bruquídeos causam danos severos às sementes. Em outras leguminosas, estes besouros também consumiram grande porcentagem do substrato das sementes, chegando a 67,6% em sementes de *Melonoxylon braunea* (Santos *et al.* 1991), 39,6% em *Acacia mearnsii* (Oliveira & Costa 2009) e 41,3% em *Vachellia caven* (Boscardin *et al.* 2012). Apesar da germinação das sementes predadas não ter sido testada, pode-se dizer que o comportamento dos insetos em desenvolvimento compromete a massa da semente e, conseqüentemente, a sua qualidade. As injúrias causadas nas sementes e nos embriões normalmente comprometem sua capacidade germinativa (Santos *et al.* 1991; Oliveira & Costa 2009; Donato *et al.* 2010; Boscardin *et al.* 2012).

A forma esférica das sementes de *L. ferrea* pode ser um fator que favoreça a alta taxa de predação pré-dispersão. De acordo com Szentesi e Jermy (1995), sementes de leguminosas com forma mais esférica ou maior volume possuem maior probabilidade de infestação por bruquídeos. Apesar das sementes de *L. ferrea* serem pequenas, elas possuem a forma arredondada o que pode facilitar a infestação por insetos predadores. Por outro lado, as sementes de *P. bracteosa* apresentam forma achatada. Este formato, geralmente, dificulta a permanência e o desenvolvimento da larva do inseto no seu interior (Janzen 1969).

Alguns estudos com espécies de baixa abundância, consideradas raras, mostram que a predação pré-dispersão pode causar perdas severas na produção de sementes (Hegazy & Eesa 1991; Zimmerman & Reichard 2005; Combs *et al.* 2011). Hegazy e Eesa (1991) consideraram que a alta predação de sementes (94,4%) por bruquídeos é uma grande ameaça para a existência da espécie endêmica e rara *Ebenus armitagei*. Zimmerman e Reichard (2005) verificaram que gorgulhos especializados danificaram até 62-78% das sementes da espécie rara *Sidalcea oregana* var. *calva*. Da mesma forma, Combs *et al.* (2011) verificaram que predadores de sementes consumiram 65-82% das sementes da espécie rara *Astragalus sinuatus*. Segundo alguns autores, o impacto de predadores de sementes no sucesso reprodutivo pode ajudar a explicar a raridade de algumas espécies (Lavergne *et al.* 2005; Münzbergová 2005; Combs *et al.* 2013). Outros estudos, no entanto, não encontraram diferenças nas taxas de predação entre espécies raras e comuns (Witkowski & Lamont 1997; Simon & Hay 2003; Lavergne *et al.* 2004).

Os dados obtidos no experimento de quebra de dormência suportam a segunda previsão deste trabalho. *L. ferrea* apresentou menor porcentagem de germinação para sementes sem tratamento, devido à necessidade de ruptura do tegumento impermeável à água, enquanto *P. bracteosa* apresentou grande potencial de germinação sem a necessidade de tratamentos pré-germinativos, que podem até afetar negativamente a germinação.

Para *P. bracteosa*, as sementes do tratamento controle apresentaram tempo médio de germinação de apenas três dias, enquanto as sementes *L. ferrea* tiveram um tempo médio de germinação de doze dias. Desse modo, a dormência física também pode promover o aumento do risco de perda de sementes por deterioração, já que estas permanecem mais tempo no solo antes da germinação (Eira *et al.* 1993).

Apesar de registrarmos a menor porcentagem de germinação de sementes de *L. ferrea* no tratamento controle, vale ressaltar que nosso resultado (57%) foi superior aos registrados em outros trabalhos com esta mesma espécie: 28% (Medeiros-Filho *et al.* 2005), 3,3% (Lima *et al.* 2006) e 39,5% (Coelho *et al.* 2010). Isto pode estar relacionado à

maturidade das nossas sementes, as quais apresentavam umidade inicial de 12%. De acordo com Baskin e Baskin (1998), sementes que desenvolvem tegumentos impermeáveis à água são capazes de embeber e germinar quando coletadas no ponto de maturidade fisiológica antes do início da fase de dessecação.

A dormência tegumentar das sementes de *L. ferrea* é, reconhecidamente, um fator que afeta seu comportamento germinativo. Assim como neste trabalho, outros estudos avaliaram métodos para superação da dormência das sementes desta espécie, indicando a escarificação mecânica e a química como os métodos mais eficientes (Crepaldi *et al.* 1998; Medeiros-Filho *et al.* 2005; Coelho *et al.* 2010). Isto sugere que na natureza a dormência das sementes pode ser quebrada pela ação microbiana, abrasão pelas partículas do solo (Vazquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993; Soriano *et al.* 2014; Zalamea *et al.* 2015) ou ação de ácidos durante a ingestão das sementes por animais (Vazquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993, Venier *et al.* 2012).

Portanto, nossos resultados sugerem que a predação pré-dispersão e a dormência física afetam negativamente a fase inicial de regeneração em *L. ferrea*, mas parecem não ter efeitos significativos em *P. bracteosa*. Desse modo, os fatores bióticos estudados podem ser possíveis preditores das diferenças de abundância entre estas espécies.

Referências

Alves AU, Dornelas CSM, Bruno RLA, Andrade LA, Alves EU. 2004. Superação da dormência em sementes de *Bauhinia divaricata* L. Acta Botanica Brasilica 18: 871-879.

Alves EU, Cardoso EA, Bruno RLA. 2007. Superação da dormência em sementes de *Caesalpinia pyramidalis* Tul. Revista Árvore 31: 405-415.

Alves MCS, Medeiros-Filho S, Andrade-Neto M. 2000. Superação da dormência em sementes de *Bauhinia monandra* Britt. e *Bauhinia unguolata* L. – Caesalpinoideae. Revista Brasileira de Sementes 22: 139-144.

Arévalo JR, Afonso L, Naranjo A, Salas M. 2010. Invasion of the Gran Canaria ravines ecosystems (Canary Islands) by the exotic species *Acacia farnesiana*. Plant Ecology 206: 185-193.

Baskin CC, Baskin JM. 1998. Seeds: ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination. San Diego, Academic Press.

Benedito CP, Torres SB, Ribeiro MCC, Nunes TA. 2008. Superação da dormência de sementes de catanduva (*Piptadenia moniliformis* Benth.). Revista Ciência Agronômica 39: 90-93.

Bewley JD, Black M. 1994. Seeds: physiology of development and germination. New York, Plenum Press.

Boscardin J, Redin CG, Costa EC, Longhi SJ, Garlet J, Watzlawick LF. 2012. Predação de *Pseudopachymerina spinipes* (Ericsson, 1833) (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae) em sementes de *Vachellia caven* (Molina) Seigles & Ebinger (Fabaceae) no Parque Estadual do Espinilho em Barra do Quaraí, RS. Bioikos 26: 95-100.

Brasil. 2009. Regras para análise de sementes. Brasília, Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento, Secretaria de Defesa Agropecuária.

Camargo-Ricalde SL, Dhillion SS, Garcia-Garcia V. 2004. Phenology, and seed production and germination of seven endemic *Mimosa* species (Fabaceae: Mimosoideae) of the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. Journal of Arid Environments 58: 423-437.

Cardoso VJM. 2009. Conceito e classificação da dormência em sementes. Oecologia Brasiliensis 13: 619-631.

Carvalho NM, Nakagawa J. 2000. Sementes: ciência, tecnologia e produção. Jaboticabal, FUNEP.

Chang SM, Gonzalez E, Pardini E, Hamrick JL. 2011. Encounters of old foes on a new battle ground for an invasive tree, *Albizia julibrissin* Durazz (Fabaceae). Biological Invasions 13: 1043-1053.

Coelho MFB, Maia SSS, Oliveira A, Diógenes FEP. 2010. Superação da dormência tegumentar em sementes de *Caesalpinia ferrea* Mart ex Tul. Revista Brasileira de Ciências Agrárias 5: 74-79.

Combs JK, Lambert AM, Reichard SH. 2013. Predispersal seed predation is higher in a rare species than in its widespread sympatric congeners (*Astragalus*, Fabaceae). American Journal of Botany 100: 2149-2157.

Combs JK, Reichard SH, Groom MJ, Wilderman DL, Camp PA. 2011. Invasive competitor and native seed predators contribute to rarity of the narrow endemic *Astragalus sinuatus* Piper. Ecological Applications 21: 2498-2509.

Costa RC, 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 63: 269-276.

Crawley MJ. 2013. Seed predators and plant population dynamics. In: Gallagher RS. (Ed.), Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities, 3rd ed. CAB International, Wallingford, p. 94-110.

Crepaldi IC, Santana JRF, Lima PB. 1998. Quebra de dormência de sementes de pau-ferro (*Caesalpinia ferrea* Mart. ex Tul. – Leguminosae, Caesalpinioideae). Sítientibus 18: 19-29.

Donato DB, Fonseca AG, Assis Júnior SL, Machado ELM, Bispo DFA. 2010. Dano de *Caryedes* sp. (Coleoptera: Bruchidae) e seus reflexos na propagação de *Enterolobium contortisiliquum* (Leguminosae). Floresta e Ambiente 17: 118-23.

Eira MTS, Caldas LS. 2000. Seed dormancy and germination as concurrent processes. Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal 12: 85-104.

Eira MTS, Freitas RWA, Mello CMC. 1993. Superação da dormência de sementes de *Enterolobium contortisiliquum* (VELL.) Morong. Leguminosae. Revista Brasileira de Sementes 15: 177-181.

El Atta HA. 1993. The effect of *Caryedon serratus* Olivier (Col.: Bruchidae) on viability and germination of seeds of *Acacia nilotica* (L.Will) in the Sudan. *Forest Ecology and Management* 57: 169-177.

Fenner M, Thompson K. 2005. *The ecology of seeds*. Cambridge, University Press.

Godinez-Alvarez H, Valiente-Banuet A, Valiente-Banuet L. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Canadian Journal of Botany* 77: 203-208.

Hegazy AK, Eesa NM. 1991. On the ecology, insect seed-predation, and conservation of a rare and endemic plant-species: *Ebenus armitagei* (Leguminosae). *Conservation Biology* 5: 317-324.

Janzen DH. 1969. Seed eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution* 23: 1-27.

Janzen DH. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 465-492.

Johnson CD, Zona S, Nilsson JA. 1995. Bruchid beetles and palm seeds: recorded relationships. *Principes* 39: 25-35.

Keeley JE, Fotheringham CJ. 2000. Role of fire in regeneration from seed. In: Fenner M. (Ed.), *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, 2nd ed. CAB International, Oxon, p. 311-330.

Kelly CA, Dyer RJ. 2002. Demographic consequences of inflorescence-feeding insects for *Liatris cylindracea*, an iterparous perennial. *Oecologia* 132: 350-360.

Kolb A, Ehrlén J, Eriksson O. 2007. Ecological and evolutionary consequences of spatial and temporal variation in pre-dispersal seed predation. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9: 79-100.

- Krebs CJ. 2009. Ecology: the Experimental Analysis of Distribution and Abundance. London, Benjamin Cummings.
- Labouriau LG. 1983. A germinação das sementes. Washington, Secretaria Geral da Organização dos Estados Americanos.
- Lavergne S, Debussche M, Thompson JD. 2005. Limitations on reproductive success in endemic *Aquilegia viscosa* (Ranunculaceae) relative to its widespread congener *Aquilegia vulgaris*: The interplay of herbivory and pollination. *Oecologia* 142: 212-220.
- Lavergne S, Thompson JD, Garnier E, Debussche M. 2004. The biology and ecology of narrow endemic and widespread plants: a comparative study of trait variation in 20 congeneric pairs. *Oikos* 107: 505-518.
- Lima BG. 2011. Composição florística e análise fitossociológica em duas áreas de caatinga no centro-sul cearense. PhD Thesis, Universidade Federal Rural do Semiárido, Brazil.
- Lima JD, Almeida CC, Dantas VAV, Silva BMS, Moraes WS. 2006. Efeito da temperatura e do substrato na germinação de sementes de *Caesalpinia ferrea* Mart. ex Tul. (Leguminosae, Caesalpinoideae). *Revista Árvore* 30: 513-518.
- Linzmeier AM, Ribeiro-Costa CS, Caron E. 2004. Comportamento e ciclo de vida de *Sennius bondari* (Pic) (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae) em *Senna macranthera* (Collad.) Irwin & Barn. (Caesalpinaceae). *Revista Brasileira de Zoologia* 21: 351-356.
- Lopes JC, Capucho MT, Krohling B, Zanotti P. 1998. Germinação de sementes de espécies florestais de *Caesalpinia ferrea* Mart. ex Tul. var. *leiostachya* Benth., *Cassia grandis* L. e *Samanea saman* Merrill, após tratamentos para superar a dormência. *Revista Brasileira de Sementes* 20: 80-86.
- Lorenzi H. 1992. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Nova Odessa, Plantarum.

Louda SM, Potvin MA. 1995. Effect of inflorescence-feeding insects on the demography and lifetime of a native plant. *Ecology* 76: 229-245.

Maguire JD. 1962. Speed of germination aid in selection and evaluation for seedling emergence and vigor. *Crop Science* 2: 176-177.

Medeiros-Filho S, Silva MAP, Santos-Filha MEC. 2005. Germinação de sementes e desenvolvimento de plântulas de *Caesalpinia ferrea* Mart. ex Tul var. *ferrea* em casa de vegetação e germinador. *Revista Ciência Agronômica* 36 :203-208.

Mendes MRA. 2003. Florística e fitossociologia de um fragmento de caatinga arbórea, São José do Piauí, Piauí. Msc. Thesis, Universidade Federal de Pernambuco, Brazil.

Moreira ARP, Maracajá PP, Guerra AMNM, Sizenando Filho FA, Pereira TFC. 2007. Composição florística e análise fitossociológica arbustivo-arbóreo no município de Caraúbas-RN. *Revista Verde* 2: 113-126.

Münzbergova Z. 2005. Determinants of species rarity: Population growth rates of species sharing the same habitat. *American Journal of Botany* 92: 1987-1994.

Nakai Z, Kondo T, Akimoto S. 2011. Parasitoid attack of the seed-feeding beetle *Bruchus lotienhances* the germination success of *Lathyrus japonicus* seeds. *Arthropode-Plant Interactions* 5: 227-234.

Nasr SMH, Savadkoohi SK, Ahmadi E. 2013. Effect of different seed treatments on dormancy breaking and germination in three species in arid and semi-arid lands. *Forest Science and Practice* 15: 130-136.

Oliveira LS, Costa EC. 2009. Predação de sementes de *Acacia mearnsii* De Wild. (Fabaceae, Mimosoideae). *Biotemas* 22: 39-44.

Perioto NW, Lara RIR, Selegatto A, Luciano ES. 2004. Himenópteros parasitóides (Insecta, Hymenoptera) coletados em cultura de café *Coffea arabica* L. (Rubiaceae) em Ribeirão Preto, SP, Brasil. *Arquivos do Instituto Biológico* 71: 41-44.

- Queiroz LP. 2009. Leguminosas da Caatinga. Feira de Santana, Editora da Universidade Estadual de Feira de Santana.
- Ramirez N, Traveset A. 2010. Predisersal seed-predation by insects in the Venezuelan Central Plain: overall patterns and traits that influence its biology and taxonomic groups. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 12: 193-209.
- Ramírez-Padilla CA, Valverde T. 2005. Germination responses of three congeneric cactus species (*Neobuxbaumia*) with differing degrees of rarity. *Journal of Arid Environments* 61: 333-343.
- Ribeiro-Costa CS. 1998. Observations on the biology of *Amblycerus submaculatus* (Pic) and *Sennius bondari* (Pic) (Coleoptera: Bruchidae) in *Senna alata* (L.) Roxburgh (Caesalpinaceae). *Coleopterists Bulletin* 52: 63-69.
- Rolston, MP. 1978. Water impermeable seed dormancy. *The Botanical Review*, 44: 365-396.
- Santos GP, Zanúncio JC, Anjos N, Silva JC, Alves JB. 1991. Danos causados por *Sennius cupreatus* e *S. spodiogaster* (Coleoptera: Bruchidae) em sementes de *Melanoxylon braunea*. *Revista Ceres* 38: 315-322.
- Silva ACC, Prata APN, Mello AA, Santos ACAS. 2013. Síndromes de dispersão de Angiospermas em uma Unidade de Conservação na Caatinga, SE, Brasil. *Hoehnea* 40: 601-609.
- Simon MF, Hay JD. 2003. Comparison of a common and rare species of *Mimosa* (Mimosaceae) in central Brazil. *Austral Ecology* 28: 315-326.
- Smiderle OJ, Souza RCP. 2003. Dormência em sementes de paricarana (*Bowdichia virgilioides* Kunth - Fabaceae - Papilionidae). *Revista Brasileira de Sementes* 25: 48-52.
- Soriano D, Huante P, Gamboa-deBuen A, Orozco-Segovia A. 2014. Effects of burial and storage on germination and seed reserves of 18 tree species in a tropical deciduous forest in Mexico. *Oecologia* 174: 33-44.

Szentesi A, Jermy T. 1995. Predispersal seed predation in leguminous species: seed morphology and bruchid distribution. *Oikos* 73: 23-32.

Takakura K. 2002. The specialist seed predator *Bruchidius dorsalis* (Coleoptera: Bruchidae) plays a crucial role in the seed germination of its host plant, *Gleditsia japonica* (Leguminosae). *Functional Ecology* 16: 252-257.

Tomaz CA, Kestring D, Rossi MN. 2007. Effects of the seed predator *Acanthoscelides schrankiae* on viability of its host plant *Mimosa bimucronata*. *Biological Research* 40: 281-290.

Valverde T, Quijas S, López-Villavicencio M, Castillo S. 2004. Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth (Cactaceae) in a lava-field in Central Mexico. *Plant Ecology* 170: 167-184.

Van Assche JA, Debucquoy KLA, Rommens WAF. 2003. Seasonal cycles in the germination capacity of buried seeds of some Leguminosae (Fabaceae). *New Phytologist* 158: 315-323.

Vazquez-Yanes C, Orozco-Segovia A. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 69-87.

Venier P, Carrizo García C, Cabido M, Funes G. 2012. Survival and germination of three hard-seeded *Acacia* species after simulated cattle ingestion: The importance of the seed coat structure. *South African Journal of Botany* 79:19-24.

Witkowski ETF, Lamont BB. 1997. Does the rare *Banksia goodii* have inferior vegetative, reproductive or ecological attributes compared with its widespread co-occurring relative *B. gardneri*? *Journal of Biogeography* 24: 469-482.

Zalamea P-C, Sarmiento C, Arnold AE, Davis AS, Dalling JW. 2015. Do soil microbes and abrasion by soil particles influence persistence and loss of physical dormancy in seeds of tropical pioneers? *Frontiers in Plant Science* 5:1-14.

Zar JH. 1996. *Biostatistical analysis*. Englewood Cliffs, Prentice-Hall.

Zhang J, Drummond FA, Liebman M, Hartke A. 1997. Insect predation of seeds and plant population dynamics. *Maine Agricultural and Forest Experiment Station Technical Bulletin* 163: 5-32.

Zimmerman TG, Reichard SH. 2005. Factors affecting persistence of Wenatchee Mountains checker-mallow: An exploratory look at a rare endemic. *Northwest Science* 79: 172-178.

MANUSCRITO II
(Publicado na *Acta Botanica Brasilica*)

MANUSCRITO II

Effect of water stress on seedling growth in two species with different abundances: the importance of Stress Resistance Syndrome in seasonally dry tropical forest

Wanessa Nepomuceno Ferreira^{1*}, Claudivan Feitosa de Lacerda², Rafael Carvalho da Costa³ and Sebastião Medeiros Filho⁴

¹ Programa de pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Centro de Ciências, Universidade Federal do Ceará, 60020-181, Fortaleza, CE, Brasil

² Departamento de Engenharia Agrícola, Centro de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Ceará, 60020-181, Fortaleza, CE, Brasil

³ Departamento de Biologia, Centro de Ciências, Universidade Federal do Ceará, 60020-181, Fortaleza, CE, Brasil

⁴ Departamento de Fitotecnia, Centro de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Ceará, 60020-181, Fortaleza, CE, Brasil

* Corresponding author: wanessanepomuceno@hotmail.com

Received: December 10, 2014 Accepted: April 7, 2015

Manuscrito publicado na *Acta Botanica Brasilica* 29(3): 375-382. 2015
doi: 10.1590/0102-33062014abb0045

Abstract

In seasonally dry tropical forests, species carrying attributes of Stress Resistance Syndrome – SRS may have ecological advantages over species demanding high quantities of resources. In such forests, *Poincianella bracteosa* is abundant, while *Libidibia ferrea* has low abundance; therefore, we hypothesized that *P. bracteosa* has characteristics of low-resource species, while *L. ferrea* has characteristics of high-resource species. To test this hypothesis, we assessed morphological and physiological traits of seedling of these species under different water regimes (100%, 70%, 40%, and 10% field capacity) during 85 days. For most of the studied variables, we observed significant decreases with increasing water stress, and these reductions were greater in *L. ferrea*. As expected, *L. ferrea* maximized their growth with increased water supply, while *P. bracteosa* maintained slower growth and had minor adjustments in biomass allocation, representative of low-resource species that are less sensitive to stress. We observed that specific leaf area, biomass allocation to roots, and root/shoot ratio were higher in *L. ferrea*, while biomass allocation to leaves and photosynthesis were higher in *P. bracteosa*. Results suggest that the attributes of the SRS can facilitate high abundance of *P. bracteosa* in the dry forest.

Keywords: abundance, high-resource species, *Libidibia ferrea*, low-resource species, morphological traits, physiological traits, *Poincianella bracteosa*, Stress Resistance Syndrome, water stress

Introduction

The distribution and abundance of plant species are determined, in large part, during initial regeneration stages, when seedlings and young plants are more vulnerable to environmental conditions and incur on higher mortality rates associated with various biotic and abiotic factors (Harper 1977; Kitajima & Fenner 2000). Such factors may act as stressors, exerting deleterious effects on plant growth and development (Larcher 2006; Kranner *et al.* 2010; Taiz & Zeiger 2013).

Stress is characterized as a significant deviation from the optimal conditions for life, which induces changes and responses in all functional levels of the organism (Larcher 2006; Kranner *et al.* 2010). Drought (Figueirôa *et al.* 2004; Sausen & Rosa 2010), salinity (Ahmad *et al.* 2010), extreme temperatures (Keles & Öncel 2002), oxygen deficiency (Mustroph & Albrecht 2003), and heavy metals excess in soil (Roychoudhury *et al.* 2012) are some of the major abiotic or environmental sources of stress that restrict plant metabolism and growth. When these factors exceed optimum tolerance levels, the effects of stress can be manifested in plant development, structure, physiological, and biochemical processes.

Among abiotic factors, drought is considered the main obstacle to plant establishment (Moles & Westoby 2004), especially in seasonally dry tropical forests (SDTFs). The SDTF of northeastern Brazil (caatinga) occurs under a prevailing semiarid climate with high evapotranspiration potential (1500–2000 mm year⁻¹) and low precipitation (300–1000 mm year⁻¹) that is usually concentrated within 3–5 months (Sampaio 1995). Rainfall patterns during the wet season are also characterized by heavy rainfall events (exceeding 100 mm) in a single day and irregular seasonality (i.e., the rainy season may start and end at different months between years) (Sampaio 2010). Thus, the inconstancy of the first rains and the occurrence of dry spells during the rainy season are significant causes of mortality of seeds and seedlings by desiccation (McLaren & McDonald 2003; Vieira & Scariot 2006).

The effects of drought are highly variable depending on length, speed of stress imposition, and stage of plant development, and plants respond to stress through a complex net of physiological and morphological changes (Pimentel 2004). During evolution, many tree species have developed various mechanisms to enhance drought adaptation, including well-developed root systems, growth rate adjustment, plant structure modifications, and increased water use efficiency (Yin *et al.* 2005).

According to the stress resistance syndrome (SRS), species adapted to low-resource environments (water, nutrient, or light limitations) present a set of attributes, such as

low rates of photosynthesis, low nutrient uptake, low tissue turnover, high leaf longevity, high root/shoot ratio, high ability to accumulate reserves, production of small and thick leaves, and high investments in secondary defense compounds (Chapin III 1980; Coley *et al.* 1985; Chapin III *et al.* 1993; Aerts & Chapin III 2000). Species adapted to low-resource environments tend to respond little relatively to variations in resource availability, showing low phenotypic plasticity (Chapin III *et al.* 1993). These species grow slowly even when they have ideal resource supplies because they divert resources to other functions besides growth, especially storage or defense. Thus, such species tend to conserve resources under unfavorable conditions, which increase survival at the expense of vegetative growth (Chapin III 1980; Lambers & Poorter 1992; Aerts & Peijl 1993; Chapin III *et al.* 1993; Valladares *et al.* 2000; Pearson *et al.* 2003). In contrast, plants adapted to high-resource environments have characteristics such as high rates of photosynthesis, high nutrient uptake, high tissue turnover, low leaf longevity, and low root/shoot ratio. These species are typically more plastic, modifying allocation patterns to increase resource acquisition (Chapin III 1980; Chapin III *et al.* 1993).

Species that occur in SDTFs and possess SRS attributes may have ecological advantages (growth and survival) under water stress conditions, allowing them to maintain higher abundances than species that do not possess these attributes (high resource-species). Phytosociological studies in caatinga show that *Poincianella bracteosa* is a species with a high abundance of individuals where water resources are limited (Mendes 2003; Moreira *et al.* 2007; Lima 2011; Costa & Araújo 2012), while *Libidibia ferrea* has low abundances in these areas and preferentially occurs on the banks of temporary rivers (Queiroz 2009). Such abundance differences between species may be related to different strategies to cope with drought. Thus, we hypothesized that *P. bracteosa* has characteristics of a low-resource species, allowing it to be less affected by water stress than *L. ferrea*, which we characterized as a high-resource species. To test this hypothesis, we assessed morphological and physiological traits during the initial growth of seedling of these species in different water regimes. If resource use strategies are indeed related to stress tolerance, we expect to find low-resource species showing little variation in morphological and physiological traits, while high-resource species should respond positively to increased water availability.

Material and methods

Site and studied species

The experiment was conducted from September to December 2013 in a greenhouse located at the Meteorological Station of the Federal University of Ceara, in the city of Fortaleza (3°43'02''S - 38°32'35''W).

Both the studied species belong to the family Fabaceae, subfamily Caesalpinioideae. *Poincianella bracteosa* (Tul.) L.P. Queiroz is a deciduous tree found mainly in dry formations such as caatinga, cerrado, seasonal forests, and coastal dunes (Queiroz 2009). *Libidibia ferrea* (Mart. ex Tul.) L.P. Queiroz is a semi-deciduous tree that prefers loamy soils and is found primarily in the margins of temporary rivers and less frequently in caatinga (Maia 2004; Queiroz 2009).

The fruits of the species were collected from July to September 2013 in mature individuals, located in an area of caatinga at Fazenda Experimental Vale do Curu, Pentecoste, Brazil (3°47'34''S - 39°16'13''W). The seeds were removed and stored in a chamber with controlled temperature (10°C and 60% relative humidity) until the beginning of the experiment. Fertile branches were collected for accurate species identification. *L. ferrea* and *P. bracteosa* were incorporated into the collections of the Herbarium Prisco Bezerra of Federal University of Ceara with vouchers 54707 and 54708, respectively.

Experimental design

The experimental design was a randomized block with four replicates, arranged in subplots. The plots were formed by the two species (*P. bracteosa* and *L. ferrea*) and the subplots by four irrigation regimes (100%, 70%, 40%, and 10% field capacity). Each subplot was represented by three pots with one plant per pot. Therefore, 96 plants were used in total (4 blocks x 2 species x 4 treatments x 3 plants per treatment).

On September 21, seeds of *L. ferrea* and *P. bracteosa* were sown in trays (128 cells) containing a mixture of sand and compost (2:1). *L. ferrea* seeds were scarified with sandpaper to overcome physical dormancy. Ten days after sowing (01-October), emerging seedlings had two fully expanded leaves and were transplanted into pots with 7 L capacity (32.5 cm high × 16 cm wide on top × 11 cm wide in the base), and filled with 8 kg of dry soil, collected from the same caatinga area where the seeds were collected. The soil was collected

at 30 cm depth, and showed a sandy loam texture and the following properties: pH = 6.1, P = 5 mg kg⁻¹, and Ca²⁺, Mg²⁺, Na⁺, and K⁺ of 3.2, 1.2, 0.17, and 0.42 cmol_c kg⁻¹, respectively.

After transplanting, all pots were irrigated at field capacity (FC) during five days for acclimatization, and then subjected to four irrigation levels: 100%, 70%, 40%, and 10% FC, hereafter referred to as T₁₀₀, T₇₀, T₄₀, and T₁₀, respectively. The field capacity of soil was previously determined using the direct gravimetric method (Souza *et al.* 2000). The maximum water retention capacity in 8 kg of soil was 1.3 L; thus, the T₁₀₀ treatment pots had a weight of 9.3 kg. The other treatments showed the following amounts of water and weight: T₇₀= 0.91 L; 8.91 kg, T₄₀= 0.52 L; 8.52 kg, and T₁₀= 0.13 L; 8.13 kg.

Water levels were monitored every 48 h, by weighing the pots on a balance with 5 g accuracy and the amount of water evapotranspired was reset based on the difference between the actual weight of the pot and the prefixed weight for each treatment, assuming the water had a weight:volume ratio of 1:1. Throughout the experimental period, the temperature data and relative humidity (RH) were recorded every 10 minutes by a data-logger (HOBO®, Onset) installed inside the greenhouse. Mean minimum and maximum temperatures measured were 25 and 36°C, and the mean minimum and maximum RH were 41% and 82%, respectively.

Morphological measurements

Measurements of ecophysiological traits were taken at 85 days after treatment initiation, corresponding to 100 days after sowing. The seedling height was measured between the soil surface and insertion of the last leaf, and the stem diameter was measured at ground level. All fully expanded leaves were counted.

The total leaf area (*LA*) was assessed using a leaf area meter (LI-COR®, model LI-3100C). Roots were washed and the clods of soil attached to the roots were broken carefully to avoid root loss. All plant material was placed separately in an oven at 80°C for 48 h and then weighed on a precision balance to 0.01g.

The total dry mass (*TDM*) was calculated as the sum of the dry mass of leaves (*DM_L*), stems (*DM_S*), and roots (*DM_R*). The biomass allocation in each part of the plant was calculated as the percentage of leaves (*BA_L*), stems (*BA_S*), and roots (*BA_R*) in relation to *TDM*. The root/shoot ratio was $(R/S) = DM_R / (DM_L + DM_S)$ and the specific leaf area (*SLA*) = LA/DM_L (Cornelissen *et al.* 2003).

The relative growth rate (*RGR*) was calculated as: $(\ln M_2 - \ln M_1) / (t_2 - t_1)$, where M_1 and M_2 represent final and initial mass total; t_1 and t_2 to the end and start time. For each species, “proportional growth” was calculated as the ratio of the average *TDM* obtained in each treatment with water restriction (T_{10} , T_{40} , T_{70}) over the control (T_{100}). This calculation was based on Munns (2002) who reported that stress tolerance could be assessed as the proportion of biomass production under stress conditions compared to that produced under control conditions.

Physiological measurements

Measurements of stomatal conductance (*gs*), transpiration (*E*), and photosynthesis (*A*) were carried out using an infrared gas analyzer (IRGA ADC system, Hoddesdon, UK) coupled to a source of artificial light with an intensity of approximately $1300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. The evaluations were performed between 09:00 and 12:00 am, in the third fully expanded leaf pair from the apex to base, and water-use efficiency (*WUE*) was obtained by the *A/E* ratio (Larcher 2006).

Data analysis

Data were analyzed using a *two-way* ANOVA (species and water status were considered as factors), addressing the effects of the interaction, as well as differences between species and for each species between water status treatments. The means were compared by Tukey test at 5% probability (Banzatto & Kronka 2006), using the Assistat software (beta version 7.7). Data that did not meet the assumption of normality were transformed to $\ln(x + 1)$, but the original data is presented in all graphs.

Results

Morphological measurements

The interaction between species and irrigation levels was statistically significant in the following morphological measurements: height, diameter, number of leaves, *LA*, *TDM*, *RGR*, and *BA_S* (Tab. 1).

Table 1. Mean square of growth and gas exchange variables in seedlings of *L. ferrea* and *P. bracteosa* subjected to four irrigation regimes (10%, 40%, 70%, and 100% of field capacity) for 85 days. Degree of freedom (df), leaf area (*LA*), specific leaf area (*SLA*), total dry matter (*TDM*), relative growth rate (*RGR*), biomass allocation to leaves (*BA_L*), stem (*BA_S*) and roots (*BA_R*), root/shoot ratio (*R/S*), stomatal conductance (*gs*), transpiration (*E*), photosynthesis (*A*), and water-use efficiency (*WUE*).

Variables	Sources of variation					
	Block	Species (A)	Residual-a	Irrigation levels (B)	Interaction (A)x(B)	Residual-b
Height	0.00191 ^{NS}	5.59637**	0.00195	4.79896**	0.20373**	0.01231
Diameter	0.00120 ^{NS}	0.02099*	0.00159	1.64418**	0.00691*	0.00192
N° leaves	0.00195 ^{NS}	2.49247**	0.00243	1.76481**	0.04828*	0.01475
<i>LA</i>	0.00635 ^{NS}	0.88038**	0.01926	13.02854**	0.05035*	0.01531
<i>SLA</i>	103.953 ^{NS}	25646.89**	225.354	1540.8912**	294.6748 ^{NS}	136.3905
<i>TDM</i>	0.00351 ^{NS}	1.08693**	0.00460	10.74152**	0.09041**	0.00814
<i>RGR</i>	0.00001 ^{NS}	0.00007 ^{NS}	0.00003	0.00284**	0.00007**	0.00001
<i>BA_L</i>	6.52419 ^{NS}	1605.92537**	6.97773	36.74079*	23.03355 ^{NS}	9.40258
<i>BA_S</i>	4.33577*	373.93290**	0.37134	183.65043**	73.25856**	5.41020
<i>BA_R</i>	18.76650 ^{NS}	430.00846**	8.60188	60.19875 ^{NS}	15.42913 ^{NS}	18.83149
<i>R/S</i> ratio	0.03477 ^{NS}	0.63092*	0.02628	0.10613 ^{NS}	0.03886 ^{NS}	0.03018
<i>gs</i>	0.00283 ^{NS}	0.00001 ^{NS}	0.00617	0.14429**	0.00066 ^{NS}	0.00218
<i>E</i>	0.96494 ^{NS}	0.25294 ^{NS}	0.35666	42.42474**	0.22579 ^{NS}	0.32792
<i>A</i>	5.23057 ^{NS}	13.76157*	0.63175	299.28667**	4.55035 ^{NS}	2.55521
<i>WUE</i>	0.35494 ^{NS}	0.36583 ^{NS}	0.11309	0.23896*	0.01514 ^{NS}	0.05181
df	3	1	3	3	3	18

* Significant at 5%, ** Significant at 1%, NS not significant.

In both species, the height of the seedlings increased significantly with water supply (Fig. 1A). In relation to T₁₀, the height of *P. bracteosa* seedlings significantly increased in all treatments by 52, 72, and 80% in T₄₀, T₇₀, and T₁₀₀, respectively. In *L. ferrea*, the height increased by 76, 86, and 87% in T₄₀, T₇₀, and T₁₀₀, but T₁₀₀ and T₇₀ did not differ from each other. The fact that the percentages were higher in *L. ferrea* shows that this species is capable of maximizing growth with increased resources, while *P. bracteosa* maintained slower growth rates.

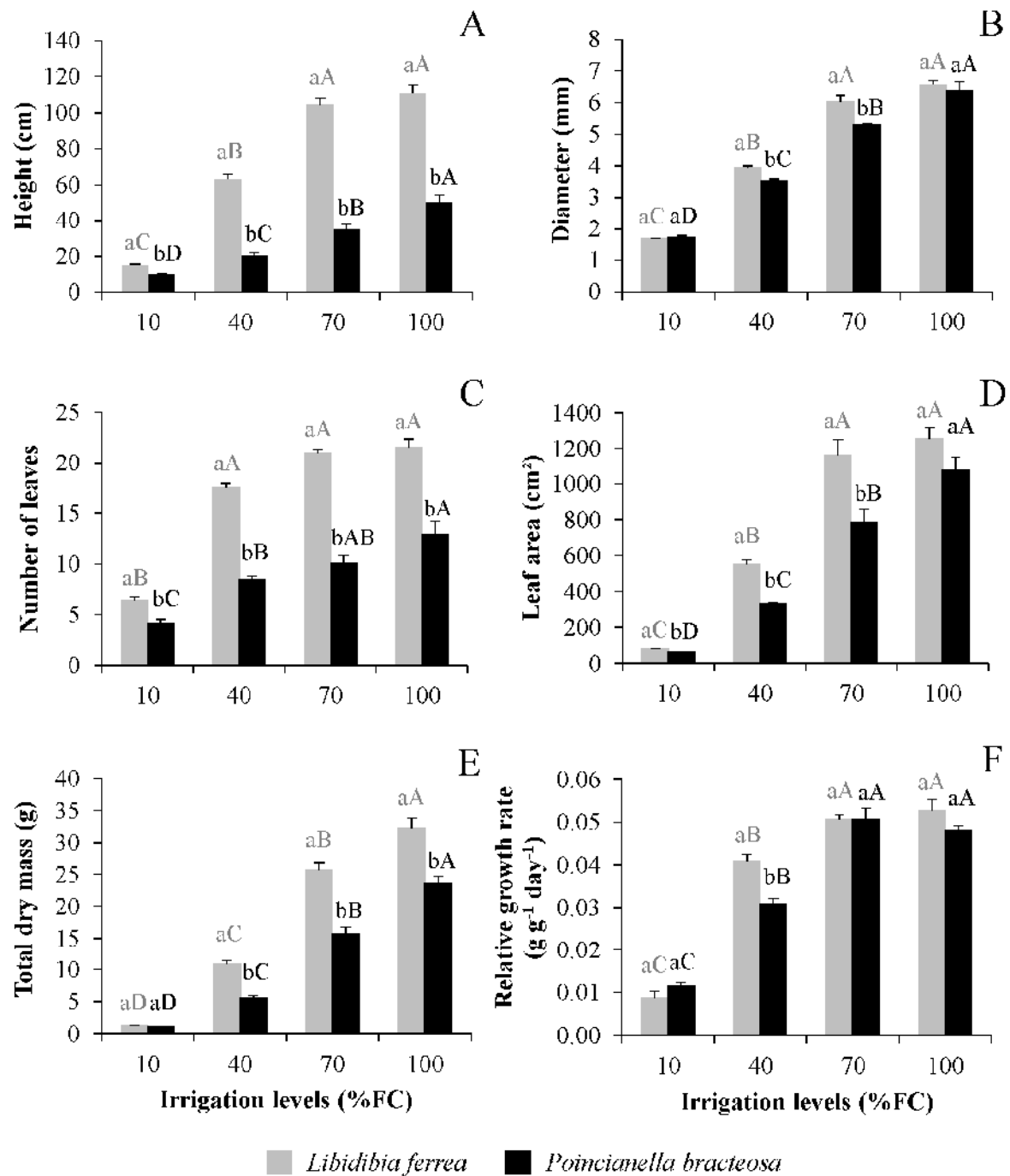


Figure 1. Height (A), diameter (B), number of leaves (C), leaf area (D), total dry mass (E), and relative growth rate (F) of seedlings of *L. ferrea* and *P. bracteosa* that, at 15 days after sowing, were subjected to four irrigation regimes (10%, 40%, 70%, and 100% of field capacity) for 85 days. Lowercase letters (compare species in the same treatment) and uppercase (compare treatments in the same species) equal, do not differ by Tukey test at 5% probability. Vertical bars indicate standard error of the mean.

Stem diameter also increased proportionally to the supply of water for both species (Fig. 1B). In relation to T₁₀, the diameter of *P. bracteosa* seedlings significantly increased in each treatment by 51, 62, and 73% in T₄₀, T₇₀, and T₁₀₀, respectively. In *L. ferrea*, the stem diameter increased by 56, 72 and 74% in T₄₀, T₇₀ and T₁₀₀, respectively, and similar to the results in height, there were no significant differences between T₇₀ and T₁₀₀. Interspecific differences only occurred in T₄₀ and T₇₀, with *P. bracteosa* maintaining the lowest averages.

In relation to T₁₀, the number of leaves of *P. bracteosa* seedlings increased by 50, 60, and 69% in T₄₀, T₇₀, and T₁₀₀ respectively, but there was no significant difference between T₄₀ and T₇₀, as well as between T₇₀ and T₁₀₀ (Fig. 1C). *L. ferrea* increased the number of leaves by 67, 71, and 73% in T₄₀, T₇₀ and T₁₀₀ respectively, and these three treatments were not significantly different from each other, but they did differ from T₁₀ (Fig. 1C). Comparing the two species, we observed that in all treatments the number of leaves was significantly lower in *P. bracteosa*. The T₁₀ treatment also induced senescence and abscission of leaflets in *L. ferrea*, from day 55 until the end of the experiment. This phenomenon was not recorded in *P. bracteosa*, which continued producing leaflets until the end of the experiment.

The *LA* followed a similar pattern observed in the number of leaves, which increased because of the increased supply of water (Fig. 1D). In relation to T₁₀, the *LA* of *P. bracteosa* seedlings increased by 81, 92, and 94% in T₄₀, T₇₀, and T₁₀₀, respectively, with significant differences among all treatments. In *L. ferrea*, *LA* increased by 85, 93, and 94% in T₄₀, T₇₀, and T₁₀₀, respectively, but there were no significant differences between T₇₀ and T₁₀₀. Interspecific differences occurred in the T₁₀, T₄₀, and T₇₀ treatments, in which *P. bracteosa* maintained the lowest values in relation *L. ferrea*.

In the *SLA*, there was no significant interaction among species and irrigation levels (Tab. 1). However, there were species differences, with *P. bracteosa* having lower overall average *SLA* than *L. ferrea* (Tab. 2).

The *TDM* increased with increased water availability, and significant differences among all treatments were observed for both species (Fig. 1E). In relation to T₁₀, *TDM* increased by 82, 94, and 96% for *P. bracteosa* seedlings and 88, 95, and 96% for *L. ferrea* seedlings in T₄₀, T₇₀, and T₁₀₀ respectively. Interspecific differences were also found in all treatments except T₁₀, with *P. bracteosa* maintaining the lowest averages.

In both species, *RGR* showed significant differences between all treatments, except between T₇₀ and T₁₀₀ (Fig. 1F). In relation to T₁₀, the *RGR* increased by 63, 77, and

76% for *P. bracteosa* seedlings and 79, 82, and 84% for *L. ferrea* seedlings in T₄₀, T₇₀, and T₁₀₀ respectively. Interspecific differences were only found in the T₄₀ treatment, in which *P. bracteosa* obtained a lower average than *L. ferrea*.

The values of the ‘‘proportional growth’’ of *TDM* obtained in each treatment of water restriction in relation to T₁₀₀ were: T₁₀/T₁₀₀ = 0.039, T₄₀/T₁₀₀ = 0.34, and T₇₀/T₁₀₀ = 0.80 for *L. ferrea* and T₁₀/T₁₀₀ = 0.044, T₄₀/T₁₀₀ = 0.24, and T₇₀/T₁₀₀ = 0.70 for *P. bracteosa*.

Considering all the treatments, the biomass allocation of *L. ferrea* seedlings ranged from 22–30% in leaves, 15–31% in stems, and 47–55% in roots, while *P. bracteosa* seedlings had less variation: 38–40% in leaves, 15–21% in stems, and 42–45% in roots. Thus, biomass allocation patterns showed that *P. bracteosa* seedlings are less responsive to changes in water availability, whereas *L. ferrea* seedlings make more observable adjustments (Fig. 2).

The *R/S* ratio showed significant differences only between species, in which *L. ferrea* was higher than *P. bracteosa*. Thus, *L. ferrea* showed higher plasticity in the *R/S* ratio, which varied 3-fold more (T₁₀: 1.2 to T₁₀₀: 0.91) than *P. bracteosa* seedlings (T₁₀: 0.84 to T₁₀₀: 0.73).

Table 2. Average values of growth and gas exchange traits in seedlings of *L. ferrea* and *P. bracteosa* subjected to four irrigation regimes (10%, 40%, 70%, and 100% of field capacity) for 85 days. There were no significant interactions between species and irrigation levels for any of the variables measured. Specific leaf area (*SLA*), biomass allocation to leaves (*BA_L*) and roots (*BA_R*), root/shoot ratio (*R/S*), stomatal conductance (*gs*), transpiration (*E*), photosynthesis (*A*), and water-use efficiency (*WUE*).

	<i>SLA</i> (cm ² /g)	<i>BA_L</i>	<i>BA_R</i>	<i>R/S</i> ratio	<i>gs</i> (mol m ⁻² s ⁻¹)	<i>E</i> (mmol m ⁻² s ⁻¹)	<i>A</i> (mmol m ⁻² s ⁻¹)	<i>WUE</i>
Species								
<i>L. ferrea</i>	194.071 a	25.342 b	50.988 a	1.076 a	0.184 a	3.578 a	9.277 b	2.624 a
<i>P. bracteosa</i>	137.451 b	39.511 a	43.656 b	0.795 b	0.183 a	3.756 a	10.588 a	2.838 a
Irrigation levels								
T ₁₀	180.787 A	34.789 A	50.019 A	1.059 A	0.009 C	0.447 C	1.133 C	2.683 AB
T ₄₀	173.468 AB	33.175 AB	49.299 A	1.006A	0.148 B	3.593 B	10.423 B	2.921 A
T ₇₀	158.534 BC	32.058 AB	45.460 A	0.855 A	0.268 A	5.081 A	14.218 A	2.804 AB
T ₁₀₀	150.255 C	29.689 B	44.508 A	0.822 A	0.308 A	5.548 A	13.956 A	2.517 B

Averages with equal lowercase (species) and uppercase (treatments) letters, do not differ by Tukey test at 5% probability.

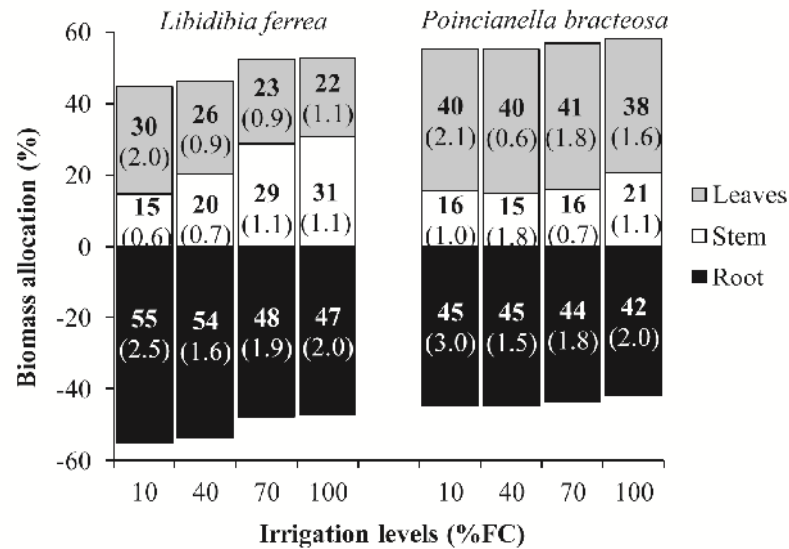


Figure 2. Biomass allocation to roots, stems, and leaves of seedlings of *L. ferrea* and *P. bracteosa* that, at 15 days after sowing, were subjected to four irrigation regimes (10%, 40%, 70%, and 100% of field capacity) for 85 days. Numbers within parentheses indicate standard error of the mean.

Physiological measurements

In all variables of gas exchange (g_s , E , A , and WUE), there was also no significant interaction between species and irrigation levels (Tab 1). The variables g_s , E , and A were strongly limited by water restriction, with significant differences between all treatments, except between T₇₀ and T₁₀₀. There were interspecific differences only for photosynthesis, in which *P. bracteosa* showed a higher photosynthetic capacity in relation to *L. ferrea* (Tab. 2).

Although the species did not differ significantly in the WUE , we observed that *P. bracteosa* has a tendency to be more efficient than *L. ferrea*. As for the differences between treatments, T₄₀ had the highest average, but did not differ from T₁₀ and T₇₀. The lowest average was in T₁₀₀, which also was not different from T₁₀ and T₇₀ (Tab. 2).

Discussion

In general, the stress imposed by water supply limitation affected the morphological and physiological traits of both species, as it was found significant reductions in height, diameter, number of leaves, leaf area, total dry mass, and restrictions in gas exchange. Several studies with other arid and semiarid species reported similar effects caused by water stress (Silva *et al.* 2003; Cabral *et al.* 2004; Figueirôa *et al.* 2004; Gindaba *et al.* 2004; Yin *et al.* 2005; Lenhard *et al.* 2010).

Although it was not demonstrated in all studied variables, we confirmed that even with increased water supply, *P. bracteosa* presented a slower growth strategy, resembling a low-resource species, while *L. ferrea* maximized their growth, in accordance with high-resource species. According to Chapin III *et al.* (1993), compared with slow-growing species, fast-growing species have a higher dependence on new environmental resources, which make them more vulnerable to fluctuations in resource availability. Other studies have demonstrated that species of high-resource environments take advantage of the water supply increase, while species adapted to stress are less plastic (Vilela *et al.* 2003; Otieno *et al.* 2005; Villagra & Cavagnaro 2006).

Severe stress caused greater reductions in height, number of leaves, and *RGR* of *L. ferrea*, suggesting that this species is more vulnerable to water stress than *P. bracteosa*. In a study conducted in the arid zone of Argentina, water stress also caused greater reductions in growth in a species typically found in an environment with high water resources (*Prosopis alpataco*) in comparison with one from a low water resource environment (*Prosopis argentina*). In general, the studied traits were reduced by 80% in the high-resource species and 60% in the low-resource species (Villagra & Cavagnaro 2006). In another study in the savannas of Kenya, stress decreased the *TDM* and *LA* by 45 and 26% respectively in a mesic habitat species (*Acacia xanthophloea*), and by only 40 and 15% in a species that resides in xeric habitats (*Acacia tortilis*) (Otieno *et al.* 2005).

The abscission of leaflets by *L. ferrea* after 55 days in the T₁₀ treatment also suggests a greater sensitivity to stress, since the early leaf fall in water deficit conditions indicates serious dehydration effects (Sala & Tenhunen 1994; Fotelli *et al.* 2000; Villagra & Cavagnaro 2006). The greater capacity of *P. bracteosa* seedlings to delay leaf abscission in T₁₀ can be an advantage in relation to *L. ferrea* because after hydration *P. bracteosa* seedlings would not need to allocate assimilates to recover leaf area and may invest these resources in storage or defense functions.

The lowest *LA* and *SLA* of *P. bracteosa* seedlings reflect greater adaptation to xeric conditions than *L. ferrea* seedlings. Taiz and Zeiger (2013) report that the reduction in leaf area is an adaptive mechanism that prevents water loss and maintains hydration, since less leaf area leads to less evapotranspiration, allowing the use of limited water supply in the soil for a longer period. According Cornelissen *et al.* (2003) species from environments with low resource availability tend to have lower *SLA* than those from resource rich environments. Lower values of *SLA* tend to correspond with relatively high investments in defense of the leaf (particularly structural) and high leaf longevity (Cornelissen *et al.* 2003). There is a close

association between the potential growth rate of a species and its *SLA*; therefore, *SLA* can be considered the prime factor determining interspecific variation in *RGR* (Lambers & Poorter 1992).

The *P. bracteosa* seedlings were less responsive to changes in water availability, showing minor adjustments in biomass allocation than *L. ferrea* seedlings. This is corroborated by the “proportional growth” results, in which *P. bracteosa* was higher than *L. ferrea* in T₁₀ and less in T₄₀ and T₇₀. Stress tolerant plants have a set of morpho-physiological traits that allow them to survive in conditions of stress, but reduce the potential for growth in the absence of it (Chapin III *et al.* 1993; Grime 1977). Thus, these species with adaptive mechanisms to stress conditions generally show less phenotypic plasticity than species not adapted. *P. bracteosa* must then have mechanisms that allow it to survive under stressful conditions, but prevent it from taking advantage in increased water availability conditions.

Studies show that plants subjected to severe water deficit invest more in root elongation than in the shoot, which increases the potential to absorb water from the deeper layers of the soil profile (Barros & Barbosa 1995; Barbosa *et al.* 2000; Silva & Nogueira 2003; Figueirôa *et al.* 2004; Villagra & Cavagnaro 2006). Contrary to what we expected, *P. bracteosa* seedlings did not present higher R/S ratio than *L. ferrea* seedlings under water stress conditions. However, the greater variation of *L. ferrea* (3-fold more than *P. bracteosa*) is in accordance with the generalization of Chapin III *et al.* (1993) that species in favorable habitats show greater plasticity in allocation patterns than species in stressful environments.

As water stress increases, plants promotes partial stomatal closure to prevent water loss by transpiration. This process alters gas exchange, limiting the availability of CO₂ within the mesophyll, thus reduces the rate of photosynthesis (Filella *et al.* 1998; Gindaba *et al.* 2004; Scalon *et al.* 2011; Taiz & Zeiger 2013). Contrary to what we expected, *P. bracteosa* seedlings had higher overall average photosynthetic rates than *L. ferrea* seedlings. This result is in accordance with other studies that demonstrated that stress-tolerant species maintained high CO₂ uptake while grown under non-limiting water availability (DeLucia & Heckathorn 1989; Patterson *et al.* 1997; Vilela *et al.* 2003), ruling out the likelihood that a *trade-off* between drought tolerance and CO₂ uptake constrains tolerant species from occupying high-resource environments. Studies indicated that the main trait associated with inherently slow-growing species from low-resource environments is low *SLA* (Lambers & Poorter 1992; Maranon & Grubb 1993; Lambers *et al.* 1998).

In general, *P. bracteosa* demonstrated attributes of a low-resource species, showing a slow growth strategy and minor adjustments in biomass allocation, and tending to

have higher water use efficiency than *L. ferrea*. The attributes of the SRS can determine the success of the establishment, growth, and survival of *P. bracteosa* seedlings under water stress, favoring its high population density in the caatinga. On the other hand, the characteristics of high-resource species, such as rapid growth and high resource acquisition, make *L. ferrea* more dependent on water resources and, consequently, suffer more negative impacts when these resources become scarce. Thus, these factors may explain the low population density of *L. ferrea* in areas of caatinga, suggesting that its occurrence in this environment might be relegated to microsites with higher and more constant water availability.

Acknowledgments

We thank the Taxonomists of Herbarium Prisco Bezerra for botanical identification of species; to Raimundo Nonato Costa Ferreira for help in the planning, installation and data collection for the experiment; and to CAPES - Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior for providing the scholarship.

References

- Aerts R, Peijl MJ. 1993. A simple model to explain the dominance of low-productive perennials in nutrient-poor habitats. *Oikos* 66: 144-147.
- Aerts R, Chapin III FS. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research* 30: 1-67.
- Ahmad P, Jaleel CA, Sharma S. 2010. Antioxidative defense system, lipid peroxidation, proline-metabolizing enzymes and biochemical activity in two genotypes of *Morus alba* L subjected to NaCl stress. *Russian Journal of Plant Physiology* 57: 509-517.
- Banzatto DA, Kronka SN. 2006. Experimentação agrícola. Jaboticabal, FUNEP.
- Barbosa DC, Nogueira RJMC, Melo Filho PA. 2000. Comparative studies of growth in three species of “caatinga” submitted to water stress. *Phyton* 69: 45-50.

Barros LM, Barbosa DCA. 1995. Crescimento de *Acacia farnesiana* (L.) Willd em casa de vegetação. *Phyton* 57: 179-191.

Cabral EL, Barbosa DCA, Simabukuro EA. 2004. Crescimento de plantas jovens de *Tabebuia aurea* (Manso) Benth. & Hook. F. ex S. Moore submetidas a estresse hídrico. *Acta Botanica Brasilica* 18: 241-251.

Chapin III FS. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 233-260.

Chapin III FS, Autumn K, Pugnaire F. 1993. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *The American Naturalist* 142: 79-92.

Coley PD, Bryant JP, Chapin FS. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230: 895-899.

Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, *et al.* 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.

Costa RC, 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* 63: 269-276.

DeLucia EH, Heckathorn SA. 1989. The effect of soil drought on water-use efficiency in a contrasting Great Basin and Sierran montane species. *Plant Cell Environ* 12: 935-940.

Figueirôa JM, Barbosa DCA, Simabukuro EA. 2004. Crescimento de plantas jovens de *Myracrodruon urundeuva* Allemão (Anacardiaceae) sob diferentes regimes hídricos. *Acta Botanica Brasilica* 18: 573-580.

Filella I, Llusià J, Piñol J, Peñuelas J. 1998. Leaf gas exchange and fluorescence of *Phillyrea latifolia*, *Pistacia lentiscus* and *Quercus ilex* saplings in severe drought and high temperature conditions. *Environmental and Experimental Botany* 39: 213-220.

Fotelli MN, Radoglou KM, Constantinidou HI. 2000. Water stress responses of seedlings of four Mediterranean oak species. *Tree Physiology* 20: 1065-1075.

Gindaba J, Rozanov A, Negash L. 2004. Response of seedlings of two Eucalyptus and three deciduous tree species from Ethiopia to severe water stress. *Forest Ecology and Management* 201: 119-129.

Grime JP. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111: 1169-1194.

Harper JL. 1977. *Population biology of plants*. London, Academic Press.

Keles Y, Oncel I. 2002. Response of antioxidative defense system to temperature and water stress combinations in wheat seedlings. *Plant Science* 163: 783-790.

Kranner I, Minibayeva FV, Beckett RP, Seal CE. 2010. What is stress? Concepts, definitions and applications in seed science. *New Phytologist* 188: 655-673.

Kitajima K, Fenner M. 2000. Ecology of seedling regeneration. In: Fenner M. (ed.) *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, 2nd. edn. CAB International, Wallingford, p. 331-360.

Lambers H, Chapin FS, Pons TL. 1998. *Plant Physiological Ecology*. New York, Springer.

Lambers H, Poorter H. 1992. Inherent variation in growth-rate between higher plants – a search for physiological causes and consequences. *Advances in Ecological Research* 23: 187-261.

Larcher W. 2006. *Ecofisiologia vegetal*. São Carlos, Rima.

Lenhard NR, Scalon SPQ, Novelino JO. 2010. Crescimento inicial de mudas de pau-ferro (*Caesalpinia ferrea* MART. ex Tul. var. *leiostachya* Benth.) sob diferentes regimes hídricos. *Ciência e Agrotecnologia* 34: 870-877.

- Lima BG. 2011. Composição florística e análise fitossociológica em duas áreas de caatinga no centro-sul cearense. PhD Thesis, Universidade Federal Rural do Semiárido, Brazil.
- Maia GN. 2004. Caatinga: árvores, arbustos e suas utilidades. São Paulo, G&Z Computação Gráfica e Editora.
- Maranon T, Grubb PJ. 1993. Physiological basis and ecological significance of the seed size and relative growth rate relationship in Mediterranean annuals. *Functional Ecology* 7: 591-599.
- McLaren KP, McDonald MA. 2003. The effects of moisture and shade on seed germination and seedling survival in tropical dry forest in Jamaica. *Forest Ecology and Management* 183: 61-75.
- Mendes MRA. 2003. Florística e fitossociologia de um fragmento de caatinga arbórea, São José do Piauí, Piauí. Msc. Thesis, Universidade Federal de Pernambuco, Brazil.
- Moles AT, Westoby M. 2004. What do seedlings die from and what are the implications for evolution of seed size? *Oikos* 106: 193-199.
- Moreira ARP, Maracajá PP, Guerra AMNM, Sizenando Filho FA, Pereira TFC. 2007. Composição florística e análise fitossociológica arbustivo-arbóreo no município de Caraúbas-RN. *Revista Verde* 2: 113-126.
- Munns R. 2002. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell & Environment* 25: 239-250.
- Mustroph A, Albrecht G. 2003. Tolerance of crop plants to oxygen deficiency stress: fermentative activity and photosynthetic capacity of entire seedlings under hypoxia and anoxia. *Physiologia Plantarum* 117: 508-520.
- Otieno DO, Schmidt MWT, Adiku S, Tenhunen J. 2005. Physiological and morphological responses to water stress in two *Acacia* species from contrasting habitats. *Tree Physiology* 25: 361-371.

Patterson TB, Guy RD, Dang QL. 1997. Whole-plant nitrogen- and water-relations traits, and their associated tradeoffs, in adjacent muskeg and upland boreal spruce species. *Oecologia* 110: 160-168.

Pearson TRH, Burslem D, Goeriz RE, Dalling JW. 2003. Regeneration niche partitioning in neotropical pioneers: effects of gap size, seasonal drought and herbivory on growth and survival. *Oecologia* 137: 456-465.

Pimentel C. 2004. A relação da planta com a água. Seropédica, Edur.

Queiroz LP. 2009. Leguminosas da caatinga. Feira de Santana, Universidade Estadual de Feira de Santana.

Roychoudhury A, Basu S, Sengupta DN. 2012. Antioxidants and stress-related metabolites in the seedlings of two indica rice varieties exposed to cadmium chloride toxicity. *Acta Physiologiae Plantarum* 34: 835-847.

Sala S, Tenhunen JD. 1994. Site-specific water relations and stomatal response of *Quercus ilex* in a Mediterranean watershed. *Tree Physiology* 14: 601-617.

Sampaio EVSB. 1995. Overview of the Brazilian caatinga. In: Bullock SH, Mooney HA, Medina E. (eds.) Seasonally dry tropical forests. New York, Cambridge University Press. p. 35-63.

Sampaio EVSB. 2010. Características e potencialidades. In: Gariglio MA, Sampaio EVSB, Cestaro LA, Kageyama PY. (eds). Uso sustentável e conservação dos recursos florestais da caatinga. Brasília, Serviço Florestal Brasileiro. p. 29-48.

Sausen TL, Rosa LMG. 2010. Growth and carbon assimilation limitations in *Ricinus communis* (Euphorbiaceae) under soil water stress conditions. *Acta Botanica Brasilica* 24: 648-654.

Scalon SPQ, Mussury RM, Euzébio VLM, Kodama FM, Kissmann C. 2011. Estresse hídrico no metabolismo e crescimento inicial de mudas de mutambo (*Guazuma ulmifolia* Lam.). *Ciência Florestal* 21: 655-662.

Silva EC, Nogueira RJMC. 2003. Crescimento de quatro espécies lenhosas cultivadas sob estresse hídrico em casa de vegetação. *Revista Ceres* 50: 203-217.

Silva EC, Nogueira RJMC, Azevedo Neto AD, Santos VF. 2003. Comportamento estomático e potencial da água da folha em três espécies lenhosas cultivadas sob estresse hídrico. *Acta Botanica Brasilica* 17: 231-246.

Souza CC, Oliveira FA, Silva IF, Amorim Neto MS. 2000. Avaliação de métodos de determinação de água disponível e manejo da irrigação em terra roxa sob cultivo de algodoeiro herbáceo. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental* 4: 338-342.

Taiz L, Zeiger E. 2013. *Fisiologia vegetal*. Porto Alegre, ArtMed.

Valladares F, Martinez-Ferri E, Balaguer L, Perez-Corona E, Manrique E. 2000. Low leaf level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy? *New Phytologist* 148: 79-91.

Vieira DLM, Scariot A. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forest for restoration. *Restoration Ecology* 14: 11-20.

Vilela AE, Rennella MJ, Ravetta DA. 2003. Responses of tree-type and shrub type *Prosopis* (Mimosaceae) taxa to water and nitrogen availabilities. *Journal of Arid Environments* 186: 327-337.

Villagra PE, Cavagnaro JB. 2006. Water stress effects on the seedling growth of *Prosopis argentina* and *Prosopis alpataco*. *Journal of Arid Environments* 64: 390-400.

Yin CY, Wu X, Duan BL, Luo JX, Li CY. 2005. Early growth, dry matter allocation and water use efficiency of two sympatric *Populus* species as affected by water stress. *Environmental and Experimental Botany* 53: 315-322.

MANUSCRITO III

MANUSCRITO III

Influência da disponibilidade hídrica sazonal e herbivoria no crescimento inicial de duas espécies com abundâncias distintas em floresta tropical sazonalmente seca

Wanessa Nepomuceno Ferreira^{1*}, Rafael Carvalho da Costa², Claudivan Feitosa de Lacerda³ e Sebastião Medeiros Filho⁴

¹ Programa de pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Centro de Ciências, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, CE, Brasil

² Departamento de Biologia, Centro de Ciências, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, CE, Brasil

³ Departamento de Engenharia Agrícola, Centro de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, CE, Brasil

⁴ Departamento de Fitotecnia, Centro de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, CE, Brasil

* Autor para correspondência: wanessanepomuceno@hotmail.com

Resumo

A herbivoria e a seca são consideradas as principais causas de mortalidade de plântulas em populações naturais. Desse modo, nosso objetivo foi avaliar como estes fatores podem afetar a regeneração de duas espécies que apresentam abundâncias distintas em áreas de caatinga: *Poincianella bracteosa* (Tul.) L.P. Queiroz (alta abundância) e *Libidibia ferrea* (Mart. ex Tul.) L.P. Queiroz (baixa abundância). De acordo com a “Hipótese de disponibilidade de recursos” sugerimos que *P. bracteosa* apresenta crescimento lento, porém é menos susceptível ao ataque de insetos herbívoros e à seca, enquanto *L. ferrea* apresenta crescimento rápido, sendo mais vulnerável a estes dois fatores. O experimento foi realizado em área de caatinga localizada na Fazenda Experimental Vale do Curu/UFC, município de Pentecoste-CE. Plantas com dois meses de idade foram submetidas a dois tratamentos, controle e inseticida. Mensalmente, foram realizadas medidas de altura, diâmetro e número de foliólulos durante um ano (abril/2013 - abril/2014). As taxas de crescimento em altura e diâmetro foram calculadas para diferentes períodos: chuvoso/2013, seco/2013 e chuvoso/2014. A herbivoria foi avaliada durante as estações chuvosas (2013/2014), contabilizando-se o número de foliólulos com danos causados por insetos. Também foram realizadas medidas de trocas gasosas durante as estações chuvosa e seca/2013. As espécies não apresentaram diferenças significativas nas taxas de crescimento, mas *L. ferrea* foi mais susceptível à herbivoria e à seca do que *P. bracteosa*. Nossos resultados sugerem que, durante o estágio de planta juvenil, os efeitos do estresse hídrico associados aos danos cumulativos da herbivoria podem limitar a regeneração natural de *L. ferrea* em áreas de caatinga, sendo os efeitos pouco expressivos na regeneração de *P. bracteosa*.

Palavras-chave: *Poincianella bracteosa*, *Libidibia ferrea*, herbivoria, seca, caatinga.

Introdução

A fase de plântula é considerada a mais sensível do ciclo de vida vegetal (Eriksson & Ehrlén 2008). Nessa fase, as plantas são geralmente pequenas e vulneráveis a diversos agentes bióticos e abióticos, que afetam seu crescimento e sobrevivência (Leck *et al.* 2008). Dentre esses agentes, a herbivoria e a seca são consideradas as principais causas de mortalidade das plântulas em populações naturais (Moles & Westoby 2004).

A herbivoria configura-se como uma interação antagônica, em que a planta perde tecido vegetal vivo, à medida que o animal se alimenta da planta (Baraza *et al.* 2007). Diversos animais vertebrados ou invertebrados apresentam hábito herbívoro, porém os insetos se destacam por causar os maiores danos às plantas hospedeiras (Coley & Barone 1996). Através da redução da área foliar, a herbivoria pode afetar a produção de fotoassimilados e, conseqüentemente, as taxas de crescimento, sobrevivência e reprodução (Coley & Barone 1996; Baraza *et al.* 2007).

Ao longo da evolução, as plantas responderam ao ataque de herbívoros desenvolvendo estratégias de defesa baseadas, principalmente, na produção de compostos químicos ou barreiras mecânicas que agem como repelentes naturais, diminuindo a palatabilidade da planta ou evitando o contato com herbívoros (Coley *et al.* 1985; Coley & Barone 1996; Madeira *et al.* 1998; Lucas *et al.* 2000; Baraza *et al.* 2007; Aoyama & Labinas 2012; Fürstenberg-Hägg *et al.* 2013).

De acordo com Coley *et al.* (1985), diferenças interespecíficas em defesa foliar e taxas de herbivoria podem ser explicadas pela “Hipótese de disponibilidade de recursos”, que prediz que as estratégias de defesa são determinadas pela taxa de crescimento intrínseco da planta, a qual está diretamente condicionada à disponibilidade de recursos do hábitat. Desse modo, espécies que evoluíram em ambientes de baixo-recurso (limitações de água, nutrientes ou luz) possuem crescimento intrinsecamente lento, mas investem fortemente em características anti-herbivoria, enquanto as espécies que evoluíram em ambientes de alto-recurso possuem crescimento intrinsecamente rápido e baixos níveis de defesa contra herbívoros (Coley *et al.* 1985).

A resposta evolutiva das plantas à limitação de recursos tem sido um conjunto de características interdependentes associadas com uma taxa de crescimento intrinsecamente lenta (Grime 1977; Chapin III *et al.* 1993). Tais plantas crescem lentamente mesmo nos ambientes mais favoráveis e têm baixa capacidade de fotossíntese e absorção de nutrientes. O crescimento lento resultante de uma baixa demanda metabólica pode conferir maior

capacidade para resistir a ambientes estressantes e, portanto, serem competitivamente superiores às espécies de crescimento rápido, adaptadas a ambientes de alto-recurso (Grime 1977; Chapin III *et al.* 1993). Devido às plantas de crescimento lento ocorrerem em ambientes pobres, elas geralmente apresentam maior longevidade foliar, uma vez que a perda de órgãos leva à perda de recursos escassos e valiosos à planta (Coley *et al.* 1985). Em contrapartida, ambientes de alto-recurso têm favorecido a evolução de espécies com crescimento rápido, alta capacidade de absorver nutrientes e altas taxas fotossintéticas. Essas espécies apresentam maior plasticidade morfológica e bioquímica, que lhes permite tirar vantagem em pulsos de disponibilidade de recursos, além disso, a grande oferta de recursos favorece a renovação (*turnover*) das folhas, que geralmente possuem menor longevidade (Coley *et al.* 1985).

Diversos levantamentos fitossociológicos realizados na Floresta Tropical Sazonalmente Seca (caatinga) no nordeste do Brasil têm registrado alta abundância de indivíduos adultos de *Poincianella bracteosa* (Tul.) L.P. Queiroz onde o recurso hídrico é limitado (Mendes 2003; Moreira *et al.* 2007; Lima 2011; Costa & Araújo 2012), enquanto *Libidibia ferrea* (Mart. ex Tul.) L.P. Queiroz apresenta baixa abundância nessas áreas e ocorre preferencialmente nas margens de rios temporários (Queiroz 2009). Estas diferenças de abundância em áreas de caatinga podem estar relacionadas às diferentes estratégias das espécies em lidar com a seca e a herbivoria.

Dentro desse contexto, avaliamos o crescimento inicial e a sobrevivência de plantas jovens dessas duas espécies em condições naturais de disponibilidade hídrica sazonal e ataque de insetos herbívoros, e levantamos as seguintes previsões: (1) Plantas de *P. bracteosa* apresentam crescimento inerentemente lento e outras características que conferem vantagens em condições de estresse hídrico, enquanto as plantas de *L. ferrea* apresentam uma estratégia de crescimento rápido, principalmente, durante os pulsos de recurso hídrico na estação chuvosa; (2) com base na “Hipótese de disponibilidade de recursos”, a espécie de crescimento lento (*P. bracteosa*) é menos susceptível ao ataque de insetos herbívoros, enquanto a espécie de crescimento rápido (*L. ferrea*) tem maior taxa de herbivoria, uma vez que supostamente apresenta menor investimento em defesas anti-herbivoria.

Material e Métodos

Área e espécies estudadas

O experimento foi desenvolvido em área de caatinga localizada na Fazenda Experimental Vale do Curu/UFC, município de Pentecoste-CE, Brasil. O município está situado a 3°47'34" de latitude sul e 39°16'13" de longitude oeste, a 60m de altitude. O clima da região, de acordo com a classificação de Köeppen, é do tipo BSw'h', quente e semiárido com chuvas irregulares. A precipitação média é de 817,7 mm, com chuvas concentradas de janeiro a abril, e temperatura média de 26 a 28°C (FUNCEME/IPECE, 2013).

As espécies estudadas pertencem à família Fabaceae, subfamília Caesalpinioideae. *Poincianella bracteosa* (Tul.) L.P. Queiroz é uma árvore decídua, encontrada principalmente em formações secas como caatinga, cerrados, florestas estacionais e dunas litorâneas (Queiroz 2009). *Libidibia ferrea* (Mart. ex Tul.) L.P. Queiroz é uma árvore semidecídua, prefere solos argilosos e profundos e é encontrada especialmente nas margens de rios temporários, sendo menos frequente na caatinga arbórea (Maia 2004; Queiroz 2009).

Os frutos das espécies foram coletados de julho a setembro/2012 em indivíduos adultos localizados próximos à área experimental. Após a coleta, os frutos foram beneficiados e as sementes foram armazenadas em condições de câmara fria (10°C e 60%UR) até o início do experimento. Também foram coletados ramos férteis para identificação acurada das espécies. As exsiccatas de *L. ferrea* e *P. bracteosa* foram incorporadas ao acervo do Herbário Prisco Bezerra/UFC com os *vouchers* 54707 e 54708, respectivamente.

Delineamento experimental

Em fevereiro/2013 foram produzidas mudas de *L. ferrea* e *P. bracteosa*, em casa de vegetação, através de semeadura direta em sacos de polietileno (15x25cm) preenchidos com solo coletado próximo à área experimental. As mudas de ambas as espécies permaneceram em casa de vegetação e foram irrigadas, diariamente, até abril/2013. Em seguida, foram transplantadas para área experimental com vegetação de caatinga, onde passaram a receber apenas água da chuva. O solo da área apresenta textura franco arenosa e as seguintes propriedades: pH=6,1, P=5 mg/kg e Ca²⁺, Mg²⁺, Na⁺ e K⁺ de 3,2, 1,2, 0,17 e 0,42 cmol/kg, respectivamente.

Em uma área cercada (2.460m²) foram estabelecidos quatro blocos de 28x12 m, com 10 m de distância entre blocos. Os blocos foram dispostos no sentido Leste-Oeste e seus limites foram demarcados de forma arbitrária, sem considerar diferenças na composição de espécies e densidade de indivíduos adultos. O bloco foi composto por duas parcelas, onde foram sorteadas as espécies (*P. bracteosa* e *L. ferrea*), e cada uma delas foi composta por duas subparcelas, onde foram sorteados os tratamentos (com inseticida e controle/sem inseticida). Cada subparcela foi representada por 12 plantas jovens, totalizando 96 plantas por espécie.

Ressalta-se que no momento do transplante nenhuma muda de qualquer espécie ou tratamento apresentou sinais de herbivoria. A herbivoria foi controlada utilizando-se um inseticida com ingrediente ativo Acefato (ação sistêmica; age por contato e ingestão; grupo químico Organofosforado). O inseticida foi utilizado conforme recomendações estabelecidas no produto, sendo a aplicação realizada em intervalos de 15 dias durante o período chuvoso e 30 dias durante os meses de estiagem.

Os dados de precipitação mensal, temperatura média mínima e temperatura média máxima foram obtidos junto à Estação Meteorológica da Fazenda Experimental Vale do Curu durante os meses de janeiro/2013 a julho/2014 (Fig. 1).

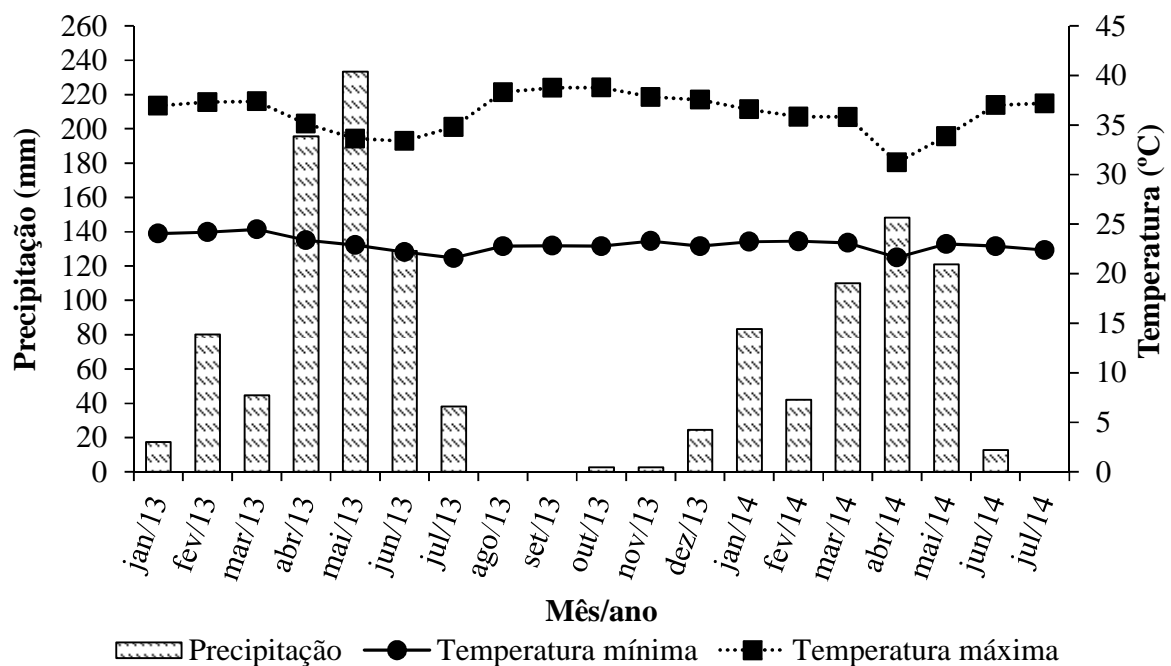


Figura 1. Dados de precipitação total, temperatura média mínima e temperatura média máxima, obtidos na Estação Meteorológica da Fazenda Experimental Vale do Curu, durante os meses de janeiro/2013 a julho/2014.

Medidas morfológicas

As medidas de altura, diâmetro e número total de foliólulos foram realizadas em todas as plantas, mensalmente, de abril/2013 a abril/2014. A altura das plantas foi mensurada com auxílio de fita métrica, considerando-se a distância entre a superfície do solo e a inserção da última folha. O diâmetro do caule foi medido ao nível do solo, utilizando-se um paquímetro digital.

As taxas de crescimento relativo em altura e diâmetro foram calculadas para três períodos – chuvoso/2013 (abril a julho), seco/2013 (julho a dezembro) e chuvoso/2014 (dezembro a abril) – conforme a fórmula: $(\ln M_2 - \ln M_1) / (t_2 - t_1)$, em que M_2 e M_1 correspondem a medida final e inicial, respectivamente; enquanto t_2 e t_1 correspondem ao tempo final e inicial, respectivamente (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013).

A herbivoria foi avaliada mensalmente durante os meses de chuva, mas para fins de análise estes dados foram agrupados em período chuvoso/2013 (maio a julho) e chuvoso/2014 (janeiro a abril). Durante esses meses, além da contagem do número total de foliólulos (Nt), também contabilizou-se o número de foliólulos com sinais de herbivoria (Nh). Desse modo, a porcentagem de herbivoria ($H\%$) foi calculada como: $H\% = (Nh/Nt) \times 100$.

Foram considerados mortos os indivíduos que após o período seco/2013 não rebrotaram ao longo da estação chuvosa/2014. A morte da muda também foi confirmada analisando-se criteriosamente o caule para saber se o mesmo estava seco ou ainda estava vivo (coloração esverdeada sob a casca, após a raspagem).

Medidas fisiológicas

As medidas de condutância estomática (g_s), transpiração (E) e fotossíntese (A) foram avaliadas no período chuvoso (junho/2013) e no período seco (agosto/2013). As avaliações foram realizadas entre 9:00 e 12:00 horas, em folhas completamente expandidas, utilizando-se um analisador de gás no infravermelho (LI-6400XT, LI-COR Biosciences, USA), acoplado a uma fonte de luz artificial, com intensidade de aproximadamente $1.400 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Foram coletadas amostras de solo (0-20 cm de profundidade) em cada período, e avaliou-se a umidade através do método gravimétrico (Embrapa 1997).

Análise de dados

Para as variáveis altura, diâmetro e número de foliólulos as espécies foram analisadas separadamente, comparando-se os tratamentos (controle e inseticida) ao longo do tempo (abril/2013 a abril/2014). Os dados de altura e diâmetro foram transformados em $\ln(x+1)$ e os dados de contagem dos foliólulos em $(x+0,5)^{1/2}$ (Gotelli & Ellison 2011). Utilizou-se o procedimento GLM (*General Linear Model*) e sub-procedimento de medidas repetidas no tempo do software Statistica® (Version 10, StatSoft Inc. USA).

Para as variáveis de TCR (em altura e diâmetro), trocas gasosas (A , g_s , E) e porcentagem de herbivoria, as espécies e os tratamentos foram comparados para cada estação do ano separadamente. Os dados de porcentagem de herbivoria foram transformados em arcoseno $(x/100)^{1/2}$ (Gotelli & Ellison 2011). Utilizou-se a ANOVA *two-way* (espécie \times tratamento), seguida do teste de Tukey ($p < 0,05$).

Resultados

Medidas morfológicas

Para *L. ferrea*, a altura das plantas não apresentou efeito significativo dos tratamentos com e sem inseticida ($F_{12, 72} = 2,17$; $p = 0,19$), mas houve efeito do tempo ($F_{12, 72} = 177$; $p < 0,001$) e da interação entre os dois fatores ($F_{12, 72} = 9$; $p < 0,001$). Observou-se que a altura estagnou durante o período seco/2013 e a partir de dezembro/2013, com a disponibilidade de água no solo, ocorreu um aumento principalmente das plantas tratadas com inseticida. Em abril/2014, estas plantas atingiram altura 45% maior em relação a dezembro/2013 (Fig. 2A). A diferença entre tratamentos ($p = 0,002$) ocorreu no mês de abril/2014, quando plantas tratadas com inseticida apresentaram altura superior ($\bar{X} = 54 \text{ cm} \pm 1,75$) às plantas do tratamento controle ($\bar{X} = 43 \text{ cm} \pm 2,03$) (Fig. 2A).

Quanto à altura de *P. bracteosa*, houve efeito significativo apenas do fator tempo ($F_{12, 72} = 107$; $p < 0,001$). Ao contrário de *L. ferrea*, esta espécie foi menos responsiva à disponibilidade água a partir de dezembro/2013, uma vez que as plantas tratadas com inseticida tiveram um aumento de apenas 30% em abril/2014 (Fig. 2B).

O diâmetro do caule apresentou efeito significativo apenas do fator tempo, tanto para *L. ferrea* ($F_{12, 72} = 91$; $p < 0,001$) quanto para *P. bracteosa* ($F_{12, 72} = 140$; $p < 0,001$). Ambas as espécies apresentaram leve diminuição do diâmetro no período seco/2013, seguida de aumento no período chuvoso/2014 (Fig. 2C e D).

Para *L. ferrea*, o número de foliólulos apresentou efeito significativo dos tratamentos ($F_{12, 72} = 7$; $p=0,04$), do tempo ($F_{12, 72} = 360$; $p<0,001$) e da interação entre os dois fatores ($F_{12, 72} = 2$; $p=0,01$). Com a queda da precipitação a partir de maio/2013, as plantas de *L. ferrea* de ambos os tratamentos começaram a reduzir o número de foliólulos, com perda total em outubro/2013 (Fig. 2E). Após o início das chuvas em dezembro/2013, observou-se a produção das primeiras folhas em janeiro/2014. A partir de então, plantas de *L. ferrea* apresentaram um pico na produção de foliólulos, registrando-se um aumento de 170% (controle) e 185% (inseticida), em abril/2014 (Fig. 2E). A diferença entre tratamentos ($p=0,009$) foi registrada no mês de fevereiro/2014, quando plantas tratadas com inseticida apresentaram número de foliólulos superior ($\bar{X} = 204 \pm 13$) às plantas do tratamento controle ($\bar{X} = 128 \pm 27$). Nos meses seguintes também houve uma tendência do tratamento inseticida ser superior ao controle, mas essa diferença não foi significativa tanto em março ($p=0,32$) como em abril ($p=0,08$) (Fig. 2E).

Para *P. bracteosa*, o número de foliólulos apresentou efeito significativo apenas do tempo ($F_{12, 72} = 589$; $p<0,001$). Mesmo com a queda da precipitação a partir de maio/2013, suas plantas só começaram a diminuir o número de foliólulos a partir de junho/2013, com perda total apenas em novembro/2013 (Fig. 2F). Da mesma forma que em *L. ferrea*, foi possível observar a produção de novas folhas em janeiro/2014, porém, *P. bracteosa* foi menos responsiva à oferta de água, aumentando o número de foliólulos em apenas 2% (controle) e 47% (inseticida), até abril/2014 (Fig. 2F).

A TCR em altura apresentou efeito significativo apenas dos tratamentos, no período chuvoso/2014 (Tab. 1). Nessa ocasião, plantas tratadas com inseticida apresentaram maior média em relação às do tratamento controle. Apesar das espécies não diferirem em nenhuma estação, observou-se que no período chuvoso/2014 os indivíduos de *L. ferrea* tratados com inseticida tenderam a apresentar taxa de crescimento superior aos de *P. bracteosa* (Fig.3A).

Para a TCR em diâmetro não houve efeito significativo dos fatores ou da interação entre eles, em qualquer período (Tab. 1). Observou-se que ambas as espécies apresentaram crescimento negativo durante o período seco/2013 (Fig. 3B).

Nas duas espécies, a herbivoria foi realizada principalmente por lagartas (não identificadas). A porcentagem de herbivoria apresentou interação significativa entre espécies e tratamentos no período chuvoso/2013 (Tab. 1). Para *L. ferrea*, plantas do tratamento controle apresentaram maior porcentagem de foliólulos com danos do que às do tratamento inseticida, enquanto para *P. bracteosa* não houve diferença entre tratamentos.

Quanto às diferenças interespecíficas, observou-se que no tratamento controle *L. ferrea* apresentou maior porcentagem de herbivoria do que *P. bracteosa*, mas no tratamento inseticida não houve diferenças entre espécies (Fig. 4). Vale ressaltar que no tratamento controle houve registros de plantas de *L. ferrea* totalmente desfolhadas por lagartas, fato não registrado para *P. bracteosa*.

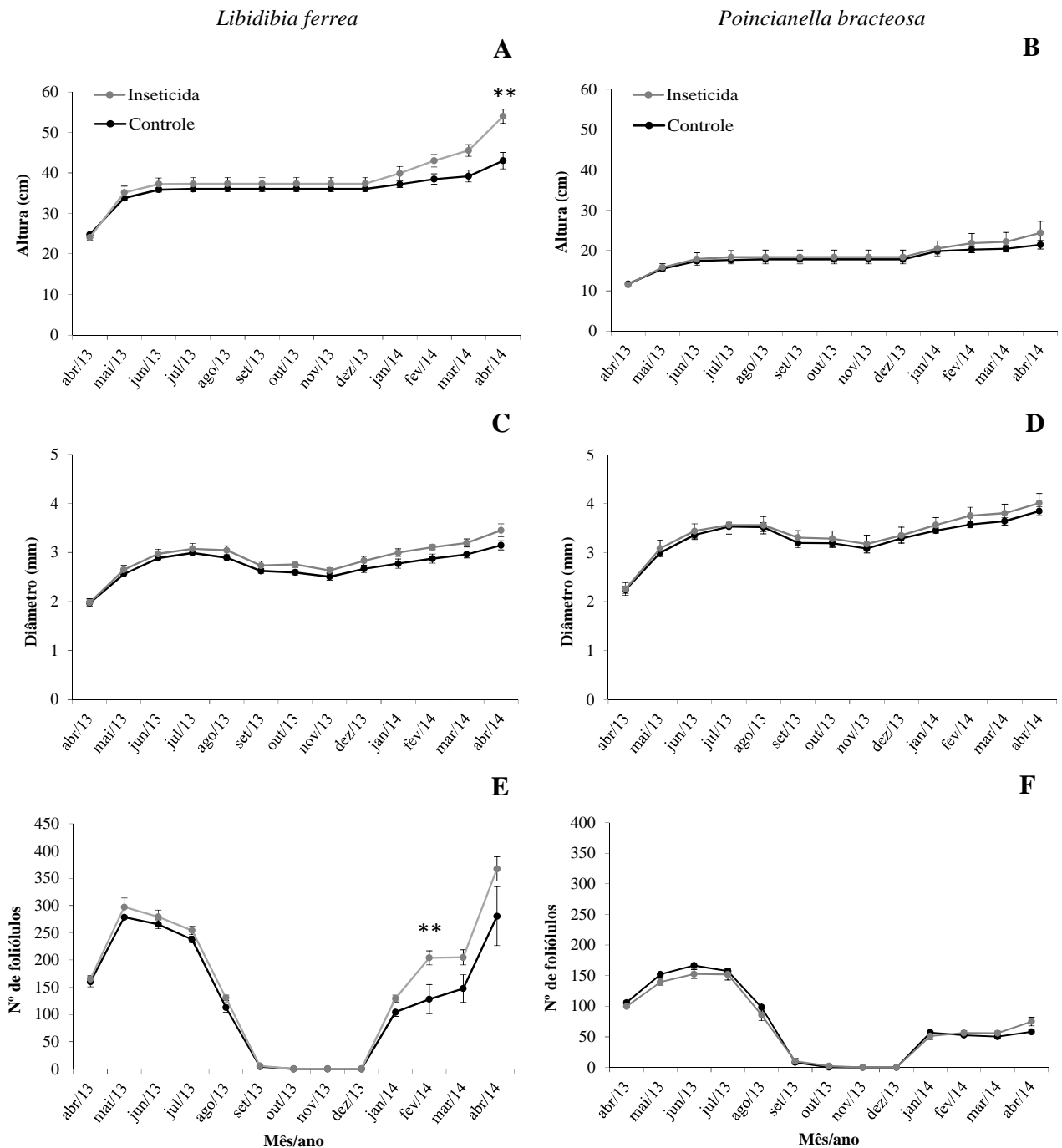


Figura 2. Altura, diâmetro e número de folíolos das plantas de *L. ferrea* (A, C, E) e *P. bracteosa* (B, D, F) submetidas a dois tratamentos (controle e inseticida) durante um ano (abril/2013 - abril/2014), em área de caatinga localizada na Fazenda Experimental Vale do Curu, município de Pentecoste-CE, Brasil. Barras verticais indicam o erro padrão da média. Asteriscos (** $p < 0,01$) indicam diferença significativa entre tratamentos dentro de cada mês.

Tabela 1. ANOVA *two-way* dos dados de taxas de crescimento relativo em altura e diâmetro, e porcentagem de herbivoria em plantas de *L. ferrea* e *P. bracteosa* submetidas a dois tratamentos (controle e inseticida), em diferentes períodos.

Variáveis	Período chuvoso/2013		Período seco/2013		Período chuvoso/2014	
	F	p-valor	F	p-valor	F	p-valor
TCR altura						
Espécie (A)	0,273	0,638 ^{NS}	1,306	0,336 ^{NS}	0,721	0,458 ^{NS}
Tratamento (B)	1,953	0,212 ^{NS}	0,884	0,383 ^{NS}	15,269	0,008 ^{**}
Interação (A x B)	0,168	0,698 ^{NS}	0,960	0,365 ^{NS}	3,010	0,133 ^{NS}
TCR diâmetro						
Espécie (A)	0,902	0,412 ^{NS}	3,032	0,180 ^{NS}	1,051	0,381 ^{NS}
Tratamento (B)	0,116	0,745 ^{NS}	2,716	0,150 ^{NS}	1,578	0,256 ^{NS}
Interação (A x B)	0,129	0,732 ^{NS}	0,611	0,463 ^{NS}	0,027	0,875 ^{NS}
% Herbivoria						
Espécie (A)	81,805	0,0028 ^{**}	-	-	9,348	0,055 ^{NS}
Tratamento (B)	99,657	<0,0001 ^{**}	-	-	37,783	0,0007 ^{**}
Interação (A x B)	56,246	0,0001 ^{**}	-	-	2,283	0,181 ^{NS}

** Significativo a 1%; ^{NS} Não significativo.

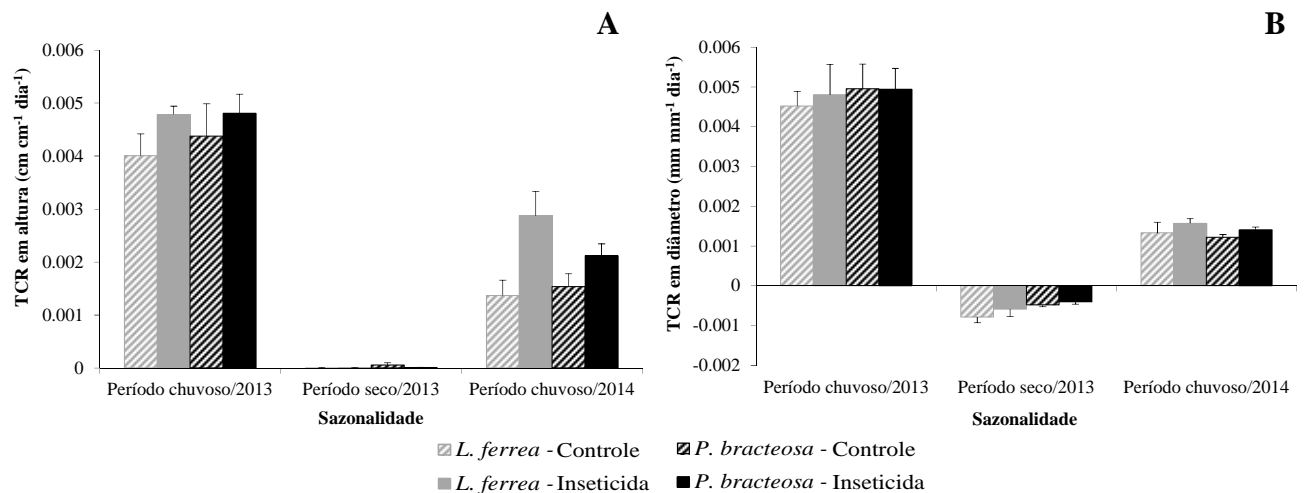


Figura 3. Taxas de crescimento relativo em altura e diâmetro das plantas de *L. ferrea* e *P. bracteosa* submetidas a dois tratamentos (controle e inseticida), para diferentes períodos (chuvoso/2013, seco/2013 e chuvoso/2014). Barras verticais indicam o erro padrão da média.

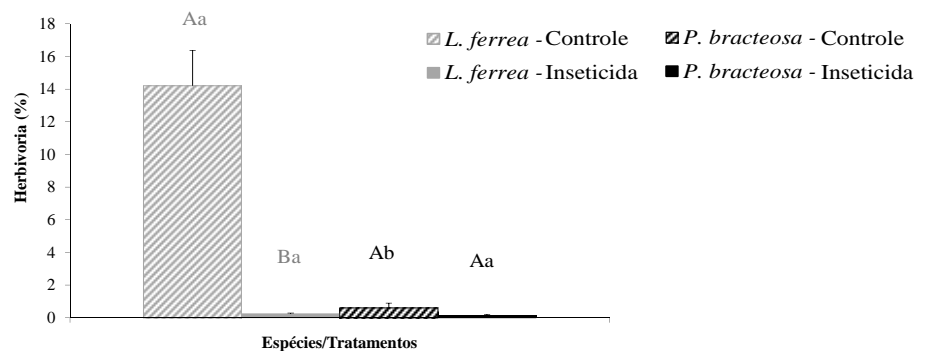


Figura 4. Porcentagem de foliólulos com herbivoria em plantas de *L. ferrea* e *P. bracteosa* submetidas a dois tratamentos (controle e inseticida), para a estação chuvosa de 2013. Letras maiúsculas (comparam tratamentos na mesma espécie) e minúsculas (comparam espécies no mesmo tratamento) iguais, não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Barras verticais indicam erro padrão da média.

Medidas fisiológicas

No período chuvoso/2013, a fotossíntese, a condutância estomática e a transpiração tiveram efeito significativo apenas do fator espécie, de modo que *P. bracteosa* apresentou médias superiores às de *L. ferrea*. As trocas gasosas diminuíram no período seco/2013, mas não houve efeito significativo dos fatores ou da interação entre eles, para qualquer variável (Tab. 2; Fig. 5A, B, C). A umidade do solo no momento das trocas gasosas foi de 10% e 2% nos períodos chuvoso e seco, respectivamente.

Tabela 2. ANOVA *two-way* dos dados de fotossíntese, condutância estomática e transpiração em plantas de *L. ferrea* e *P. bracteosa* submetidas a dois tratamentos (controle e inseticida), em diferentes períodos (chuvoso/2013 e seco/2013).

Variáveis	Período chuvoso/2013		Período seco/2013	
	F	p-valor	F	p-valor
Fotossíntese				
Espécie (A)	198,8	0,0005**	0,385	0,579 ^{NS}
Tratamento (B)	0,230	0,648 ^{NS}	0,612	0,462 ^{NS}
Interação (A x B)	0,629	0,458 ^{NS}	4,777	0,071 ^{NS}
Condutância estomática				
Espécie (A)	179,7	0,0007**	3,491	0,158 ^{NS}
Tratamento (B)	1,498	0,267 ^{NS}	0,013	0,913 ^{NS}
Interação (A x B)	0,330	0,586 ^{NS}	1,963	0,211 ^{NS}
Transpiração				
Espécie (A)	47,109	0,006**	2,050	0,247 ^{NS}
Tratamento (B)	3,884	0,09 ^{NS}	0,106	0,756 ^{NS}
Interação (A x B)	3,292	0,119 ^{NS}	4,607	0,075 ^{NS}

** Significativo a 1%; ^{NS} Não significativo.

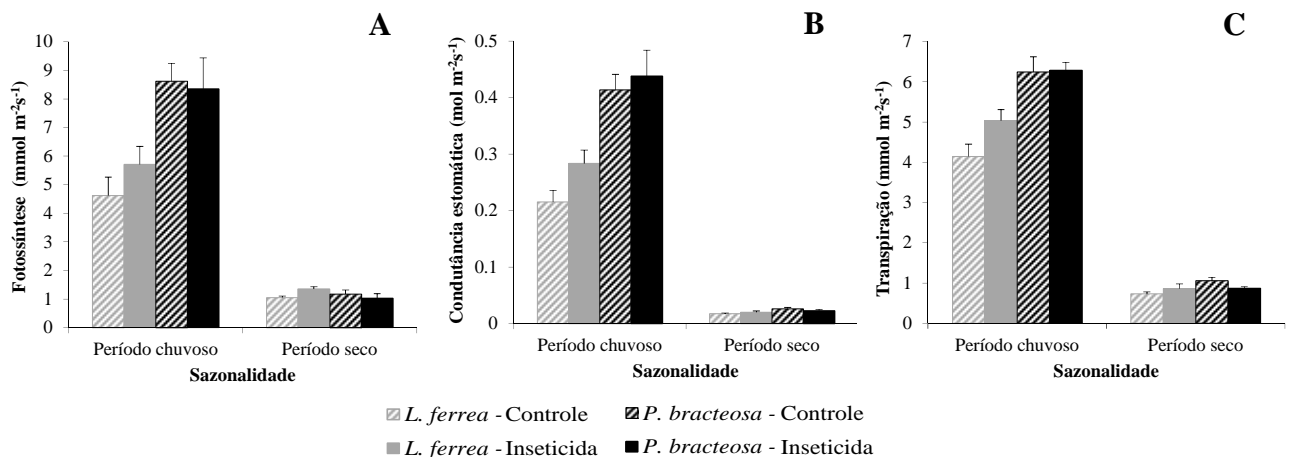


Figura 5. Fotossíntese (A), condutância estomática (B) e transpiração (C) de plantas de *L. ferrea* e *P. bracteosa* submetidas a dois tratamentos (controle e inseticida), nos períodos chuvoso e seco de 2013. Barras verticais indicam o erro padrão da média.

Quanto à mortalidade, 2% das plantas de *L. ferrea* morreram no tratamento inseticida e 10% no controle. Para *P. bracteosa*, 4% morreram no tratamento inseticida e nenhuma planta morreu no controle.

Discussão

A baixa disponibilidade de água no solo limita as trocas gasosas e reduz o crescimento vegetal (Taiz & Zeiger 2013). Ao contrário do que prevíamos, não houve diferenças interespecíficas nas taxas de crescimento em nenhuma estação, registrando-se apenas uma tendência da TCR em altura de *L. ferrea* a ser maior que a de *P. bracteosa* durante o período chuvoso/2014. Contudo, os dados de altura e número de foliólulos durante a estação chuvosa/2014 confirmam nossa expectativa de que *L. ferrea* maximiza seu crescimento com a oferta de recurso hídrico, enquanto *P. bracteosa* é menos responsiva. Estas características contrastantes correspondem, respectivamente, às espécies adaptadas a ambientes de alto e baixo recurso (Chapin III *et al.* 1993).

Ambas as espécies apresentaram redução no diâmetro na estação seca. Este evento pode ser devido à perda de água dos tecidos caulinares, já que não foram registrados danos nos caules que justificassem a redução. Assim, existe a possibilidade da planta perder água através da transpiração pelas folhas remanescentes ou diretamente do caule, o que contribuiria para a redução no diâmetro.

Em *L. ferrea* o início da abscisão foliar e a perda total de foliólulos ocorreram um mês antes de *P. bracteosa*, sugerindo maior sensibilidade ao estresse hídrico. Diversos estudos afirmam que a queda foliar precoce em condições de déficit hídrico indica um efeito grave da seca (Sala & Tenhunen 1994; Fotelli *et al.* 2000; Villagra & Cavagnaro 2006). O comportamento de *P. bracteosa* é esperado para as espécies que ocorrem em ambientes de baixo recurso. Estas, geralmente, apresentam maior longevidade foliar, uma vez que a perda estruturas vegetativas leva à perda de recursos escassos e valiosos à planta (Coley *et al.* 1985).

De acordo com o previsto, folhas de *P. bracteosa* apresentaram menor susceptibilidade ao ataque de herbívoros que às de *L. ferrea*, provavelmente, por apresentarem maior investimento em defesas anti-herbivoria. Em um estudo sobre estresse hídrico, *P. bracteosa* apresentou maior alocação de biomassa foliar e menor área foliar específica que *L. ferrea* (Ferreira *et al.* 2015). Tais características de *P. bracteosa* podem conferir vantagens importantes não só contra a seca, mas também contra a herbivoria. Em condições de estresse intenso e/ou frequente, é comum as plantas invistam em folhas mais duráveis ou resistentes,

através da lignificação das estruturas. Essa resistência foliar é considerada uma importante defesa mecânica já que folhas mais duras são evitadas por herbívoros (Pugnaire & Valladares 2007). A lignificação aumenta a biomassa foliar, enquanto a área foliar específica (AFE) tende a diminuir, desse modo, baixa AFE corresponde a altos investimentos em defesa (principalmente estruturais) e alta longevidade foliar (Cornelissen *et al.* 2003).

Ao contrário de esperado, *P. bracteosa* apresentou maior capacidade fotossintética, condutância estomática e transpiração do que *L. ferrea* durante o período chuvoso. Outros trabalhos também já registraram maior potencial de trocas gasosas em espécies de ambientes de baixo-recurso, enquanto cresciam em disponibilidade de água não limitada, descartando a possibilidade de que um *trade-off* entre a tolerância à seca e absorção de CO₂ restringe espécies tolerantes de ocupar ambientes de alto-recursos (DeLucia & Heckathorn 1989; Patterson *et al.* 1997; Vilela *et al.* 2003; Ferreira *et al.* 2015). Além disso, estudos mostram que a principal característica associada às espécies de crescimento inerentemente lento é, sobretudo, a baixa AFE (Lambers & Poorter 1992; Maranon & Grubb 1993; Lambers *et al.* 1998).

Uma maior quantidade de indivíduos de *L. ferrea* do tratamento controle não rebrotou após o período seco, sugerindo que para esta espécie a herbivoria pode aumentar as chances de morte dos indivíduos submetidos ao estresse hídrico. Embora a desfolhação grave possa aumentar a mortalidade, acredita-se que o principal efeito da herbivoria é reduzir a capacidade competitiva em vez de causar a morte direta da planta (Begon *et al.* 2007). Bach (1994) observou que embora a herbivoria tenha reduzido as taxas de crescimento em *Salix cordata* nos anos de 1990 e 1991, somente no segundo ano ocorreu mortalidade significativa, decorrente do estresse pela seca. Gerhardt (1998) também constatou que a desfolhação superior a 50% em combinação com a seca contribuiu para reduzir o desenvolvimento e aumentar a mortalidade de plantas jovens, em floresta tropical seca.

Portanto, nossos resultados sugerem que, durante o estágio de planta juvenil, os efeitos do estresse hídrico associados aos danos cumulativos da herbivoria podem limitar a regeneração natural de *L. ferrea* em áreas de caatinga, sendo os efeitos pouco expressivos na regeneração de *P. bracteosa*.

Referências

- Aoyama EM, Labinas AM. 2012. Características estruturais das plantas contra a herbivoria por insetos. *Enciclopédia Biosfera* 8: 365-386.
- Bach CE. 1994. Effects of herbivory and genotype on growth and survivorship of sand-dune willow (*Salix cordata*). *Ecological Entomology* 19: 303-309.
- Baraza E, Zamora R, Hódar JA, Gómez JM. 2007. Plant–herbivore interaction: beyond a binary vision. In: Pugnaire FI, Valladares F (eds.). *Functional plant ecology*. 2nd edn. CRC Press, Boca Raton, p. 481-514.
- Begon M, Townsend CR, Harper, JL. 2007. *Ecologia: de indivíduos a ecossistemas*. Porto Alegre, Artmed.
- Chapin III FS, Autumn K, Pugnaire F. 1993. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *The American Naturalist* 142: 79-92.
- Coley PD, Barone JA. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 305-335.
- Coley PD, Bryant JP, Chapin III FS. 1985. Resource availability and plant anti-herbivore defense. *Science* 230: 895-899.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, *et al.* 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- Costa RC, 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* 63: 269-276.
- DeLucia EH, Heckathorn SA. 1989. The effect of soil drought on water-use efficiency in a contrasting Great Basin and Sierran montane species. *Plant Cell Environ* 12: 935-940.

Embrapa. 1997. Manual de métodos de análise de solo. 2. ed. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. Rio de Janeiro, 212 p.

Eriksson O, Ehrlén J. 2008. Seedling recruitment and population ecology. In: Leck MA, Parker VT, Simpson RL. (eds.). Seedling Ecology and Evolution. Cambridge University Press, Cambridge, p. 239-254.

Ferreira WN, Lacerda CF, Costa RC, Medeiros Filho S. 2015. Effect of water stress on seedling growth in two species with different abundances: the importance of Stress Resistance Syndrome in seasonally dry tropical forest. *Acta Botanica Brasilica* 29: 375-382.

Fotelli MN, Radoglou KM, Constantinidou HI. 2000. Water stress responses of seedlings of four Mediterranean oak species. *Tree Physiology* 20: 1065-1075.

Funceme/Ipece, 2013. Instituto de Pesquisa e Estratégia Econômica do Ceará. Perfil básico municipal Pentecoste. Disponível: http://www.ipece.ce.gov.br/publicacoes/perfil_basico/pbm-2013/Pentecoste.pdf.

Fürstenberg-Hägg J, Zagrobelny M, Bak S. 2013. Plant defense against insect herbivores. *International Journal of Molecular Sciences* 14: 10242-10297.

Gerhardt K. 1998. Leaf defoliation of tropical dry forest tree seedlings – implications for survival and growth. *Trees* 13: 88-95.

Gotelli NJ, Ellison AM. 2011. *Princípios de estatística em ecologia*. Porto Alegre, Editora Artmed.

Grime JP. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111: 1169-1194.

Lambers H, Chapin FS, Pons TL. 1998. *Plant Physiological Ecology*. New York, Springer.

Lambers H, Poorter H. 1992. Inherent variation in growth-rate between higher plants – a search for physiological causes and consequences. *Advances in Ecological Research* 23: 187-261.

Leck MA, Parker VT, Simpson RL. 2008. Why seedlings? In: Leck MA, Parker VT, Simpson RL. (eds.). *Seedling Ecology and Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 3-13.

Lima BG. 2011. Composição florística e análise fitossociológica em duas áreas de caatinga no centro-sul cearense. PhD Thesis, Universidade Federal Rural do Semiárido, Brazil.

Lucas PW, Turner IM, Dominy NJ, Yamashita N. 2000. Mechanical defences to herbivory. *Annals of Botany* 86: 913-920.

Madeira JA, Ribeiro KT, Fernandes GW. 1998. Herbivory, tannins and sclerophylly in *Chamaecrista linearifolia* (Fabaceae) along an altitudinal gradient. *Brazilian Journal of Ecology*. 2: 24-29.

Maia GN. 2004. Caatinga: árvores, arbustos e suas utilidades. São Paulo, G&Z Computação Gráfica e Editora.

Maranon T, Grubb PJ. 1993. Physiological basis and ecological significance of the seed size and relative growth rate relationship in Mediterranean annuals. *Functional Ecology* 7: 591-599.

Mendes MRA. 2003. Florística e fitossociologia de um fragmento de caatinga arbórea, São José do Piauí, Piauí. Msc. Thesis, Universidade Federal de Pernambuco, Brasil.

Moles AT, Westoby M. 2004. What do seedlings die from and what are the implications for evolution of seed size? *Oikos* 106: 193-199.

Moreira ARP, Maracajá PP, Guerra AMNM, Sizenando Filho FA, Pereira TFC. 2007. Composição florística e análise fitossociológica arbustivo-arbóreo no município de Caraúbas-RN. *Revista Verde* 2: 113-126.

Patterson TB, Guy RD, Dang QL. 1997. Whole-plant nitrogen- and water-relations traits, and their associated tradeoffs, in adjacent muskeg and upland boreal spruce species. *Oecologia* 110: 160-168.

Perez-Harguindeguy N, Diaz S, Garnier E, et al. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61: 167-234.

Pugnaire FI, Valladares F. 2007. *Functional ecology of plants*. Florida, CRC Press.

Queiroz LP. 2009. *Leguminosas da caatinga*. Feira de Santana, Universidade Estadual de Feira de Santana.

Sala S, Tenhunen JD. 1994. Site-specific water relations and stomatal response of *Quercus ilex* in a Mediterranean watershed. *Tree Physiology* 14: 601-617.

Taiz L, Zeiger E. 2013. *Fisiologia vegetal*. Porto Alegre, ArtMed

Vilela AE, Rennella MJ, Ravetta DA. 2003. Responses of tree-type and shrub type *Prosopis* (Mimosaceae) taxa to water and nitrogen availabilities. *Journal of Arid Environments* 186: 327-337.

Villagra PE, Cavagnaro JB. 2006. Water stress effects on the seedling growth of *Prosopis argentina* and *Prosopis alpataco*. *Journal of Arid Environments* 64: 390-400.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Em resumo, este trabalho demonstrou como fatores bióticos e abióticos podem afetar a regeneração inicial de duas espécies que apresentam abundâncias distintas em áreas de caatinga.

Verificou-se que a espécie de alta abundância, *P. bracteosa*, apresenta baixa predação pré-dispersão das estruturas reprodutivas, rápida germinação, menor susceptibilidade ao ataque de herbívoros e características de espécies de baixo-recurso, que conferem vantagens em condições de estresse hídrico. Desse modo, os fatores estudados parecem não ter efeitos severos na regeneração desta espécie, favorecendo sua abundância.

Por outro lado, a espécie de baixa densidade populacional, *L. ferrea*, apresentou alta taxa de predação pré-dispersão e suas sementes são disseminadas com um revestimento duro, que inibe a absorção de água. Assim, estas sementes provavelmente não germinam facilmente na natureza até que os tegumentos se tornem permeáveis por meio de vertebrados frugívoros ou intemperismo. *L. ferrea* apresentou maior susceptibilidade à herbivoria, provavelmente, por suas folhas serem mais palatáveis. Além disso, esta espécie foi mais sensível ao estresse hídrico e apresentou características de espécie de alto-recurso, maximizando seu crescimento com a oferta de água. Portanto, nossos resultados sugerem que os fatores estudados podem limitar a regeneração de *L. ferrea* em áreas de caatinga e seus atributos de alto-recurso indicam que sua ocorrência na caatinga pode estar condicionada à presença de microsítios com disponibilidade de água maior e mais constante.

Compreender o papel relativo dos fatores bióticos e abióticos na regulação da dinâmica de populações de plantas é um dos desafios mais antigos em ecologia. Atualmente, com o aumento da exploração e utilização dos recursos naturais, cresce a necessidade de pesquisas sobre aspectos da regeneração natural de plantas nativas, especialmente, aquelas de ecossistemas potencialmente ameaçados, como as Florestas Sazonalmente Secas. Desse modo, esperamos que o conhecimento gerado neste trabalho também possa contribuir para o planejamento de ações de conservação, manejo e recuperação de populações naturais.