

KLEBER ANDRADE DA SILVA

**BANCO DE SEMENTES (LENHOSAS E HERBÁCEAS) E
DINÂMICA DE QUATRO POPULAÇÕES HERBÁCEAS
EM UMA ÁREA DE CAATINGA EM PERNAMBUCO**

RECIFE

2009

KLEBER ANDRADE DA SILVA

**BANCO DE SEMENTES (LENHOSAS E HERBÁCEAS) E
DINÂMICA DE QUATRO POPULAÇÕES HERBÁCEAS
EM UMA ÁREA DE CAATINGA EM PERNAMBUCO**

Tese apresentada ao programa de Pós-Graduação em botânica da Universidade Federal Rural de Pernambuco – PPGB/UFRPE, como requisito para obtenção do título de Doutor em Botânica.

Orientadora:

Elcida de Lima Araújo

Co-orientadores:

Elba Maria Nogueira Ferraz

Ulysses Paulino de Albuquerque

RECIFE

2009

FICHA CATALOGRÁFICA

S586b Silva, Kleber Andrade da
Banco de sementes (lenhosas e herbáceas) e dinâmica de
quatro populações herbáceas em uma área da caatinga em
Pernambuco / Kleber Andrade da Silva. -- 2009.
132 f. : il.

Orientadora : Elcida de Lima Araújo
Tese (Doutorado em Botânica) - Universidade Federal
Rural de Pernambuco. Departamento de Biologia.
Inclui anexo e bibliografia.

CDD 581.5

1. Banco de sementes
2. Demografia
3. Densidade
4. Riqueza
5. Herbáceas
6. Microhabitats
7. Caatinga
8. Pernambuco (BR)
 - I. Araújo, Elcida de Lima
 - II. Título

KLEBER ANDRADE DA SILVA**Banco de sementes (lenhosas e herbáceas) e dinâmica de quatro populações herbáceas
em uma área de caatinga em Pernambuco**

Tese defendida e _____ pela banca examinadora:

Orientadora: _____

Profª. Dra. Elcida de Lima Araújo – UFRPE

Examinadores:

Dr. Ricardo Ribeiro Rodrigues – ESALQ (titular)

Dr. Everardo Valadares de Sá Barretto Sampaio – UFPE (titular)

Dra. Lúcia de Fátima de Carvalho Chaves – UFRPE (titular)

Dr. Luis Carlos Maragon – UFPE (titular)

Dra. Cibele Cardoso de Castro – UFRPE (titular)

Dra. Carmen Silvia Zickel – UFRPE (suplente)

Dra. Margareth Ferreira de Sales – UFRPE (suplente)

Recife

2009

À Deus, aos meus pais Jerônimo Gomes e Amara Andrade e a minha esposa Joseane Andrade por terem me conduzido a um caminho de grandes realizações e de felicidades.

Dedico.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente à Deus, por permanecer comigo durante todos os momentos difíceis e felizes da minha vida e por guiar os meus passos durante a realização deste trabalho.

Em especial, a minha orientadora, Profa. Dra. Elcida de Lima Araújo, que desde a época de minha graduação, com incentivo e orientação qualificada, vem contribuindo na minha formação profissional. Muito obrigado Elcida e que Deus te abençoe.

Aos co-orientadores, Profª. Dra. Elba Maria Nogueira Ferraz e Prof. Dr. Ulysses Paulino de Albuquerque, pelas críticas e conselhos que contribuíram na minha formação acadêmica e para realização desta obra.

Aos membros da banca Dr. Ricardo Ribeiro Rodrigues, Dr. Everardo V. S. B. Sampaio, Dra. Lúcia de Fátima de C. Chaves, Dr. Luis Carlos Maragon, Dra. Cibele Cardoso de Castro, Dra. Carmen Silvia Zickel e Dra. Margarete Ferreira de Sales pelas críticas e contribuições que enriqueceram todas as informações contidas nesta obra.

À Estação Experimental da Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária – IPA, unidade de Caruaru pelo apoio logístico. Aproveito a oportunidade para agradecer a todos os funcionários do IPA de Caruaru pela excelente recepção e amizade.

À Universidade Federal do Piauí, pelo grande apoio e incentivo na etapa final do Doutorado. Agradeço em especial às professoras Gilvana Pessoa de Oliveira, Hercília Maria Lins Rolim Santos e Josie Haydée Lima Ferreira do Campus Senador Helvídio Nunes de Barros, Picos-PI.

As professoras Dra. Ariadne do Nascimento Moura, Dra. Elcida de Lima Araújo, Dra. Rejane Magalhães de Mendonça Pimentel e Dra. Margareth Ferreira de Sales pela orientação e fornecimento de material didático que ajudaram bastante em concursos e nas disciplinas que ministrou na UFPI.

Aos professores Dra. Ariadne do Nascimento Moura, Dra. Cibele Cardoso de Castro e Dr. Ulysses Paulino de Albuquerque por todo o apoio enquanto coordenadores do Programa de Pós-Graduação em Botânica.

Ao Programa de Pós-Graduação em Botânica (PPGB), Pela oportunidade de obtenção do título de Doutor.

Aos professores do PPGB/UFRPE pelo aprendizado durante o tempo que fui aluno do PPGB/UFRPE.

Ao CNPq pela concessão de bolsa.

Em especial, à minha esposa Joseane Nascimento Andrade da Silva, pelo amor e amizade que sempre me confortaram nos momentos de dificuldade. Eu te amo “coração”.

À minha bela família, meus pais Jerônimo Gomes da Silva e Amara Andrade da Silva por estarem sempre presentes durante a realização deste trabalho e, pela amizade, carinho, amor e educação, que me foram oferecidos desde os primeiros dias de minha vida. Meu irmão, Victor Andrade da Silva, que sempre tive confiança e amizade, pelo apoio durante mais uma etapa da minha vida.

À minha sogra, Ana Rita Vitória do Nascimento, pela grande amizade.

A todos os familiares que participaram direta e indiretamente tanto na realização desta pesquisa como na minha formação moral e acadêmica.

A todos os funcionários que trabalham na área de botânica/PPGB. Em especial Ao Sr. Manasses Araújo e Sra Margarida Silva.

Aos herbários Professor Vasconcelos Sobrinho (PEUFR) da Universidade Federal Rural de Pernambuco e Dárdano de Andrade Lima (IPA) da Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária por permitirem o livre acesso durante o período de identificação do material botânico.

Aos pesquisadores do LEVEN: Elifábia, Clarissa, Francisco, Josiene, Gisele, Danielle, Juliana, Thiago e Paloma, pela grande amizade e apoio na conclusão desta pesquisa, muito obrigado.

Aos amigos da botânica pelos momentos de descontração e trocas de conhecimento científico.

À Patrícia Muniz pela construção do abstract e a Adriano Vicente nas análises estatísticas.

Aos amigos João Batista Lopes, Wilza Gomes Reis Lopes, Leandro Gomes Reis Lopes, Clarissa Gomes Reis Lopes, Nelson Alencar, Maria Carolina, Evelise Siqueira pelo grande apoio e amizade construída nas minhas viagens ao Piauí.

Aos membros do “CIR”: Clayton Souza, Daniel Medeiros, Giulliarri Allan, Igor Santos, Carlos Frederico, Ivan Vieira, Leonardo Felix, Adriano Vicente e Maria das Graças, pela grande amizade, companheirismo e grandes momentos de felicidade compartilhados desde a época do meu curso de graduação, “Meus Cumprimentos”.

Aos atletas e sócios do 1º de Maio Futebol Clube pelos momentos de descontração aos domingos lá em Miga.

E, em fim, a todos que contribuíram de forma direta ou indireta na minha formação acadêmica e na realização desta Tese.

SUMÁRIO

Agradecimentos	iv
Lista de tabelas	x
Lista de figuras	xii
Resumo	xiv
Abstract	xv
1. Introdução	16
2. Revisão de literatura	18
2.1 Banco de sementes	18
2.1.1 Banco de sementes da caatinga: estado atual do conhecimento	22
2.2 Dinâmica de populações	24
2.2.1 Fatores bióticos	25
2.2.2 Fatores ambientais	34
2.2.3 Dinâmica de populações herbáceas da caatinga: estado atual do conhecimento	38
3. Referências bibliográficas	42
4. Capítulo 1. Riqueza e densidade do banco de sementes em uma área semi-árida no Nordeste do Brasil	52
RESUMO	53
INTRODUÇÃO	54
MATERIAL E MÉTODOS	55
<i>Área de estudo</i>	55
<i>Amostragem e análise</i>	56
RESULTADOS	58
<i>Riqueza</i>	58
<i>Densidade</i>	59

DISCUSSÃO	59
<i>Riqueza</i>	59
<i>Densidade</i>	61
<i>Implicações para conservação</i>	64
AGRADECIMENTOS	65
LITERATURA CITADA	65
5. Capítulo 2. Demografia de populações herbáceas em uma área semi-árida Nordeste do Brasil	73
RESUMO	84
INTRODUÇÃO	85
MATERIAL E MÉTODOS	86
<i>Área de estudo</i>	86
<i>Espécies selecionadas</i>	86
<i>Amostragem das populações</i>	87
<i>Processamento e análise dos dados</i>	87
RESULTADOS	88
<i>Densidade e incremento populacional</i>	88
<i>Natalidade, mortalidade e sobrevivência</i>	88
DISCUSSÃO	90
<i>Densidade e incremento populacional</i>	90
<i>Natalidade, mortalidade e sobrevivência</i>	91
AGRADECIMENTOS	93
LITERATURA CITADA	93
6. Capítulo 3. Influência de microhabitats na dinâmica de quatro populações herbáceas em uma área semi-árida no Nordeste do Brasil	103
Resumo	104
Introdução	105
Métodos	106

ÁREA DE ESTUDO	106
ESPÉCIES SELECIONADAS	106
AMOSTRAGEM DAS POPULAÇÕES	107
PROCESSAMENTO E ANÁLISE DOS DADOS	108
Resultados	108
MICROHABITATS <i>VS.</i> DENSIDADE	108
MICROHABITATS <i>VS.</i> NATALIDADE E MORTALIDADE	108
Discussão	110
MICROHABITATS <i>VS.</i> DENSIDADE	110
MICROHABITATS <i>VS.</i> NATALIDADE E MORTALIDADE	111
Agradecimentos	113
Referências	113
7. Considerações finais	123
8. Anexos	125
8.1 Anexo 1 - Normas para publicação na revista <i>Annals of Botany</i>	126
8.2 Anexo 2 - Normas para publicação na revista <i>Journal of Ecology</i>	130

LISTA DE TABELAS

Revisão de literatura

Tabela 1.	Densidade de sementes e número de espécies do banco de sementes, em ambientes secos do mundo e da Caatinga.	19
Tabela 2.	Lista de fatores bióticos e ambientais que afetam a dinâmica de populações herbáceas, em diversos tipos vegetacionais do mundo e na Caatinga	30

Capítulo 1: Riqueza e densidade do banco de sementes em uma área semi-árida no Nordeste do Brasil

Tabela 1.	Número de plântulas germinadas por espécie, na serrapilheira (SR) e no solo (SL), nas estações de chuva e seca, durante três anos, em uma área semi-árida no Nordeste do Brasil. Hab = hábito; Er = erva; Arv = árvore; Arb = arbusto	73
Tabela 2.	Densidade (entre parênteses – sem.m ⁻²), número médio de plântulas germinadas e desvios padrões, na serrapilheira (SR) e no solo (SL), em cada estação climática e totais durante três anos, em uma área uma área semi-árida no Nordeste do Brasil. Letras minúsculas iguais na mesma linha e maiúsculas iguais na mesma coluna denotam ausência de diferenças significativas ($P < 0,05$), utilizando o teste de variância de Kruskal-Wallis	81
Tabela 3.	Densidade de sementes e número de espécies do banco de sementes, em ambientes secos do mundo e da Caatinga	82

Capítulo 2: Demografia de populações herbáceas em uma área semi-árida Nordeste do Brasil

Tabela 1. Densidades e desvios padrões de quatro populações de herbáceas em uma área semi-árida no Nordeste do Brasil. Letras minúsculas iguais na mesma linha e maiúsculas iguais na mesma coluna denotam ausência de diferenças significativas ($P < 0,05$), utilizando o teste de variância de Kruskal-Wallis	97
--	----

Capítulo 3: Influência de microhabitats na dinâmica de quatro populações herbáceas em uma área semi-árida no Nordeste do Brasil

Tabela 1. Densidades e desvios padrões de quatro populações de herbáceas em diferentes microhabitats, períodos (P) e estações climáticas em uma área semi-árida no Nordeste do Brasil. Letras minúsculas iguais na mesma linha (entre estações climáticas de cada microhabitat e entre microhabitats) e maiúsculas iguais na mesma coluna (entre períodos de cada microhabitat para cada espécie) denotam ausência de diferenças significativas ($P < 0,05$) utilizando o teste de variância de Kruskal-Wallis	117
--	-----

LISTA DE FIGURAS

Capítulo 1: Riqueza e densidade do banco de sementes em uma área semi-árida no Nordeste do Brasil

- Figura 1. Precipitação mensal na estação meteorológica do IPA, em Caruaru, Pernambuco 71
- Figura 2. O poder de explicação das chuvas de eventos presentes (A) e passados (B e C) na dinâmica do banco de sementes da caatinga. Círculos pontilhados identificam as amostras das estações seca. Círculos contínuos identificam as amostras das estações chuvosas. Apenas a reta significativa a 0,05% foi representada no gráfico 72

Capítulo 2: Demografia de populações herbáceas em uma área semi-árida Nordeste do Brasil

- Figura 1. Precipitação mensal na estação meteorológica do IPA, em Caruaru, Pernambuco 98
- Figura 2. Densidades mensais e incremento populacional (r) das populações de espécies herbáceas em uma área semi-árida no Nordeste do Brasil 99
- Figura 3. Correlação entre variações mensais de densidade e variações mensais de precipitação nas populações de quatro espécies herbáceas em uma área semi-árida no Nordeste do Brasil 100
- Figura 4. Taxas mensais de natalidade [$\text{nascimento} \cdot (\text{ind. mês})^{-1}$] e mortalidade [$\text{mortes} \cdot (\text{ind. mês})^{-1}$] das populações de quatro espécies herbáceas em uma área semi-árida no Nordeste do Brasil 101
- Figura 5. Curva de sobrevivência das coortes mensais nas populações de quatro espécies herbáceas em uma área semi-árida no Nordeste do Brasil 102

Capítulo 3: Influência de microhabitats na dinâmica de quatro populações herbáceas em uma área semi-árida no Nordeste do Brasil

Figura 1.	Precipitação mensal na estação meteorológica do IPA, em Caruaru, Pernambuco	118
Figura 2.	Densidades mensais nos microhabitats plano, rochoso e ciliar, em quatro populações herbáceas, em uma área semi-árida no Nordeste do Brasil	119
Figura 3.	Taxas mensais de incremento populacional nos microhabitats plano, rochoso e ciliar, em quatro populações herbáceas, em uma área semi-árida no Nordeste do Brasil	120
Figura 4.	Taxas mensais de natalidade nos microhabitats plano, rochoso e ciliar, em quatro populações herbáceas, em uma área semi-árida no Nordeste do Brasil	121
Figura 5.	Taxas mensais mortalidade, nos microhabitats plano, rochoso e ciliar, em quatro populações herbáceas, em uma área semi-árida no Nordeste do Brasil	122

RESUMO

As influências das variações sazonal e anual da precipitação e das diferenças espaciais sobre a dinâmica do banco de sementes e de quatro espécies herbáceas (*Delilia biflora*, *Commelina obliqua*, *Phaseolus peduncularis* e *Poinsettia heterophylla*) foram avaliadas em uma área de caatinga, na Estação Experimental da Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária – IPA (8°14'18"S e 35°55'20"W, 535 m de altitude), em Caruaru, Pernambuco, Brasil. Foram coletadas 105 amostras de serrapilheira e de solo (0-5 cm de profundidade), em parcelas de 20 x 20 cm, em três estações chuvosas e três secas. A riqueza e a densidade foram determinadas pelo método de emergência de plântulas. A dinâmica das populações herbáceas foi avaliada em 35 parcelas de 1 m x 1 m, em microhabitats plano, rochoso e ciliar. No interior das parcelas todos os indivíduos das quatro espécies foram contados e marcados e, mensalmente, as parcelas foram monitoradas para contagem dos nascimentos e mortes. Emergiram do banco de sementes 79 espécies, sendo a maioria herbácea. Nos três anos, a riqueza e a densidade foram mais elevadas nas amostras de solo. Houve variação sazonal significativa na riqueza apenas no primeiro ano e não houve diferença entre anos. A similaridade entre estações e entre anos foi menor que 50%. Apenas sete espécies estiveram em ambas as estações chuvosa e seca dos três anos. O banco apresentou densidade média estimada de 591 sem.m². Houve variação sazonal significativa na densidade no segundo e no terceiro ano. A densidade diferiu entre anos e a maioria das espécies ocorreu com poucos indivíduos. As quatro espécies formaram populações mais numerosas no primeiro ano, e reduziram drasticamente de tamanho no segundo ano, que foi mais seco. *C. obliqua* foi menos sensível às variações nos totais pluviométricos entre anos. Dentro de cada ano, o tamanho das populações estudadas foi maior na estação chuvosa, diminuindo fortemente na estação seca. Apesar das reduções sazonais e anuais na densidade, três das espécies estiveram presentes durante os três anos, mas *C. obliqua* desaparece no microhabitat ciliar. *D. biflora*, *C. obliqua* e *P. peduncularis* ocorreram nos três microhabitats, mas com baixa densidade no ciliar. Não houve registro de *P. heterophylla* no ciliar. O tamanho das populações e os picos de natalidade e de mortalidade, em cada microhabitat, variaram no tempo. As variações sazonais e anuais nos totais pluviométricos exercem influência sobre a riqueza e a densidade do banco de sementes e sobre a dinâmica das populações herbáceas. A densidade do banco de sementes da caatinga pode ser maior na estação chuvosa, maior na seca, ou não exibir variação sazonal. O microhabitat pode atenuar o impacto do estresse hídrico da estação seca sobre a mortalidade das populações herbáceas, pois o maior pico de mortalidade das quatro espécies foi no plano. O papel preditivo de chuvas de tempos presentes ou ecologicamente recentes não explica variações de densidade de sementes do banco do solo, em contra partida o poder preditivo de totais pluviométricos de passados mais distante pode ter elevado poder de explicação sobre a dinâmica do banco de sementes do solo da caatinga e elevada implicação na conservação deste tipo vegetal.

Palavras chave: Banco de sementes, demografia, densidade, riqueza, herbáceas, precipitação, microhabitats, Caatinga

ABSTRACT

The influence of seasonal and annual variations in precipitation on the dynamics of seed banks of four herbaceous species (*Delilia biflora*, *Commelina obliqua*, *Phaseolus peduncularis* e *Poinsettia heterophylla*) were evaluated in an area of caatinga, in the experimental station of Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária – IPA (8°14'18"S e 35°55'20"W, 535 m de altitude), in Caruaru, Pernambuco, Brazil. 105 samples of litter and soil (0-5 cm of depth) were collected from 20 x 20 cm plots, at three rainy seasons and three dry seasons. Richness and density were determined by the seedling emergence method. The dynamics of herbaceous populations was evaluated in 35 1 m x 1 m plots, in plan, rocky and riparian microhabitats. At the plot interior, all individuals from the four species were counted and marked and, monthly, the plots were monitored for the counting of births and deaths. 79 species emerged from the seed bank and most of them were herbs. In the three years, richness and density were higher for the soil samples. There was a significant seasonal variation in richness only in the first year and there was no difference between years. Similarity among stations and years was lower than 50%. Only seven species were present in both rainy and dry seasons for the three years. The bank presented an estimated average density of 591 seeds. m⁻². There was a significant seasonal variation in density in the second and third years. Density differed among years and most species occurred with few individuals. The four species formed more numerous populations in the first year and they drastically reduced in size in the second year, which was drier. *Commelina obliqua* was less sensible to variations in the pluviometric totals among years. In each year, population size was higher at the rainy season and it strongly decreased at the dry season. Although seasonal and annual reductions in density, the of the four species were present during the three years, but *C. obliqua* disappeared in the riparian microhabitat. *Delilia biflora*, *Commelina obliqua* and *Phaseolus peduncularis* occurred in the three microhabitats, but with low density in the riparian microhabitat. There was no record for *Poinsettia heterophylla* in the riparian microhabitat. Population size and birth and death peaks vary in time for each microhabitat. Annual and seasonal variations in the pluviometric totals influences seed bank richness and density and the dynamics of herbaceous plants. Caatinga seed bank density may be higher at the rainy season, higher at the dry season or it may not present seasonal variation. Microhabitat can mitigate the impact of dry season water stress on mortality of herbaceous populations, since the higher mortality peaks of the four species were in the plan. The predictive role of rains of present times or ecologically recent does not explain seed density variations in the soil bank, but the predictive power of pluviometric totals from past years may have increased the explanation power on the dynamics of caatinga soil seed bank and it has a great implication for conservation for this kind of vegetation.

Key words: Seed bank, demography, density, richness, herbs, precipitation, microhabitats, Caatinga.

1. INTRODUÇÃO

As florestas tropicais secas representam cerca de 24% da vegetação tropical do mundo e ocorrem em extensas áreas das Américas do Norte, Central e do Sul, da África, da Índia, do Sudeste da Ásia e da Austrália (KHURANA e SINGH, 2001; VIEIRA e SCARIOT, 2006). Nestas florestas, o clima governa a distribuição das formas de vida e a produtividade primária, as quais, conseqüentemente, afetam a riqueza e o número de sementes presentes no banco do solo no tempo e no espaço (KEMP, 1989). No tempo, as variações sazonais e anuais nos totais pluviométricos exercem influência sobre a riqueza (PUGNAIRE e LAZARO, 2000; WILLIAMS *et al.*, 2005; REIS *et al.*, 2006; PESSOA, 2007) e a quantidade de sementes que ficam armazenadas no solo (LOPEZ, 2003; FACELLI *et al.*, 2005; WILLIAMS *et al.*, 2005). No espaço, geralmente, a densidade de sementes é maior nas camadas mais superficiais do solo e diminui com a profundidade (GUO *et al.*, 1998; COSTA e ARAÚJO, 2003; NING *et al.*, 2007). A densidade de sementes na serrapilheira pode ser maior (COSTA e ARAÚJO, 2003) ou menor (GUO *et al.*, 1998; MAMEDE e ARAÚJO, 2008; LOBO, 2008; SANTOS, 2008) do que a densidade de sementes encontrada no solo.

Outro processo ecológico modelado pela variação temporal dos totais pluviométricos é a dinâmica de populações (ARAÚJO, 2005). Sem dúvida, as variações sazonais e anuais da precipitação exercem influência sobre o tamanho das populações herbáceas em ambientes secos, existindo um grupo de espécies diretamente relacionado com as variações nos totais de chuva (WANG, 2005; REIS *et al.*, 2006; SANTOS *et al.*, 2007; PRICE e MORGAN, 2007) e outro grupo, pouco relacionado (NIPPERT *et al.*, 2006; LIMA, 2007; SILVA *et al.*, 2008a). Porém, quando a influência das características climáticas sobre a dinâmica das populações é avaliada, levando-se em consideração as diferenciações existentes nas condições dos microhabitats, ou seja, quando a avaliação é feita considerando a interação entre sazonalidade e condições de microhabitats, constata-se que a influência da sazonalidade climática pode ser atenuada ou intensificada em função do microhabitat (FORBIS *et al.*, 2004; WANG, 2005; LIMA *et al.*, 2007; SILVA *et al.*, 2008a).

No Brasil, as florestas secas são bem representadas pela Caatinga, que ocupa mais de 50% da região Nordeste (PRADO, 2003), com totais pluviométricos baixos (252 a 1200 mm), distribuídos de forma irregular no tempo e concentrado na estação chuvosa que dura de três a seis meses, quando chove 85% do total de precipitação do ano, seguida de uma

estação seca que dura de nove a seis meses (SAMPAIO, 1995; ARAÚJO *et al.*, 2007; LIMA, 2007). A Caatinga também é caracterizada por apresentar uma grande diversidade de microhabitats que podem induzir variações nas dinâmicas das populações (RIZZINI, 1976; ANDRADE-LIMA, 1981; SAMPAIO, 1995; ARAÚJO *et al.*, 2005; ARAÚJO *et al.*, 2005). A riqueza de espécies herbáceas na vegetação da Caatinga chega a ser três vezes maior que a riqueza de espécies lenhosas (ARAÚJO *et al.*, 2007). Tais características tornam a Caatinga um bom exemplo para monitorar a influência do clima e dos microhabitats sobre a dinâmica regenerativa.

Diante das características sazonais e da diversidade de microhabitats existente na caatinga, este estudo teve por hipóteses: 1) a riqueza e a densidade do banco de sementes, no tempo, são maiores na estação chuvosa e em anos mais úmidos e, no espaço, são maiores no solo; 2) os aumentos e as reduções no tamanho das populações herbáceas estão correlacionados com as variações temporais dos totais pluviométricos; 3) os diferentes tipos de microhabitats podem atenuar o impacto das variações temporais dos totais pluviométricos sobre o tamanho das populações de espécies herbáceas da Caatinga. Diante do exposto, objetivo-se avaliar a variação espaço-temporal do banco de sementes e avaliar a influência interativa das variações sazonal e anual da precipitação e dos microhabitats sobre a densidade, o recrutamento, a mortalidade e a sobrevivência de quatro espécies herbáceas, em uma área de floresta seca (Caatinga), no Nordeste do Brasil, por um período de três anos.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1 BANCO DE SEMENTES

O banco de sementes do solo pode ser definido como sendo o estoque de sementes viáveis existentes no solo desde a superfície até as camadas mais profundas, em uma dada área e em dado momento. O banco de sementes do solo pode ser formado por sementes alóctones (originárias de outros locais) e/ou autóctones (sementes de espécies locais) e o acúmulo de sementes no banco varia de acordo com a entrada (dispersão) e saída (germinação, morte) de sementes (BAKER, 1989; ROBERTS e SIMPSON, 1989; ALMEIDA–CORTEZ, 2004). De maneira geral, a densidade de sementes é maior nas camadas mais superficiais do solo e diminui com a profundidade (GUO *et al.*, 1998; COSTA e ARAÚJO, 2003; NING *et al.*, 2007). A densidade de sementes na serrapilheira pode ser maior (COSTA e ARAÚJO, 2003) ou menor (GUO *et al.*, 1998; MAMEDE e ARAÚJO, 2008) do que a densidade de sementes encontrada no solo.

Os métodos de quantificação do número de sementes do banco do solo são bastante diversificados. O método de emergência de plântulas, onde as amostras são distribuídas em bandejas na casa de vegetação, é comumente utilizado (COSTA e ARAÚJO, 2003; KELLERMAN e VAN ROOYEN, 2007; MAMEDE e ARAÚJO, 2008), mas apresenta algumas limitações. O número de sementes no solo pode ser subestimado, uma vez que algumas sementes podem apresentar dormência. É necessário tempo e espaço em casa de vegetação, pois algumas espécies emergem lentamente ou somente após sucessivos períodos de irrigação e seca (GROSS, 1990).

Os métodos de contagem direta por meio de flutuação, que consiste na decantação de material orgânico e do solo pela adição de água nas amostras e flutuação das sementes (LÓPEZ, 2003; GROSS, 1990), por meio de lavagem através do elutriador, onde as amostras passam por um canal vertical, com telas de diferentes diâmetros, impulsionadas por um jato de água (GROSS, 1990) e por meio de separação manual das sementes com ajuda da lupa (AZIZ e KHAN, 1996) também têm sido usados. Estes métodos têm apresentado vantagens sobre o método de emergência porque os resultados não são influenciados pelos diferentes requerimentos de germinação das sementes de diferentes espécies. Vale salientar que a precisão destes métodos pode variar entre espécies, pois sementes pequenas ou pouco coloridas podem ser perdidas. Além disso, em muitas espécies não é possível distinguir as sementes viáveis e não viáveis e isto pode

superestimar o número de sementes no solo. O método de flutuação tem um problema particular que é a gravidade específica das sementes que pode variar entre espécies (GROSS, 1990).

O banco de sementes tem sido investigado em diversos habitats do globo e estes estudos apontam que existe uma grande variação espaço-temporal na riqueza e no número de sementes em ambientes secos (Tabela 1).

Tabela 1. Densidade de sementes e número de espécies do banco de sementes, em ambientes secos do mundo e da Caatinga.

Local	Densidade (sem.m⁻²)	Riqueza	Referências
Taklimakan/China	132 a 303	9	Ning <i>et al.</i> (2007)
Mongólia/China	50 a 598	13	Zhao <i>et al.</i> (2007)
Patagônia/Argentina	596 a 14.726	13	Ghermandi (1997)
Prepuna/Bolívia	1.157 a 1.651	22	Lopez (2003)
Chinchón/Espanha	5.070 a 25.063	38	Caballero <i>et al.</i> (2008)
Cape Cleveland/Austrália	58 a 670	39	Williams <i>et al.</i> (2005)
Espartinas/Espanha	11.169 a 22.537	68	Caballero <i>et al.</i> (2003)
Espartinas/Espanha	5.960 a 16.230	70	Caballero <i>et al.</i> (2005)
Maputaland/África do Sul	1.050 a 6.467	83	Kellerman e Van Rooyen (2007)
Almería/Espanha	21.000	86	Pugnaire e Lazaro (2000)
Moncalvillo/Espanha	13.172	117	Traba <i>et al.</i> (2006)
Desertos da América do Norte	400 a 33.000	23 a 42	Guo <i>et al.</i> (1999); Lopez (2003)
Desertos da América do Sul	1.150 a 42.000	19 a 63	Lopez (2003)
Caatinga, Brasil			
Caruaru/Pernambuco	219 a 291	23 a 33	Santos (2008)
Caruaru/Pernambuco	659	32 a 36	Lobo (2008)
Quixadá/Ceará	807	40	Costa e Araújo (2003)
Serra Talhada/Pernambuco	1.369 a 5.727	42	Pessoa (2007)
Sobral/Ceará	1.436	56	Mamede e Araújo (2008)

Thompson e Grime (1979) estudaram a variação sazonal do banco de sementes de espécies herbáceas em dez habitats diferentes no norte da Inglaterra, e verificaram que existe uma grande variação no número de sementes e na riqueza de espécies no tempo e no espaço. Os autores identificaram quatro tipos de banco de sementes. O tipo I é formado por gramíneas anuais e perenes de habitats secos ou perturbados. O tipo II é formado por ervas anuais ou perenes que colonizam trechos de vegetação abertos no início da primavera. O tipo III é formado principalmente por espécies que germinam no outono, porém mantém um pequeno banco de sementes persistente. O tipo IV é formado por ervas perenes e anuais e arbustos com grande banco de sementes persistente. Os bancos de sementes transitórios (tipos I e II) são adaptados a explorar trechos criados pelos danos sazonais previstos, como por exemplo, a mortalidade da vegetação. O banco de sementes persistente (tipo IV) confere o potencial para regeneração em circunstâncias, nas quais, o distúrbio da vegetação estabelecida é temporalmente e/ou espacialmente não previsível. O segundo tipo de banco de sementes persistente (tipo III) tem características intermediárias entre aqueles do tipo I e IV, e contém algumas sementes que germinam rápido após sua liberação e outras que são mais persistentes no solo.

Em uma área de floresta tropical seca, localizada no sudeste da Espanha, Pugnaire e Lazaro (2000) avaliaram o papel dos arbustos e da precipitação sobre a densidade e riqueza do banco de sementes. A riqueza foi maior no ano mais úmido. A densidade de sementes variou com a idade dos arbustos existindo dois grupos: o primeiro formado por espécies que aumentaram a densidade de sementes com a idade do arbusto; e o segundo formado por espécies que diminuem a densidade das sementes com a idade do arbusto.

Lopez (2003), em uma área semi-árida na Bolívia, Zhao *et al.* (2007), em uma área de deserto na Mongólia, e Caballero *et al.* (2008), em uma região semi-árida da Espanha, observaram que os arbustos podem facilitar a regeneração, pois a densidade e a riqueza do banco de sementes são maiores abaixo da copa dos arbustos e vão diminuindo à medida que se afasta do raio de cobertura da sua copa. Diante disto, a ocorrência de arbustos entremeando os campos das florestas tropicais secas parece ter um papel importante na regeneração, pois os arbustos facilitam a ocorrência das espécies por dois motivos: 1) funcionam como uma barreira no processo de dispersão das sementes; e 2) formam microhabitats, abaixo da sua copa, com maior umidade e temperaturas mais amenas, o que favorece o estabelecimento e a sobrevivência das plantas.

Estudos sobre a variação temporal do banco de sementes apontam que as diferenças de densidade de sementes no solo entre estações podem estar relacionadas com a época de

dispersão e emergência de plântulas. Kellerman e Van Rooyen (2007), por exemplo, estudaram o banco de sementes nos habitats floresta *Licuati*, bosque *Licuati*, ecótono floresta/campo, campo e vegetação arbórea, em uma área de floresta seca, na África do Sul. Com exceção da região do ecótono, a riqueza e a densidade do banco de sementes de todos os habitats apresentaram grande variação temporal, sendo maior na estação após a dispersão e menor na estação após o período de emergência de plântulas. Caballero *et al.* (2005), em uma área de floresta seca, na Espanha, verificaram que tanto o número de espécies quanto a densidade de sementes diminuíam significativamente entre estações, devido à morte ou emergência de plântulas. Em dois sistemas Mediterrâneos, campo e floresta, na Espanha, Traba *et al.* (2006) verificaram que a densidade de sementes no solo foi maior no verão, tanto na floresta como no campo, e reduziu-se significativamente no outono, devido ao pico de emergência de plântulas. Onaindia e Amezaga (2000), em uma área de floresta úmida no Norte de Espanha, e Shen *et al.* (2007), em uma área de montanha no sudoeste da China, verificaram um comportamento semelhante, pois a densidade de sementes no banco do solo foi maior na primavera e menor no outono.

Em uma área de deserto semi-fixo no noroeste da China, Wang *et al.* (2005) observaram que o número de sementes de *Stipagrostis pennata* (Trin.) De Winter (Poaceae) presentes no solo variou entre microhabitats e entre estações climáticas. A variação espacial está mais relacionada com o vento do que com limitações na dispersão. Já a variação temporal está mais relacionada com a época de frutificação da espécie. No semi-árido da Patagônia, Bertiller e Aloia (1997) verificaram que a densidade de sementes também foi significativamente maior no solo coletado após o período de dispersão. Também na Patagônia, Ghermandi (1997) observou que a densidade de sementes no solo diminuiu significativamente entre estações, sendo maior após o período de dispersão, no outono. No norte do deserto de Taklimakan, Ning *et al.* (2007) também verificaram que a densidade de sementes no solo é maior no outono.

Coffin e Lauenroth (1989), no norte do Colorado, avaliaram a variabilidade espacial e sazonal do banco de sementes entre anos, considerando locais com as mesmas condições climáticas, mas diferindo na textura do solo. Neste estudo, os autores observaram que não foi encontrada diferença significativa no número de plântulas entre anos, porém houve uma diferença significativa entre estações. Os autores atribuíram estas diferenças sazonais à precipitação e à temperatura do local e concluíram que a variação sazonal no número de sementes armazenadas indica o estado transitório da maioria das sementes do banco.

Em uma área semi-árida na Bolívia, Lopez (2003) não encontrou diferença significativa na densidade e no peso das sementes entre estações. Na Argentina, Mayor *et al.* (1999) não encontraram diferença significativa no número total de sementes tanto entre estações climáticas como entre áreas com diferentes históricos de pastagem. Posteriormente, Mayor *et al.* (2003), na mesma área, encontraram variação no número de sementes no solo entre estações.

Flores e Dezzeo *et al.* (2005), em quatro habitats de savana, na Venezuela, verificaram que a densidade média de sementes foi maior durante o período chuvoso no bosque secundário e na savana, mas não diferiu entre estações no bosque maduro e no matorral. Facelli *et al.* (2005) verificaram que a flora do banco de sementes, em terras áridas no sul da Austrália, foi formada principalmente por espécies anuais e que o número de sementes estava sujeito a forte variação sazonal e interanual. Segundo Facelli *et al.* (2005), o número de sementes no solo é maior, tanto na estação úmida quanto em anos mais úmidos. Williams *et al.* (2005), em uma área de floresta seca no Nordeste da Austrália, observaram que a densidade de plântulas e a riqueza de espécies foram maiores no final da estação seca e reduziram-se significativamente na estação chuvosa. Estes resultados apontam que estudos sobre variação sazonal do banco de sementes sejam realizados por mais de um ano, para que se possam descrever os possíveis modelos de dinâmica de sementes no solo das florestas tropicais secas.

2.1.1 BANCO DE SEMENTES DA CAATINGA: ESTADO ATUAL DO CONHECIMENTO

Estudos sobre o banco de sementes em áreas de Caatinga estão restritos aos de Costa e Araújo (2003), realizado em Quixadá e Mamede e Araújo (2008), em Sobral, ambos no Ceará e aos de Pessoa (2007), em Serra Talhada e Santos (2008) e Lobo (2008), em Caruaru, ambos em Pernambuco.

O banco de sementes de Quixadá (representado por 40 morfoespécies) apresentou alto potencial de germinabilidade no início da estação chuvosa, pois, mais de 88% das sementes germinaram nas primeiras quatro semanas de observação (COSTA e ARAÚJO, 2003). As autoras atribuíram esta alta germinabilidade ao grande número de espécies herbáceas anuais da flora da área. Segundo Almeida-Cortez (2004), o predomínio de sementes de espécies herbáceas/sublenhosas presentes no solo das florestas tropicais pode ser uma importante fonte de recrutamento de plântulas após alguma perturbação e auxiliar

na regeneração das florestas. Em áreas de Caatinga, a alta germinabilidade do banco de sementes, constituído principalmente de espécies herbáceas, no início da estação chuvosa, pode conferir um alto grau de proteção ao solo evitando os processos erosivos.

A densidade do banco de sementes registrada por Costa e Araújo (2003), está dentro da faixa de variação encontrada em outros ambientes secos do mundo (ver tabela 1). Vale salientar que, a densidade de sementes no solo dos ambientes secos tem variado bastante entre estações climáticas e entre anos. Desta forma, tornam-se necessários estudos que avaliem a variação sazonal no banco de sementes da Caatinga em uma série temporal longa, visando observar sua relação com a variação anual da precipitação.

Pessoa (2007) investigou a variação sazonal e espacial do banco de sementes da Caatinga em duas estações topográficas (encosta superior e inferior) em áreas submetidas a dois tipos de erosão (sulcos e entressulcos). Foram registradas 4.217 sementes no período chuvoso e 1.008 no período seco. No período chuvoso, houve maior densidade de sementes na parte superior da encosta. Foram registradas 42 espécies, 22 famílias e 37 gêneros, sendo Poaceae a família de maior riqueza, com sete espécies. Cerca de 80% das espécies foram classificadas como herbáceas, contra 20% de lenhosas/sublenhosas.

Santos (2008), estudando a variação espaço-temporal do banco de sementes da Caatinga, encontrou maior número de espécies e densidade de sementes na estação chuvosa que na seca. A maior parte das espécies é herbácea e as famílias mais ricas foram Poaceae e Portulacaceae. No espaço vertical, o solo abrigou um maior número de sementes que a serrapilheira nas estações chuvosa e seca. No espaço horizontal, na estação chuvosa, o número de sementes armazenadas no solo do microhabitat denominado ciliar foi significativamente maior do que nos microhabitats plano e no rochoso. Na seca, não houve diferença significativamente no número de sementes entre os microhabitats. A densidade de sementes armazenadas na serrapilheira foi semelhante entre os microhabitats nas estações chuvosa e seca.

Lobo (2008) investigou o banco de sementes de uma área de caatinga, submetendo-o a um período de germinação, seguido por um período de simulação de seca. A autora observou que quatro novas espécies emergiram do banco do solo após a simulação. A densidade total de sementes foi 659 sem.m⁻² e deste total 44% germinaram após a simulação. Isto mostra que o método de monitoramento adotado permite aumentar o conhecimento sobre a diversidade e densidade de sementes no banco do solo e aponta a ocorrência de um grupo de espécies com grupo de sementes transitório, que possivelmente não apresente dormência nas sementes e um grupo de espécies com mecanismo de

dormência nas sementes, possibilitando um tempo de permanência no solo superior a um ano.

Mamede e Araújo (2008) investigaram o efeito do corte e do fogo sobre o banco de sementes. Foram registradas 56 espécies, sendo a maioria herbácea. A densidade na serrapilheira foi inferior à densidade do solo. As autoras observaram que o fogo teve um forte impacto sobre o banco de sementes da Caatinga, pois reduziu a densidade de semente em mais de 80% e a riqueza em mais de 40%.

2.2 DINÂMICA DE POPULAÇÕES

O termo população é definido como grupo de indivíduos, todos da mesma espécie, que vivem juntos e se reproduzem. Como um indivíduo cresce ganhando peso, uma população cresce ganhando indivíduos (GOTELLI, 2007). A dinâmica de populações estuda o número de indivíduos que compõe uma população, os processos ecológicos que causam mudanças neste número e no modo pelos quais esses processos são influenciados pelos fatores ambientais em uma determinada área geográfica (ODUM, 1988). Estudos sobre a dinâmica de populações vegetais oferecem informações sobre a biologia das espécies, que são essenciais ao seu manejo e controle.

A dinâmica de populações herbáceas tem sido investigada em uma grande diversidade de habitats do mundo. Os fatores bióticos que controlam o tamanho das populações herbáceas, mais discutidos na literatura, são herbivoria (HANLEY, 1998; LEIMU e LEHTILA, 2006), predação de sementes (WEPPLER e STÖCKLIN, 2006; KOLB *et al.* 2007), competição (GUSTAFSSON e EHRLÉN, 2003; MILLER e DUNCAN, 2003), fecundidade (NORDBAKKEN *et al.*, 2004) e dispersão limitada (REY *et al.*, 2006). Os fatores ambientais mais discutidos são variações nos totais pluviométricos entre estações e entre anos (VEGA e MONTAÑA, 2004; NOEL *et al.*, 2005; KOLB *et al.*, 2007), diferentes condições de estabelecimento das plantas (WANG, 2005; NIPPERT *et al.*, 2006; PRICE e MORGAN, 2007), temperatura (FORBIS *et al.*, 2004; NOEL *et al.*, 2005), umidade do solo (FORBIS *et al.*, 2004; NIPPERT *et al.*, 2006), alagamento (COSTA *et al.*, 1988; CASTELLANI *et al.*, 2001; JÄKÄLÄNIEMI *et al.*, 2005) e sombreamento (FULLER, 1999; REY *et al.*, 2006; KOLB *et al.*, 2007).

Inicialmente, esta revisão mostra como os fatores bióticos e ambientais, atuando de forma isolada ou interativa, em diferentes fases do ciclo de vida, podem controlar o tamanho de populações herbáceas em áreas de florestas secas e úmidas do mundo.

Posteriormente, será discutido o estado atual do conhecimento sobre a dinâmica de populações herbáceas da Caatinga.

2.2.1 FATORES BIÓTICOS

Os fatores bióticos que afetam a dinâmica de plantas herbáceas são bastante diversificados e o impacto destes fatores sobre o tamanho das populações varia em função do habitat, do estágio fenológico e da espécie considerada (LEIMU e LEHTILA, 2006; WEPPLER e STÖCKLIN, 2006). A herbivoria foliar de indivíduos jovens e adultos, por exemplo, tem um efeito significativo sobre a taxa de crescimento populacional da planta hospedeira, pois reduz o crescimento (altura) dos indivíduos e a produção de frutos (LEIMU e LEHTILA, 2006). No estágio plântula, a herbivoria tem um efeito mais significativo sobre a sobrevivência e este efeito é amplificado com a competição. Em outras palavras, a herbivoria pode ser causa direta de mortalidade, quando ocorre a remoção total da plântula, ou causa indireta, pois a remoção de partes da plântula pode diminuir sua habilidade competitiva e leva-la à morte (HANLEY, 1998).

A predação de sementes de populações herbáceas pode ocorrer antes ou após a dispersão e o impacto desta interação sobre o tamanho das populações pode ser muito negativo ou moderado (BRIESE, 2000; WEPPLER e STÖCKLIN, 2006; KOLB *et al.*, 2007). A maior parte das sementes produzidas são predadas ainda na planta mãe e, de fato, isto resulta na redução no número e na viabilidade das sementes que chegam ao solo, que pode afetar a densidade futura de plantas (BRIESE, 2000; WEPPLER e STÖCKLIN, 2006; KOLB *et al.*, 2007). Weppler e Stöcklin (2006) observaram que a predação de sementes antes da dispersão teve um efeito negativo direto sobre a reprodução da herbácea *Geum reptans* L. (Rosaceae), pois o percentual de germinação de sementes de plantas protegidas do ataque de predadores foi significativamente maior do que o de plantas não protegidas.

Por outro lado, o impacto da predação de sementes antes da dispersão sobre o tamanho das populações pode ser atenuado por algumas características intrínsecas da espécie. Fatores como iteroparidade e longevidade das sementes, em cinco espécies de *Onopordum* (Asteraceae) (BRIESE, 2000), e a propagação vegetativa, em *Geum reptans* (WEPPLER e STÖCKLIN, 2006), podem diminuir o efeito da predação de sementes ainda na planta mãe sobre a densidade futura de plantas. Kolb *et al.* (2007) observaram que predação pré-dispersão tem um efeito moderado (ou seja, um efeito que está entre os limites inferior e superior de resistência da espécie) sobre a taxa de crescimento

populacional de *Primula veris* L. (Primulaceae), uma vez que o tamanho da população, tanto na ausência como na presença da predação de sementes, diminui fortemente com o nível de sombreamento proporcionado pelo dossel.

Os predadores de sementes pós-dispersão são bastante diversificados e generalistas. Desta forma, as conseqüências para a demografia das populações vão depender do agente responsável (HULME, 1998). As sementes podem ser removidas de duas formas: 1) os animais consomem a semente; e 2) as sementes são transportadas para outras áreas (HULME, 1998; NESS e MORIN, 2008). As conseqüências da predação de sementes pós-dispersão são bastante diversificadas e o impacto sobre a demografia das populações não é tão significativo (HULME, 1998; VOLIS *et al.*, 2004; REY *et al.*, 2006). Por exemplo, as sementes podem ser removidas para sítios mais adequados à germinação, a remoção de sementes pode controlar o tamanho de algumas populações altamente competitivas e, conseqüentemente, manter a diversidade local e, também, pode explicar a distribuição espacial das espécies e da comunidade (HULME, 1998).

Em uma área de floresta temperada, em New York, Estados Unidos, as formigas têm um papel importante por remover sementes de plantas herbáceas para sítios mais adequados à germinação (NESS e MORIN, 2008). Nesta mesma área, Ness e Morin (2008) também observaram que a taxa de predação de sementes após a dispersão pode variar em função do habitat, pois nos trechos da floresta com menor cobertura vegetal a taxa de predação é maior. Boorman & Fuller (1984), estudando a ecologia de *Lactuca virosa* L. (Asteraceae) e de *Cynoglossum officinale* L. (Boraginaceae), em uma área de dunas em North Norfolk, na Inglaterra, observaram que menos de 10% das sementes produzidas pelas espécies germinaram e atribuíram este baixo percentual à predação das sementes sendo, desta forma, um processo que regula o tamanho das populações.

O tamanho das populações herbáceas também pode ser afetado pela influência interativa da fecundidade e da dispersão limitada (CASTELLANI *et al.*, 2001; REY *et al.*, 2006; PINO *et al.*, 2007). Por um lado, o número de sementes produzidas por indivíduo é positivamente relacionado com a taxa de crescimento populacional de plantas herbáceas (MILLER e DUNCAN, 2003; WANG, 2005). Por outro lado, em espécies com dispersão limitada, as sementes podem não encontrar habitats favoráveis à germinação e, conseqüente, estabelecimento da plântula (CASTELLANI *et al.*, 2001; REY *et al.*, 2006; PINO *et al.*, 2007). Em uma área de dunas na praia de Joaquina, Santa Catarina, Brasil, por exemplo, o recrutamento de plântulas de *Paepalanthus polyanthus* (Bong.) Kunth (Eriocaulaceae), em trechos com cobertura vegetal, é maior, pois a cobertura oferece

condições mais úmidas para as sementes e, também, evita que as sementes sejam enterradas (CASTELLANI *et al.*, 2001). Nas montanhas da Península Ibérica, as sementes de *Helleborus foetidus* L (Ranunculaceae). são lançadas próximo da planta mãe e isto gera interações negativas, que limitam o recrutamento de plântulas (REY *et al.*, 2006). Por fim, em *Kosteletzkya pentacarpa* (L.) Ledeb. (Malvaceae), que forma pequenas populações, em áreas de pântanos, das regiões Nordeste e Leste da Espanha, muitas sementes são lançadas diretamente na água e não conseguem encontrar habitats adequados à germinação (PINO *et al.*, 2007).

Em algumas espécies herbáceas, o efeito da baixa fecundidade e da dispersão limitada pode ser compensado pela reprodução por propagação vegetativa (COSTA *et al.*, 1988; CAMPBELL e HUSBAND, 2005; WEPPLER e STÖCKLIN, 2006). Nas dunas do Rio Grande do Sul, o crescimento populacional de *Andropogon arenarius* Hackel (Poaceae), nos trechos que não sofrem alagamento sazonal, é por propagação vegetativa, pois o percentual de germinação de sementes é baixo, devido à dessecação das sementes, ao recobrimento com areia ou ainda devido à erosão (COSTA *et al.*, 1988). Na Península Bruce, no Canadá, a reprodução por propagação vegetativa tem uma maior contribuição para o aumento da população de *Hymenoxys herbaceae* (Greene) Cronquist (Asteraceae) do que a reprodução sexuada (CAMPBELL e HUSBAND, 2005). Nas geleiras no leste da Suíça, Weppler e Stöcklin (2006) observaram que a propagação vegetativa pode atenuar o efeito da predação de sementes pré-dispersão sobre o tamanho da população de *Geum reptans* L., compensando, desta forma, a redução da reprodução sexuada.

Após a dispersão, as sementes ficam armazenadas no solo, esperando que as condições ambientais tornem-se favoráveis ao recrutamento e estabelecimento das plântulas. Durante o período favorável, a maioria das sementes de plantas herbáceas germina e, conseqüentemente, as plântulas estabelecidas começam a competir intra e interespecificamente por recursos (SLETVOLD, 2005; THOMSON, 2005). Estas interações competitivas exercem influência sobre a dinâmica das populações herbáceas. A competição intraespecífica por recurso, principalmente por água, é a principal causa de mortalidade, no início da estação favorável, nas populações herbáceas de *Drosera anglica* Huds., *D. rotundifolia* L. (Droceraceae) (NORDBAKKEN *et al.*, 2004), *Sanicula europea* Hiern. (Apiaceae) (GUSTAFSSON e EHRLÉN, 2003), *Lysimachia rubida* Koidz. (Primulaceae) (SUZUKI *et al.*, 2003) e *Digitalis purpurea* L. (Scrophulariaceae) (SLETVOLD, 2005). No entanto, o impacto da competição intraespecífica pode variar, dependendo da fase do ciclo fenológico da espécie. Por exemplo, na população de *Sanicula*

europaea, a competição é maior entre plântulas do que entre plântulas e jovens ou adultos (GUSTAFSSON e EHRLÉN, 2003).

O impacto da competição interespecífica sobre a dinâmica de populações herbáceas também pode variar dependendo da espécie considerada e da fase do ciclo de vida. Estudos com manipulação da vegetação apontam que a emergência e a sobrevivência de indivíduos, na fase plântula, de *Ischnocarpus exillis* Heenan (Brassicaceae), em uma região semi-árida no sul da Islândia e de *Oenothera deltoides* Torr. & Frem. (Onagraceae), em áreas de dunas na Califórnia, são maiores após a remoção de competidores (MILLER e DUNCAN, 2003; THOMSON, 2005). Entre os indivíduos de *O. deltoides* que estão na fase adulta, o efeito da competição interespecífica, tem pouco impacto sobre a sobrevivência, o crescimento e a reprodução (THOMSON, 2005). Nas ilhas Öland, no sudeste da Suécia, Gustafsson e Ehrlén (2003) registraram um comportamento oposto ao encontrado para *I. exillis* (MILLER e DUNCAN, 2003) e *O. deltoides* (THOMSON, 2005), pois a remoção de competidores teve pouco impacto sobre a emergência e sobrevivência de plântulas da herbácea *Sanicula europaea*.

O efeito de interações interespecíficas também pode ser positivo (CASTELLANI *et al.*, 2001; SLETVOLD, 2005). Em uma área de dunas na praia de Joaquina, em Santa Catarina, trechos com ocorrência de outras espécies herbáceas oferecem condições mais úmidas para as sementes de *Paepalanthus polyanthus* e, também, evitam que as sementes sejam enterradas (CASTELLANI *et al.*, 2001). Em Hordaland, no Sudoeste de Noruega, a ocorrência de outras espécies herbáceas torna o substrato mais estável e favorece a sobrevivência de *Digitalis purpurea* (SLETVOLD, 2005).

Em habitats onde não houve a manipulação da vegetação, foi verificado que: 1) o aumento da biomassa e densidade de gramíneas resulta em declínio na riqueza de espécies herbáceas dicotiledôneas (PRICE e MORGAN, 2007); 2) independente do tipo de solo, uma espécie herbácea pode eliminar outra espécie por exclusão competitiva (PETERS, 2002); e 3) espécies de briófitos podem ser competidores superiores por água e nutrientes, causando a mortalidade de algumas populações herbáceas (NORDBAKKEN *et al.*, 2004).

Diante do exposto, os fatores bióticos que causam impacto sobre a dinâmica de populações herbáceas no mundo são bastante diversificados e, as conseqüências deste impacto sobre o tamanho das populações, variam entre espécies. Muitas espécies, por exemplo, podem apresentar estratégias de ajuste para atenuar o efeito dos fatores bióticos sobre o tamanho das populações herbáceas. Uma lista de fatores bióticos, suas

conseqüências sobre a dinâmica das populações herbáceas e as possíveis estratégias de ajuste encontram-se resumidas na Tabela 2.

Tabela 2. Lista de fatores bióticos e ambientais que afetam a dinâmica de populações herbáceas, em diversos tipos vegetacionais do mundo e na Caatinga

Fatores	Consequências e ou estratégias de ajuste	Fonte
Bióticos		
Herbivoria	Causa direta de mortalidade, quando ocorre a remoção total da plântula, ou causa indireta, pois a remoção de partes da plântula pode diminuir sua habilidade competitiva e leva-la à morte.	Leimu e Lehtila (2006); Hanley (1998)
Predação pré-dispersão	Reduz o número e a viabilidade das sementes que chegam ao solo.	Briese (2000); Weppler e Stöcklin (2006); Kolb <i>et al.</i> (2007); Pino <i>et al.</i> (2007)
Predação pós-dispersão	Iteroparidade e longevidade das sementes e propagação vegetativa podem atenuar o impacto da predação de sementes antes da dispersão sobre o tamanho das populações. Os animais podem consumir toda a semente ou transportá-las para outras áreas.	Briese (2000); Weppler e Stöcklin (2006) Ness e Morin (2008); Hulme (1998)
	Controle do tamanho de algumas populações, manutenção da diversidade local e distribuição espacial das espécies e da comunidade.	Boorman e Fuller (1984); Hulme (1998); Ness e Morin (2008)

Tabela 2. Continuação

Fatores	Impactos	Fonte
Bióticos		
Fecundidade	A redução na reprodução sexuada diminui a quantidade de sementes que chegam ao solo. No entanto, em algumas espécies isto pode ser compensado pela reprodução por propagação vegetativa.	Campbell e Husband (2005); Weppler e Stöcklin (2006)
Dispersão limitada	Dificuldade em encontrar habitats favoráveis ao recrutamento e estabelecimento de plântulas.	Castellani <i>et al.</i> (2001); Rey <i>et al.</i> (2006); Pino <i>et al.</i> (2007)
	Em algumas espécies, a dispersão limitada pode ser compensada pela reprodução por propagação vegetativa.	Costa <i>et al.</i> (1988); Campbell e Husband (2005); Weppler & Stöcklin (2006)
Competição intraespecífica	A competição por água é a principal causa de mortalidade no início da estação favorável.	Nordbakken <i>et al.</i> (2004); Gustafsson e Ehrlén (2003); Suzuki <i>et al.</i> (2003); Sletvold (2005)
Competição interespecífica	Diminui a taxa de sobrevivência de plântulas.	Miller e Duncan (2003); Thomson (2005)
	Aumento da biomassa e densidade de gramíneas resulta em declínio na riqueza de espécies herbáceas dicotiledôneas	Price e Morgan (2007)

Tabela 2. Continuação

Fatores	Impactos	Fonte
Bióticos		
Competição interespecífica	Eliminação de espécies por exclusão competitiva	Peters (2002)
	Facilita o recrutamento, o estabelecimento e a sobrevivência de plântulas.	Gustafsson e Ehrién (2003) Castellani <i>et al.</i> (2001); Sletvold (2005)
Ambientais		
Totais pluviométricos	Geralmente, entre anos, o tamanho das populações herbáceas é maior no ano mais úmido. Dentro de cada ano, as ervas formam populações mais numerosas na estação de crescimento.	Belsky (1990); Salo (2004); Noel <i>et al.</i> (2005); Thomson (2005); Nippert <i>et al.</i> (2006)
Microhabitats	Variações nas condições de estabelecimento das plantas podem atenuar o impacto das variações sazonais e anuais dos totais pluviométricos sobre o tamanho das populações de algumas espécies herbáceas.	Suzuki <i>et al.</i> (2003); Forbis <i>et al.</i> (2004); Sletvold (2005); Wang (2005); Andrade <i>et al.</i> (2007); Santos <i>et al.</i> (2007); Lima <i>et al.</i> (2007); Lima (2007); Silva <i>et al.</i> (2008a)
Alagamento sazonal	Trechos sujeitos ao alagamento sazonal favorecem a germinação de sementes. A mortalidade de plântulas recrutadas antes do alagamento é muito baixa.	Costa <i>et al.</i> (1988); Castellani <i>et al.</i> (2001)

Tabela 2. Continuação

Fatores	Impactos	Fonte
Ambientais		
Alagamento sazonal	A propagação vegetativa pode atenuar o impacto do alagamento sazonal sobre o tamanho das populações	Costa <i>et al.</i> (1988); Castellani <i>et al.</i> (2001)
Sombreamento	Algumas ervas formam populações mais numerosas em áreas abertas	Kolb <i>et al.</i> (2007); Silva <i>et al.</i> (2008b) Feitoza (2004)
	O sombreamento proporcionado pela copa das árvores e o acúmulo de serrapilheira, proveniente da queda das folhas das árvores na estação seca, favorece a ocorrência de ervas.	Fuller (1999); Silva <i>et al.</i> (2008b); Tomimatsu e Ohara (2006)
Cobertura vegetal	A presença de cobertura vegetal pode facilitar a ocorrência de ervas por evitar processos erosivos e fornecer condições ideais para a germinação de sementes.	Castellani <i>et al.</i> (2001); Jäkäläniemi <i>et al.</i> (2005); Sletvold (2005)
Temperatura	Plantas herbáceas formam populações mais numerosas em habitats com temperatura mais amena.	Forbis <i>et al.</i> (2004); Noel <i>et al.</i> (2005)
Umidade do solo	Plantas herbáceas formam populações mais numerosas em habitats onde o solo tem maior capacidade de retenção de água.	Forbis <i>et al.</i> (2004); Nippert <i>et al.</i> (2006)

2.2.2 FATORES AMBIENTAIS

Os fatores ambientais que causam impacto sobre a dinâmica de populações herbáceas, mais discutidos na literatura, são as variações na precipitação entre estações e entre anos e as diferentes condições de estabelecimento das plantas. Estes fatores ambientais já foram estudados de forma isolada (THOMSON, 2005; NIPPERT *et al.*, 2006) ou de forma conjunta (SLETVOLD, 2005; WANG, 2005; LIMA *et al.*, 2007; SILVA *et al.*, 2008a).

Nos diversos habitats do globo, as variações nos totais pluviométricos entre estações climáticas e entre anos têm sido apontadas como preditoras da produtividade, no que se refere à densidade, à biomassa e à produção de sementes de plantas herbáceas. Segundo a literatura, existe uma correlação positiva e significativa entre a produtividade das ervas e os totais de precipitação (BELSKY, 1990; SALO, 2004; NIPPERT *et al.*, 2006). Porém, algumas espécies herbáceas podem não se enquadrar neste padrão. Nippert *et al.* (2006), por exemplo, observaram que no Nordeste do Kansas, Estados Unidos, a precipitação e a umidade do solo foram positiva e significativamente relacionadas com a produtividade das gramíneas. No entanto, para herbáceas dicotiledôneas, não houve correlação significativa, sugerindo a existência de outros fatores de influência sobre a produtividade deste grupo.

Geralmente, dentro de um ano, as herbáceas formam populações mais numerosas durante o período conhecido como estação de crescimento, pois as condições de temperatura e umidade são favoráveis ao recrutamento, estabelecimento e sobrevivência de plântulas. Por outro lado, durante o período conhecido como desfavorável, as populações podem apresentar redução de tamanho ou podem se manter estáveis. No caso de ervas com ciclo de vida anual, os indivíduos morrem e as espécies permanecem na área na forma de sementes (VOLIS *et al.*, 2004; ANDRADE *et al.*, 2007; SANTOS *et al.*, 2007; SILVA *et al.*, 2008a).

Em algumas áreas, chuvas erráticas antes da estação de crescimento causam germinação de sementes e emergência das plântulas, mas uma seca subsequente causa mortalidade antes que os indivíduos alcancem à fase reprodutiva e, como consequência, pode haver uma redução na produção de sementes (SALO, 2004; LIMA *et al.*, 2007; SILVA *et al.*, 2008a). Em áreas de deserto no Sul e Sudeste dos Estados Unidos, por exemplo, as plântulas da gramínea anual *Bromus madritensis* subsp. *rubens* (L.) Duvin, (Poaceae) recrutadas durante a ocorrência de chuvas eventuais que ocorrem dentro do

período seco, morrem antes da fase reprodutiva e isto resulta em uma diminuição significativa no número de sementes produzidas na estação chuvosa seguinte (SALO, 2004). Em uma área de Caatinga, em Pernambuco, a taxa de mortalidade de plântulas recrutadas durante a ocorrência de chuvas eventuais dentro do período seco, antes que os indivíduos alcançassem à fase reprodutiva, também foi alta (LIMA *et al.*, 2007; SILVA *et al.*, 2008a).

Considerando a variação anual, a taxa de crescimento populacional é maior em anos mais úmidos e, conseqüentemente, o tamanho das populações também (JONGEJANS e KROON, 2005; WANG, 2005; REIS *et al.*, 2006). O tamanho das populações de algumas espécies herbáceas pode reduzir-se fortemente entre anos, chegando às populações a desaparecerem em anos mais secos, como observado, por exemplo, nas populações de *Sida glomerata* Cav. (Malvaceae), *Cuphea prunellaefolia* A. St.-Hill. (Lythraceae), *Bomarea salsilloides* (Mart.) Roem. (Amaryllidaceae), *Heliotropium angiospermum* Murray (Boraginaceae), *Aristolochia birostris* Duch. (Aristolochiaceae) e *Begonia reniformis* Dryand. (Begoniaceae), em uma área de Caatinga, em Pernambuco (REIS *et al.*, 2006). Este desaparecimento temporal das espécies fez com que Araújo e Ferraz (2003) e Reis *et al.* (2006) classificassem a flora herbácea da Caatinga em dois grupos: 1) flora transitória, representada pelas espécies que não ocorrem todos os anos na vegetação; e 2) flora permanente, representada pelas espécies que não desaparecem em função da redução dos totais pluviométricos entre anos. As espécies que fazem parte do segundo grupo podem reduzir o tamanho de suas populações entre anos ou não.

A dinâmica de populações herbáceas também pode ser influenciada em habitats sujeitos ao alagamento sazonal. Quando o recrutamento de plântulas de *Paepalanthus polyanthus* ocorre antes do alagamento, a sobrevivência das plântulas é muito baixa (em torno de 10%). Além disso, as poucas plântulas que sobrevivem morrem com o alagamento do inverno. Por outro lado, quando o recrutamento de plântulas ocorre após o alagamento, a taxa de sobrevivência varia entre 50 a 90% e alguns indivíduos alcançam o estágio reprodutivo em um ano (CASTELLANI *et al.*, 2001). Em *Andropogon arenarius*, nos trechos que não sofrem alagamento o aumento da população é principalmente devido à propagação vegetativa. No entanto, os trechos sujeitos ao alagamento sazonal proporcionam condições favoráveis para a germinação das sementes e sobrevivência das plântulas após a drenagem da água, durante o verão (COSTA *et al.*, 1988).

Na natureza, os tipos de microhabitats são bastante diversificados e quando a influência das características climáticas sobre a dinâmica das populações é avaliada levando-se em consideração as diferenciações existentes nas condições dos microhabitats, ou seja, quando a avaliação é feita considerando a interação entre sazonalidade e condições de microhabitats, constata-se que a influência da sazonalidade climática pode ser atenuada ou intensificada em função do microhabitat. Por exemplo, no início da estação favorável ao desenvolvimento das plantas, a heterogeneidade de microhabitats tem pouca importância sobre a mortalidade de várias espécies herbáceas em ambientes secos (GUSTAFSSON e EHRLÉN, 2003; SUZUKI *et al.*, 2003; NORDBAKKEN *et al.*, 2004; SLETVOLD, 2005). Neste período, a mortalidade está mais relacionada com a competição por água e/ou espaço. Por outro lado, no final da estação favorável, microhabitats que possuem maior capacidade de retenção de água ou que estão próximos a cursos de água podem ter atenuado o impacto do estresse hídrico sobre a mortalidade (SUZUKI *et al.*, 2003; FORBIS *et al.*, 2004; WANG, 2005; LIMA *et al.*, 2007; SILVA *et al.*, 2008a).

A literatura aponta que a influência da sazonalidade climática sobre a demografia das plantas pode variar no tempo. Em anos em que o total pluviométrico é mais elevado há aumento na densidade de algumas populações herbáceas. Este fato foi constatado por Volis *et al.* (2004), ao estudar a dinâmica da herbácea *Hordeum spontaneum* K. Koch (Poaceae). No entanto, quando a demografia desta mesma herbácea foi avaliada em gradientes de precipitação e altitude, os totais de chuva deixaram de ter influência determinante no tamanho populacional, pois a espécie formou população mais numerosa nos habitats com chuvas e altitudes intermediárias (VOLIS *et al.*, 2002).

O impacto dos microhabitats criados pelo nível de sombreamento proporcionado pelo dossel sobre a dinâmica de plantas herbáceas varia entre espécies. Em *Primula veris*, o tamanho da população diminui fortemente com o aumento no nível de sombreamento do dossel (KOLB *et al.*, 2007). Em *Helleborus foetidus*, o comportamento é inverso: a emergência e sobrevivência de plântulas são maiores em microhabitats abaixo da copa dos arbustos do que em áreas abertas (REY *et al.*, 2006). Apesar das disponibilidades de água e luz serem fatores de fundamental importância para manutenção da camada herbácea, em habitats muito abertos, com solos muito arenosos, onde a camada herbácea fica diretamente exposta à ação dos raios solares, os microhabitats sombreados pelas copas das árvores e com maior acúmulo de serrapilheira, favorecem o estabelecimento e crescimento das ervas por disponibilizarem

maior quantidade de nutrientes e por evitarem a perda excessiva de água, indicando existir uma interação planta-erva positiva para a dinâmica da herbácea (FULLER, 1999; SILVA *et al.*, 2008b).

Variações no nível de cobertura vegetal do solo podem gerar diferentes condições de microhabitats, as quais podem ser refletidas no estabelecimento e sobrevivência de plântulas de espécies herbáceas. Em áreas ciliares, o nível de cobertura vegetal do solo diminui o impacto causado pela erosão durante o alagamento, pois os trechos com alta e média cobertura favorecem o estabelecimento e sobrevivência e plântulas (JÄKÄLÄNIEMI *et al.*, 2005). Em áreas não ciliares, a cobertura vegetal pode diminuir o impacto das chuvas no solo evitando, desta forma, a remoção de sementes e plântulas. Em trechos com cobertura vegetal, o substrato mais estável favorece a sobrevivência de *Digitalis purpurea* (SLETVOLD, 2005). O recrutamento de plântulas de *Paepalantus polyanthus* é maior em microhabitats com cobertura vegetal do que em solos desnudos, pois as áreas com cobertura vegetal oferecem condições mais úmidas para as sementes e, também, evitam que as sementes sejam enterradas (CASTELLANI *et al.*, 2001).

Os microhabitats de borda e de interior em fragmentos florestais apresentam condições microclimáticas diferentes. Na borda, a influência interativa da alta intensidade luminosa, elevada temperatura e a baixa umidade limitam a germinação de sementes e a sobrevivência de plântulas de *Trillium camschatcense* Ker Gawl. (Liliaceae). Consequentemente, a espécie forma população mais numerosa no interior dos fragmentos (TOMIMATSU e OHARA, 2006). Os roedores que habitam fragmentos de floresta no sul do Colorado criam microhabitats com condições microclimáticas diferentes de microhabitats não perturbados (FORBIS *et al.*, 2004). As maiores temperaturas e, consequentemente, maiores taxas de evaporação e menor umidade, nos microhabitats recém criados pelos roedores, aumentam a mortalidade de plântulas de espécies herbáceas (FORBIS *et al.*, 2004).

Os principais fatores ambientais que exercem influência sobre a dinâmica de plantas herbáceas, suas conseqüências e as possíveis estratégias de ajuste, encontram-se resumidos na tabela 2.

2.2.3 DINÂMICA DE POPULAÇÕES HERBÁCEAS DA CAATINGA: ESTADO ATUAL DO CONHECIMENTO

Na Caatinga, a evolução do conhecimento da flora e da ecologia das espécies lenhosas ocorreu de forma dissociada da evolução do conhecimento das herbáceas. Apenas alguns trabalhos sobre o componente lenhoso incluíram as ervas nas suas listas florísticas (LYRA, 1982; SANTOS, 1987; RODAL *et al.*, 1999; ALCOFORADO-FILHO *et al.*, 2003).

A partir de 2002, tem havido uma grande evolução do conhecimento da flora e da ecologia das espécies herbáceas da Caatinga. Inicialmente, Araújo *et al.* (2002), com o objetivo de estimar a riqueza de ervas ocorrentes na vegetação da Caatinga de Pernambuco, compilaram uma lista de 354 espécies, distribuídas em 190 gêneros e 58 famílias. Neste estudo, Poaceae, Asteraceae, Fabaceae, Euphorbiaceae, Convolvulaceae, Malvaceae, Scrophulariaceae e Rubiaceae destacaram-se por apresentar grande riqueza de espécies. Além destas, Amaranthaceae, Bromeliaceae, Capparaceae, Cactaceae, Cyperaceae e Portulacaceae também têm sido citadas como mais representativas em número de espécies nos estudos florísticos sobre o componente herbáceo da Caatinga (FEITOZA, 2004; PESSOA *et al.*, 2004; ARAÚJO *et al.*, 2005; REIS *et al.*, 2006; COSTA *et al.*, 2007; FEITOZA *et al.*, 2008; SILVA *et al.*, 2008b).

Atualmente, sabe-se que o número local de espécies herbáceas da Caatinga tem variado de 21 a 78 (FEITOZA, 2004; PESSOA *et al.*, 2004; ARAÚJO *et al.*, 2005; REIS *et al.*, 2006; FEITOZA *et al.*, 2008; SILVA *et al.*, 2008b). Segundo Araújo (2003), este componente da vegetação representa a maior parcela da diversidade da Caatinga. Os estudos sobre a flora herbácea que levaram em consideração as variações nas condições de estabelecimento das plantas mostram que existem espécies generalistas em relação às variações de microhabitats, como por exemplo, *Alternanthera tenella* Colla, *Gomphrena vaga* Mart. (ambas Amaranthaceae), *Panicum trichoides* Swart. e *P. venezuelae* Hack. (ambas Poaceae), que ocupam diferentes tipos de microhabitats (ARAÚJO *et al.*, 2005; REIS *et al.*, 2006; SILVA *et al.*, 2008b). Por outro lado, outras espécies são mais especialistas, chegando a ser indicadoras de características ambientais, como por exemplo, *Dorstenia asaroides* Gardner (Moraceae) e *Pseuderanthemum detruncatum* (Nees) Radlk. (Acanthaceae) que ocorrem exclusivamente em habitats próximos a cursos de água (ARAÚJO *et al.*, 2005; REIS *et al.*, 2006) e *Encholirium spectabile* Mart. ex Schult. f., *Hohenbergia catinae* Ule e

Neoglaziovia variegata (Arruda) Mez (ambas Bromeliaceae), que foram registradas por Silva *et al.*, (2008b), apenas em afloramentos rochosos.

A dinâmica de populações herbáceas da Caatinga é um tema que vem sendo investigado há pouco tempo. Estudo sobre variações na estrutura de populações herbáceas entre anos, realizado por Reis *et al.*, (2006), mostrou que, em anos mais secos, as ervas reduziram o diâmetro do caule e a altura, como uma estratégia de ajuste ao déficit hídrico. Os autores também observaram que algumas espécies herbáceas reduziram drasticamente o tamanho de suas populações, devido a variações de precipitação entre anos, chegando inclusive a desaparecer localmente. Diante disto, as autoras postularam a possível existência de modelos distintos de dinâmica populacional na comunidade herbácea da Caatinga. O primeiro seria o consistente, ou seja, densidade pouco variável entre anos, e independente do rigor da sazonalidade climática. O segundo seria o inconsistente, com densidade populacional muito variável entre anos e dependente do rigor da sazonalidade climática.

Os modelos propostos por Reis *et al.* (2006) foram baseados em evidências de variação, entre anos, no tamanho das populações herbáceas, que foi resultado de um estudo estático de fitossociologia. Os modelos consistente e inconsistente foram testados em um baixo número de espécies herbáceas da Caatinga. Em 2007, ficou evidente o papel das variações interanuais sobre a dinâmica de algumas populações herbáceas, pois *Gomphrena vaga* (LIMA *et al.*, 2007) e *Dioscorea coronata* Haumam (Dioscoreaceae) (SANTOS *et al.*, 2007) reduziram significativamente o tamanho de suas populações, em função da redução dos totais de chuva. Já *Dorstenia asaroides* (LIMA *et al.*, 2007) foi enquadrada no modelo consistente, pois a diferença no número de indivíduos entre anos não foi significativa.

Lima (2007), caracterizando a dinâmica de *G. vaga*, *D. asaroides*, *Bidens bipinata* L. (Asteraceae) e *Pseuderanthemum detruncatum*, enquadrou as duas últimas nos modelos inconsistente e consistente, respectivamente. A autora também observou que as variações na dinâmica das terófitas *G. vaga* e *B. bipinata*, entre microhabitats, apontam que a influência da sazonalidade e da variação interanual da precipitação podem ser amortecidas pelas características dos microhabitats, o que precisa ser considerado nos modelos. Em adição, argumentou que os modelos de regeneração dependente e independente da sazonalidade climática, talvez possam ser aplicados para outras áreas áridas e semi-áridas do mundo. Todavia, a diferença que as variações interanuais de precipitação provocam na dinâmica das populações, em estudos de curta duração, leva a

questionar até onde vai à independência da sazonalidade climática. Diante disto, a autora sugeriu que o termo “independência do rigor da sazonalidade climática” seja retirado do modelo proposto e que novos estudos sejam realizados para confirmar a tendência do efeito interativo da sazonalidade climática e de microhabitats na dinâmica de outras populações herbáceas da Caatinga.

Silva *et al.* (2008a) observaram que a variação no tamanho das populações de gramíneas varia entre espécie e entre microhabitat. Em *Panicum venezuelae*, que ocorre em três microhabitats, por exemplo, houve redução significativa no tamanho da população em função da diminuição dos totais anuais de chuva, apenas no microhabitat rochoso. Já em *P. trichoides*, houve diferença significativa no tamanho da população, entre anos, nos três microambientes, porém no rochoso a população foi mais numerosa no ano mais seco. As características demográficas das gramíneas mostram que a heterogeneidade espacial é uma variável que pode favorecer o recrutamento e o estabelecimento de plantas, confirmando seu papel como atenuador do efeito estressor da sazonalidade climática em ambientes secos.

As taxas de natalidade e mortalidade das populações de espécies herbáceas com ocorrência na Caatinga, estudadas até o momento, têm variado no tempo e no espaço. De uma maneira geral, as taxas de natalidade são maiores na estação chuvosa, que é considerada como a estação de crescimento. As natalidades registradas durante o período seco podem ser explicadas de duas formas: 1) chuvas erráticas dentro do período; e 2) microhabitats que possuem maior retenção de água ou que estão próximos a cursos de água. Já a mortalidade é mais intensa durante a estação seca, devido ao estresse de ausência de água. A mortalidade registrada durante a estação úmida pode ser justificada por fatores como o impacto das chuvas em indivíduos recém germinados ou em indivíduos fragilizados que sobreviveram à estação seca, a competição intra e interespecífica por água, nutrientes e/ou espaço e a herbivoria, além de outros que até o momento não foram identificados (ANDRADE *et al.*, 2007; LIMA, 2007; LIMA *et al.*, 2007; SANTOS *et al.*, 2007; SILVA *et al.*, 2008a).

Por fim, a presente revisão permite chegar a dois grandes conjuntos de conclusões sobre banco de sementes e dinâmica de populações. Em relação ao banco de sementes, consta-se que a riqueza e a densidade do banco de sementes dos ambientes áridos e semi-áridos do mundo apresentam forte variação temporal. As reduções sazonais e anuais no número de espécies e na densidade de sementes no solo podem ser justificadas por fatores como época da dispersão, período de emergência de plântulas,

ocorrência do fogo, reduções nos totais pluviométricos e predação. Especificamente sobre o banco de sementes da caatinga constata-se que o mesmo é pouco estudado e a partir destes poucos estudos verifica-se que a maior parte das espécies presente no mesmo é herbácea, existindo uma tendência de variação na riqueza e densidade de sementes no espaço e no tempo.

Vale ainda salientar, que as informações existentes sobre o banco de sementes da caatinga advêm períodos de observação limitados ao máximo de um ano. Logo, considerando as variações climáticas interanuais existentes, nesta formação vegetacional, é possível que estudos de séries temporais curtas não sejam suficientes para descrever um padrão de variação espaço-temporal consistente. Ou seja, estudos que avaliem o banco de sementes em uma série temporal maior que um ano são ainda necessários para confirmar se o padrão de influência da variação sazonal sobre a riqueza e densidade de sementes no banco do solo da caatinga é consistente.

Já em relação à dinâmica populacional, constata-se que as variações nos totais pluviométricos entre estações climáticas e entre anos exercem influência sobre o tamanho das populações herbáceas nos diversos tipos vegetacionais do mundo. Mas, esta revisão também, aponta que determinados microhabitats podem gerar condições microclimáticas capazes de atenuar o impacto das variações sazonais e anuais dos totais de chuva sobre a densidade de plantas herbáceas. Além disso, fatores como herbivoria, predação de sementes, fecundidade, dispersão limitada e competição têm grande relevância sobre o tamanho de populações herbáceas dos diferentes habitats do mundo. Especificamente sobre a dinâmica das populações da caatinga, até o momento, apenas questões sobre os papéis da sazonalidade e dos microhabitats foram investigados. Todavia, tais estudos foram desenvolvidos para um baixo número de espécies e em série temporais curta, não permitindo, ainda, responder até onde vai o limite da influência da sazonalidade climática sobre a dinâmica das populações deste ambiente. O papel de fatores bióticos sobre o tamanho de populações herbáceas da caatinga ainda é uma lacuna, que quando preenchida, talvez possa explicar as variações no tamanho das populações durante as estações climáticas.

3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALCOFORADO-FILHO, F.G.; SAMPAIO, E.V.S.B.; RODAL, M.J.N. Florística e fitossociologia de um remanescente de vegetação caducifólia espinhosa arbórea em Caruaru. **Acta Botanica Brasilica**, v. 17, n. 2, p. 287-303, 2003.

ALMEIDA-CORTEZ, J.S. Dispersão e banco de sementes. In: A.G. FERREIRA; F. BORGHETTI (Orgs.). **Germinação: do básico ao aplicado**. Porto Alegre: Editora Artmed, 2004. p. 225-235.

ANDRADE, J.R.; SANTOS, J.M.F.F.; LIMA, E.N.; LOPES, C.G.R.; SILVA, K.A.; ARAÚJO, E.L. Estudo populacional de *Panicum trichoides* Swart. (Poaceae) em uma área de Caatinga em Caruaru, Pernambuco. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 5, p. 858-860, 2007.

ANDRADE-LIMA, D. The Caatinga *dominium*. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 4, p. 149-153, 1981.

ARAÚJO, E.L. Diversidade de herbáceas na vegetação da Caatinga. In: M.A.G. JARDIM; M.N.C. BASTOS; J.U.M. SANTOS (Org.) **Desafios da Botânica brasileira no novo milênio: inventário, sistematização e conservação da diversidade vegetal**. v. 1. Belém: Sociedade Brasileira de Botânica, 2003. p. 82-84.

ARAÚJO, E.L.; FERRAZ, E.M.N. Processos ecológicos mantenedores da diversidade vegetal na Caatinga: estado atual do crescimento. In: V. CLAUDINO-SALES, (Org.). **Ecosistemas brasileiros: manejo e conservação**. Fortaleza: Expressão Gráfica, 2003. p. 115-128.

ARAÚJO, E.L.; SILVA, S.I.; RAMOS, E.M.B.F. Herbáceas da Caatinga de Pernambuco. In: J.M. SILVA; M. TABARELLI (Org.). **Diagnóstico da biodiversidade do estado de Pernambuco**. v. 1. Recife: Massangana da Fundação Joaquim Nabuco, 2002. p. 183-206.

ARAÚJO, E.L.; SILVA, K.A.; FERRAZ, E.M.N.; SAMPAIO, E.V.S.B.; SILVA, S.I. Diversidade de herbáceas em microhabitats rochoso, plano e ciliar em uma área de Caatinga, Caruaru- PE. **Acta Botanica Brasilica**, v. 19, n. 2, p. 285-294, 2005.

ARAÚJO, E.L.; CASTRO, C.C.; ALBUQUERQUE, U.P. Dynamics of Brazilian Caatinga – A review concerning the plants, environment and people. **Functional Ecology and Communities**, v. 1, p. 15-28, 2007.

AZIZ, S.; KHAN, A. Seed bank dynamics of a semi-arid coastal shrub community in Pakistan. **Journal of Arid Environments**, v. 1, p. 81-87, 1996.

BAKER, H.G. Some aspects of the natural history of seed banks. In: M.A. LECK; T.V. PARKER; R.L.A.F. SIMPSON (Eds.). **Ecology of soil seed banks**. London: Academic Press, 1989. p. 9-21.

BELSKY, A.J. Tree/grass ratios in East African savannas: a comparison of existing models. **Journal of Biogeography**, v. 17, p. 483-489, 1990.

BERTILLER, M.; ALOIA, D. Seed bank strategies in Patagonian semi-arid grasslands in relation to their management and conservation. **Biodiversity and Conservation**, v. 6, p. 639-650, 1997.

BOORMAN, L.A.; FULLER, R.M. The comparative ecology of two sand dune biennials: *Lactuca virosa* L. and *Cinoglossum officinale* L. **New Phytologist**, v. 69, p. 609-629, 1984.

BRIESE, D.T. Impact of the *Onopordum capitulum* weevil *Larinus latus* on seed production by its hostplant. **Journal of Applied Ecology**, v. 37, p. 238-246, 2000.

CABALLERO, I.; OLANO, J.M.; LOIDI, J.; ESCUDERO, A. Seed bank structure along a semi-arid gypsum gradient in central Spain. **Journal of Environments**, v. 55, p. 287-299, 2003.

CABALLERO, I.; OLANO, J.M.; LUZURIAGA, A.L.; ESCUDERO, A. Spatial coherence between seasonal seed banks in a semi-arid gypsum community: density changes but structure does not. **Seed Science Research**, v. 15, p. 153-160, 2005.

CABALLERO, I.; OLANO, J.M.; ESCUDERO, A.; LOIDI, J. Seed bank spatial structure in semi-arid environments: beyond the patch-bare area dichotomy. **Plant Ecology**, v. 195, p. 215–223, 2008.

CAMPBELL, L.G.; HUSBAND, B.C. Impact of clonal on effective population size in *Hymenoxys herbacea* (Asteraceae). **Heredity**, v. 94, p. 526-532, 2005.

CASTELLANI, T.T.; SCHERER, K.Z.; PAULA, G.S. Population ecology of *Paepalanthus polyanthus* (Bong) Kunth: Demography and life history of a sand dune monocarpic plant. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 24, p. 123-124, 2001.

COFFIN, P.D.; LAUENROTH, K.W. Spatial and temporal variation in the seed bank of a semiarid grassland. **Journal of Botany**, v. 76, p. 53-58, 1989.

COSTA, C.S.B.; SEELINGER, U.; CORDAZZO, C.V. Distribution and phenology of *Andropogon arenarius* Hackel on costal dunes of Rio Grande do Sul, Brazil. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 48, n. 3, p. 527-536, 1988.

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

COSTA, R.C.; ARAÚJO, F.S.; LIMA-VERDE, L.W. Flora and life-form spectrum in an area of deciduous thorn woodland (Caatinga) in northeastern Brazil. **Journal of Arid Environments**, v. 68, n. 3, p. 237-247, 2007.

FACELLI, J.M.; CHESSON, P.; BARNES, N. Differences in seed biology of annual plants in arid lands: a key ingredient of the storage effect. **Ecology**, v. 86, n. 11, p. 2998-3006, 2005.

FEITOZA, M.O.M. **Diversidade e caracterização fitossociológica do componente herbáceo em áreas de Caatinga do nordeste do Brasil**. 72 f. Dissertação (Mestrado em Botânica) - Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, 2004.

FEITOZA, M.O.M.; ARAÚJO, E.L.; SAMPAIO, E.V.S.B.; KILL, L.H.P. Fitossociologia e danos foliares ocorrentes na comunidade herbácea de uma área de Caatinga em Petrolina, PE. In: A.N. MOURA; E.L. ARAÚJO; U.P. ALBUQUERQUE, (Org.) **Biodiversidade, potencial econômico e processos eco-fisiológicos em ecossistemas nordestinos**. v. 1. Recife: Comunigraf, 2008. p. 11-38.

FLORES, S.; DEZZEO, N. Variaciones temporales en cantidad de semillas en el suelo y en lluvia de semillas en un gradiente bosque-sabana en la gran sabana, Venezuela. **Interciencia**, v. 30, n. 1, p. 39-43, 2005.

FORBIS, T.A.; LARMORE, J.; ADDIS, E. Temporal patterns in seedling establishment on pocket gopher disturbances. **Oecologia**, v. 138, p. 112-121, 2004.

FULLER, D.O. Canopy phenology of some mopane and miombo woodlands in eastern Zambia. **Global Ecology and Biogeography**, v. 8, p. 199-209, 1999.

GHERMANDI, L. Seasonal patterns in the seed bank of a grassland in north-western, Patagonia. **Journal of Arid Environments**, v. 35, p. 215-224, 1997.

GOTELLI, N.J. **Ecologia**. Londrina: Editora Planta, 2007. 260p.

GROSS, K.L. A comparison of methods for estimating seed numbers in the soil. **Journal of Ecology**, v. 78, p. 1079-1093, 1990.

GUO, Q.; RUNDEL, P.W. GOODALL, D.W. Horizontal and vertical distribution of desert seed banks: patterns, causes, and implications. **Journal of Arid Environments**, v. 38, p. 465–478, 1998

GUO, Q.; RUNDEL P.W.; GOODALL, D.W. Structure of desert seed banks: comparisons across four North American desert sites. **Journal of Arid Environments**, v. 42, p. 1–14, 1999.

GUSTAFSSON, C.; EHRLÉN, J. Effects of intraspecific and interspecific density on the demography of a perennial herb, *Sanicula europaea*. **Oikos**, v. 100, p. 317-324, 2003.

HANLEY, M.E. Seedling herbivory, community composition and plant life history traits. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 1/2, p. 191-205, 1998.

HULME, P.E. Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 1, p. 32-46, 1998.

JÄKÄLÄNIEMI, A.; TUOMI, J.; SIIKAMÄKI, P.; KILPIÄ, A. Colonization-extinction and patch dynamics of the perennial riparian plant, *Silene tatarica*. **Journal of Ecology**, v. 93, p. 670-680, 2005.

JONGEJANS, E.; KROON, H. Space *versus* time variation in the population dynamics of three co-occurring perennial herbs. **Journal of Ecology**, v. 93, p. 681-692, 2005.

KELLERMAN, M.J.S.; VAN ROOYEN, M.W. Seasonal variation in soil seed bank size and species composition of selected habitat types in Maputaland, South Africa. **Bothalia**, v. 37, n. 2, p. 249-258, 2007

KEMP, P. R. Seed banks and vegetation processes in deserts. In: M.A. LECK; V.T. PARKER; R.L. SIMPSON, (Eds). **Ecology of soil seed banks**. New York: Academic Press, 1989. p. 257-280.

KHURANA, E; SINGH, J.S. Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. **Environmental conservation**, v. 28, p 39-52, 2001.

KOLB, A.; LEIMU, R.; EHRLÉN, J. Environmental context influences the outcome of a plant-seed predator interaction. **Oikos**, v. 116, p. 864-872, 2007.

LEIMU, R.; LEHTILA, K. Effects of two type of herbivores on the population dynamics of a perennial herb. **Basic and Applied Ecology**, v. 7, p. 224-235, 2006.

LIMA, E.M.; ARAÚJO, E.L.; FERRAZ, E.M.N.; SAMPAIO, E.V.S.B.; SILVA, K.A.; PIMENTEL, R.M.M. Fenologia e dinâmica de duas populações herbáceas da Caatinga. **Revista de Geografia**, v. 24, p. 124-141, 2007.

LIMA, E.N. **Influência da sazonalidade na fenologia e na dinâmica populacional de quatro espécies herbáceas de uma área de Caatinga, em Pernambuco, Brasil**. 49 f. Dissertação (Mestrado em Botânica)- Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, 2007.

LOBO, P.C.A. **Análise do banco de sementes em uma área de caatinga-PE após simulação de seca**. 34 f. Monografia (Graduação em biologia), Universidade de Pernambuco, Recife, 2008.

LÓPEZ, R.P. Soil seed bank in the semi-arid Prepuna of Bolivia. **Plant Ecology**, v. 168, p. 85-92, 2003.

LYRA, A.L.R.T. **Efeito do relevo na vegetação de duas áreas do município de Brejo da Madre de Deus (PE)**. 135 f. Dissertação (Mestrado em Botânica)- Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, 1982.

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

MAYOR, M.D.; BÓO, M.R.; PELÁEZ, V.D.; ELÍA, R.O. Seasonal variation of the seed bank of *Medicago minima* and *Erodium cicutarium* as related to grazing history

and presence of shrubs in central Argentina. **Journal of Arid Environments**, v. 43, p. 205-212, 1999.

MAYOR, M.D.; BÓO, M.R.; PELÁEZ, V.D.; ELÍA, R.O. Seasonal variation of the soil seed bank of grasses in central Argentina as related to grazing and shrub cover. **Journal of Arid Environments**, v. 53, p. 467-477, 2003.

MILLER, A.; DUNCAN, R. Extrinsic and intrinsic controls on the distribution of the critically endangered cress, *Ischnocarpus exilis* (Brassicaceae). **Biological Conservation**, v. 110, p. 153-60, 2003.

NESS, J.H.; MORIN, D.F. Forest edges and landscape history shape interactions between plants, seed-dispersing ants and seed predators. **Biological Conservation**, v. 141, p. 838-847, 2008.

NING, L.; GU, F.; CHANGYAN, T. Characteristics and dynamics of the soil seed bank at the north edge of Taklimakan Desert. **Science in China Series D: Earth Sciences**, v. 50, sup. 1, p. 122-127, 2007

NIPPERT, J.B.; KNAPP, A.K.; BRIGGS, J.M. Intra-annual rainfall variability and grassland productivity: can the past predict the future? **Plant Ecology**, v. 184, p. 65-74, 2006.

NOEL, F.; PORCHER, E.; MORET, J.; MACHON, N. Connectivity, habitat heterogeneity, and population persistence in *Ranunculus nodiflorus*, an endangered species in France. **New Phytologist**, v. 169, p. 71-84, 2005.

NORDBAKKEN, J.F.; RYDGREN, K.; OKLAND, R.H. Demography and population dynamics of *Drosera anglica* and *D. rotundifolia*. **Journal of Ecology**, v. 92, p. 110-121, 2004.

ODUM, E.P. **Ecologia**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 1988. 434p.

ONAINDIA, M.; AMEZAGA, I. Seasonal variation in the seed banks of native woodland and coniferous plantations in Northern Spain. **Forest Ecology and Management**, v. 126, p. 163-172, 2000.

PESSOA, L.M. **Variação espacial e sazonal do banco de sementes do solo em uma área de Caatinga Serra Talhada, PE**. 45f. Dissertação (Mestrado em Botânica) – Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, 2007.

- PESSOA, L.M.; RODAL, M.J.N.; SILVA, A.C.B.L.E.; COSTA, K.C.C. Levantamento da flora herbácea em um trecho de Caatinga, RPPN Maurício Dantas, Pernambuco. **Revista Nordestina de Biologia**, v. 18, n. 1, p. 27-53, 2004.
- PETERS, D.P.C. Plant species dominance at a grassland-shrubland ecotone: an individual-based gap dynamics model of herbaceous and species woody. **Ecological Modeling**, v. 152, p. 5-32, 2002.
- PINO, J.; PICÓ, F.X.; ROA, E. Population dynamics of the rare plant *Kosteletzkya pentacarpos* (Malvaceae): a nine-year study. **Botanical Journal**, v. 153, p. 455-462, 2007.
- PRADO, D. As Caatingas da América do Sul. In: I.R. LEAL; M. TABARELLI; J.M.C. SILVA (eds). **Ecologia e conservação da Caatinga**. Recife: Editora Universitária, 2003. p. 3-73.
- PRICE, J.N.; MORGAN, J.W. Vegetation dynamics following resource manipulation in herb-rich woodland. **Plant Ecology**, v. 188, p. 29-37, 2007.
- PUGNAIRE, F.I.; LÁZARO, R. Seed bank and understory species composition in a semi-arid environment: the effect of shrub age and rainfall. **Annals of botany**, v. 86, p. 807-813, 2000.
- REIS, A.M.; ARAÚJO, E.L.; FERRAZ, E.M.N.; MOURA, A.N. Inter-annual variations in the floristic and population structure of an herbaceous community of “Caatinga” vegetation in Pernambuco, Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 29, n. 3, p. 497-508, 2006.
- REY, P.J.; RAMIREZ, J.M.; SÁNCHEZ-LAFUENTE, A.M. Seed-vs. microsite-limited recruitment in a myrmecochorous herb. **Plant Ecology**, v. 184, p. 213-222, 2006.
- RIZZINI, C.A. **Tratado de Fitogeografia do Brasil: aspectos sociológicos e florísticos**. v. 2. São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo, 1976. 325p.
- ROBERTS, H. A; SIMPSON, R. L. Seed banks: general concepts and methodological issues. In: M.A. LECK; T.V. PARKER; R.L.A.F. SIMPSON (eds.) **Ecology of soil seed banks**. New York, 1989. p. 3-7.
- RODAL, M.J.N.; NASCIMENTO, L.M.; MELO, A.L. Composição florística de um trecho de vegetação arbustiva caducifólia, no município de Ibimirim, Pernambuco, Brasil. **Acta Botanica Brasílica**, v. 13, n. 1, p. 15-28, 1999.

- SALO, L.F. Population dynamics of red brome (*Bromus madritensis* subsp. *rubens*): times for concern, opportunities for management. **Journal of Arid Environments**, v. 57, p. 291-296, 2004.
- SAMPAIO, E.V.S.B. Overview of the Brazilian Caatinga. In: S. BULLOCK; H.A., MOONEY; E. MEDINA (eds.). **Seasonally dry tropical forests**. Cambridge: University Press, 1995. p. 35–58.
- SANTOS, D.M. **Variação espaço-temporal do banco de sementes em uma área de floresta tropical seca (caatinga) – Pernambuco**. 57 f. Monografia (Graduação em biologia), Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, 2008
- SANTOS, J.M.F.F.; ANDRADE, J.R.; LIMA, E.N.; SILVA, K.A.; ARAÚJO, E.L. Dinâmica populacional de uma espécie herbácea em uma área de floresta tropical seca no Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 5, p. 855-857, 2007.
- SANTOS, M.F.A.V. **Características de solos e vegetação em dez áreas de Caatinga de Pernambuco**. 225 f. Dissertação (Mestrado em Botânica) - Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, 1987.
- SHEN, Y.; LIU, W.; CAO, M.; LI, Y. Seasonal variation in density and species richness of soil seed-banks in karst forests and degraded vegetation in central Yunnan, SW China. **Seed Science Research**, v. 17, p. 99–107, 2007.
- SILVA, K.A.; ARAÚJO, E.L.; FERRAZ, E.M.N. Estudo florístico do componente herbáceo e relação com solos em áreas de Caatinga do embasamento cristalino e bacia sedimentar, Petrolândia-PE. **Acta Botanica Brasilica**, v. 22, p. *prelo*, 2008b.
- SILVA, K.A.; LIMA, E.M.; SANTOS, J.M.F.F.; ANDRADE, J.R.; SANTOS, D.M.; SAMPAIO, E.V.S.B.; ARAÚJO, E.L. Dinâmica de gramíneas em uma área de Caatinga de Pernambuco-Brasil. In: A.N. MOURA; E.L. ARAÚJO; U.P. ALBUQUERQUE (Org.) **Biodiversidade, potencial econômico e processos eco-fisiológicos em ecossistemas nordestinos**. v. 1. Recife: Comunigraf, 2008a. p. 105-129.
- SLETVOLD, N. Density-dependent growth and survival in a natural population of the facultative biennial *Digitalis purpurea*. **Journal of Ecology**, v. 93, p. 727-736, 2005.
- SUZUKI, Z.O.; KUDOH, H.; KACHI, N. Spatial and temporal variations in mortality of the biennial plant, *Lysimachia rubida*: effects of intraspecific competition and environmental heterogeneity. **Journal of Ecology**, v. 91, p. 114-125, 2003.

THOMPSON, K.; GRIME, J.P. Seasonal variation in the seed bank of herbaceous species in ten contrasting habitats. **Journal of Ecology**, v. 67, p. 893-921, 1979.

THOMSON, D. Measuring the effects of invasive species on the demography of a rare endemic plant. **Biological Invasions**, v. 7, p. 615-624, 2005.

TOMIMATSU, H.; OHARA, M. Evaluating the consequences of habitat fragmentation: a case study in the common forest herb *Trillium camschatcense*. **Population Ecology**, v. 48, p. 189-198, 2006.

TRABA, J.; AZCÁRATE, F.M.; PECO, B. The fate of seeds in Mediterranean soil seed banks in relation to their traits. **Journal of Vegetation Science**, v. 17, p. 5-10, 2006.

VEGA, E.; MONTAÑA, C. Spatio-temporal variation in the demography of a bunch grass in a patchy semiarid environment. **Plant Ecology**, v. 175, p. 107-120, 2004.

VIEIRA, D.L.M; SCARIOT, A. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for regeneration. **Restoration ecology**, v. 14, p. 11-20, 2006.

VOLIS, S.; MENDLINGER, S.; WARD, D. Demography and role of the seed bank in Mediterranean and desert populations of wild barley. **Basic and Applied Ecology**, v. 5, p. 53-64, 2004.

VOLIS, S.; MENDLINGER, S.; WARD, D. Differentiation in populations of *Hordeum spontaneum* along a gradient of environmental productivity and predictability: life history and local adaptation. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 77, p. 479-490, 2002.

WANG, R.Z. Demographic variation and biomass allocation of *Agropyron cristatum* grown on steppe and dune sites in the Hunshandake Desert, North China. **Grass and Forage Science**, v. 60, p. 99-102, 2005.

WANG, S.M.; ZHANG, X.; LI, Y.; ZHANG, L.; XIONG, Y.C.; WANG, G. Spatial distribution patterns of the soil seed bank of *Stipagrostis pennata* (Trin.) de winter in the gurbantonggut desert of north-west, China. **Journal of arid environments**, v. 63, p. 203-222. 2005.

WEPPLER, T.; STÖCKLIN, J. Does pre-dispersal seed predation limit reproduction and population growth in the alpine clonal plant *Geum reptans*? **Plant Ecology**, v. 187, p. 277-287, 2006.

WILLIAMS, P.R.; CONGDON, R.A; GRICE, A.C; CLARKE, P.J. Germinable soil seed banks in a tropical savanna: seasonal dynamics and effects of fire. **Austral Ecology**, v. 30, p. 79–90, 2005.

ZHAO, H.; ZHOU, R.; SU, Y.; ZHANG, H.; ZHAO, L.; DRAKE, S. Shrub facilitation of desert land restoration in the Horqin Sand Land of Inner Mongolia. **Ecological Engineering**, v. 31, p. 1–8, 2007.

4. CAPÍTULO 1

Riqueza e densidade do banco de sementes em uma área semi-árida no Nordeste do
Brasil

Kleber Andrade da Silva^{1*}, Elcida de Lima Araújo¹, Ulysses Paulino de Albuquerque¹ e
Elba Maria Nogueira Ferraz²

¹Universidade Federal Rural de Pernambuco, Departamento de biologia, Área de
Botânica, Dois Irmãos, Recife, Pernambuco e ²Centro Federal de Educação
Tecnológica, Cidade Universitária, Recife, Pernambuco

*Autor para correspondência. E-mail: kleberandradedasilva@hotmail.com

Annals of Botany

RESUMO

- *Introdução e objetivos* Considerando-se que a riqueza e a densidade do banco de sementes nos ambientes áridos e semi-áridos do mundo apresentam forte variação entre estações climáticas, anos e no espaço vertical, este estudo objetiva avaliar a variação espaço-temporal do banco de sementes em uma área semi-árida (Caatinga), no Nordeste do Brasil.
- *Métodos* Foram coletadas 105 amostras de serrapilheira e de solo, na profundidade de 0-5 cm, em parcelas de 20 x 20 cm, em três estações chuvosas e três secas. A riqueza e a densidade foram determinadas pelo método de emergência de plântulas.
- *Principais resultados* Emergiram do banco 79 espécies. Nos três anos, a riqueza e a densidade foram mais elevadas no solo do que na serrapilheira. Houve variação sazonal significativa na riqueza apenas no primeiro ano e não houve diferença entre anos. A similaridade entre estações e entre anos foi menor que 50%. A densidade média estimada foi de 591 sem.m⁻². Houve variação sazonal significativa na densidade no segundo e no terceiro ano. A densidade foi maior no primeiro ano. Totais pluviométricos registrados em passados ecológicos mais distantes do tempo de coleta da amostra do banco mantêm relação significativa com a densidade de sementes
- *Conclusões* As variações sazonais e anuais nos totais pluviométricos exercem influência sobre a riqueza e a composição do banco de sementes. Apesar de riqueza de espécies ser mais elevada na estação chuvosa nem sempre a densidade de sementes no banco do solo também é e, entre anos, este padrão pode variar, devido ao efeito cumulativo dos totais pluviométricos de eventos passados.

Palavras-chave: Variação espacial, variação temporal, pluviosidade, plântulas, banco de sementes, semi-árido, densidade, riqueza, herbáceas, casa de vegetação.

INTRODUÇÃO

As florestas tropicais secas ocorrem em extensas áreas das Américas, da África, da Ásia e da Austrália (Khurana e Singh, 2001). Nestas florestas, as variações sazonais e anuais nos totais pluviométricos exercem influência sobre a riqueza (Pugnaire e Lazaro, 2000; Williams *et al.*, 2005; Pessoa, 2007) e a quantidade de sementes (Coffin e Lauenroth, 1989; Mayor *et al.*, 1999; Lopez, 2003; Facelli *et al.*, 2005; Williams *et al.*, 2005) que ficam armazenadas no solo das florestas secas. No espaço, geralmente, a densidade de sementes é maior nas camadas mais superficiais do solo e diminui com a profundidade (Guo *et al.*, 1998; Costa e Araújo, 2003; Ning *et al.*, 2007). A densidade de sementes na serrapilheira pode ser maior (Costa e Araújo, 2003) ou menor (Guo *et al.*, 1998; Mamede e Araújo, 2008) do que a densidade de sementes encontrada no solo.

A sazonalidade em alguns ambientes secos, como o que ocorre no tipo vegetacional conhecido como Caatinga, situada no nordeste do Brasil, é caracterizada pela nítida distinção das estações climáticas, sendo uma chuvosa (com duração de três a seis meses) e uma seca (com duração de seis a nove meses). A chuvosa concentra 80 a 90% dos totais pluviométricos, distribuídos de forma irregular (Nimer, 1979; Samapio, 1995; Araújo *et al.*, 2007).

No domínio vegetacional da Caatinga, algumas das espécies florescem e dispersam sementes na estação chuvosa, algumas florescem no fim da estação chuvosa e dispersam suas sementes na estação seca e algumas florescem na estação seca e dispersam suas sementes na estação chuvosa subsequente. Além disso, a maior parte das espécies lenhosas perde as folhas durante a estação seca, como forma de ajuste a deficiência hídrica, o que favorece o acúmulo de serrapilheira (Barbosa *et al.*, 1989; Machado *et al.*, 1997; Barbosa *et al.*, 2003; Lima *et al.*, 2007). Todavia, a camada de serrapilheira tende a ser pouco profunda em ambientes semi-áridos e a decomposição da mesma mantém relação com diferentes fatores, incluindo precipitação (Regina, 2001; Austin e Vivanco, 2006; Vourtilis *et al.*, 2007).

O ritmo fenológico registrado acima mostra existir variação na entrada de sementes no banco do solo, no tempo e no espaço, indicando que a influência da sazonalidade climática sobre a manutenção da densidade e riqueza de espécies no banco pode ser atenuada pelas características fenológicas das espécies da área. Todavia, outras variáveis influenciam o complexo cenário da dinâmica do banco de sementes. Entre elas destaca-se a forma de vida terófito que apresenta elevada frequência de ocorrência na

vegetação da Caatinga (Araújo *et al.*, 2007). Espécies terófitas complementam seu ciclo de vida na estação favorável (estação chuvosa) e passam à estação desfavorável (estação seca) no banco do solo na forma de sementes (Raunkiaer, 1934). Todavia, chuvas eventuais que ocorram na estação seca possibilitam ocorrência de nascimentos seguidos de morte (Araújo, 2005; Araújo *et al.*, 2005b; Lima *et al.*, 2007; Silva *et al.*, 2008) e isto pode levar a uma diminuição do quantitativo de sementes armazenadas no banco, mostrando novamente que variações sazonais têm um importante papel sobre a dinâmica do banco de sementes de ambientes secos.

Até o presente momento, apenas três trabalhos em Pernambuco (Pessoa, 2007; Lobo, 2008; Santos, 2008) e dois no Ceará (Costa e Araújo, 2003; Mamede e Araújo, 2008) que descreveram a influência de variáveis ambientais sobre a dinâmica do banco de sementes da Caatinga foram realizados. De maneira geral, todos confirmam que a sazonalidade climática explica parte da dinâmica do banco de sementes. Apesar do avanço científico possibilitado com o desenvolvimento destes estudos, eles apresentam características do banco de sementes em um baixo número de condições de habitats, sendo ainda insuficientes para construção de um cenário que represente toda a heterogeneidade de tipos fisionômicos deste tipo de vegetação.

Partindo da premissa de que heterogeneidade temporal influencia a dinâmica do banco de sementes em ambientes secos, espera-se encontrar baixa densidade de sementes no solo em estações climáticas desfavoráveis, acompanhada de baixa riqueza de espécies, o que deve torna-se mais reduzido à medida que aumente a profundidade de deposição da semente no solo. Diante desta hipótese, este estudo visa responder as seguintes perguntas: 1) Riqueza e densidade de sementes do banco do solo diferem entre as estações climáticas? 2) Densidade de sementes do banco do solo pode ser explicada por características de anos chuvosos passado? A riqueza e a densidade de sementes do banco diferem entre solo e serrapilheira?

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado em um fragmento de floresta seca, conhecida como Caatinga, na Estação Experimental da Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária – IPA (8°14'18"S e 35°55'20"W, 535 m de altitude), em Caruaru, Pernambuco, Brasil. A

Estação mantém um trecho de vegetação nativa onde não é permitido o desenvolvimento de atividades humanas nem o trânsito de animais para o pastoreio. Este trecho é considerado como preservado. O clima é estacional, com precipitação média anual de 680 mm e temperaturas mínima e máxima absolutas de 11°C e 38°C, respectivamente. O solo é Podzólico Amarelo Eutrófico e a área é drenada pelo riacho Olaria, afluente do rio Ipojuca (Alcoforado-Filho *et al.*, 2003; Araújo *et al.*, 2005a,b; Reis *et al.*, 2006; Silva *et al.*, 2008). O componente lenhoso da área apresenta elevada riqueza de Leguminosae e Euphorbiaceae (Alcoforado-Filho *et al.*, 2003) e o componente herbáceo, elevada riqueza de Malvaceae, Poaceae, Asteraceae, Euphorbiaceae e Convolvulaceae (Araújo *et al.*, 2005a; Reis *et al.*, 2006).

Os dados de precipitação mensal (Fig. 1) foram coletados na própria Estação Experimental. A estação chuvosa, geralmente, ocorre entre março e agosto. No entanto, existe uma grande variação nos totais de precipitação dentro de cada ano e a estação chuvosa pode ser antecipada para fevereiro ou prolongada até setembro. Além disso, podem ocorrer momentos de veranico dentro da estação chuvosa e chuvas erráticas dentro da estação seca (Silva, 2008). A estacionalidade climática determina a deciduidade da flora lenhosa durante a estação seca e a visibilidade da maioria das ervas apenas na estação chuvosa.

Amostragem e análise

No trecho de vegetação nativa da Estação Experimental do IPA existe uma área amostral de 1 ha onde vêm sendo realizados estudos sobre o componente herbáceo da vegetação, em 105 parcelas fixas (Araújo *et al.*, 2005a; Reis *et al.*, 2006; Silva *et al.*, 2008). Para estudar o banco de sementes, foram realizadas seis coletas (uma por estação climática) no entorno destas parcelas e em pontos diferentes, sendo três nos finais das estações chuvosas (agosto de 2005, agosto de 2006 e setembro de 2007) e três nos finais das estações secas (janeiro de 2006, janeiro de 2007 e fevereiro de 2008). Em cada estação climática, foram coletadas separadamente 105 amostras de serrapilheira e de solo, na profundidade de 0-5 cm, em parcelas de 20 x 20 cm. O número e o tamanho das unidades amostrais do banco de sementes seguiram o método proposto por Thompson (1986).

As amostras coletadas foram transferidas para bandejas de isopor (20 x 38 x 3 cm) e as bandejas distribuídas em seis bancadas, na casa de vegetação da Universidade

Federal Rural de Pernambuco, em Recife. Foi feita irrigação diária, sob temperatura ambiente. A determinação da riqueza e da densidade foi realizada pelo método de emergência de plântulas (Brown, 1992; Warr *et al.*, 1993), fazendo-se o monitoramento diariamente, por um período de seis meses. Após a emergência, as plântulas identificadas foram removidas das bandejas. As plântulas não identificadas foram transplantadas (cinco por morfoespécie) para sacos de polietileno e monitoradas até obtenção de material reprodutivo (no caso das herbáceas), para identificação. Foram colocadas, aleatoriamente, dez bandejas com areia lavada e esterilizada em autoclave, em cada bancada, para controle da contaminação do experimento pela possível chuva local de sementes. A densidade foi expressa em sementes por metro quadrado (Baskin e Baskin, 1989).

Foi elaborada uma lista com todas as espécies que germinaram do banco de sementes de acordo com APG II. A identificação das espécies foi feita por consultas à literatura específica, comparações com exsiccatas depositadas nos herbários Prof. Vasconcelos Sobrinho (PEUFR) e Dárdano de Andrade Lima (IPA) e com o auxílio de especialistas.

O poder explicativo de variações de totais pluviométricos sobre as densidades do banco de sementes foi avaliado para o tempo presente e para o tempo futuro, utilizando análise de regressão linear. No tempo presente as densidades do banco de sementes estimadas nas amostras anuais e, isoladamente, em cada estação climática foram relacionadas aos totais pluviométricos registrados no período presente de cada amostra.

Para o tempo futuro foram considerados apenas os totais pluviométricos de estações climáticas passadas (ou seja, desconsiderando o total de precipitação do tempo presente de cada amostra), considerando como tempo zero os totais pluviométricos do ano anterior ao início do estudo (ano de 2004). Além disso, a análise do poder explicativo dos totais pluviométricos pra o tempo futuro foi subdividida, considerando o passado imediato e o passado longínquo. No caso do passado imediato foi realizada uma análise de regressão linear entre a densidade de sementes do banco de cada amostra com apenas os totais pluviométricos da estação climática antecedente ao período da amostra. No caso do passado longínquo, as densidades de sementes do banco de cada amostra foram relacionadas com a média dos totais pluviométricos de todas as estações climáticas anteriores ao período da amostra realizada.

Foi calculada a similaridade florística entre estações chuvosa e seca e entre anos, utilizando-se o índice de Sorensen (Krebs 1989). Diferenças na riqueza de espécies

entre solo e serrapilheira, entre estações e entre anos foram verificadas pelo teste Qui-Quadrado, com correção de Yates. Diferenças na densidade entre o solo e a serrapilheira, entre estações e entre anos foram verificadas pelo teste de variância Kruskal-Wallis (H) (Zar, 1996). As análises foram feitas com o programa BioEstat 2.0.

RESULTADOS

Riqueza

Um total de 79 espécies, distribuídas por 32 famílias e 50 gêneros, emergiu do banco de sementes (serrapilheira mais camada de 0-5 cm de profundidade), sendo 30 registradas apenas na camada superficial do solo e oito apenas na serrapilheira. Das 79 espécies encontradas, oito foram identificadas apenas como morfoespécies, 14 apenas ao nível de família, uma ao de Subfamília e cinco ao de gênero. Excluindo as morfoespécies, 80% foram herbáceas, 6% árvores e 10% arbustos. As famílias mais ricas foram Euphorbiaceae, Poaceae, Fabaceae e Malvaceae tanto na serrapilheira quanto na camada superficial do solo (Tabela 1). Nos três anos, a riqueza foi maior no solo que na serrapilheira, mas a diferença não foi significativa no segundo e no terceiro ano (Tabela 1). Apenas na estação seca do primeiro ano a flora da serrapilheira aprendeu-se totalmente semelhante à flora encontrada no solo (Tabela 1).

A riqueza foi maior nas estações chuvosas que nas secas, mas a diferença foi significativa apenas no primeiro ano (Tabela 1). Trinta e duas espécies ocorreram apenas na estação chuvosa e 11 apenas na seca. Não houve diferença significativa no número de espécies entre anos, apesar da riqueza ter sido maior no primeiro ano (Tabela 1). Cinquenta e nove espécies apresentam ocorrência descontínua no banco solo entre os anos monitorados. Apenas *Delilia biflora*, *Callisia repens*, *Cyperus uncinulatus*, *Phaseolus peduncularis*, *Panicum trichoides*, *Tallinum triangulari* e *Pilea hyalina* estiveram presentes nas estações chuvosas e secas dos três anos (Tabela 1).

A similaridade entre a estação chuvosa e seca foi de 37, 37 e 34% nos anos I, II e III, respectivamente. A flora registrada no primeiro ano foi 46 e 34% semelhante à flora do segundo e do terceiro ano, respectivamente. A semelhança entre o ano II e III foi de 41%.

Densidade

Em média 4.907, 1.276 e 1.271 plântulas emergiram do banco de sementes nos anos I, II e III, respectivamente, que representa uma densidade média estimada de 591 sem.m⁻². Nos três anos, a densidade foi significativamente maior no solo que na serrapilheira (tabela 2). No primeiro ano, não houve variação sazonal significativa na densidade; no segundo ano, a densidade foi maior na estação chuvosa; e no terceiro ano, na estação seca (Tabela 2). Houve variação anual significativa na densidade, entre as estações chuvosas e secas. A densidade média anual foi maior no primeiro ano (Tabela 2). As espécies com maior número de indivíduos foram *Pilea hyalina*, *Delilia biflora* e *Panicum trichoides*. A maioria das espécies ocorreu com poucos indivíduos. Todas as espécies apresentaram variação sazonal e anual na densidade (Tabela 1).

Totais pluviométricos registrados no período das coletas do banco de sementes, bem como, totais pluviométricos registrados no período anterior ao período de coletas não mantem relação com os totais de densidades de sementes quantificadas (Fig. 2A e B). Todavia, totais pluviométricos registrados em passados ecológicos mais distantes do tempo de coleta da amostra do banco de sementes mantêm relação altamente significativa ($R^2 = 0,90$; $P = 0,004$) com a densidade de sementes estimadas.

DISCUSSÃO

Riqueza

A riqueza florística anual registrada neste estudo está dentro da faixa de variação encontrada em outros ambientes áridos e semi-áridos do mundo (tabela 3), sendo menor na serrapilheira como já observado por Santos (2008) e Lobo (2008) para vegetação da Caatinga. A flora do banco de sementes já havia sido registrada nesta mesma área em estudos anteriores (Alcoforado-Filho *et al.*, 2003; Araújo *et al.*, 2005a; Reis *et al.*, 2006; Lucena *et al.*, 2008). Com exceção de Malvaceae, as demais famílias com elevada riqueza já haviam sido apontadas no banco de sementes de outras áreas de Caatinga (Costa e Araújo, 2003; Pessoa, 2007; Lobo, 2008; Santos, 2008; Mamede e Araújo, 2008), confirmando a importância das mesmas neste tipo vegetacional.

A riqueza de espécies do banco de sementes dos ambientes secos varia no tempo. Entre os fatores que geram tal variação, a disponibilidade de água tem sido

extremamente questionada, existindo áreas onde a maior disponibilidade de água favorece ao aumento da diversidade e áreas em que o oposto vem sendo registrado. Por exemplo, quanto à riqueza, Pugnaire e Lazaro (2000) verificaram que o número de espécies do banco, em uma vegetação semi-árida no sudeste da Espanha, foi mais relacionado com a pluviosidade, pois a riqueza foi maior no ano de maior precipitação. Pessoa (2007) e Santos (2008) encontraram riqueza mais elevada durante a estação chuvosa em áreas de caatinga. Williams *et al.* (2005), em uma área semi-árida no Nordeste da Austrália, encontraram relação oposta, pois a riqueza foi maior na estação seca e reduziu-se significativamente na estação chuvosa.

Um outro fator de influência na riqueza de espécies do banco de semente é o tempo em que ocorre a dispersão e o recrutamento de plântulas. Por exemplo, Caballero *et al.* (2005) verificaram que a riqueza de espécies de uma área semi-árida da Espanha Central foi maior após a dispersão das sementes e menor após o período de emergência de plântulas.

Este estudo mostra que no banco de sementes da caatinga ocorrem variações sazonais e interanuais na riqueza de espécies, existindo uma tendência de a mesma ser maior na estação chuvosa. Reduções nos totais pluviométricos entre anos podem reduzir a riqueza do banco de sementes da Caatinga, porém o efeito de tais reduções pode só ser visível em anos subsequentes, uma vez que o ano mais chuvoso (terceiro ano monitorado) e, que exibiu menor riqueza de espécies, foi antecedido por um ano de baixa disponibilidade hídrica (Tabela 1; Fig. 1).

Quanto à composição, a semelhança florística do banco de semente de ambientes secos tem variado de 22 a 53% entre estações climáticas (Ghermandi, 1997; López, 2003; Caballero *et al.*, 2005). Esta baixa semelhança aponta que a composição do banco de sementes também apresenta forte variação temporal. Na Caatinga, Pessoa (2007) verificou que a flora do banco coletada na estação chuvosa foi 52% semelhante à flora do banco da estação seca. Neste estudo, a semelhança florística entre as estações chuvosa e seca foi inferior a 40% nos três anos e, entre anos, foi inferior a 50%. Tal heterogeneidade florística sazonal mostra existir grupos de espécies no banco do solo da caatinga com dinâmicas influenciadas por fatores ambientais distintos, apesar de ocorrerem em uma mesma área, são eles: 1) espécies co-ocorrentes no tempo e no espaço; 2) espécies de ocorrência sazonal (Tabela 1). Algumas espécies mostraram ainda descontinuidade de ocorrência sazonal no tempo, evidência esta que fortalece a

hipótese, lançada por Araújo *et al.* (2005a) e Reis *et al.* (2006), sobre a existência de floras permanente e flutuante no tempo no componente herbáceo da caatinga.

Houve redução significativa de riqueza na estação seca apenas do primeiro ano (Tabela 1) e tal fato pode ser justificado de duas formas: 1) o desaparecimento de espécies com baixa densidade na seca; 2) o aumento na densidade de *Pilea hyalina*, *Delilia biflora* e *Panicum trichoides* que na estação chuvosa apresentavam baixa densidade (Tabela 1), sugerindo que suas sementes possam ser dispersas na seca ou que apresentem mecanismos de dormência que evitam elevados recrutamentos sazonais. Estas três espécies também formam populações numerosas na área de estudo (Araújo *et al.*, 2005a; Reis *et al.*, 2006).

Densidade

As densidades de sementes (anual e média) do banco do solo estão dentro da faixa de variação registrada em outros ambientes áridos e semi-áridos do mundo (Tabela 3), sendo menor na serrapilheira. Em áreas de deserto na América do Norte, a serrapilheira abriga poucas sementes e grande parte delas está armazenada nas camadas superficiais do solo (Guo *et al.*, 1998), porém em áreas de Caatinga, a diferença de densidade de sementes entre serrapilheira e solo tem variado. Por exemplo, Costa e Araújo (2003) encontraram maior densidade de sementes na serrapilheira do que no solo, sendo o inverso registrado por Mamede e Araújo (2008), Lobo (2008) e Santos (2008). Estes resultados mostram que apesar da heterogeneidade temporal dos totais pluviométricos influenciarem a dinâmica do banco de sementes em ambientes semi-áridos (Coffini e Lauenroth, 1989; Facelli *et al.*, 2005; Williams *et al.*, 2005), o quantitativo de sementes retidas no banco do solo tende ser sempre maior na profundidade de 0-5 cm.

Todavia, existem variações sazonais e interanuais no quantitativo de sementes do solo, haja vista as diferenças interanuais encontradas (Tabela 2). Tais variações podem estar relacionadas com a época de dispersão de sementes e de nascimentos de plântulas, como já indicado acima para riqueza do banco, pois em ambientes áridos e semi-áridos densidade de sementes pode ser maior após o período de dispersão e menor após o período de emergência de plântulas (Bertiller e Aloia, 1997; Ghermandi, 1997; Caballero *et al.*, 2005; Wang *et al.*, 2005; Ning *et al.*, 2007).

Especificamente em áreas de caatinga, o período de emergência de plântulas ocorre durante a estação chuvosa (Araújo *et al.*, 2005b; Araújo *et al.*, 2007; Lima *et al.*, 2007; Andrade *et al.*, 2007; Santos *et al.*, 2007; Silva *et al.*, 2008). No entanto, chuvas eventuais, que ocorram durante a estação seca, também podem induzir a germinação de sementes influenciando a dinâmica do banco do solo. Porém, a chance de sobrevivência da plântula recrutada na estação seca é baixa e a morte ocorre antes da fase reprodutiva (Araújo *et al.*, 2005b; Araújo *et al.*, 2007; Lima, 2007; Silva, 2008), mostrando que a produção de sementes para reposição do banco pode ficar comprometida.

Durante o tempo de monitoramento do banco de sementes ocorreram chuvas erráticas (Fig. 1) nas estações secas de 2005 (dezembro) e de 2008 (Janeiro), aumentando o quantitativo de chuvas das estações secas, fato que eventualmente ocorre na vegetação da caatinga (Araújo *et al.* 2005b; Lima, 2007; Silva, 2008). Todavia, o *input* de chuvas ocorrentes nos períodos secos de 2005 e de 2008 só proporcionou diferença na densidade de sementes estimada entre as estações chuvosa e seca do ano de 2008 (Tabela 2). A maioria das populações presentes no banco do solo reduziu sua densidade em cerca de 50% entre as estações climáticas do segundo e do terceiro ano (Tabela 2), indicando que todas as espécies do banco do solo são sensíveis as variações sazonais.

Em ambientes áridos e semi-áridos as evidências também apontam comportamento contraditório entre totais de precipitação e aumento de densidade de sementes no banco do solo, podendo ocorrer: 1. maior quantitativo de sementes em períodos mais chuvosos, como o registrado no sul da Austrália por Facelli *et al.* (2005) e no nordeste do Brasil por Pessoa (2007), Santos (2008) e Lobo (2008); 2. maior quantitativo de sementes em estações secas, como o registrado por Coffin e Lauenroth (1989) no norte de Colorado e por Williams *et al.* (2005) no nordeste da Austrália e 3. ausência de diferença no quantitativo de sementes entre estações chuvosa e seca, como o registrado por López (2003) no semi-árido da Bolívia e por Mayor *et al.* (1999), na Argentina. Estas três tendências foram registradas neste estudo para uma mesma área da caatinga.

As diferenças anuais e sazonais no banco de sementes (Tabela 2) e os divergentes cenários de respostas que o banco de sementes de ambientes semi-áridos apresenta em relação aos totais pluviométricos (Coffin e Lauenroth 1989; Mayor *et al.*, 1999; López, 2003; Williams *et al.*, 2005; Facelli *et al.*, 2005; Pessoa, 2007; Santos,

2008; Lobo, 2008), leva-nos a questionar qual seria o papel preditivo dos totais pluviométricos na dinâmica de sementes do solo da caatinga.

Por um lado, discutir neste artigo o papel de totais pluviométricos anuais de tempos presentes e passados sobre a densidade de sementes do solo seria precipitado, pois três anos são insuficientes para uma análise mais robusta (Fig. 2A, B e C). Mesmo assim, foi constatado que a precipitação anual registrada em 2004, ano anterior ao início do estudo, foi de 1.064,3 mm, o que poderia justificar a elevada densidade do primeiro ano (Tabela 1). Esta tendência foi mantida em 2005, pois a precipitação reduziu 30% (733,4mm), ocorrendo uma redução significativa na densidade de sementes encontrada no ano de 2006. Todavia, de forma contraditória, a precipitação de 2006 foi de 586,5 mm, no entanto, a densidade de sementes do terceiro ano foi semelhante a do segundo, mostrando fragilidade na relação entre totais anuais de precipitação e densidades de sementes do solo.

Por outro lado, a ausência de relação entre totais pluviométricos dos tempos presente (período de realização da mostra) e passado imediato (período anterior ao período da amostra) com os totais de sementes estimados em cada amostra coletada (Fig. 2A e B) é um fato importante e indicativo de que o parâmetro quantitativo de chuvas do presente ou de tempos ecologicamente muito recentes não permite compreender com clareza a dinâmica do banco de sementes e, talvez por isso, este estudo tenha registrado anos em que os totais de sementes no banco do solo foram mais elevados na estação seca (Tabela 2), período em que muitas espécies da caatinga ainda estão dispersando sementes (Machado *et al.*, 1997; Barbosa *et al.*, 2003; Lima *et al.*, 2007).

Outro importante registro deste estudo é o fato de que 90% da variação de densidade de sementes do banco do solo mantem relação com os totais de chuvas de tempos passados não imediatos (Fig. 2C). Isto mostra que características climáticas do passado têm elevado poder preditivo sobre a densidade de sementes de tempos futuros, indicando que processos ecológicos mantenedores da diversidade em ambientes secos, como a dinâmica do banco de semente, precisam ser avaliados em séries temporais longas para serem compreendidos com mais clareza.

De maneira geral, este estudo apontou que o banco de sementes da Caatinga é rico em espécies herbáceas, mas a densidade e a riqueza de espécies são baixas na serrapilheira. Além disso, a riqueza e a densidade do banco de sementes da Caatinga apresentam variação temporal. Apesar de riqueza de espécies ser mais elevada na

estação chuvosa nem sempre a densidade de sementes no banco do solo também é e, entre anos, este padrão pode variar, devido ao efeito cumulativos dos totais pluviométricos de eventos passados.

Implicações para a conservação

A fragmentação e a degradação de habitats de ambientes áridos e semi-áridos tem sido foco de muita atenção por ameaçar à manutenção da biodiversidade existente. Os estudos destes problemas possibilitaram a construção de modelos de regeneração diferenciados para florestas úmidas e secas, que consideram sobre tudo o papel ecológico das espécies utilizadas no processo, as quais podem facilitar (Baider *et al.*, 1999; Uhl, 1987) ou competir (Knoop e Walker, 1985; Peters, 2002) com o estabelecimento de outras plantas, afetando a resiliência do ecossistema.

Todadia, as características do banco de sementes também são de extrema importância neste processo de regeneração e o papel de eventos chuvosos passados sobre a riqueza e a densidade do banco de sementes, em geral, não são considerados nesses modelos. No entanto, o poder preditivo de totais pluviométricos do presente sobre as dinâmicas regenerativas futuras de áreas secas é elevado, indicando que as características climáticas do passado podem ainda ter forte influência na dinâmica de muitas populações no tempo presente, havendo necessidade das mesmas serem incorporadas aos modelos de regeneração.

Apesar da sazonalidade climática ser um fator determinante da dinâmica de ambientes secos, ainda não é possível indicar o limite da influência de totais pluviométricos passados sobre a conservação e manutenção da diversidade em ambientes secos, sendo necessários monitoramentos em séries temporais longas. A diversidade de espécies no banco solo de áreas de ambientes seco é elevada e muitas questões adicionais ainda precisam ser investigadas, sobretudo, em áreas secas do Brasil, como: Qual a produtividade de sementes por planta do componente arbustivo-arbóreo ao longo do ano? Como ocorre o processo de chuva de sementes? Qual a viabilidade das sementes que chegam ao solo? Qual a taxa de predação destas sementes? O papel preditor de totais pluviométricos passados também permite prever os parâmetros indicados nas questões anteriores? As respostas destas questões são de extrema importância para compreender como ocorre a regeneração natural em áreas de

Caatinga ano a ano e para definir estratégias de manejo, que possam auxiliar o recrutamento, a sobrevivência e a conservação da diversidade biológica.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem ao CNPq pelo apoio financeiro (478521/2001-4; 478087/2004-7; 471805/2007-6; 301147/2003-3; 303544/2007-4) e pela concessão de bolsa de doutorado; à Estação Experimental da Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária – IPA e à Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE) pelo apoio logístico; e aos pesquisadores do Laboratório de Ecologia Vegetal dos Ecossistemas Nordestinos (LEVEN-UFRPE) pela ajuda na coleta e processamento dos dados.

LITERATURA CITADA

- Alcoforado-Filho FG, Sampaio EVSB, Rodal MJN. 2003.** Florística e fitossociologia de um remanescente de vegetação caducifólia espinhosa arbórea em Caruaru. *Acta Botanica Brasilica* **17**: 287-303.
- Andrade JR, Santos JMFF, Lima EM, Lopes CGR, Silva KA, Araújo EL. 2007.** Estudo populacional de *Panicum trichoides* Swart. (Poaceae) em uma área de Caatinga em Caruaru, Pernambuco. *Revista Brasileira de Biociências* **5**: 858-860.
- Araújo, E.L. 2005.** Estresses abióticos e bióticos como forças modeladoras da dinâmica de populações vegetais da caatinga. In: Nogueira, RJMC, Araújo, EL, Willadino, LG, Cavalcante, UMT, eds. *Estresses ambientais: danos e benefícios em plantas*. Recife: MXM Gráfica e Editora, 50-64.
- Araújo EL, Silva KA, Ferraz EMN, Sampaio EVSB, Silva SI. 2005a.** Diversidade de herbáceas em microhabitats rochoso, plano e ciliar em uma área de Caatinga, Caruaru- PE. *Acta Botanica Brasilica* **19**: 285-294.
- Araújo, EL, Martins, FR, Santos, AM. 2005b.** Establishment and death of two dry tropical forest woody species in dry and rainy seasons in northeastern Brazil. In: Nogueira, RJMC, Araújo, EL, Willadino, LG, Cavalcante, UMT, eds. *Estresses ambientais: danos e benefícios em plantas*. Recife: MXM Gráfica e Editora, 76- 91.

- Araújo EL, Castro CC, Albuquerque UP. 2007.** Dynamics of Brazilian Caatinga – A review concerning the plants, environment and people. *Functional Ecology and communities* **1**: 15-28.
- Austin, AT, Vivanco, L. 2006.** Plant litter decomposition in a semi-arid ecosystem controlled by photodegradation. *Nature* **442(3)**: 555-558.
- Baider, C, Tabarelli, M, Mantovani W. 1999.** O banco de sementes de um trecho de Floresta Atlântica Montana (São Paulo, Brasil). *Revista Brasileira de Biologia* **59(2)**: 319-328.
- Barbosa, DCA, Alves, JLH, Prazeres, SM, Paiva, AMA. 1989** Dados fenológicos de 10 espécies arbóreas em uma área de Caatinga (Alagoinha - PE). *Acta Botanica Brasilica* **3**: 109-117.
- Barbosa, DCA, Barbosa, MC, Lima, LCM. 2003.** Fenologia de espécies lenhosas da caatinga. In: Leal, IF, Tabarelli, M, Silva, JMC, eds. *Ecologia e conservação da caatinga*. Recife: Editora Universitária da UFPE, 657-693.
- Baskin, CC, Baskin, JM. 1989.** *Seeds, ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. New York: Academic Press.
- Bertiller, M, Aloia, D. 1997.** Seed bank strategies in Patagonian semi-arid grasslands in relation to their management and conservation. *Biodiversity and Conservation* **6**: 639-650.
- Brown, D. 1992.** Estimating the composition of a forest seed bank: a comparison of the seed extraction and seedling emergence methods. *Canadian Journal of Botany* **70**:1603-1612
- Caballero, I, Olano, JM, Loidi, J, Escudero, A. 2003.** Seed bank structure along a semi-arid gypsum gradient in central Spain. *Journal of Environments* **55**: 287-299.
- Caballero, I, Olano, JM, Luzuriaga, AL, Escudero, A. 2005.** Spatial coherence between seasonal seed banks in a semi-arid gypsum community: density changes but structure does not. *Seed Science Research* **15**: 153-160.
- Caballero, I, Olano, JM, Escudero, A, Loidi, J. 2008.** Seed bank spatial structure in semi-arid environments: beyond the patch-bare area dichotomy. *Plant Ecology* **195**: 215–223.
- Coffin, PD, Lauenroth, KW. 1989.** Spatial and temporal variation in the seed bank of a semiarid grassland. *Journal of Botany* **76**: 53-58.

- Costa, RC, Araújo, FS. 2003.** Densidade, germinação e flora do banco de sementes do solo no final da estação seca, em uma área de Caatinga, Quixadá, CE. *Acta Botanica Brasílica* **17(2)**: 259-264.
- Facelli, JM, Chesson, P, Barnes, N. 2005** Differences in seed biology of annual plants in arid lands: a key ingredient of the storage effect. *Ecology* **86(11)**: 2998-3006.
- Ghermandi, L. 1997.** Seasonal patterns in the seed bank of a grassland in north-western Patagonia. *Journal of Arid Environments* **35**: 215-224.
- Guo, Q, Rundel, PW, Goodall, DW. 1998.** Horizontal and vertical distribution of desert seed banks: patterns, causes, and implications. *Journal of Arid Environments* **38**: 465-478.
- Kellerman, MJS, Van Rooyen, MW. 2007.** Seasonal variation in soil seed bank size and species composition of selected habitat types in Maputaland, South Africa. *Bothalia* **37(2)**: 249-258.
- Khurana, E, Singh, JS. 2001.** Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. *Environmental conservation* **28**: 39-52. 2001.
- Knoop, WT, Walker, BH. 1985.** Interactions of woody and herbaceous vegetation in a southern African savana. *Journal of Ecology* **73**: 235-253.
- Krebs, CJ. 1989.** Ecological methodology. New York: Harper & Row Publishers.
- Lima EN. 2007.** Influência da sazonalidade na fenologia e na dinâmica populacional de quatro espécies herbáceas de uma área de Caatinga, em Pernambuco, Brasil. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife.
- Lima, EN, Araújo, EL, Ferraz, EMN, Sampaio, EVSB, Silva, KA, Pimentel, RMM. 2007.** Fenologia e dinâmica de duas populações herbáceas da caatinga. *Revista de Geografia* **24**: 124-141.
- Lobo, PCA. 2008.** Análise do banco de sementes em uma área de caatinga-PE após simulação de seca. Monografia, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife.
- López, RP. 2003.** Soil seed bank in the semi-arid Prepuna of Bolivia. *Plant Ecology* **168**: 85-92.
- Lucena, RFP, Nascimento, VT, Araújo, EL, Albuquerque, UP. 2008.** Local uses of native plants in an area of Caatinga vegetation (Pernambuco, NE-Brazil). *Ethnobotany Research and Applications* **6**: 3-1.

- Machado, IS, Santos, LM, Sampaio, EVSB. 1997.** Phenology of Caatinga species at Serra Talhada, PE, northeastern Brazil. *Biotropica* **29**: 57-68.
- Mamede, MA, Araújo FS. 2008.** Effects of slash and burn practices on a soil seed bank of Caatinga vegetation in Northeastern Brazil. *Journal of Arid Environments* **72**: 458–470.
- Mayor, MD, Bóo, MR, Peláez, VD, Elía, RO. 1999.** Seasonal variation of the seed bank of *Medicago minima* and *Erodium cicutarium* as related to grazing history and presence of shrubs in central Argentina. *Journal of Arid Environments* **43**: 205-212.
- Nimer, E. 1979.** Climatologia do Brasil. Rio de Janeiro: Fundação IBGE – SUPREN (Recursos Naturais e Meio Ambiente 4).
- Ning, L, Gu, F, Changyan, T. 2007.** Characteristics and dynamics of the soil seed bank at the north edge of Taklimakan Desert. *Science in China Series D: Earth Sciences* **50(1)**: 122-127.
- Pessoa, LM. 2007.** Variação espacial e sazonal do banco de sementes do solo em uma área de Caatinga Serra Talhada, PE. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife.
- Peters, DPC. 2002.** Plant species dominance at a grassland-shrubland ecotone: an individual-based gap dynamics model of herbaceous and species woody. *Ecological Modeling* **152**: 5-32.
- Pugnaire, FI, Lázaro, R. 2000.** Seed bank and understorey species composition in a semi-arid environment: the effect of shrub age and rainfall. *Annals of Botany* **86**: 807-813.
- Raunkiaer, C. 1934.** *The life forms of plants and statistical plant geography*. London, Oxford University Press. 620p.
- Regina, IS. 2001.** Litter fall, decomposition and nutrient release in three semi-arid forests of the Duero basin, Spain. *Forestry* **74(4)**: 2001. 347-358.
- Reis, AM, Araújo, EL, Ferraz, EMN, Moura, AN. 2006.** Inter-annual variations in the floristic and population structure of an herbaceous community of “Caatinga” vegetation in Pernambuco, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* **29(3)**: p. 497-508.

- Sampaio, EVSB. 1995.** Overview of the Brazilian Caatinga. In: Bullock, S, Mooney, HA, Medina, E, eds. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge: University Press, 35–58.
- Santos, DM. 2008.** Variação espaço-temporal do banco de sementes em uma área de floresta tropical seca (caatinga) – Pernambuco. Monografia, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife.
- Santos JMFF, Andrade JR, Lima EM, Silva KA, Araújo EL. 2007.** Dinâmica populacional de uma espécie herbácea em uma área de floresta tropical seca na Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biociências* **5**: 855-857.
- Silva KA, Lima EM, Santos JMFF, Andrade JR, Santos DM, Sampaio EVSB, Araújo EL. 2008.** Dinâmica de gramíneas em uma área de Caatinga de Pernambuco-Brasil. In: Moura NA, Araújo EL, Albuquerque UP, org. *Biodiversidade, potencial econômico e processos eco-fisiológicos em ecossistemas nordestinos*. Recife: Comunigraf, 105-129.
- Silva, KA. 2008.** Banco de sementes (lenhosas e herbáceas) e dinâmica de quatro populações herbáceas em uma área de caatinga em Pernambuco. Tese, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife.
- Thompson, K. 1986.** Small-scale heterogeneity in the seed bank of an acidic grassland. *Journal of Ecology* **74**: 733-738.
- Traba, J, Azcárate, FM, Peco, B. 2006.** The fate of seeds in Mediterranean soil seed banks in relation to their traits. *Journal of Vegetation Science* **17**: 5-10.
- Uhl, C. 1987.** Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonian *Journal of Ecology* **75**: 377-407.
- Vourlitis, GL, Zorba, G, Pasquini, SC, Mustard. R. 2007.** Carbon and nitrogen storage in soil and litter of southern Californian semi-arid shrublands. *Journal of Arid Environments* **70**: 164–173.
- Wang, SM, Zhang, X, Li, Y, Zhang, L, Xiong, YC, WANG, G. 2005.** Spatial distribution patterns of the soil seed bank of *Stipagrostis pennata* (Trin.) the winter in the gurbantonggut desert of north- west ,China. *Journal of Arid Environments* **63**: 203-222.
- Warr, SJ, Thompson, K, Kent, M. 1993.** Seed banks as a neglected area of biogeographic research: a review of literature and sampling techniques. *Progress in Physical Geography* **17(3)**: 329-347.

Williams, PR, Congdon, RA, Grice, AC, Clarke, PJ. 2005. Germinable soil seed banks in a tropical savanna: seasonal dynamics and effects of fire. *Austral Ecology* **30**: 79–90.

Zar JH. 1996. *Bioestatistical Analysis*. 3^o ed. New Jersey: Prentice Hall.

Zhao, H, Zhou R, Su, Y, Zhang, H, Zhao, L, Drake, S. 2007. Shrub facilitation of desert land restoration in the Horqin Sand Land of Inner Mongolia. *Ecological Engineering* **31**: 1–8.

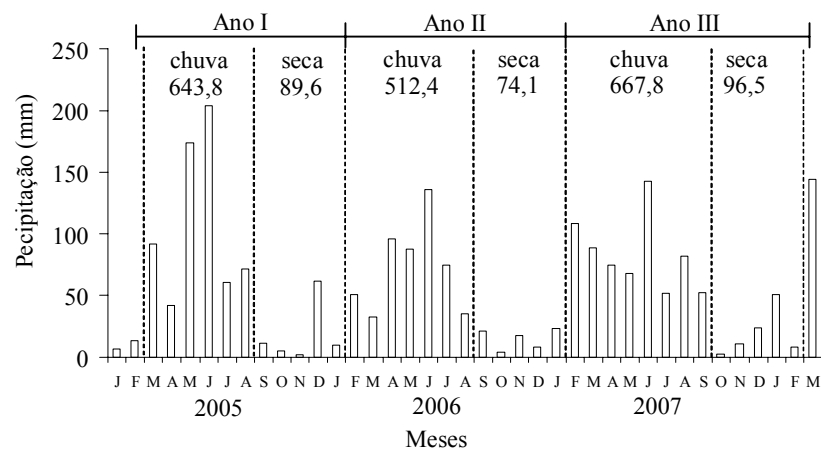


Fig. 1. Precipitação mensal na estação meteorológica do IPA, em Caruaru, Pernambuco.

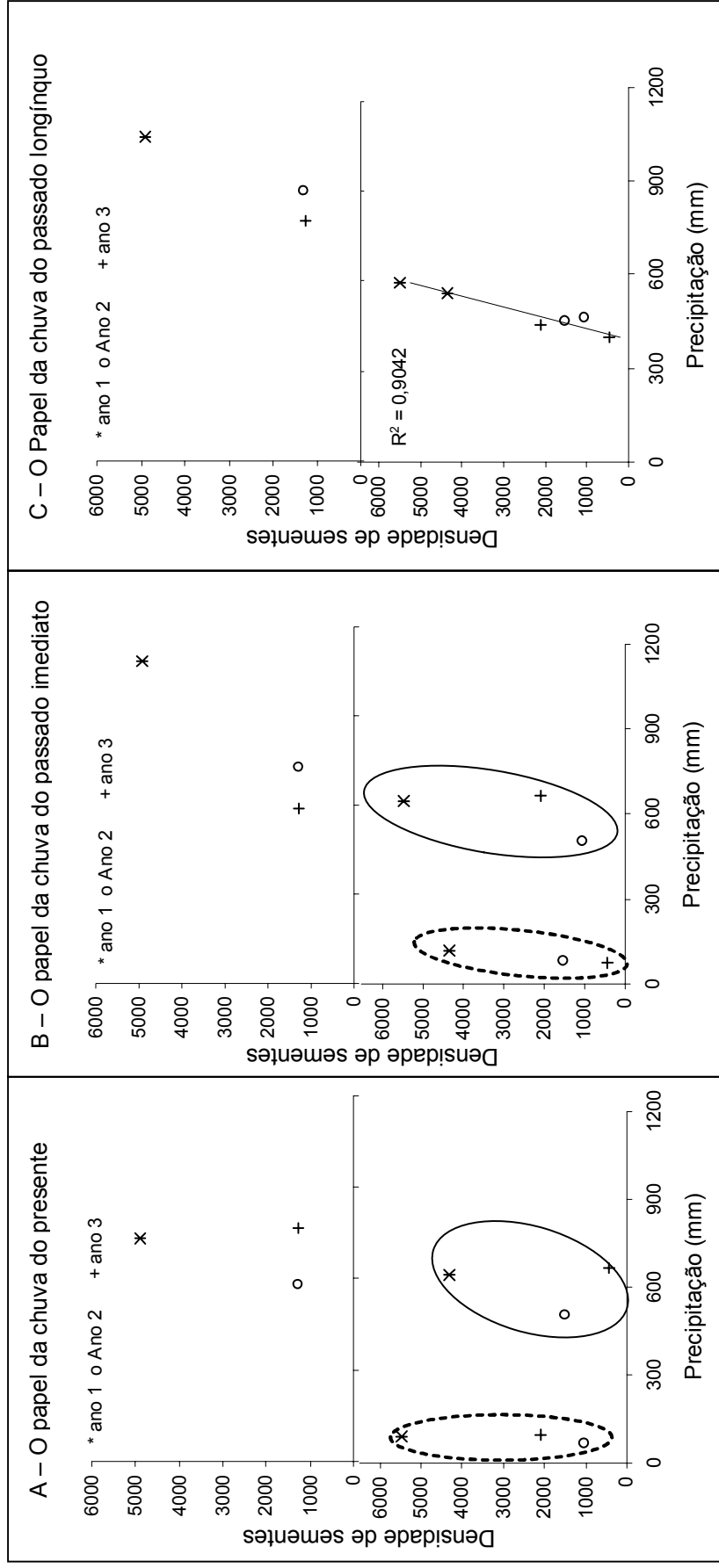


Fig. 2. O poder de explicação das chuvas de eventos presentes (A) e passados (B e C) na dinâmica do banco de sementes da caatinga. Círculos pontilhados identificam as amostras das estações seca. Círculos contínuos identificam as amostras das estações chuvosas. Apenas a reta significativa a 0,05% foi representada no gráfico.

Tabela 1. Número de plântulas germinadas por espécie, na serrapilheira (SR) e no solo (SL), nas estações de chuva e seca, durante três anos, em uma área semi-árida no Nordeste do Brasil. Hab = hábito; Er = erva; Arb = árvore; Arb = arbusto

Famílias/espécies	Hab	Ano I						Ano II						Ano III					
		Chuva			Seca			Chuva			Seca			Chuva			Seca		
		SR	SL	SR	SL	SR	SL	SR	SL	SR	SL	SR	SL	SR	SL	SR	SL	SR	SL
Acanthaceae																			
<i>Pseuderanthemum detrunctatum</i> (Nees & Mart.) Radlk.	Er	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Amaranthaceae																			
<i>Gomphrena vaga</i> Mart.	Er	5	53	1	4	6	6	-	-	-	-	1	-	7	4	-	-	-	-
Anacardiaceae																			
<i>Myracrodruon urundeva</i> Allemão	Arv	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-
Araceae																			
<i>Anthurium affine</i> Schott	Er	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
Asteraceae																			
<i>Bidens bipinnata</i> L.	Er	4	2	1	1	7	6	1	1	3	2	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Delilia biflora</i> (L.) Kuntze	Er	327	1457	365	1883	33	356	11	55	15	65	28	51	-	-	-	-	-	-
<i>Emilia</i> sp1	Er	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gnaphalium spicatum</i> (Forssk.) M. Vahl	Er	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9	9	-	-	-	-

Tabela 1. continuação

Famílias/espécies	Hab	Ano I				Ano II				Ano III									
		Chuva		Seca		Chuva		Seca		Chuva		Seca							
		SR	SL	SR	SL	SR	SL	SR	SL	SR	SL	SR	SL						
Begoniaceae																			
<i>Begonia reniformis</i> Dryand.	Er	13	80	12	34	18	8	-	15	-	-	-	15	146					
Boraginaceae																			
<i>Heliotropium angiospermum</i> Murray	Er	4	3	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Burceraceae																			
<i>Commiphora leptophloeos</i> (Mart.) J.B. Gillett	Arv	-	-	-	-	1	1	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-
Cactaceae																			
Cactaceae sp1	Arb	-	-	-	1	-	13	1	7	1	5	-	1						
Cactaceae sp2	Arb	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-						
<i>Cereus jamacaru</i> DC.	Arb	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1					
Commelinaceae																			
<i>Callisia repens</i> (Jacq.) L.	Er	-	9	-	2	2	9	-	6	2	7	-	18						
<i>Commelina obliqua</i> Vahl	Er	-	3	-	2	1	-	-	1	-	3	-	-						
Convolvulaceae																			
<i>Evolvulus filipes</i> Mart.	Er	-	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4						
Convolvulaceae sp1	Er	-	7	-	-	1	2	-	-	-	-	-	-						

Tabela 1. continuação

Famílias/espécies	Hab	Ano I				Ano II				Ano III									
		Chuva		Seca		Chuva		Seca		Chuva		Seca							
		SR	SL	SR	SL	SR	SL	SR	SL	SR	SL	SR	SL						
Convolvulaceae																			
Convolvulaceae sp2	Er	4	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Convolvulaceae sp3	Er	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Cyperaceae																			
<i>Cyperus uncinulatus</i> Schrad. ex Nees	Er	21	273	11	125	1	29	3	5	-	3	-	3	-	-	-	-	-	3
Dioscoreaceae																			
<i>Dioscorea coronata</i> Hauman	Er	5	9	3	9	-	-	1	1	-	1	-	1	-	1	-	-	-	1
<i>Dioscorea polygonoides</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	Er	-	4	2	4	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Euphorbiaceae																			
<i>Bernardia sidoides</i> (Klotzsch) Müll. Arg.	Er	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chamaesyce hyssopifolia</i> (L.) Small	Er	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cnidocolus urens</i> (L.) Arthur	Arb	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-
<i>Croton blanchetianus</i> Baill.	Arb	-	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	9	-	-	-	-	-
<i>Croton rhamnifolius</i> Kunth	Arb	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dalechampia scandens</i> L.	Er	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Euphorbia insulana</i> Vell.	Er	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	1

Tabela 1. continuação

Famílias/espécies	Hab	Ano I				Ano II				Ano III									
		Chuva		Seca		Chuva		Seca		Chuva		Seca							
		SR	SL	SR	SL	SR	SL	SR	SL	SR	SL	SR	SL						
Portulacaceae																			
<i>Portulaca</i> sp1	Er	-	2	-	-	-	2	1	-	-	2	1	-	-	-	9	-	-	-
<i>Portulaca</i> sp2	Er	-	7	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Rhamnaceae																			
<i>Ziziphus joazeiro</i> Mart.	Arv	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
Rubiaceae																			
Rubiaceae sp1	Er	-	12	-	1	-	1	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-
Selaginellaceae																			
<i>Selaginella sulcata</i> (Desv.) Spring.	Er	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2	-	-
Solanaceae																			
Solanaceae sp1	Er	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8
Urticaceae																			
<i>Pilea hyalina</i> Fenzl	Er	172	893	466	2158	123	547	206	597	38	103	382	1322						
Verbenaceae																			
<i>Lippia americana</i> L.	Arb	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	1	

Tabela 2. Densidade (entre parênteses – sem.m⁻²), número médio de plântulas germinadas e desvios padrões, na serrapilheira (SR) e no solo (SL), em cada estação climática e totais durante três anos, em uma área uma semi-árida no Nordeste do Brasil. Letras minúsculas iguais na mesma linha e maiúsculas iguais na mesma coluna denotam ausência de diferenças significativas ($P < 0,05$), utilizando o teste de variância de Kruskal-

Wallis

Anos	Chuva		Seca		Total na chuva	Total na seca	Total anual
	SR	SL	SR	SL			
I	(165)7±11b	(867)35±38a	(218)9±13b	(1087)43±69a	(1032)41±40aA	(1305)52±79aA	(1168)47±51A
II	(50)2±3b	(309)12±11a	(59)2±3b	(189)8±8a	(360)14±12aB	(248)10±11bC	(304)12±8B
III	(25)1±2b	(81)3±4a	(108)4±13b	(392)16±22a	(105)4±5bC	(500)20±32aB	(302)12±16B

Tabela 3. Densidade de sementes e número de espécies do banco de sementes, em ambientes secos do mundo e da Caatinga

Local	Densidade (sem.m⁻²)	Riqueza	Referências
Taklimakan/China	132 a 303	9	Ning <i>et al.</i> (2007)
Mongólia/China	50 a 598	13	Zhao <i>et al.</i> (2007)
Patagônia/Argentina	596 a 14.726	13	Ghermandi (1997)
Prepuna/Bolívia	1.157 a 1.651	22	Lopez (2003)
Chinchón/Espanha	5.070 a 25.063	38	Caballero <i>et al.</i> (2008)
Cape Cleveland/Austrália	58 a 670	39	Williams <i>et al.</i> (2005)
Espartinas/Espanha	11.169 a 22.537	68	Caballero <i>et al.</i> (2003)
Espartinas/Espanha	5.960 a 16.230	70	Caballero <i>et al.</i> (2005)
Maputaland/África do Sul	1.050 a 6.467	83	Kellerman e Van Rooyen (2007)
Almería/Espanha	21.000	86	Pugnaire e Lazaro (2000)
Moncalvillo/Espanha	13.172	117	Traba <i>et al.</i> (2006)
Desertos da América do Norte	400 a 33.000	23 a 42	Guo <i>et al.</i> (1999); Lopez (2003)
Desertos da América do Sul	1.150 a 42.000	19 a 63	Lopez (2003)
Caatinga, Brasil			
Caruaru/Peranmbuco	219 a 291	23 a 33	Santos (2008)
Caruaru/Pernambuco	659	32 a 36	Lobo (2008)
Quixadá/Ceará	807	40	Costa e Araújo (2003)
Sobral/Ceará	1.436	56	Mamede e Araújo (2008)
Serra Talhada/Pernambuco	1.369 a 5.727	42	Pessoa (2007)
Caruaru/Pernambuco	591	79	Este estudo

5. Capítulo 2

Demografia de populações herbáceas em uma área semi-árida Nordeste do Brasil

Kleber Andrade da Silva^{1,*}, Elcida de Lima Araújo¹, Ulysses Paulino de Albuquerque¹ e
Elba Maria Nogueira Ferraz²

¹Universidade Federal Rural de Pernambuco, Departamento de biologia, Área de Botânica,
Av. Dom Manoel Medeiros, s/n, Dois Irmãos, Recife, Pernambuco, CEP: 52.171-900 e

²Centro Federal de Educação Tecnológica, Av. Professor Luiz Freire, 500, Cidade
Universitária, Recife, Pernambuco, CEP: 50.740-540

*Para correspondência. E-mail kleberandradedasilva@hotmail.com

Annals of Botany

RESUMO

- *Introdução e objetivos* Considerando que nos ambientes áridos e semi-áridos do mundo, a dinâmica das populações herbáceas é fortemente influenciada pelas variações sazonais e anuais nos totais pluviométricos, este estudo objetiva avaliar a dinâmica de *Delilia biflora* (L.) Kuntze, *Commelina obliqua* Vahl, *Phaseolus peduncularis* W.P.C. Barton e *Poinsettia heterophylla* (L.) Klotzsch & Garcke, ao longo de três anos.
- *Métodos* Em uma área semi-árida, em Caruaru, Pernambuco, Brasil, a natalidade, a mortalidade e a sobrevivência foram monitoradas mensalmente em 105 parcelas de 1x1m.
- *Principais resultados* As populações foram mais numerosas nos anos mais úmidos e nas estações chuvosas e reduziram-se drasticamente no ano mais seco e nas estações secas. *C. obliqua* foi menos sensível às variações nos totais pluviométricos. Apesar das variações na densidade, as quatro espécies estiveram presentes durante os três anos. As taxas de natalidade foram mais intensas durante a estação chuvosa e as de mortalidade na estação seca. Chuvas eventuais no período seco causaram acentuado recrutamento de plântulas e forte impacto sobre a dinâmica de *D. biflora*, *P. heterophylla* e *P. peduncularis*.
- *Conclusões* Houve uma relação positiva e significativa entre a densidade e a precipitação, nas populações das quatro espécies, sendo *C. obliqua* menos sensível às variações nos totais pluviométricos entre anos.

Palavras-chave: Dinâmica, densidade, incremento, natalidade, mortalidade, sobrevivência, precipitação, semi-árido, Caatinga, e recrutamento de plântulas.

INTRODUÇÃO

As florestas tropicais secas ocorrem em extensas áreas das Américas, da África, da Ásia e da Austrália (Khurana e Singh, 2001; Vieira e Scariot, 2006). Nessas florestas, o tamanho das populações de muitas espécies herbáceas é maior em anos mais úmidos (Vega e Montaña, 2004; Wang, 2005; Nippert *et al.*, 2006; Silva *et al.*, 2008), sobretudo durante a estação de crescimento, pois as condições de temperatura e umidade são favoráveis ao estabelecimento das plântulas (Volis *et al.*, 2004; Sletvold, 2005; Silva *et al.*, 2008). Todavia, existem trabalhos que mostram que o tamanho das populações de algumas espécies herbáceas pode não estar relacionado com as variações sazonais e anuais de precipitação (Nippert *et al.*, 2006; Lima *et al.*, 2007; Lima, 2007; Silva *et al.*, 2008), indicando que em determinados habitats secos pode existir um outro fator que atenua a influência da sazonalidade sobre a dinâmica das populações herbáceas.

No Brasil, mais de 50% da região Nordeste é ocupada por uma vegetação seca, conhecida como Caatinga (Prado, 2003), que se desenvolve sob um clima semi-árido, com precipitação média anual variando de 252 a 1200 mm, distribuídas irregularmente no tempo e concentradas na estação chuvosa que dura de três a seis meses, quando chove 85% do total de precipitação do ano, seguida de uma estação seca que dura de seis a nove meses (Sampaio, 1995; Araújo *et al.*, 2007). Além disso, na vegetação da Caatinga, a riqueza de espécies herbáceas chega a ser três vezes maior do que a riqueza de espécies lenhosas (Araújo *et al.*, 2007) e o impacto das variações dos totais pluviométricos sobre as populações herbáceas da Caatinga vem sendo questionado em alguns estudos (Andrade *et al.*, 2007; Lima *et al.*, 2007; Santos *et al.*, 2007; Silva *et al.*, 2008), os quais sinalizam que este componente é sensível às variações climáticas tanto no que diz respeito ao comportamento fenológico das plantas quanto em relação à dinâmica populacional.

Todavia, o sentido da relação entre totais pluviométricos e características demográficas das populações ainda não foi avaliado. Assim, este estudo tem por hipótese que os aumentos das populações herbáceas estejam correlacionados ao aumento dos totais pluviométricos e objetiva avaliar a influência sazonal e anual nos totais pluviométricos sobre a densidade, o recrutamento, a mortalidade e a sobrevivência de quatro espécies herbáceas da Caatinga.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado em um fragmento de floresta seca, Caatinga, localizado na Estação Experimental da Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária – IPA (8°14'18" S e 35°55'20" W, 535 m de altitude), em Caruaru, Pernambuco, Brasil. A Estação Experimental mantém um trecho de vegetação nativa onde não é permitido o desenvolvimento de atividades humanas nem o trânsito de animais para o pastoreio. Este trecho é considerado como preservado, quando comparado aos demais trechos da estação experimental.

A composição florística da vegetação lenhosa e herbácea do fragmento foi estudada por Alcoforado-Filho *et al.* (2003); Araújo *et al.* (2005); Reis *et al.* (2006) e Lucena *et al.* (2008). Estes estudos mostram que o componente lenhoso da área apresenta elevada riqueza de Leguminosae e Euphorbiaceae e que o componente herbáceo apresenta elevada riqueza de Malvaceae, Poaceae, Asteraceae, Euphorbiaceae e Convolvulaceae. Todavia, de acordo com Reis *et al.* (2006), nem todas as ervas presentes no fragmento ocorrem todos os anos na área, existindo uma flora herbácea permanente e uma transitória na vegetação da Caatinga.

O clima é estacional, com precipitação média anual de 680 mm e temperaturas mínima e máxima absolutas de 11°C e 38°C, respectivamente. A estação chuvosa, geralmente, ocorre entre março e agosto. No entanto, existe uma grande variação nos totais de precipitação dentro de cada ano, podendo ocorrer antecipação ou prolongamento da estação chuvosa, como registrado em 2006 (a estação chuvosa antecipou-se para fevereiro) e em 2007 (a estação chuvosa prolongou-se até setembro). Além disso, podem ocorrer veranicos dentro da estação chuvosa e chuvas erráticas dentro da estação seca. Durante o estudo, foram registradas chuvas erráticas em dezembro de 2005 e em janeiro de 2008 (Fig. 1). O solo é Podzólico Amarelo Eutrófico e a área é drenada pelo riacho Olaria, afluente do rio Ipojuca (Alcoforado-Filho *et al.*, 2003; Silva *et al.*, 2008).

Espécies selecionadas

As espécies selecionadas para o estudo foram as terófitas *Delilia biflora* (L.) Kuntze (Asteraceae), *Commelina obliqua* Vahl (Commelinaceae) e *Phaseolus peduncularis* W.P.C. Barton (Fabaceae) que formam populações abundantes na área e fazem parte da flora herbácea permanente (Araújo *et al.*, 2005; Reis *et al.*, 2006) e a erva terófito *Poinsettia*

heterophylla (L.) Klotzsch & Garcke (Euphorbiaceae) que não foi registrada por Araújo *et al.* (2005) e Reis *et al.* (2006) e, provavelmente, faz parte da flora transitória.

Amostragem das populações

No trecho de vegetação nativa, foram instaladas aleatoriamente 105 parcelas de 1x1 m. A aleatorização foi feita com base em uma marcação pré-existente de parcelas permanentes de 5x5 m. O desenho da grade de 5x5 m foi dividido em quadrículas correspondentes a 1x1 m, que foram sorteadas para localizar as parcelas deste trabalho (Araújo *et al.*, 2005). No interior das parcelas, todos os indivíduos das quatro espécies foram contados e marcados com etiquetas de plástico, ligadas aos indivíduos com arame plastificado. Foi considerado como indivíduo toda a planta que ao nível do solo não apresentava conexão com outra. Mensalmente, as parcelas foram monitoradas para contagem de nascimentos e registro do número de mortes. Foi considerado morto todo indivíduo que apresentou perda total da parte aérea, ou que tombou totalmente seco, sobre o solo. O estudo foi conduzido de março de 2005 a março de 2008 e dividido em três períodos (o primeiro com 11 meses, o segundo com 12 meses e o terceiro com 13 meses), cada um com uma estação chuvosa e uma seca, totalizando três anos de monitoramento (Fig. 1).

Processamento e análise dos dados

O material botânico coletado foi herborizado, seguindo as técnicas usuais de preparação, secagem e montagem de exsiccatas (Mori *et al.*, 1989). A identificação taxonômica foi realizada por comparações com exsiccatas depositadas nos herbários Prof. Vasconcelos Sobrinho (PEUFR), da Universidade Federal Rural de Pernambuco e Dárdano de Andrade Lima, da Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária (IPA), e com o auxílio de especialista.

Foram calculadas as taxas mensais de incremento populacional (r – indivíduos por indivíduos por mês), de natalidade (b – nascimentos por indivíduos por mês) e de mortalidade (d – mortes por indivíduos por mês). As taxas foram calculadas através das seguintes equações: 1. $r = \ln[(N_0+B-D).N_0^{-1}].T^{-1}$; 2. $d = \ln[(N_0+D).N_0^{-1}].T^{-1}$; 3. $b = \ln[[(N_0+B).N_0^{-1}].T^{-1}$; onde N_0 corresponde ao número de indivíduos da população no censo inicial; B corresponde ao número de indivíduos que nasceram no intervalo de duas observações subseqüentes; D corresponde ao número de indivíduos que morreram no intervalo de duas observações subseqüentes e T o tempo (Swaine e Lieberman, 1987; Condit

et al., 1996). Diferenças na densidade entre períodos e entre estações climáticas foram verificadas através do teste de Kruskal-Wallis (Zar, 1996). O teste de correlação linear de Pearson (Zar, 1996) foi utilizado para verificar a possível relação entre variações mensais de densidade e variações mensais de precipitação. As análises foram realizadas com o programa BioEstat 2.0.

RESULTADOS

Densidade e incremento populacional

Os tamanhos das populações nos 105 m² amostrados, no censo inicial (março de 2005) foram de 5.576 indivíduos de *Delilia biflora*, 84 indivíduos de *Commelina obliqua*, 105 indivíduos de *Poinsettia heterophylla* e 1.595 indivíduos de *Phaseolus peduncularis* (Fig. 2). Durante a primeira estação chuvosa, as populações continuaram aumentando de tamanho. O maior valor registrado, em cada população, durante todo o período de estudo foi de 9.013 indivíduos de *D. biflora*, 138 indivíduos de *C. obliqua* e 2.271 indivíduos de *P. peduncularis*, em junho de 2005, que foi o mês de maior precipitação (Fig. 1 e 2). *P. heterophylla* teve um máximo de 180 indivíduos, em julho de 2005. Vale salientar que o tamanho da população de *P. heterophylla* em junho de 2005 foi de 179 indivíduos (Fig. 2). O menor valor de densidade registrado para as quatro populações foi em janeiro de 2007 (Fig. 2), apesar de não ter sido o mês de menor precipitação (Fig. 1).

No segundo e terceiro períodos, houve uma redução drástica e significativa no tamanho das populações das quatro espécies estudadas, quando comparado ao tamanho das mesmas no primeiro período (Tabela 1). No entanto, não houve o desaparecimento total de nenhuma das populações (Fig. 2), apesar das mesmas serem consideradas como terófitas. As populações de *D. biflora*, *P. heterophylla* e *P. peduncularis* aumentaram de tamanho do segundo para o terceiro período, porém este aumento foi significativo apenas para as duas últimas (Tabela 1). Em média, o número de indivíduos de *C. obliqua*, foi igual no segundo e terceiro período (Tabela 1).

Em todos os períodos, o tamanho das quatro populações foi maior durante a estação chuvosa e reduziu-se drástica e significativamente durante a estação seca (Fig. 2 e Tabela 1). As quatro espécies formaram populações significativamente maiores nas estações chuvosa e seca do primeiro período (Tabela 1). As populações de *D. biflora* e *P. heterophylla* tiveram um aumento significativo de tamanho da estação chuvosa do segundo para o terceiro período (Tabela 1).

Existe uma correlação positiva e significativa entre as variações mensais de densidade e as variações mensais de precipitação nas populações de *D. biflora* ($p = 0,0260$), *C. obliqua* ($p = 0,0071$), *P. heterophylla* ($p = 0,0003$) e *P. peduncularis* ($p = 0,0150$) (Fig. 3).

Nas populações de *D. biflora* e de *P. peduncularis* houve registro de incremento positivo na estação seca do primeiro período (dezembro de 2005) e na seca do terceiro período (fevereiro de 2008). Em *C. obliqua*, houve incremento positivo apenas na estação seca do primeiro período (dezembro de 2005). Em *P. heterophylla* só houve incremento positivo durante as estações chuvosas (Fig. 2).

Natalidade, mortalidade e sobrevivência

Nas quatro espécies foram registradas natalidades nas estações chuvosas e secas, nos três períodos, exceto em *P. heterophylla* que não recrutou nenhuma plântula na estação seca do segundo período (Fig. 4). De maneira geral, as quatro populações apresentaram picos de nascimentos logo no início da estação chuvosa, como observado nas estações chuvosas do primeiro e terceiro períodos. Na maioria dos meses da estação seca, a taxa de natalidade das quatro populações foi zero ou bem próxima de zero (Fig. 4). No entanto, as chuvas erráticas que ocorreram durante as estações secas, especificamente em dezembro de 2005 e janeiro de 2008 (Fig. 1), foram suficientes para proporcionar o recrutamento de plântulas (Fig. 4). Nas quatro populações foi registrada mortalidade nas estações chuvosas e secas dos três períodos, sendo mais acentuada nas estações secas (Fig. 4).

A maior parte dos indivíduos de *D. biflora*, de *P. heterophylla* e de *P. peduncularis* nascidos na estação chuvosa do primeiro período morreram durante a estação seca. Os poucos indivíduos que sobreviveram à seca morreram com a chegada da estação chuvosa do segundo período (Fig. 5). Uma pequena parte dos indivíduos de *C. obliqua*, nascidos na estação chuvosa do primeiro período sobreviveram até o final do segundo período e seis indivíduos sobreviveram até o final do estudo (Fig. 5).

Nenhum indivíduo de *D. biflora* e de *P. peduncularis* nascidos na chuva do segundo período sobreviveu à seca, enquanto nas populações de *C. obliqua* e de *P. heterophylla* sobreviveram 16 e dois, respectivamente (Fig. 5). Dos indivíduos que nasceram na estação chuvosa do terceiro período, 21 de *D. biflora*, 14 de *P. peduncularis*, 14 de *C. obliqua* e nove de *P. heterophylla* continuaram vivos até o final do monitoramento (Fig. 5).

A sobrevivência de plantas nascidas na estação seca, após ocorrência de chuvas eventuais, foi mais acentuada nas populações de *C. obliqua* e de *P. heterophylla* (Fig. 5). Em todas as populações, algum indivíduo nascido na estação seca do primeiro período manteve-

se vivo até o final do monitoramento, sendo um indivíduo nas populações de *D. biflora* e de *P. heterophylla*, quatro na de *C. obliqua* e três na de *P. peduncularis* (Fig. 5).

DISCUSSÃO

Densidade e incremento populacional

Estudos sobre dinâmica de populações vegetais em áreas de florestas secas (Belsky, 1990; Salo, 2004; Wang, 2005; Nippert *et al.*, 2006) e úmidas (Nordbakken *et al.*, 2004; Jongejans e Kroon, 2005; Noel *et al.*, 2005) apontam que a densidade, a biomassa e a produção de sementes de plantas herbáceas são positivamente correlacionadas com o aumento de precipitação anual. Na região semi-árida do Brasil, estudos de dinâmica de plantas herbáceas da Caatinga vêm mostrando que as populações podem reduzir drasticamente sua densidade, chegando inclusive a desaparecer dos habitats nos anos mais secos (Andrade *et al.*, 2007; Lima *et al.*, 2007; Santos *et al.*, 2007; Silva *et al.*, 2008). De maneira geral, a tendência de aumento de densidade de herbáceas com aumento de precipitação, descrita para os vários habitats do mundo, foi também constatada para as quatro populações estudadas, as quais reduziram drástica e significativamente de tamanho (Fig. 2; Tabela 1) do primeiro para o segundo período, que foi mais seco (Fig.1). A relação positiva e significativa entre o aumento de precipitação e de densidade, mostrada pelo teste de Pearson para as quatro populações, também confirma esta tendência (Fig. 3), mostrando que sazonalidade das chuvas pode ser um parâmetro preditor de tamanhos populacionais em florestas secas.

Contudo, ao nível de comunidade, o desaparecimento de espécies herbáceas em anos mais secos levou a Araújo e Ferraz (2003) e Reis *et al.* (2006) indicarem a existência de dois grupos florísticos na caatinga: 1) flora transitória, representada pelas espécies que não ocorrem todos os anos na vegetação; e 2) flora permanente, representada pelas espécies que não desaparecem em função da redução dos totais pluviométricos entre anos. As espécies que fazem parte do segundo grupo podem reduzir o tamanho de suas populações entre anos ou não. Esta proposta de separação da flora em grupos temporais sugere que do ponto de vista florístico o fator sazonalidade não seja um parâmetro preditor de tanta influência quanto o que foi constatado para a densidade das herbáceas. *D. biflora*, *C. obliqua* e *P. peduncularis* e *P. heterophylla* estiveram presentes todos os anos monitorados (Fig. 2), mas apenas as três primeiras já haviam sido registradas no estudo de Reis *et al.* (2006), o qual foi realizado nas mesmas parcelas amostrais deste estudo. A presença de *P. heterophylla* apenas

nos anos monitorados deste estudo (Fig. 2) dá suporte à proposta de existência de grupos florísticos temporais em áreas de vegetação seca.

Além disso, Reis *et al.* (2006) mostraram ocorrer reduções drásticas no tamanho das populações de *D. biflora* e *P. peduncularis* e aumento moderado de tamanho na população de *C. obliqua* em anos mais secos, comportamento oposto ao registrado neste estudo. No terceiro período, que foi mais chuvoso, os aumentos nos tamanhos das populações de *P. peduncularis*, *P. heterophylla* e *D. biflora* (Tabela 1) indicam que a densidade de plantas destas espécies está mais relacionada com o gradiente de aumento de precipitação entre anos. Apesar da densidade de *C. obliqua* estar positivamente relacionada com a precipitação, a espécie manteve o mesmo número de indivíduos do segundo para o terceiro período (Fig. 2; Tabela 1). Isto mostra que a resposta de *C. obliqua* às variações anuais de precipitação é mais lenta do que a resposta das outras herbáceas estudadas e que apesar de sazonalidade climática levar a redução drástica da densidade populacional em períodos secos, a resposta das populações pode variar no tempo, existindo possivelmente um fator secundário que atenua a influência da sazonalidade climática sobre o tamanho das populações herbáceas.

Geralmente, dentro de um ano, as herbáceas formam populações mais numerosas durante o período chuvoso (conhecido como estação de crescimento), pois as condições de temperatura e umidade são favoráveis ao recrutamento, estabelecimento e sobrevivência de plântulas. Durante o período desfavorável, as populações podem apresentar redução de tamanho ou podem se manter estáveis. No caso de ervas terófitas (com ciclo de vida restrito a estação favorável), os indivíduos morrem na estação seca e as espécies permanecem na área na forma de sementes (Volis *et al.*, 2004; Santos *et al.*, 2007; Silva *et al.*, 2008). Sem dúvida, o padrão de aumento de densidade no período chuvoso é confirmado neste estudo devido ao incremento populacional ocorrido na maioria dos meses chuvosos (Fig. 2 e Tabela 1), mas o fato de terófitas desaparecerem na estação seca necessariamente não é confirmado, reforçando a idéia proposta sobre a existência de um fator secundário atenuador do impacto da sazonalidade climática.

Natalidade, mortalidade e sobrevivência

Em áreas de florestas secas (Vega e Montaña, 2004; Volis *et al.*, 2004; Wang, 2005; Nippert *et al.*, 2006) e úmidas (Castellani *et al.*, 2001; Nordbakken *et al.*, 2004; Noel *et al.*, 2005) do mundo, a natalidade de herbáceas está concentrada no período de disponibilidade hídrica. Estudos específicos sobre dinâmica de populações herbáceas, em uma área de floresta seca (Caatinga), no Brasil, também apontam que a natalidade de ervas é concentrada na estação

chuvosa (Andrade *et al.*, 2007; Lima *et al.*, 2007; Silva *et al.*, 2008). Neste estudo, a natalidade registrada para as quatro populações, durante a estação chuvosa (Fig. 4), seguiu o padrão encontrado em diversos tipos vegetacionais do Brasil e do mundo.

Existem evidências de que chuvas eventuais ou erráticas que ocorram durante a estação seca podem induzir a germinação de sementes, porém, a chance de sobrevivência da plântula recrutada na estação seca é baixa e os indivíduos podem morrer antes da fase reprodutiva (Salo, 2004; Araújo, 2005; Araújo *et al.*, 2007; Lima, 2007). Tal fato é confirmado neste estudo, pois os picos de natalidade da estação seca foram reflexos do efeito perturbador dos picos de chuvas que ocorreram nessa estação, mostrando que estas chuvas podem mascarar o papel da influência da sazonalidade climática sobre a dinâmica das populações de ambientes secos.

Vale ainda ressaltar que o impacto da ocorrência de chuvas erráticas na sobrevivência de plântulas recrutadas na seca varia em função da espécie considerada. Nas populações de *D. biflora* e de *P. peduncularis*, a maior parte da coorte de indivíduos que nasceram em dezembro de 2005, morreu em janeiro e fevereiro de 2006 (Fig. 4 e 5). Além disso, houve um retardo no recrutamento de plântulas na estação chuvosa subsequente (Fig. 4). Em *P. heterophylla*, a mortalidade dos indivíduos da coorte de dezembro de 2005 foi menos acentuada (Fig. 4 e 5), mas também ocorreu retardo na natalidade na estação chuvosa subsequente. *C. obliqua* foi menos sensível à ocorrência de eventos chuvosos eventuais durante a estação seca, pois mais de 50 % dos indivíduos que nasceram em dezembro de 2005, continuaram vivos durante a estação chuvosa do segundo período (Fig. 5). Além disso, as chuvas erráticas não retardaram a emergência de plântulas de *C. obliqua* na estação chuvosa subsequente (Fig. 4).

Se por um lado deficiência hídrica é o principal fator responsável pela mortalidade de plantas herbáceas em áreas de florestas secas (Volis *et al.*, 2004; Nippert *et al.*, 2006; Santos *et al.*, 2007; Silva *et al.*, 2008) e úmidas (Castellani *et al.*, 2001; Nordbakken *et al.*, 2004; Vilà *et al.*, 2006) durante as estações seca, por outro herbivoria (Maron e Crone, 2006; Gotelli, 2007), competição intraespecífica (Suzuki *et al.*, 2003; Volis *et al.*, 2004; Sletvold, 2005) e interespecífica (Miller e Duncan, 2003; Nordbakken *et al.*, 2004; Thomson, 2005) têm sido apontadas como as principais causas de mortalidade durante a estação chuvosa.

Apesar deste estudo não ter medido causa de mortalidade na estação chuvosa, as observações visuais durante o monitoramento permitem indicar que a mortalidade registrada nessa estação pode estar correlacionada com: 1. competição, principalmente por espaço, uma vez que as ervas da caatinga formam populações numerosas durante a estação chuvosa; 2. chegada da estação chuvosa, o impacto das chuvas sobre plantas fragilizadas da seca ou

sobre plântulas recém recrutadas induz mortalidade, o que já havia sido observado por Araújo (2005) e Araújo *et al.* (2005). O peso das gotas das chuvas fazia com que plântulas recém recrutadas ou plantas jovens sobreviventes da seca tombassem, tivesse seu sistema radicular desligado do solo e morresse; 3. herbivoria, sobretudo por insetos, pois como a densidade de herbáceas aumenta na estação chuvosa, muitos besouros, gafanhotos, lagartas e formigas também aumentam suas populações e forrageam livremente sobre o manto herbáceo, levando à morte muitas plântulas.

De maneira geral, esta pesquisa apontou que existe uma relação positiva e significativa entre a precipitação e a densidade das populações de *D. biflora*, *C. obliqua*, *P. heterophylla* e *P. peduncularis*. Todavia, a relação pode variar entre anos, indicando existência de fatores secundários atenuadores da influência da sazonalidade climática. As variações interanuais apontam que o poder de explicação da influência da sazonalidade climática sobre a dinâmica das populações precisa ser investigado em uma maior diversidade de habitats secos e por séries temporais mais longas para que o comportamento médio desta influência possa determinado.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem ao CNPq pelo apoio financeiro (478521/2001-4; 478087/2004-7; 471805/2007-6; 301147/2003-3; 303544/2007-4) e pela concessão de bolsa de doutorado; a Estação Experimental da Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária – IPA e à Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE) pelo apoio logístico; e aos pesquisadores do Laboratório de Ecologia Vegetal dos Ecossistemas Nordestinos (LEVEN-UFRPE) pela ajuda na coleta e processamento dos dados.

LITERATURA CITADA

- Alcoforado-Filho FG, Sampaio EVSB, Rodal MJN. 2003.** Florística e fitossociologia de um remanescente de vegetação caducifólia espinhosa arbórea em Caruaru. *Acta Botanica Brasilica* **17**: 287-303.
- Andrade JR, Santos JMFF, Lima EM, Lopes CGR, Silva KA, Araújo EL. 2007.** Estudo populacional de *Panicum trichoides* Swart. (Poaceae) em uma área de Caatinga em Caruaru, Pernambuco. *Revista Brasileira de Biociências* **5**: 858-860.
- Araújo EL. 2005.** Estresses abióticos e bióticos como forças modeladoras da dinâmica de populações vegetais da Caatinga. In: Nogueira RJMC, Araújo EL, Willadino LG,

- Cavalcante UMT, eds. *Estresses ambientais: danos e benefícios em plantas*. Recife: MXM Gráfica e Editora, 50-64.
- Araújo EL, Ferraz EMN. 2003.** Processos ecológicos mantenedores da diversidade vegetal na Caatinga: estado atual do crescimento. In: Claudino-Sales V, org. *Ecossistemas brasileiros: manejo e conservação*. Fortaleza: Expressão Gráfica, 115-128.
- Araújo EL, Silva KA, Ferraz EMN, Sampaio EVSB, Silva SI. 2005.** Diversidade de herbáceas em microhabitats rochoso, plano e ciliar em uma área de Caatinga, Caruaru-PE. *Acta Botanica Brasilica* **19**: 285-294.
- Araújo EL, Castro CC, Albuquerque UP. 2007.** Dynamics of Brazilian Caatinga – A review concerning the plants, environment and people. *Functional Ecology and communities* **1**: 15-28.
- Belsky AJ. 1990.** Tree/grass ratios in East African savannas: a comparison of existing models. *Journal of Biogeography* **17**: 483-489.
- Castellani TT, Scherer KZ, Paula GS. 2001.** Population ecology of *Paepalanthus polyanthus* (Bong) Kunth: Demography and life history of a sand dune monocarpic plant. *Revista Brasileira de Botânica* **24**: 123-124.
- Condit R, Hubbell S, Foster RB. 1996.** Changes in tree species abundance in a neotropical forest: impact of climate change. *Journal of Tropical Ecology* **12**: 231-256.
- Gotelli NJ. 2007.** *Ecologia*. Londrina: Editora Planta.
- Jongejans E, Kroon H. 2005.** Space versus time variation in the population dynamics of three co-occurring perennial herbs. *Journal of Ecology* **93**: 681–692.
- Khurana E, Singh JS. 2001.** Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. *Environmental conservation* **28**: 39-52.
- Lima EM, Araújo EL, Ferraz EMN, Sampaio EVSB, Silva KA, Pimentel RMM. 2007.** Fenologia e dinâmica de duas populações herbáceas da Caatinga. *Revista de Geografia* **24**: 124-141.
- Lima EN. 2007.** Influência da sazonalidade na fenologia e na dinâmica populacional de quatro espécies herbáceas de uma área de Caatinga, em Pernambuco, Brasil. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife.
- Lucena, RFP, Nascimento, VT, Araújo, EL, Albuquerque, UP. 2008.** Local uses of native plants in an area of Caatinga vegetation (Pernambuco, NE-Brazil). *Ethnobotany Research and Applications* **6**: 3–1.
- Maron JL, Crone E. 2006.** Herbivory: effects on plant abundance, distribution and population growth. *Proceedings of the Royal Society* **273**: 2575–2584.

- Miller A, Duncan R. 2003.** Extrinsic and intrinsic controls on the distribution of the critically endangered cress, *Ischnocarpus exilis* (Brassicaceae). *Biological Conservation* **110**: 153–60.
- Mori AS, Silva LAM, Lisboa G. 1989.** *Manual de manejo do herbário fanerogâmico*. Ilhéus: Centro de Pesquisa do Cacau.
- Nippert JB, Knapp AK, Briggs JM. 2006.** Intra-annual rainfall variability and grassland productivity: can the past predict the future? *Plant Ecology* **184**: 65-74.
- Noel F, Porcher E, Moret J, Machon N. 2005.** Connectivity, habitat heterogeneity, and population persistence in *Ranunculus nodiflorus*, an endangered species in France. *New Phytologist* **169**: 71-84.
- Nordbakken JF, Rydgren K, Okland RH. 2004.** Demography and population dynamics of *Drosera angelica* and *D. rotundifolia*. *Journal of Ecology* **92**: 110-121.
- Prado D. 2003.** As Caatingas da América do Sul. In: Leal IR, Tabarelli M, Silva JMC, eds. *Ecologia e conservação da Caatinga*. Recife: Editora Universitária, 3-73.
- Reis AM, Araújo EL, Ferraz EMN, Moura AN. 2006.** Inter-annual variations in the floristic and population structure of an herbaceous community of “Caatinga” vegetation in Pernambuco, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* **29**: 497-508.
- Salo LF. 2004.** Population dynamics of red brome (*Bromus madritensis* subsp. *rubens*): times for concern, opportunities for management. *Journal of Arid Environments* **57**: 291-296.
- Sampaio EVSB. 1995.** Overview of the Brazilian Caatinga. In: Bullock S, Mooney HA, Medina E, eds. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge: Cambridge University Press, 35–58.
- Santos JMFF, Andrade JR, Lima EM, Silva KA, Araújo EL. 2007.** Dinâmica populacional de uma espécie herbácea em uma área de floresta tropical seca na Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biociências* **5**: 855-857.
- Silva KA, Lima EM, Santos JMFF, Andrade JR, Santos DM, Sampaio EVSB, Araújo EL. 2008.** Dinâmica de gramíneas em uma área de Caatinga de Pernambuco-Brasil. In: Moura NA, Araújo EL, Albuquerque UP, org. *Biodiversidade, potencial econômico e processos eco-fisiológicos em ecossistemas nordestinos*. Recife: Comunigraf, 105-129.
- Sletvold N. 2005.** Density-dependent growth and survival in a natural population of the facultative biennial *Digitalis purpurea*. *Journal of Ecology* **93**: 727–736.

- Suzuki ZO, Kudoh H, Kachi N. 2003.** Spatial and temporal variations in mortality of the biennial plant, *Lysimachia rubida*: effects of intraspecific competition and environmental heterogeneity. *Journal of Ecology* **91**: 114-125.
- Swaine MD, Lieberman D. 1987.** Note on the calculation of mortality rates. *Journal of Tropical Ecology* **3**: ii-iii.
- Thomson D. 2005.** Measuring the effects of invasive species on the demography of a rare endemic plant. *Biological Invasions* **7**: 615–624.
- Vega E, Montaña C. 2004.** Spatio-temporal variation in the demography of a bunch grass in a patchy semiarid environment. *Plant Ecology* **175**: 107–120.
- Vieira DLM, Scariot A. 2006.** Principles of natural regeneration of tropical dry forests for regeneration. *Restoration ecology* **14**: 11-20.
- Vilá M, Bartolomeus I, Gimeno I, Traveset A, Moragues E. 2006.** Demography of the invasive geophyte *Oxalis pes-caprae* across a Mediterranean Island. *Annals of Botany* **97**: 1055-1062.
- Volis S, Mendlinger S, Ward D. 2004.** Demography and role of the seed bank in Mediterranean and desert populations of wild barley. *Basic and Applied Ecology* **5**: 53-64.
- Wang RZ. 2005.** Demographic variation and biomass allocation of *Agropyron cristatum* grown on steppe and dune sites in the Hunshandake Desert, North China. *Grass and Forage Science* **60**: 99–102.
- Zar JH. 1996.** *Bioestatistical Analysis*. 3^o ed. New Jersey: Prentice Hall.

Tabela 1. Densidades e desvios padrões de quatro populações de herbáceas em uma área semi-árida no Nordeste do Brasil. Letras minúsculas iguais na mesma linha e maiúsculas iguais na mesma coluna denotam ausência de diferenças significativas ($P < 0,05$), utilizando o teste de variância de Kruskal-Wallis.

Espécies	Períodos	Chuva	Seca	total
<i>D. biflora</i>	I	8262±1339aA	3225±1587bA	6018±2924A
	II	334±68aC	148±39bB	256±111B
	III	580±160aB	271±129bB	461±212B
<i>C. obliqua</i>	I	124±21aA	79±23bA	104±31A
	II	77±14aB	51±15bB	66±19B
	III	80±9aB	45±6bB	66±19B
<i>P. heterophylla</i>	I	158±29aA	72±39bA	119±55A
	II	21±3aC	9±5bB	16±7C
	III	55±21aB	20±4bB	42±24B
<i>P. peduncularis</i>	I	2092±255aA	1010 ± 308bA	1600±624A
	II	227±66aB	168±11bB	203±58C
	III	324±66aB	211±23bB	281±77B

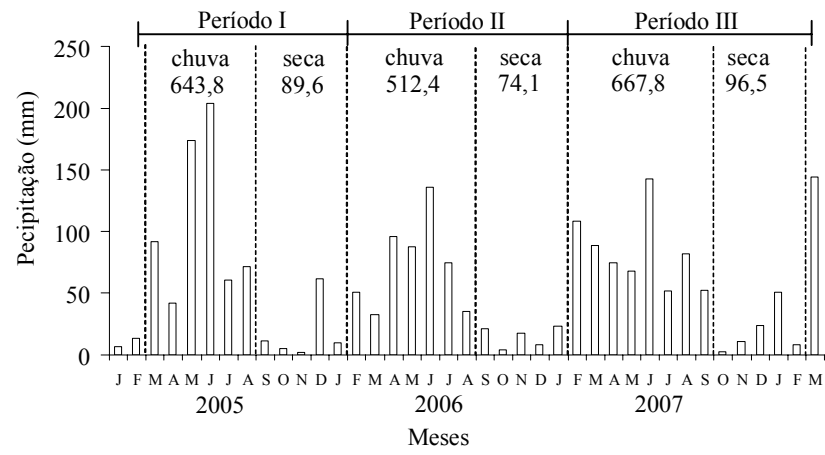


Fig. 1. Precipitação mensal na estação meteorológica do IPA, em Caruaru, Pernambuco.

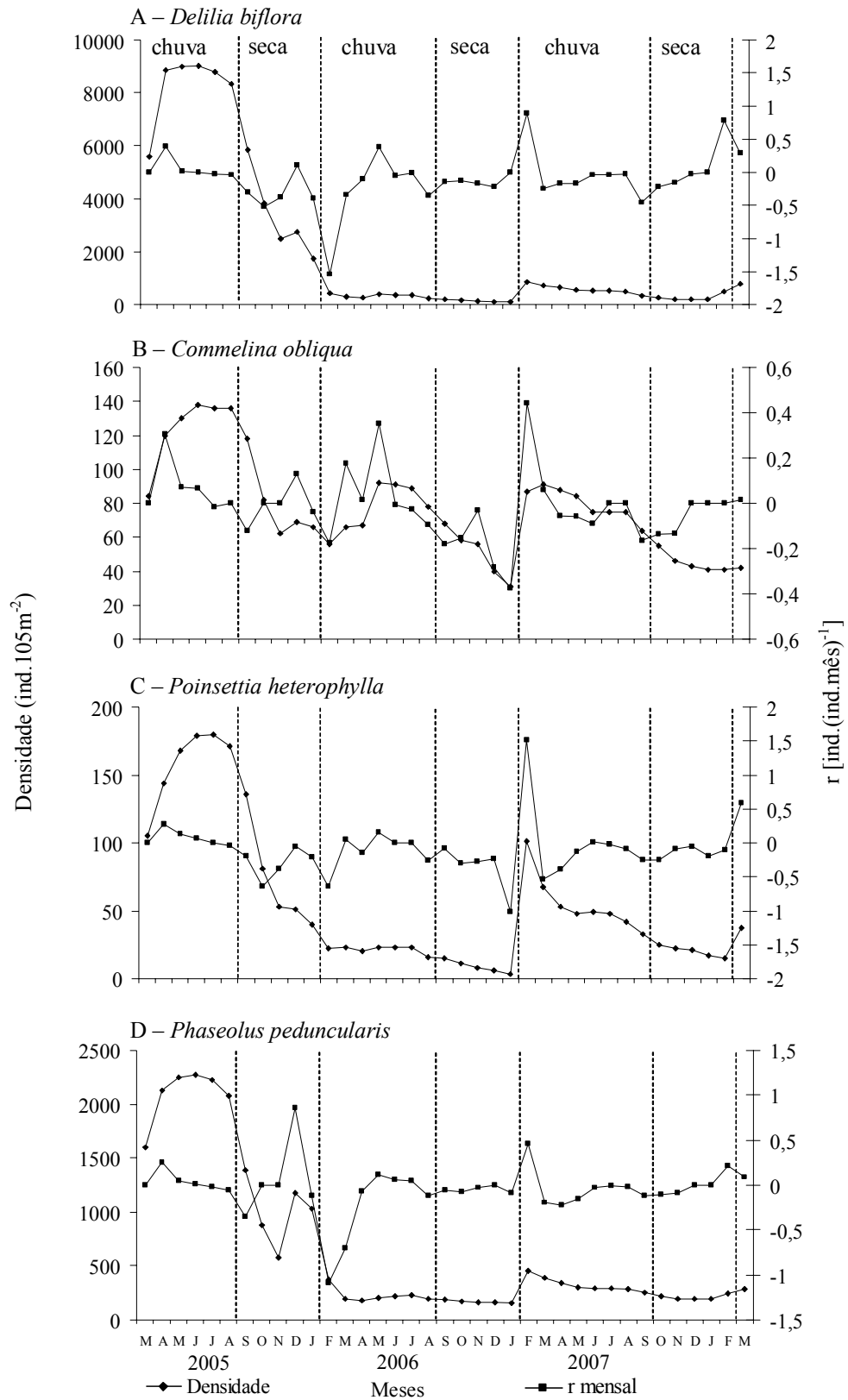


Fig. 2. Densidades mensais e incremento populacional (r) das populações de espécies herbáceas em uma área semi-árida no Nordeste do Brasil.

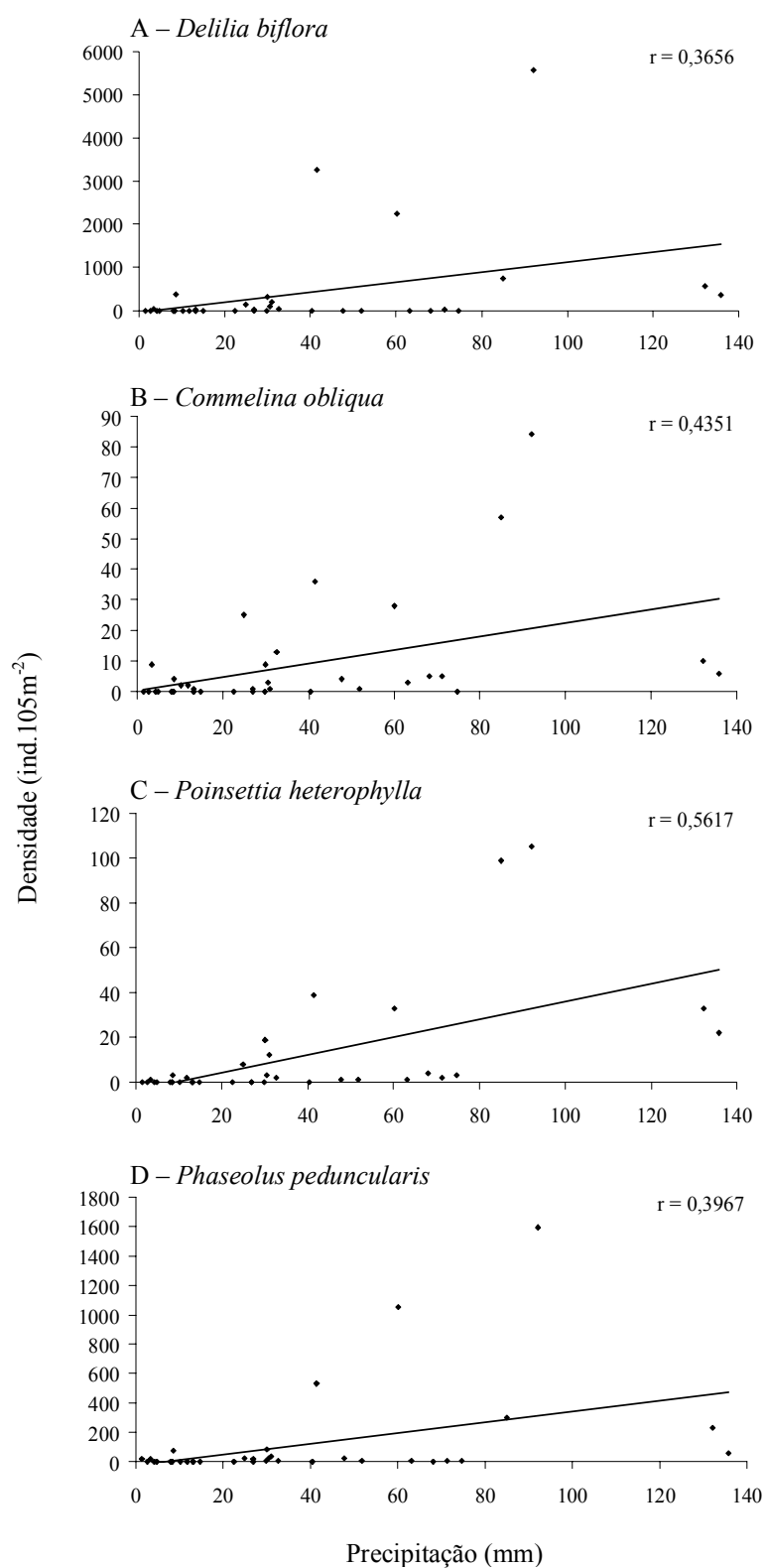


Fig. 3. Correlação entre variações mensais de densidade e variações mensais de precipitação nas populações de quatro espécies herbáceas em uma área semi-árida no Nordeste do Brasil.

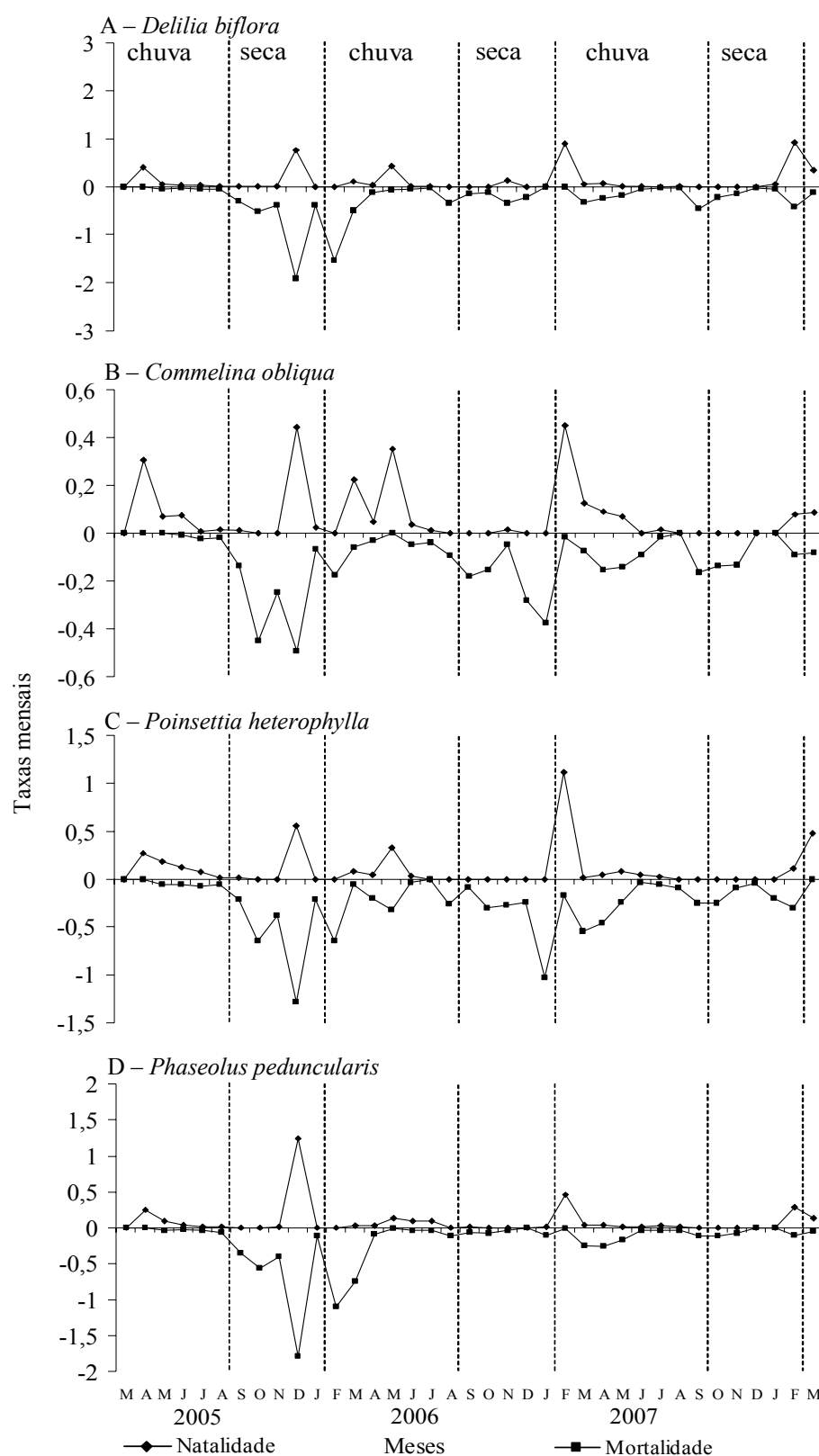


Fig. 4. Taxas mensais de natalidade [$\text{nascimento} \cdot (\text{ind. m\^e}s)^{-1}$] e mortalidade [$\text{mortes} \cdot (\text{ind. m\^e}s)^{-1}$] das populações de quatro espécies herbáceas em uma área semi-árida no Nordeste do Brasil.

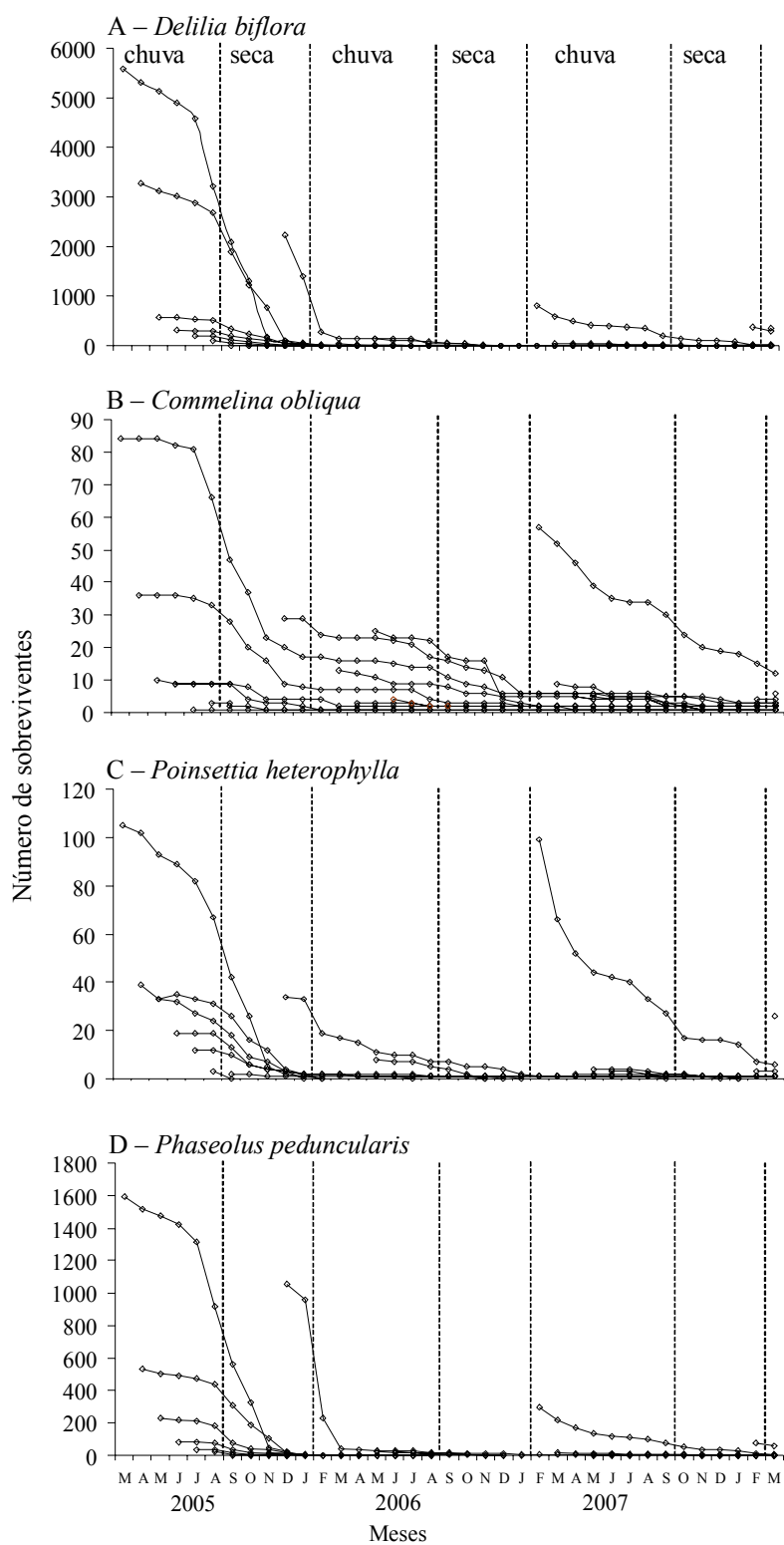


Fig. 5. Curva de sobrevivência das coortes mensais nas populações de quatro espécies herbáceas em uma área semi-árida no Nordeste do Brasil.

6. CAPÍTULO 3

Influência de microhabitats na dinâmica de quatro populações herbáceas em uma área semi-árida no Nordeste do Brasil

Kleber Andrade da Silva^{1*}, Elcida de Lima Araújo¹, Ulysses Paulino de Albuquerque¹ e Elba Maria Nogueira Ferraz²

¹Universidade Federal Rural de Pernambuco, Departamento de biologia, Área de Botânica, Dois Irmãos, Recife, Pernambuco e ²Centro Federal de Educação Tecnológica, Cidade Universitária, Recife, Pernambuco

*Autor para correspondência. E-mail: kleberandradedasilva@hotmail.com

Journal of Ecology

Resumo

1. A variação temporal dos totais pluviométricos é considerada o fator mais importante na dinâmica das populações em ambientes secos. Todavia, os diferentes tipos de microhabitats podem modificar a influência dos fatores determinantes e moduladores da dinâmica das populações.
2. Este estudo admite que variações de microhabitats possam ser um atenuador da influência da sazonalidade climática sobre a dinâmica de populações herbáceas em áreas de floresta seca (Caatinga), no Brasil.
3. Objetivou-se avaliar a influência de três microhabitats (plano, rochoso e ciliar) sobre a dinâmica de quatro populações herbáceas (*Delilia biflora*, *Commelina obliqua*, *Phaseolus peduncularis* e *Poinsettia heterophylla*) da Caatinga ao longo de três anos.
4. *D. biflora*, *C. obliqua* e *P. peduncularis* ocorreram nos três microhabitats, mas com baixa densidade no ciliar. Não houve registro de *P. heterophylla* no ciliar. O tamanho das populações e os picos de natalidade e de mortalidade, em cada microhabitat, variaram no tempo.
5. *Síntese.* Este trabalho aponta que as diferentes condições de estabelecimento exercem influência sobre a ocorrência e o tamanho das populações das quatro espécies e confirma que o microhabitat pode atenuar o impacto do estresse hídrico, durante a estação seca, sobre a mortalidade. O tipo de microhabitat que diminui o impacto estresse hídrico sobre a mortalidade varia no tempo e entre espécies.

Palavras-chave: Demografia, rocha, plano, ciliar, densidade, natalidade, mortalidade, variação espacial, erva

Introdução

Os fatores ambientais que causam mudanças no tamanho das populações herbáceas em ambientes secos são bastante diversificados (Silva 2008; Forbis *et al.* 2004; Nippert *et al.* 2006), sendo a variação temporal dos totais pluviométricos o mais discutido na literatura e considerado o fator mais importante (Volis *et al.* 2004; Wang 2005; Nippert *et al.* 2006; Silva *et al.* 2008a). Todavia, em ambientes secos, os tipos de microhabitats são bastante diversificados e a literatura vem apontando que esta diversificação pode modificar a influência dos fatores determinantes e moduladores da dinâmica das populações (Miller & Duncan 2003; Forbis *et al.* 2004; Vega & Montaña 2004; Wang 2005; Lima *et al.* 2007; Silva *et al.* 2008a).

No Brasil, ambientes secos são bem representados na vegetação da Caatinga, que ocupa mais de 50% da região Nordeste (Prado 2003). A Caatinga desenvolve-se sob um clima semi-árido, com precipitação média anual variando de 252 a 1200 mm, distribuída irregularmente no tempo e concentrada na estação chuvosa que dura de três a seis meses, quando chove cerca de 85% do total de precipitação do ano. A diversidade de espécies deste tipo vegetacional é elevada, sendo a maioria delas herbáceas. Durante a longa estação seca, que dura de nove a seis meses, a maioria das espécies perde as folhas (espécies lenhosas) ou morrem (herbáceas terófitas) (Sampaio 1995; Araújo *et al.* 2007). Todavia, é comum observar nas paisagens da Caatinga, durante a estação seca, pequenas manchas com alguns indivíduos de diferentes espécies em fase vegetativa ou reprodutiva. Isto aponta a existência de variação na condição de microhabitats que possibilitam a sobrevivência de espécies, mesmo que estas sejam terófitas. Tais variações podem ser representadas por área de aclives, de declives e inundáveis, com rios que são na minoria dos casos perenes, bem como pelos tipos de solos que podem ser rasos, compactos, erodidos, com pouca infiltração, profundos, arenosos e muitas vezes representados por afloramentos de rochas. Algumas variações são naturais, mas outras são provocadas pela forma como o homem maneja os espaços e os recursos no ambiente das Caatingas (Rizzini 1976; Andrade-Lima 1981; Sampaio 1995; Araújo *et al.* 2005; Reis *et al.* 2006).

Este estudo admite que variações de microhabitats possam ser um atenuador da influência da sazonalidade climática sobre a dinâmica de populações herbáceas da Caatinga. Se isto for verdadeiro, espera-se que as diferenciações nas condições de microhabitats possam induzir variações temporais e espaciais na dinâmica das populações. Se nenhuma diferença significativa for encontrada na dinâmica das populações entre as condições de microhabitats, então o papel atenuador da heterogeneidade espacial, em áreas de Caatinga,

precisa ser repensado. Diante do exposto, objetiva-se descrever a dinâmica de quatro populações herbáceas em diferentes condições de microhabitat e avaliar a influência destes sobre a densidade, a natalidade e a mortalidade de quatro espécies herbáceas da Caatinga.

Métodos

ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi realizado em um fragmento de floresta seca, conhecida como Caatinga, na Estação Experimental da Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária – IPA (8°14'18"S e 35°55'20"W, 535 m de altitude), em Caruaru, Pernambuco, Brasil. A Estação mantém um trecho de vegetação nativa onde não é permitido o desenvolvimento de atividades humanas nem o trânsito de animais para o pastoreio. Este trecho é considerado como preservado.

O clima é estacional, com precipitação média anual de 680 mm e temperaturas mínima e máxima absolutas de 11 °C e 38 °C, respectivamente. A estação chuvosa local, geralmente, ocorre entre março e agosto. No entanto, existe uma grande variação nos totais de precipitação dentro de cada ano e a estação chuvosa pode ser antecipada para fevereiro ou prolongada até setembro. Além disso, podem ocorrer momentos de veranico dentro da estação chuvosa e chuvas erráticas dentro da estação seca. Durante o estudo, foram registradas chuvas erráticas em dezembro de 2005 e em janeiro de 2008 (Fig. 1). Os dados de precipitação mensal (Fig. 1) foram coletados na própria Estação Experimental. A estacionalidade climática determinou a deciduidade da flora lenhosa durante a estação seca e a visibilidade da maioria das ervas na estação chuvosa.

O solo é Podzólico Amarelo Eutrófico e a área é drenada pelo riacho Olaria, afluente do rio Ipojuca (Alcoforado-Filho *et al.* 2003; Araújo *et al.* 2005; Reis *et al.* 2006; Silva *et al.* 2008a). O componente lenhoso da área do estudo apresenta elevada riqueza de Leguminosae e Euphorbiaceae (Alcoforado-Filho *et al.* 2003) e o componente herbáceo apresenta elevada riqueza de Malvaceae, Poaceae, Asteraceae, Euphorbiaceae e Convolvulaceae (Araújo *et al.* 2005; Reis *et al.* 2006).

ESPÉCIES SELECIONADAS

As espécies selecionadas para o estudo foram *Delilia biflora* (L.) Kuntze (Asteraceae), *Commelina obliqua* Vahl (Commelinaceae) e *Phaseolus peduncularis* W.P.C. Barton

(Fabaceae), que fazem parte da flora permanente (Araújo *et al.* 2005; Reis *et al.* 2006) e *Poinsettia heterophylla* (L.) Klotzsch & Garcke (Euphorbiaceae) que provavelmente, faz parte da flora transitória (Silva 2008) e formam populações abundantes na área.

AMOSTRAGEM DAS POPULAÇÕES

No trecho de vegetação nativa da Estação Experimental do IPA existe uma área amostral de 1 ha onde vêm sendo realizados estudos sobre o componente lenhoso da vegetação, e que foi estabelecida a uma distância de 150 m a partir das margens do leito do Riacho Olaria. Neste trecho amostral, existem dois microhabitats: plano e rochoso. O microhabitat plano corresponde aos terrenos razoavelmente planos, com solos bem formados e sem maiores elevações. O microhabitat rochoso, corresponde a locais com pequenos afloramentos rochosos, com área variando de 2 m² a 5 m² e altura de 0,1 m a 1 m, que ocorrem como manchas distintas, entremeando o microhabitat plano. Além desses dois microhabitats, existe um microhabitat ciliar nas margens do riacho Olaria com uma vegetação estabelecida em um terreno com inclinação suave que não sofre inundação, apesar da faixa ser ciliar (Araújo *et al.* 2005; Reis *et al.* 2006; Silva *et al.* 2008a). Por se tratar de um ambiente ciliar, o teor de umidade no solo tende a ser maior, o que favorece a ocorrência de plantas lenhosas de maior porte e com folhagem que permanece por mais tempo, quando comparadas com plantas lenhosas que ocorrem nos microhabitats plano e rochoso, resultando em um maior sombreamento (Araújo *et al.* 2005). Em cada um destes três microhabitats foram estabelecidas aleatoriamente 35 parcelas de 1 m x 1 m.

No interior das parcelas, todos os indivíduos das quatro espécies foram contados e marcados. Para marcação dos indivíduos foram utilizadas etiquetas de plástico, ligadas aos indivíduos com arame plastificado. Foi considerado como indivíduo toda a planta que ao nível do solo não apresentava conexão com outra. Foi coletado material reprodutivo para identificação taxonômica. Mensalmente, as parcelas foram monitoradas para contagem de nascimentos e mortes. Foi considerado morto todo indivíduo que apresentou perda total da parte aérea ou que tombou totalmente seco sobre o solo. O estudo foi conduzido de março de 2005 a março de 2008 e dividido em três períodos (o primeiro com 11 meses, o segundo com 12 meses e o terceiro com 13 meses), cada um com uma estação chuvosa e uma seca, totalizando três anos de monitoramento (Fig. 1).

PROCESSAMENTO E ANÁLISE DOS DADOS

O material botânico foi herborizado, seguindo as técnicas usuais de preparação, secagem e montagem de exsiccatas (Mori *et al.* 1989). A identificação taxonômica foi realizada por comparações com exsiccatas depositadas nos herbários Prof. Vasconcelos Sobrinho (PEUFR), da Universidade Federal Rural de Pernambuco, e Dárdano de Andrade Lima, do Instituto de Pesquisas Agronômicas (IPA), e com o auxílio de especialistas.

Foram calculadas as taxas mensais de incremento populacional (r – indivíduos por indivíduos por mês), de natalidade (b – nascimentos por indivíduos por mês) e de mortalidade (d – mortes por indivíduos por mês). As taxas foram calculadas através das seguintes equações: 1. $r = \ln[(N_0+B-D).N_0^{-1}].T^{-1}$; 2. $d = \ln[(N_0+D).N_0^{-1}].T^{-1}$; 3. $b = \ln[[(N_0+B).N_0^{-1}].T^{-1}$; onde N_0 corresponde ao número de indivíduos da população no censo inicial; B corresponde ao número de indivíduos que nasceram no intervalo de duas observações subseqüentes; D corresponde ao número de indivíduos que morreram no intervalo de duas observações subseqüentes e T o tempo (Swaine & Lieberman 1987; Condit *et al.* 1996). Diferenças na densidade entre microhabitats dentro de cada período, em um mesmo microhabitat entre períodos e em um mesmo microhabitat entre estações climáticas de cada período, foram verificadas através do teste de Kruskal-Wallis (Zar 1996), com auxílio do programa BioEstat 2.0.

Resultados

MICROHABITATS VS. DENSIDADE

As populações de *Delilia biflora*, *Commelina obliqua* e *Phaseolus peduncularis* ocorreram nos três microhabitats e a de *Poinsettia heterophylla* ocorreu apenas nos microhabitats plano e rochoso (Tabela 1 e Fig. 2). Nos três períodos, a população de *D. biflora* foi significativamente maior nos microhabitats plano e rochoso e a de *C. obliqua* foi maior no rochoso. *P. heterophylla* formou população mais numerosa no microhabitat rochoso, no primeiro período. Em *P. peduncularis*, a densidade foi significativamente maior no rochoso apenas no segundo período. As densidades das quatro espécies foram menores no microhabitat ciliar (Tabela 1).

No segundo e terceiro períodos, houve uma redução drástica e significativa no tamanho das populações de *D. biflora*, *P. heterophylla* e *P. peduncularis* nos microhabitats plano e rochoso (Tabela 1 e Fig. 2). Apesar de ocorrer com poucos indivíduos no microhabitat ciliar,

o tamanho da população de *D. biflora* aumentou no segundo período e, aumentou significativamente, no terceiro período (Tabela 1 e Fig. 2). Em *P. peduncularis*, no microhabitat ciliar, a densidade foi significativamente maior no segundo e no terceiro períodos (Tabela 1 e Fig. 2). Em média, o tamanho da população de *C. obliqua*, no microhabitat plano, foi semelhante nos três períodos, no rochoso diminuiu significativamente no segundo e no terceiro períodos, quando comparados com o primeiro e, no ciliar, o número de indivíduos foi muito baixo e a população desapareceu no segundo período (Tabela 1 e Fig. 2).

O tamanho das populações de *P. heterophylla* e de *P. peduncularis*, nos microhabitats plano e rochoso, foi maior durante as estações chuvosas dos três períodos. No segundo período, o número de indivíduos de *C. obliqua*, entre estações climáticas foi semelhante no plano e no rochoso e de *D. biflora*, apenas no plano (Tabela 1 e Fig. 2). No ciliar, o tamanho da população de *P. peduncularis*, foi maior na estação seca do período II e na chuvosa do período III (Tabela 1 e Fig. 2).

Nos microhabitats plano e rochoso, as quatro populações aumentaram de tamanho durante as estações chuvosas dos três períodos. No ciliar, os picos de incremento, durante as estações chuvosas, nas populações de *D. biflora*, na de *C. obliqua* e na de *P. peduncularis* variaram entre períodos (Fig. 3). O aumento no tamanho das quatro populações, durante as estações secas, variou entre períodos e entre microhabitats (Fig. 3).

Nas quatro populações, nos microhabitats plano e rochoso, na maioria dos meses, houve queda nas populações e, no ciliar, na maioria dos meses, o incremento foi zero (Fig. 3). Nas quatro espécies, os picos de decréscimo variaram entre microhabitats e entre estações climáticas (Fig. 3).

MICROHABITATS VS. NATALIDADE E MORTALIDADE

Durante as estações chuvosas dos três períodos houve registro de natalidade nos microhabitats plano e rochoso, nas quatro populações. No ciliar, o recrutamento de plântulas de *D. biflora*, de *C. obliqua* e de *P. peduncularis*, durante as estações chuvosas, variou entre períodos (Fig. 4). Durante as estações secas, recrutamento de plântulas das quatro espécies variou entre microhabitats (Fig. 4). O maior valor de natalidade registrado nas populações de *D. biflora* e *P. peduncularis* foi em dezembro de 2005, nos microhabitats ciliar e plano, respectivamente. Em *C. obliqua* a maior taxa de natalidade foi registrada em abril 2007, no ciliar e em *P. heterophylla* em fevereiro de 2007, no rochoso (Fig. 4).

Durante as estações chuvosas e secas dos três períodos houve registro de mortalidade nos microhabitats plano e rochoso nas quatro populações (Fig. 5). No microhabitat ciliar, as taxas de mortalidade nas populações de *D. biflora*, de *C. obliqua* e de *P. peduncularis*, durante as estações chuvosas e secas, variaram entre períodos. O maior valor de mortalidade registrado nas quatro populações foi em dezembro de 2005 no microhabitat plano (Fig. 5).

Discussão

MICROHABITATS VS. DENSIDADE

Estudos sobre dinâmica de populações herbáceas em áreas de florestas secas (Miller & Duncan 2003; Vega & Montaña 2004; Volis *et al.* 2004; Wang 2005) e úmidas (Suzuki *et al.* 2003; Kolb *et al.* 2007; Pino *et al.* 2007) do mundo têm mostrado que a heterogeneidade de condições de estabelecimento das plantas (microhabitats) pode limitar a ocorrência e o tamanho das populações. Em uma área de floresta seca (Caatinga), no Brasil, este fato também foi constatado para algumas populações herbáceas (Araújo *et al.* 2005; Reis *et al.* 2006; Lima *et al.* 2007; Andrade *et al.* 2007; Santos *et al.* 2007; Silva *et al.* 2008a), sendo também confirmado neste estudo (Fig. 2 e 3).

Nas mesmas parcelas amostrais deste estudo, Araújo *et al.* (2005) verificaram que certas espécies herbáceas apresentaram preferências por determinadas condições de microhabitats. *D. biflora* e *C. obliqua*, por exemplo, formaram populações maiores em trechos com afloramentos rochosos. Todavia, as variações de densidade que as populações monitoradas apresentaram entre os anos (Tabela 1 e Figs. 2 e 3) mostram que a preferência das espécies por determinados microhabitats pode variar no tempo, indicando que possivelmente as características dos microhabitats também variem, o que nos remete a questionar quais seriam estas características.

Nos afloramentos rochosos que ocorrem no interior das florestas, a ocorrência de uma camada de briófitos e o acúmulo de sedimentos nas rachaduras dos afloramentos rochosos é suficiente para atuar como substrato e promover o desenvolvimento de uma camada herbácea bastante densa durante a estação de crescimento, quando as condições de temperatura e umidade são favoráveis ao recrutamento, estabelecimento e sobrevivência de plântulas (Suzuki *et al.* 2003; Nordbakken *et al.* 2004; Araújo *et al.* 2005; Silva *et al.* 2008a). O acúmulo de água nas rachaduras destes afloramentos pode explicar a elevada densidade de plantas das quatro populações no microhabitat rochoso, principalmente em *C. obliqua*, que tem preferência por este microhabitat (Tabela 1 e Fig. 2). Além disso, os

afloramentos rochosos foram importantes na manutenção da densidade populacional de *P. peduncularis* no ano mais seco (Tabela 1 e Fig. 2), o que também foi verificado para outras espécies herbáceas da Caatinga (Lima *et al.* 2007). No microhabitat ciliar, a baixa densidade nas populações de *D. biflora*, *C. obliqua* e *P. peduncularis* pode ser justificada pelo elevado sombreamento, proporcionado pela copa de plantas lenhosas. Este comportamento é semelhante ao que vem sendo registrado para outras espécies herbáceas, cujo tamanho das populações diminui com aumento do sombreamento (Sampaio 2003; Araújo *et al.* 2005; Kolb *et al.* 2007; Silva *et al.* 2008b).

De fato, as variações sazonais e interanuais nos totais pluviométricos têm sido apontadas como preditoras do tamanho das populações de espécies herbáceas em ecossistemas áridos e semi-áridos do mundo, pois a densidade de plantas herbáceas reduz-se fortemente em função da diminuição dos totais de chuva entre estações climáticas e entre anos (Volis *et al.* 2004; Nippert *et al.* 2006; Andrade *et al.* 2007; Silva *et al.* 2008a). No entanto, variações em pequena escala nas condições de estabelecimento das plantas podem atenuar o impacto das variações sazonais e interanuais dos totais pluviométricos sobre o tamanho de algumas populações (Vega & Montaña 2004; Wang 2005; Silva *et al.* 2008a), indicando que a construção de modelos preditivos do papel da sazonalidade climática sobre a dinâmica das populações herbáceas na caatinga deve incorporar a importância dos microhabitats que podem atuar como refúgios temporais para manutenção da diversidade biológica dos habitats secos.

MICROHABITATS VS. NATALIDADE E MORTALIDADE

Em áreas de floresta tropical seca, a natalidade de ervas é concentrada durante a estação chuvosa (Thomson 2005; Nippert *et al.* 2006; Price & Morgan 2007), mas o recrutamento de plântulas durante a estação chuvosa pode diferir entre microhabitats (Miller & Duncan 2003; Vega & Montaña 2004; Volis *et al.* 2004; Wang 2005). Em algumas florestas secas, microhabitats que recebem o mesmo quantitativo de chuva podem diferir quanto à capacidade de retenção de água, mesmo estando próximos, e os que possuem maior capacidade de armazenar a água são mais favoráveis ao estabelecimento de plântulas (Forbis *et al.* 2004; Vega & Montaña 2004; Wang 2005).

Estudos sobre dinâmica de populações herbáceas de áreas semi-áridas do Brasil (Caatinga), também apontaram que as variações nas condições de estabelecimento das plantas podem favorecer a natalidade em algumas populações (Andrade *et al.* 2007; Lima *et al.* 2007; Santos *et al.* 2007; Silva *et al.* 2008a). Neste estudo, as natalidades das quatro

populações durante as estações chuvosas (Fig. 4), seguiram o padrão do tempo de ocorrência de nascimentos encontrado para outros ambientes secos. Em adição, as variações nos picos de natalidade entre os microhabitats durante as estações chuvosas (Fig. 4) apontaram que, de fato as diferentes condições de microhabitats podem favorecer o recrutamento de plântulas na vegetação da caatinga, mas este favorecimento pode variar no tempo.

Além disso, em ecossistemas áridos e semi-áridos, a ocorrência eventual de chuvas dentro da estação seca tem se comportado como um fator estressor da dinâmica da comunidade, pois induz germinação de sementes fora de época, que é seguida pela morte da plântula (Salo 2004; Araújo *et al.* 2005; Araújo *et al.* 2007; Araújo *et al.* 2007; Lima *et al.* 2007; Silva *et al.* 2008a). Todavia, além da influência das chuvas erráticas, as taxas de natalidade registradas durante a estação seca estão relacionadas com: 1. ocorrência de microhabitats localizados próximos a cursos de água, que tem melhores condições de umidade (Lima *et al.*, 2007) e 2. microhabitats que possuem maior capacidade de armazenar água (Forbis *et al.* 2004; Vega & Montaña 2004; Wang 2005). Neste estudo, as natalidades registradas nas estações secas, em cada microhabitat (Fig. 4), foram relacionadas com as chuvas erráticas que ocorreram na área (Fig.1), mas a morte das plântulas recrutadas foi mais intensa no microhabitat plano para as populações de *D. biflora* e de *P. peduncularis* (Fig. 3), confirmando que o tipo de microhabitats pode realmente favorecer a manutenção das populações em ambientes secos.

Geralmente, a mortalidade na estação chuvosa é pouco explicada pela heterogeneidade de microhabitats, estando mais relacionada com a competição intraespecífica (Gustafsson & Ehrlén 2003; Nordbakken *et al.* 2004; Suzuki *et al.* 2003; Sletvold 2005) e interespecífica (Miller & Duncan 2003; Nordbakken *et al.* 2004; Thomson 2005) por água e/ou espaço. Contudo, no final da estação chuvosa e durante a estação seca, os microhabitats que possuem maior capacidade de retenção de água ou que estão próximos a cursos de água podem minimizar o impacto do estresse hídrico sobre a sobrevivência das plantas (Suzuki *et al.* 2003; Forbis *et al.* 2004; Wang 2005; Silva *et al.* 2008a).

A mortalidade registrada neste estudo para as quatro populações durante a estação chuvosa (Fig. 5) é principalmente determinada pela própria ocorrência das chuvas, pois o impacto das mesmas sobre plantas juvenis fragilizadas pela seca ou sobre plântulas recém germinadas (Silva 2008) pode levá-las a morte. No ano mais seco, os picos de mortalidade durante a estação seca nas populações de *D. biflora*, *P. heterophylla* e *P. peduncularis* foram registrados no microhabitat rochoso e, na de *C. obliqua*, no plano. Por outro lado, em anos mais úmidos, os picos de mortalidade na população de *D. biflora* ocorreram no plano e

rochoso, na população de *C. obliqua* no plano e ciliar, e nas populações de *P. heterophylla* e *P. peduncularis* apenas no plano (Fig. 5).

Diante do exposto, este estudo mostra que realmente o microhabitat pode atenuar o impacto do estresse hídrico da estação seca sobre a mortalidade das populações herbáceas estudadas, mas o poder de sua função atenuadora pode variar dependendo do tempo e da espécie considerada. Na interação microhabitat *versus* variações climáticas não é apenas o fato do microhabitat ser rochoso, ciliar ou plano que tem peso na atenuação do estresse sofrido pelas plantas. Existe algo mais, que não foi medido neste estudo, que está modificando a condição do ambiente de ano para ano. A questão que fica é: quais são as variáveis do microhabitat que modificam a favorabilidade das condições de estabelecimento das plantas de ano para ano em ambientes secos? Se o tipo de espécie é importante na interação que ou quais características fisiológicas da planta são determinantes nesta interação?

Além disso, sabe-se que ambientes secos geralmente apresentam menor diversidade de espécies quando comparados a ambientes úmidos porque apresentam condições bastante restritivas para o desenvolvimento das plantas. Então, sugere-se que o papel atenuador dos microhabitats na manutenção da diversidade local seja considerado em planos e ou programas de conservação da diversidade vegetal destes ambientes.

Agradecimentos

Os autores agradecem ao CNPq pelo apoio financeiro (478521/2001-4; 478087/2004-7; 471805/2007-6; 301147/2003-3; 303544/2007-4) e pela concessão de bolsa de doutorado; a Estação Experimental da Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária – IPA e à Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE) pelo apoio logístico; e aos pesquisadores do Laboratório de Ecologia Vegetal dos Ecossistemas Nordestinos (LEVEN-UFRPE) pela ajuda na coleta e processamento dos dados.

Referências

Alcoforado-Filho, F.G., Sampaio, E.V.S.B. & Rodal, M.J.N. (2003) Florística e fitossociologia de um remanescente de vegetação caducifolia espinhosa arbórea em Caruaru. *Acta Botanica Brasilica*, **17**, 287-303.

- Andrade, J.R., Santos, J.M.F.F., Lima, E.N., Lopes, C.G.R., Silva, K.A. & Araújo, E.L. (2007) Estudo populacional de *Panicum trichoides* Swart. (Poaceae) em uma área de Caatinga em Caruaru, Pernambuco. *Revista Brasileira de Biociências*, **5**, 858-860.
- Andrade-Lima, D. (1981) The Caatinga *dominium*. *Revista Brasileira de Botânica*, **4**, 149-153.
- Araújo, E.L., Silva, K.A., Ferraz, E.M.N., Sampaio, E.V.S.B. & Silva, S.I. (2005) Diversidade de herbáceas em microhabitats rochoso, plano e ciliar em uma área de Caatinga, Caruaru- PE. *Acta Botanica Brasilica*, **19**, 285-294.
- Araújo, E.L., Castro, C.C. & Albuquerque, U.P. (2007) Dynamics of Brazilian Caatinga – A review concerning the plants, environment and people. *Functional Ecology and Communities*, **1**, 15-28.
- Condit, R., Hubbell, S. & Foster, R.B. (1996) Changes in tree species abundance in a neotropical forest: impact of climate change. *Journal of Tropical Ecology*, **12**, 231-256.
- Forbis, T.A., Larmore, J. & Addis, E. (2004) Temporal patterns in seedling establishment on pocket gopher disturbances. *Oecologia*, **138**, 112-121.
- Gustafsson, C. & Ehrlén, J. (2003) Effects of intraspecific and interspecific density on the demography of a perennial herb, *Sanicula europaea*. *Oikos*, **100**, 317-324.
- Kolb, A., Leimu, R. & Ehrlén, J. (2007) Environmental context influences the outcome of a plant-seed predator interaction. *Oikos*, **116**, 864-872.
- Lima, E.M., Araújo, E.L., Ferraz, E.M.N., Sampaio, E.V.S.B., Silva, K.A. & Pimentel, R.M.M. (2007) Fenologia e dinâmica de duas populações herbáceas da Caatinga. *Revista de Geografia*, **24**, 124-141.
- Miller, A. & Duncan, R. (2003) Extrinsic and intrinsic controls on the distribution of the critically endangered cress, *Ischnocarpus exilis* (Brassicaceae). *Biological Conservation*, **110**, 153–60.
- Mori, S.A., Silva, L.A.M. & Lisboa, G. (1989) *Manual de manejo do herbário fanerogâmico*. Centro de Pesquisa do Cacau, Ilhéus.
- Nippert, J.B., Knapp, A.K. & Briggs, J.M. (2006) Intra-annual rainfall variability and grassland productivity: can the past predict the future? *Plant Ecology*, **184**, 65-74.
- Nordbakken, J.F., Rydgren, K. & Okland, R.H. (2004) Demography and population dynamics of *Drosera anglica* and *D. rotundifolia*. *Journal of Ecology*, **92**, 110-121.
- Pino, J., Picó, F.X. & Roa, E. (2007). Population dynamics of the rare plant *Kosteletzkya pentacarpos* (Malvaceae): a nine-year study. *Botanical Journal*, **153**, 455-462.
- Prado, D. (2003) As Caatingas da América do Sul. *Ecologia e conservação da Caatinga*. (eds I.R. Leal, M. Tabarelli & J.M.C. Silva), pp. 3-73. Editora Universitária, Recife.

- Price, J.N. & Morgan, J.W. (2007) Vegetation dynamics following resource manipulation in herb-rich woodland. *Plant Ecology*, **188**, 29-37.
- Reis, A.M., Araújo, E.L., Ferraz, E.M.N & Moura, A.N. (2006) Inter-annual variations in the floristic and population structure of an herbaceous community of “Caatinga” vegetation in Pernambuco, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*, **29**, 497-508.
- Rizzini, C.A. (1976) *Tratado de Fitogeografia do Brasil: aspectos sociológicos e florísticos*. v. 2. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Salo, L.F. (2004) Population dynamics of red brome (*Bromus madritensis* subsp. *rubens*): times for concern, opportunities for management. *Journal of Arid Environments*, **57**, 291-296.
- Sampaio, E.V.S.B. (1995) Overview of the Brazilian Caatinga. *Seasonally dry Tropical Forests*. (eds S. Bullock, H.A. Mooney & E. Medina), pp. 35–58. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sampaio, E.V.S.B. (2003) A caracterização da Caatinga e fatores ambientais que afetam a ecologia das plantas lenhosas. *Ecossistemas brasileiros: manejo e conservação* (ed V. Claudino-Sales), pp. 129-142. Expressão Gráfica, Fortaleza.
- Santos, J.M.F.F., Andrade, J.R., Lima, E.N., Silva, K.A. & Araújo, E.L. (2007) Dinâmica populacional de uma espécie herbácea em uma área de floresta tropical seca na Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biociências*, **5**, 855-857.
- Silva, K.A. (2008) *Banco de sementes (lenhosas e herbáceas) e dinâmica de quatro populações herbáceas em uma área de caatinga em Pernambuco*. Tese, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, (prelo).
- Silva, K.A., Lima, E.M., Santos, J.M.F.F., Andrade, J.R., Santos, D.M., Sampaio, E.V.S.B. & Araújo, E.L. (2008a) Dinâmica de gramíneas em uma área de Caatinga de Pernambuco-Brasil. *Biodiversidade, potencial econômico e processos eco-fisiológicos em ecossistemas nordestinos*. v.1. (org A.N. Moura, E.L. Araújo & U.P. Albuquerque), pp. 105-129. Comunigraf, Recife.
- Silva, K.A., Araújo, E.L. & Ferraz, E.M.N. (2008b) Estudo florístico do componente herbáceo e relação com solos em áreas de Caatinga do embasamento cristalino e bacia sedimentar, Petrolândia-PE. *Acta Botanica Brasílica*, **22**, prelo.
- Sletvold, N. (2005) Density-dependent growth and survival in a natural population of the facultative biennial *Digitalis purpurea*. *Journal of Ecology*, **93**, 727–736.

- Suzuki, Z.O., Kudoh, H. & Kachi, N. (2003) Spatial and temporal variations in mortality of the biennial plant, *Lysimachia rubida*: effects of intraspecific competition and environmental heterogeneity. *Journal of Ecology*, **91**, 114-125.
- Swaine, M.D. & Lieberman, D. (1987) Note on the calculation of mortality rates. *Journal of Tropical Ecology*, **3**, ii-iii.
- Thomson, D. (2005) Measuring the effects of invasive species on the demography of a rare endemic plant. *Biological Invasions*, **7**, 615-624.
- Vega, E. & Montaña, C. (2004) Spatio-temporal variation in the demography of a bunch grass in a patchy semiarid environment. *Plant Ecology*, **175**, 107-120.
- Volis, S., Mendlinger, S. & Ward, D. (2004) Demography and role of the seed bank in Mediterranean and desert populations of wild barley. *Basic and Applied Ecology*, **5**, 53-64.
- Wang, R.Z. (2005) Demographic variation and biomass allocation of *Agropyron cristatum* grown on steppe and dune sites in the Hunshandake Desert, North China. *Grass and Forage Science*, **60**, 99-102.
- Zar, J.H. (1996) *Bioestatistical Analysis*. 3^o ed. Prentice Hall, New Jersey.

Tabela 1. Densidades e desvios padrões de quatro populações de herbáceas em diferentes microhabitats, períodos (P) e estações climáticas em uma área semi-árida no Nordeste do Brasil. Letras minúsculas iguais na mesma linha (entre estações climáticas de cada microhabitat e entre microhabitats) e maiúsculas iguais na mesma coluna (entre períodos de cada microhabitat para cada espécie) denotam ausência de diferenças significativas ($P < 0,05$) utilizando o teste de variância de Kruskal-Wallis.

Espécies	P	Plano			Rocha			Ciliar		Plano	Rocha total	Ciliar
		chuva	seca		chuva	seca		chuva	seca			
<i>D. biflora</i>	I	5032±788a	1865±1092b	3228±564a	1457±534b	2±1a	3±4a	3592±1877aA	2423±1062aA	2,54±2,69bB		
	II	118±16a	101±4a	212±63a	43±36b	5±1a	4±0a	111±15aB	141±101aB	4,33±0,88bB		
	III	382±112a	153±128b	192±53a	112±12b	7±1a	6±1a	294±162aB	161±58aB	6,46±0,87bA		
<i>C. obliqua</i>	I	36±5a	19±9b	87±16a	60±14b	1±0a	0,6±0,5a	28±11bA	75±20aA	0,81±0,40cA		
	II	23±9a	18±7a	54±6a	33±8a	-	-	21±9bA	45±13aB	-		
	III	26±3a	10±3b	53±6a	34±3b	2±1a	1,2±0,44a	19±9bA	46±11aB	1,46±0,87cA		
<i>P. heterophylla</i>	I	47±10a	25±14b	111±19a	47±25b	-	-	37±16bA	82±39aA	-		
	II	7±1a	5±2b	14±2a	4±3b	-	-	6±2aC	10±6aC	-		
	III	30±15a	4±2b	25±7a	16±2b	-	-	20±17aB	21±7aB	-		
<i>P. peduncularis</i>	I	995±109a	528±207b	1091±154a	473±137b	6±2a	9±2a	783±288aA	810±351aA	7,54±2,46bC		
	II	73±21a	59±1b	140±46a	90±11b	14±2b	20±2a	67±17bC	119±43aB	17±4cB		
	III	133±36a	77±28b	166±31a	111±13b	24±0,5a	23±0,4b	112±43aB	145±37aB	24±1bA		

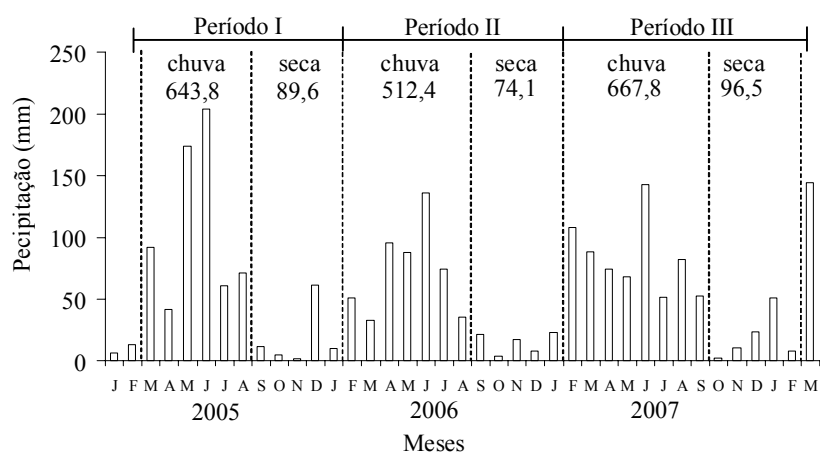


Fig. 1. Precipitação mensal na estação meteorológica do IPA, em Caruaru, Pernambuco.

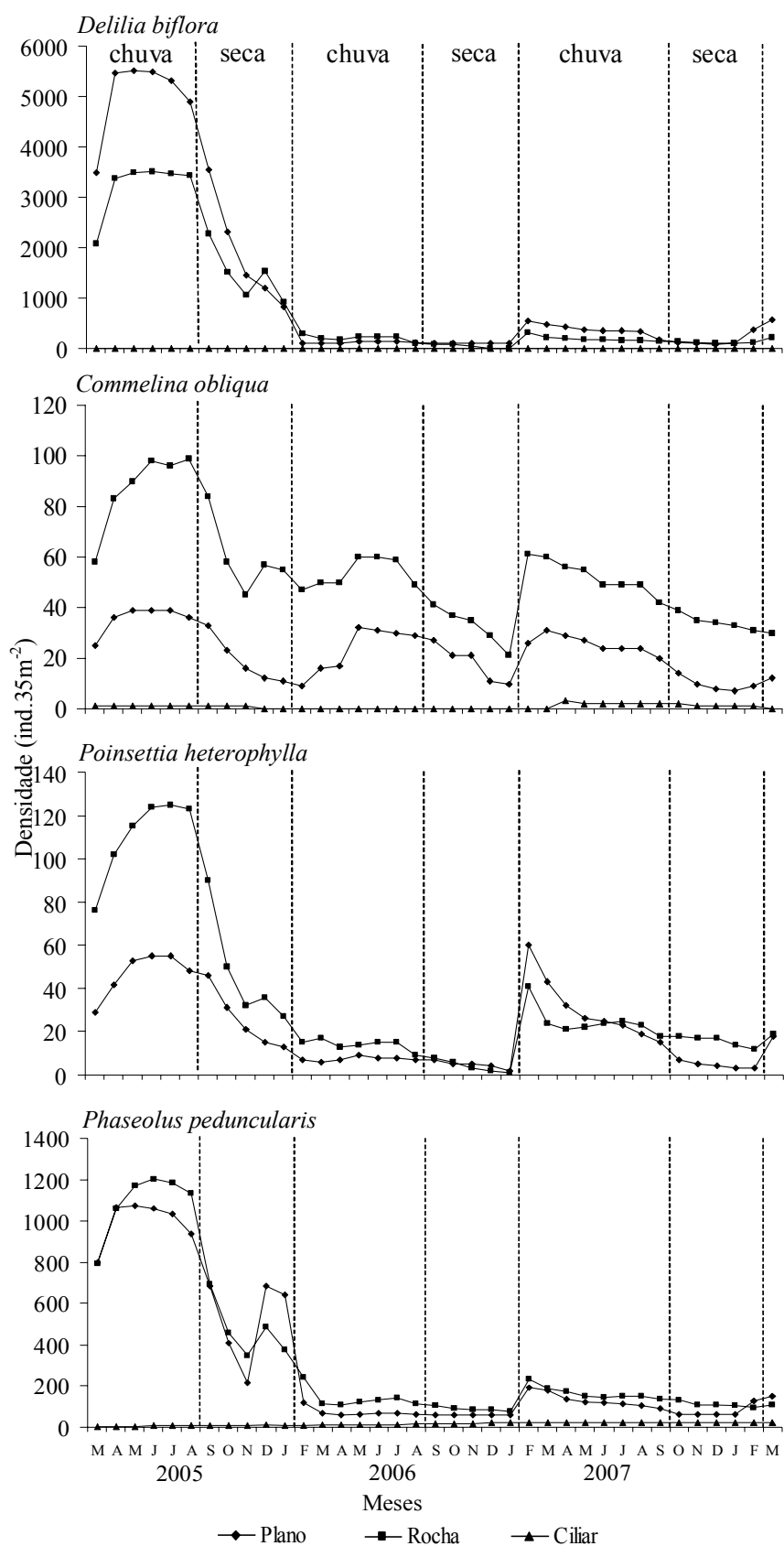


Fig. 2. Densidades mensais nos microhabitats plano, rochoso e ciliar, em quatro populações herbáceas, em uma área semi-árida no Nordeste do Brasil.

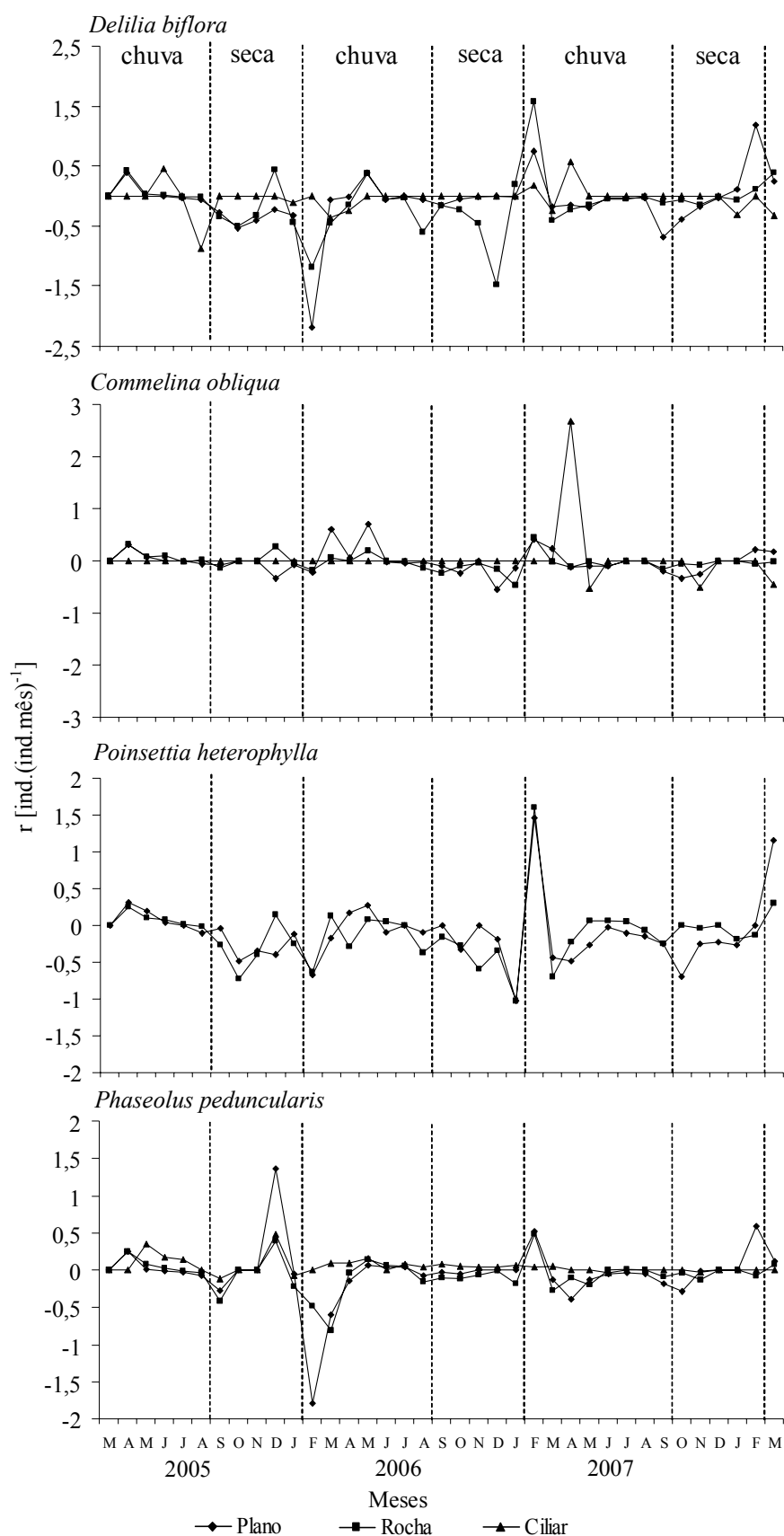


Fig. 3. Taxas mensais de incremento populacional nos microhabitats plano, rochoso e ciliar, em quatro populações herbáceas, em uma área semi-árida no Nordeste do Brasil.

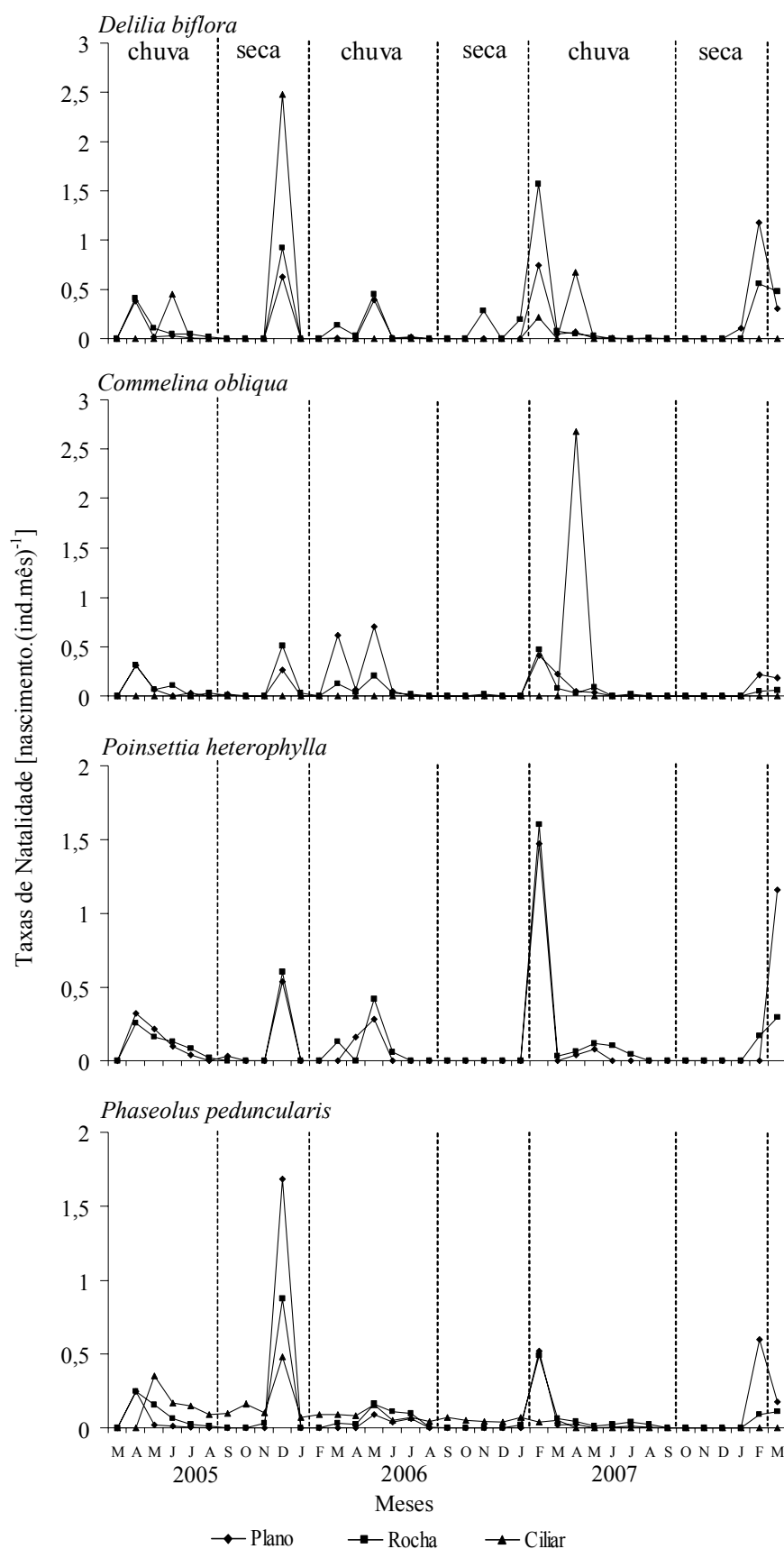


Fig. 4. Taxas mensais de natalidade nos microhabitats plano, rochoso e ciliar, em quatro populações herbáceas, em uma área semi-árida no Nordeste do Brasil.

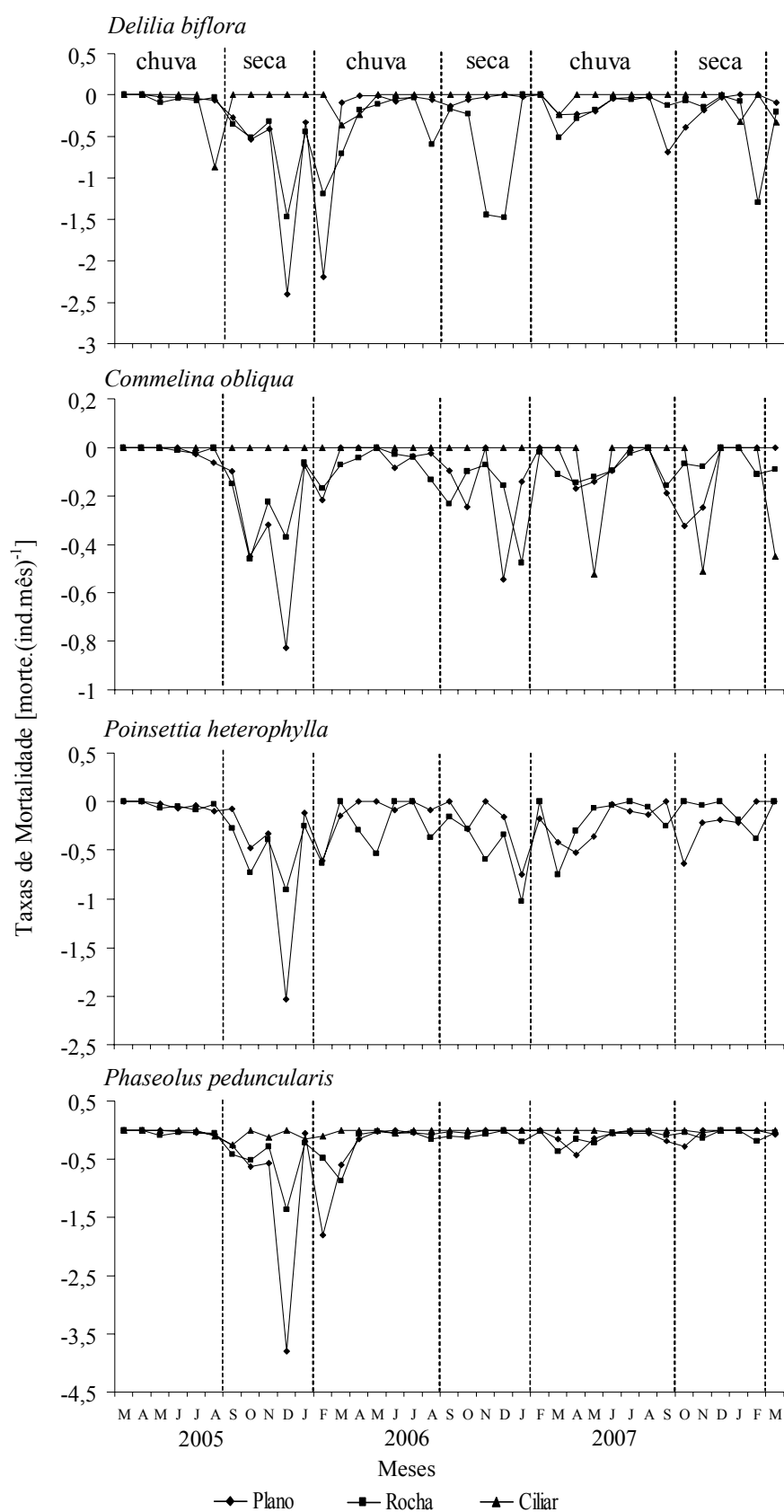


Fig. 5. Taxas mensais mortalidade, nos microhabitats plano, rochoso e ciliar, em quatro populações herbáceas, em uma área semi-árida no Nordeste do Brasil.

7. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este estudo aponta que o banco de sementes da Caatinga é rico em espécies herbáceas, mas a densidade e a riqueza de espécies são baixas na serrapilheira. As variações sazonais e anuais na riqueza do banco parecem estar mais relacionadas com as variações sazonal e anual nos totais pluviométricos, existindo uma tendência da mesma ser maior na estação chuvosa. Reduções nos totais pluviométricos entre anos podem reduzir a riqueza do banco de sementes da Caatinga, porém o efeito de tais reduções pode só ser visível em anos subsequentes. A baixa semelhança florística entre estações e entre anos mostra existir grupos de espécies no banco do solo da caatinga com dinâmicas influenciadas por fatores ambientais distintos, apesar de ocorrerem em uma mesma área, são eles: 1) espécies co-ocorrentes no tempo e no espaço; 2) espécies de ocorrência sazonal (Tabela 1). Algumas espécies mostraram ainda descontinuidade de ocorrência sazonal no tempo. Discutir o papel de totais pluviométricos anuais de tempos presentes e passados sobre a densidade de sementes do solo seria precipitado, pois três anos são insuficientes para uma análise mais robusta. No entanto, a ausência de relação entre totais pluviométricos dos tempos presente e passado imediato com os totais de sementes estimados em cada amostra é um fato importante e indicativo de que o parâmetro quantitativo de chuvas do presente ou de tempos ecologicamente muito recentes não permite compreender com clareza a dinâmica do banco de sementes. A elevada relação entre a densidade de sementes do banco do solo com os totais de chuvas de tempos passados não imediatos mostra que, as características climáticas do passado têm elevado poder preditivo sobre a densidade de sementes de tempos futuros, indicando que processos ecológicos mantenedores da diversidade em ambientes secos, como a dinâmica do banco de semente, precisam ser avaliados em séries temporais longas para serem compreendidos com mais clareza.

Quanto à dinâmica regenerativa, foi constatado que as quatro populações herbáceas formaram populações mais numerosas durante a estação chuvosa e no primeiro ano e diminuíram fortemente de tamanho na estação seca e no ano segundo ano, que foi mais seco, mas não desapareceram localmente. De maneira geral, esta pesquisa também apontou que *Delilia biflora*, *Poinsettia heterophylla* e *Phaseolus peduncularis* respondem mais rápido às variações nos totais pluviométricos entre anos, enquanto *Commelina obliqua* tem resposta mais lenta. A maior parte dos nascimentos está concentrada na estação chuvosa e as mortes mais concentradas na estação seca. Chuvas erráticas que ocorram durante a estação seca são suficientes para proporcionar o recrutamento de plântulas das quatro populações. No entanto, com a continuidade da seca, a maior parte dos indivíduos morre antes de alcançar o estágio

reprodutivo. O impacto destas chuvas erráticas sobre a regeneração das quatro populações na estação chuvosa subsequente foi menor em *C. obliqua*.

Neste estudo também foi constatado que a heterogeneidade de condições de estabelecimento das plantas pode limitar a ocorrência e o tamanho das quatro populações, uma vez que a densidade de plantas variou entre microhabitats e não houve registro de *P. heterophylla* no microhabitat ciliar. Apesar das quatro espécies instalarem suas populações em áreas com características ecológicas distintas, elas apresentaram preferências por determinadas condições de microhabitats. O interessante é que em *C. obliqua*, a preferência pelo microhabitat rochoso não variou no tempo, enquanto as outras espécies podem formar populações mais numerosas em um determinado microhabitat em um ano e serem generalistas em outro ano. Em adição, o microhabitat pode favorecer a sobrevivência de plântulas recrutadas durante a estação seca, uma vez que o decréscimo na densidade de plântulas foi mais negativo no microhabitat plano nas populações de *D. biflora* e de *P. peduncularis*. As variações nos picos de natalidade entre os microhabitats durante as estações chuvosas e de mortalidade durante as estações secas, apontaram que de fato as diferentes condições de microhabitats podem favorecer o recrutamento de plântulas ou atenuar a mortalidade das quatro populações, mas este favorecimento pode variar no tempo. Vale salientar que o microhabitat, de fato, pode atenuar o impacto do estresse hídrico da estação seca sobre a mortalidade das populações herbáceas estudadas, mas sua função atenuadora pode variar dependendo do tempo e da espécie considerada. No entanto, na interação microhabitat *versus* variações climáticas não é apenas o fato do microhabitat ser rochoso, ciliar ou plano que tem peso na atenuação do estresse sofrido pelas plantas. Existe algo mais, que não foi medido neste estudo, que está modificando a condição do ambiente de ano para ano. Permanecem as seguintes questões: 1) Quais são as variáveis do microhabitat que modificam a favorabilidade das condições de estabelecimento das plantas de ano para ano, em ambientes secos? 2) Se tipo de espécie é importante na interação, quais as características fisiológicas determinantes nesta interação?

8. ANEXOS

8.1 Anexo 1 – Normas para publicação na revista *Annals of Botany*

ANNALS OF BOTANY PREPARING THE ARTICLE FILE

(Always consult a recent issue of *Annals of Botany* for layout and style)

Text should be typed using size 12 Times New Roman or Courier, double-spaced throughout and with an approx. 25 mm margin. All pages should be numbered sequentially. Each line of the text should also be numbered, with the top line of each page being line 1. The article file should be in PC-compatible Microsoft Word - file type DOC [please make sure the "Language" is "English (U.K.)" via Tools → Language → Set Language]. RTF formats are also acceptable. Please do *not* submit PDFs, desktop publishing files or LaTeX files. The article file should *include* a list of any figure legends but *exclude* tables and any figures themselves – these should be submitted separately. Please do *not* embed tables and images in the article file. Instead, tables and figures should each be allocated separate electronic files on your computer for later uploading as explained below under PREPARING TABLE and FIGURE FILES, SUPPLEMENTARY INFORMATION FILES AND VIDEO FILES.

The first page should state the type of article (e.g. Original Article, Technical Article) and provide a concise and informative full title followed by the names of all authors. Where necessary, each name should be followed by an identifying superscript number (¹, ², ³ etc.) associated with the appropriate institutional address to be entered further down the page. For papers with more than one author, the corresponding author's name should be followed by a superscript asterisk*. The institutional address(es) of each author should be listed next, each address being preceded by the relevant superscript number where appropriate. A running title of not more than 75 characters, including spaces, should also be provided, followed by the e-mail address of the corresponding author. Please follow the layout used for the first page of papers published in *Annals of Botany*.

The second page should contain a structured Abstract not exceeding 300 words made up of bulleted headings. For 'ORIGINAL ARTICLES' these heading will normally be as follows:

- *Background and Aims*
- *Methods*
- *Key Results*
- *Conclusions*

Alternative bulleted headings, such as '*Background*', '*Scope*' and '*Conclusions*', are also acceptable for 'REVIEWS', 'INVITED REVIEWS', 'BOTANICAL BRIEFINGS', 'TECHNICAL ARTICLES' papers and 'VIEWPOINT' papers.

The Abstract should be followed by between three and 12 Key words that include the complete botanical name(s) of any relevant plant material. If many species are involved, species groups should be listed instead. Note that essential words in the title should be repeated in the key words since these, rather than the title, are used in some electronic searches. Title, Abstract and Key words should be self-explanatory without reference to the remainder of the paper.

The third and subsequent pages should comprise the remaining contents of the article text. 'ORIGINAL ARTICLES' and 'SHORT COMMUNICATIONS' will usually have the structure INTRODUCTION, MATERIALS AND METHODS, RESULTS, DISCUSSION, ACKNOWLEDGEMENTS and LITERATURE CITED followed by a list of captions to any figures.

The RESULTS section should not include extensive discussion and data should not be repeated in both graphical and tabular form. The DISCUSSION section should avoid extensive repetition of the RESULTS and *must* finish with some conclusions.

Abbreviations are discouraged *except* for units of measurement, standard chemical symbols (e.g. S, Na), names of chemicals (e.g. ATP, Mes, Hepes, NaCl, O₂), procedures (e.g. PCR, PAGE, RFLP), molecular terminology (e.g. bp, SDS) or statistical terms (e.g. ANOVA, s.d., s.e., *n*, *F*, *t*-test and *r*²) where *these are in general use*. Other abbreviations should be spelled out at first mention and all terms must be written out in full when used to start a sentence. Abbreviations of scientific terms should not be followed by a full stop. Use the minus index to indicate 'per' (e.g. m⁻³, L⁻¹, h⁻¹) except

in such cases as 'per plant' or 'per pot'. If you decide that a list of abbreviations would help the reader, this should be included as an Appendix.

Units of Measurement. Use the *Système international d'unités* (SI) wherever possible. If non-SI units have to be used, the SI equivalent should be added in parentheses at first mention. For units of volume, expressions based on the cubic metre (e.g. $5 \times 10^{-9} \text{ m}^3$, $5 \times 10^{-6} \text{ m}^3$ or $5 \times 10^{-3} \text{ m}^3$) or the litre (e.g. 5 μL , 5 mL, 5 L) are acceptable, but one or other system should be used consistently throughout the manuscript. Typical expressions of concentrations might be 5 mmol m^{-3} , 5 μM (for 5 $\mu\text{mol L}^{-1}$), or 25 mg L^{-1} . The Dalton (Da), or more conveniently the kDa, is a permitted non-S

Names of plants must be written out in full (Genus, species) in the abstract and again in the main text for every organism at first mention (but the genus is only needed for the first species in a list within the same genus, e.g. *Lolium annuum*, *L. arenarium*). The authority (e.g. L., Mill., Benth.) is *not* required unless it is controversial. Guidance for naming plants correctly is given in The International Plant Names Index and in *The Plant Book: a Portable Dictionary of the Vascular Plants* (1997) by D.J. Mabberley (Cambridge: Cambridge University Press. ISBN 0521-414210-0). After first mention, the generic name may be abbreviated to its initial (e.g. *A. thaliana*) except where its use causes confusion.

Any cultivar or variety should be added to the full scientific name e.g. *Solanum lycopersicum* 'MoneyMaker' following the appropriate international code of practice. For guidance, refer to the ISHS International Code of Nomenclature for Cultivated Plants (2004) edited by C.D. Brickell, B. R. Baum, W. L. A. Hetterscheid, A. C. Leslie, J. McNeill, P. Trehane, F. Vrugtman, J. H. Wiersema (ISBN 3-906166-16-3).

Once defined in full, plants may also be referred to using vernacular or quasi-scientific names without italics or uppercase letters (e.g. arabidopsis, dahlia, chrysanthemum, rumex, soybean, tomato). This is often more convenient.

Items of Specialized Equipment mentioned in MATERIALS AND METHODS should be accompanied by details of the model, manufacturer, and city and country of origin.

Numbers up to and including ten should be written out unless they are measurements. All numbers above ten should be in numerals except at the start of sentences. Dates should be in the form of 10 Jan. 1999, and Clock Time in the form of 1600 h.

Mathematical equations must be in proper symbolic form; word equations are not acceptable. Each quantity should be defined with a unique *single character* or symbol together with a descriptive subscript if necessary. Each subscript should also be a *single character* if possible, but a short word is permissible. For example, a relationship between plant dry mass and fresh mass should appear as $M_d = 0.006M_f^{1.461}$, where M_d is plant dry mass and M_f is plant fresh mass; and not as $DM = 0.006FM^{1.461}$.

The meaning of terms used in equations should be explained when they first appear. Standard conventions for use of *italics* only for variables should be followed: normal (Roman) font should be used for letters that are identifiers. Thus in the above example, M is the *variable quantity* of mass, the subscripts d and f are identifiers for dry and fresh respectively.

Special note regarding 'Equation Editor' and other software for presentation of mathematics. Symbols and equations that are imported into Word documents as embedded objects from other software packages are generally incompatible with typesetting software and have to be re-keyed as part of the proof-making process. It is therefore strongly advisable to type symbols and equations directly into MS Word wherever possible. Importing from other software should ideally be confined to situations where it is essential, such as two-line equations (i.e. where numerators and denominators cannot be set clearly on a single line using '/') and to symbols that are not available in Word fonts. This will minimize the risk of errors associated with rekeying by copyeditors.

Summary statistics should be accompanied by the number of replicates and a measure of variation such as standard error or least significance difference. Analysis of variance is often appropriate where several treatments are involved. Presentation of an abridged ANOVA table is permissible when its use illustrates critical features of the experiment.

Chemical, biochemical and molecular biological nomenclature should be based on rules of the International Union of Pure and Applied Chemistry (IUPAC) and the International Union of Biochemistry and Molecular Biology (IUBMB). Chapter 16 of *Scientific Style and Format. The CBE Manual for Authors, Editors, and Publishers 6th edn.*, by Edward J. Huth (Cambridge: Cambridge University Press. ISBN 0-521-47154-0) gives guidelines.

Sequence information. Before novel sequences for proteins or nucleotides can be published, authors are required to deposit their data with one of the principal databases comprising the International Nucleotide Sequence Database Collaboration: [EMBL Nucleotide Sequence Database](#), [GenBank](#), or the [DNA Data Bank of Japan](#) and to include an accession number in the paper. Sequence matrices should only be included if alignment information is critical to the message of the paper. Such matrices can be in colour but should not occupy more than one printed page. Larger matrices will only be printed by special agreement but may more readily be published electronically as Supplementary Information (see below).

Gene nomenclature. Species-specific rules on plant gene nomenclature are available for: [maize](#); [rice](#); [wheat](#) and [arabidopsis](#).

Otherwise, *Annals of Botany* adopts the following conventions for abbreviations: each gene abbreviation is preceded by letters identifying the species of origin. Lower-case italics should be used for mutant genes (e.g. *Rp-etr1*); upper-case italics (e.g. *Le-ACO1*) for wild-type genes; upright lower-case for proteins of mutated genes (e.g. Le-adh1); and upright upper-case for proteins of wild-type genes (e.g. At-MYB2). It may often be helpful to readers if the names of genes or gene families are spelled out in full at first mention.

Citations in the text. These should take the form of Felle (2005) or Jacobsen and Forbes (1999) or (Williamson and Watanabe, 1987; Rodrigues, 2002a, b) and be ordered chronologically. Papers by three or more authors, even on first mention, should be abbreviated to the name of the first author followed by et al. (e.g. Zhang *et al.*, 2005). If two different authors have the same last name, give their initials (e.g. NH Kawano, 2003) to avoid confusion. Only refer to papers as 'in press' if they have been accepted for publication in a named journal, otherwise use the terms 'unpubl. res.', giving the initials and location of the person concerned. (e.g. H Gautier, INRA, Lusignan, France, unpubl. res.) or 'pers. comm.' (e.g. WT Jones, University of Oxford, UK, 'pers. comm.')

The LITERATURE CITED should be arranged alphabetically based on the surname of the first or sole author. Where the same sole author or same first author has two or more papers listed, these papers should be grouped in year order. Where such an author has more than one paper *in the same year*, these should be ordered with single authored papers first followed by two-author papers (ordered first alphabetically based on the second author's surname, then by year), and then any three-or-more-author papers (in year order only). Italicized letters 'a', 'b', 'c', etc., should be added to the date of papers with the same first authorship and year.

Each entry must conform to one of the following styles according to the type of publication.

Books

Öpik H, Rolfe S. 2005. *The physiology of flowering plants. Physicochemical and environmental plant physiology*, 4th edn. Cambridge: Cambridge University Press.

Chapters in books

Scandalios JG. 2001. Molecular responses to oxidative stress. In: Hawkesford MJ, Buchner P, eds. *Molecular analysis of plant adaptation to the environment*. Dordrecht: Kluwer, 181-208.

Research papers

Popper ZA, Fry SC. 2003. Primary cell wall composition of bryophytes and charophytes. *Annals of Botany* 91: 1–12.

Theses

Tholen D. 2005. *Growth and photosynthesis in ethylene-insensitive plants*. PhD Thesis, University of Utrecht, The Netherlands.

Anonymous sources

Anonymous. Year. *Title of booklet, leaflet, report, etc.* City: Publisher or other source, Country.

Online references should be structured as: Author(s) name, author(s) initial(s). year. *Full title of article*. Full URL. Date of last successful access (e.g. 12 Jan. 2003)

Acknowledgements. In the ACKNOWLEDGEMENTS, please be brief. 'We thank . . .' (not 'The present authors would like to express their thanks to . . .').

Funding information. Details of all funding sources for the work in question should be given in a separate section entitled 'Funding'. This should appear before the 'Acknowledgements' section. The following rules should be followed:

- The sentence should begin: 'This work was supported by ...'
- The full official funding agency name should be given, i.e. 'National Institutes of Health', not 'NIH' ([full RIN-approved list of UK funding agencies](#)) Grant numbers should be given in brackets as follows: '[grant number xxxx]'

- Multiple grant numbers should be separated by a comma as follows: '[grant numbers xxxx, yyyy]'
- Agencies should be separated by a semi-colon (plus 'and' before the last funding agency)
- Where individuals need to be specified for certain sources of funding the following text should be added after the relevant agency or grant number 'to [author initials]'.

An example is given here: 'This work was supported by the National Institutes of Health [AA123456 to C.S., BB765432 to M.H.]; and the Alcohol & Education Research Council [hfygr667789].'

Appendix.

If elaborate use is made of units, symbols and abbreviations, or a detailed explanation of one facet of the paper seems in order, further details may be included in a separate APPENDIX placed after the LITERATURE CITED.

For more detail and information on types of files required for text, graphics and tables etc., please see the next section.

8.2 Anexo 2 - Normas para publicação na revista Journal of Ecology

JOURNAL OF ECOLOGY

STANDARD PAPERS

A standard paper should not normally be longer than 12 printed pages. (A page of printed text, without figures or tables carries *c.* 800 words). The typescript should be arranged as follows, with each section starting on a separate page.

Title page. This should contain:

(1) A concise and informative title (as short as possible). Do not include the authorities for taxonomic names in the title. We discourage titles with numerical series designations (I, II, III, etc.) and they are not acceptable unless the editor's agreement has been obtained and at least Part II of the series has been submitted **and** accepted before Part I is sent to the printer. Such series must begin in one of the journals of the British Ecological Society.

(2) A list of authors' names with names and addresses of Institutions. Author first names should be provided in full.

(3) The name, address and e-mail address of the correspondence author to whom decisions, and if appropriate, proofs will be sent. (A telex and/or fax number should also be supplied if possible).

(4) A running headline of not more than 45 characters.

Summary (called the Abstract on the web submission site). **This must not exceed 350 words** and should list the main results and conclusions, using simple, factual, numbered statements. The final point of your Summary must be headed 'Synthesis', and must emphasize the key findings of the work and its general significance, indicating clearly how this study has advanced ecological understanding. This policy is intended to maximize the impact of your paper, by making it of as wide interest as possible. This final point should therefore explain the importance of your paper in a way that is accessible to non-specialists. We emphasize that the Journal is more likely to accept manuscripts that address important and topical questions and hypotheses, and deliver generic rather than specific messages.

Keywords. A list in alphabetical order **not exceeding ten words or short phrases**.

Introduction. This should state the reason for doing the work, the nature of the hypothesis or hypotheses under consideration, and should outline the essential background.

Materials and methods. This should provide sufficient details of the techniques to enable the work to be repeated. Do not describe or refer to commonplace statistical tests in Methods but allude to them briefly in Results.

Results. This should state the results, drawing attention in the text to important details shown in tables and figures.

Discussion. This should point out the significance of the results in relation to the reasons for doing the work, and place them in the context of other work.

Acknowledgements. If authors refer to themselves as recipients of assistance or funding, they should do so by their initials (e.g. J.B.T.).

References*

Tables*. Each table should be on a separate page, numbered and accompanied by a legend at the top. They should be referred to in the text as Table 1, etc. Do not present the same data in both figure and table form or repeat large numbers of values from Tables in the text.

Figure legends (and Figures)*. Figures and their legends should be grouped together at the end of the paper, before the appendices (if present). If figures have been embedded into the text file (as recommended), they should appear above their respective legend. The word figures should be

abbreviated in the text (e.g. Fig. 1; Figs. 2 and 3), except when starting a sentence. Photographic illustrations should also be referred to as Figures.

Appendices / Supplementary Material. Please note that *Journal of Ecology* no longer publishes Appendices in the printed version, but a limited amount of essential supplementary material may be published in electronic form. Instructions for the preparation of Supplementary Material is available [here](#). In order to promote the advancement of science through the process of documenting and making available the research information and supporting data behind published studies, the editors of this journal strongly encourage authors to make arrangements for archiving their underlying data.

Specifications

Figures

Figures should not be boxed (superfluous bounding axes) and tick marks must be on the inside of the axes. Where possible, figures should fit on a single page in the submitted paper. In a final version they will generally be reduced in size by about 50% during production. Wherever possible, they should be sized to fit into a single column width (c. 70mm final size). To make best use of space, you may need to rearrange parts of figures (e.g. so that they appear side by side). Please ensure that symbols, labels, etc. are large enough to allow reduction to a final size of c. 8 point, i.e. capital letters will be about 2 mm tall. Lettering should use a sans serif font (e.g. Helvetica and Arial) with **capitals used for the initial letter of the first word only. Bold lettering should NOT be used.** Units of axes should appear in parentheses after the axis name. Photographs, which are encouraged, should have good contrast and should be included in the numbered list of figures. Where several photographs are used together to make one figure, they should be well matched for tonal range. Photographs submitted electronically should be saved at **300 d.p.i. in tif or bmp** format at the final reproduction size. For full instructions on preparing your figures please refer to our [Electronic Artwork Information for Authors](#) page.

Colour photographs or other figures may be allowed, but it is the policy of the *Journal of Ecology* for authors to pay the full cost for their print reproduction (currently £150 for the first figure, £50 thereafter, exclusive of VAT). If no funds are available to cover colour costs, the journal offers free colour reproduction online (with black-and-white reproduction in print). If authors require this, they should write their figure legend to accommodate both versions of the figure, and indicate their colour requirements on the [Colour Work Agreement Form](#). This form should be completed in all instances where authors require colour, whether in print or online. Therefore, at acceptance, please download the form and return it to the Production Editor (Stephen Jones, Wiley-Blackwell, 101 George Street, Edinburgh EH2 3ES, UK; fax +44 131 226 3803, e-mail jec@oxon.blackwellpublishing.com). Please note that if you require colour content your paper cannot be published until this form is received.

Figure legends

They should give enough detail so that the figure can be understood without reference to the text. Information (e.g. keys) that appears on the figure itself should not be duplicated in the legend.

Tables

Tables should be constructed using 'tabs' (not spaces or software options). Units should appear in parentheses after the column or row title.

Citations and References

Citation to work by three or more authors in the text should be abbreviated with the use of *et al.* (e.g. Able *et al.* 1997). Work with the same first author and date should be coded by letters, e.g. Thompson *et al.* 1991a,b. Citations should be listed in chronological order in the text, e.g. Zimmerman *et al.* 1986; Able *et al.* 1997.

We recommend the use of a tool such as [EndNote](#) or [Reference Manager](#) for reference management and formatting. EndNote reference styles can be searched for here: <http://www.endnote.com/support/enstyles.asp>; Reference Manager reference styles can be searched for here: <http://www.refman.com/support/rmstyles.asp>. The references in the Reference list should be in alphabetical order **with the journal name unabbreviated**. The format for papers, entire books and chapters in books is as follows:

Boutin, C. & Harper, J.L. (1991) A comparative study of the population dynamics of five species of *Veronica* in natural habitats. *Journal of Ecology*, **79**, 199-221.

Clarke, N.A. (1983) *The ecology of dunlin (Calidris alpina L.) wintering on the Severn estuary*. PhD thesis, University of Edinburgh, Edinburgh.

Pimm, S.L. (1982) *Food Webs*. Chapman and Hall, London.

Sibly, R.M. (1981) Strategies of digestion and defecation. *Physiological Ecology* (eds C. R. Townsend & P. Calow), pp. 109-139. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

References should only be cited as 'in press' if the paper has been accepted for publication. Reference to unpublished works, works in preparation or works under review should be cited as 'unpublished data', with the author's initials and surname given; **such works should not be included in the Reference section**. Any paper cited as 'in press' or under review elsewhere must be uploaded with the author's manuscript as a file 'not for review' so that it can be seen by the editors and, if necessary, made available to the referees.

Units, symbols and abbreviations

Authors are requested to use the International System of Units (SI, *Système International d'Unités*) where possible for all measurements (see *Quantities, Units and Symbols*, 2nd edn (1975) The Royal Society, London). Note that mathematical expressions should contain symbols not abbreviations. If the paper contains many symbols, it is recommended that they should be defined as early in the text as possible, or within a subsection of the Materials and Methods section. Journal style for time units are: s, min, h, days, weeks, months, years.

Scientific names

Give the Latin names of each species in full, together with the authority for its name, at first mention in the main text. Subsequently, the genus name may be abbreviated, except at the beginning of a sentence. If there are many species, cite a Flora or checklist which may be consulted for authorities instead of listing them in the text. Do not give authorities for species cited from published references. Give priority to scientific names in the text (with colloquial names in parentheses, if desired).

Makers' names

When a special piece of equipment has been used it should be described so that the reader can trace its specifications by writing to the manufacturer; thus: 'Data were collected using a solid-state data logger (CR21X, Campbell Scientific, Utah, USA)'.

Mathematical material

Where ever possible, mathematical equations and symbols should be typed in-line by keyboard entry (using Symbol font for Greek characters, and superscript and subscript options where applicable). **Do not embed** equations or symbols using Equation Editor or Math Type, or equivalents, when simple in-line, keyboard entry is possible. Equation software should be used only for displayed, multi-line equations and equations and symbols that can not be typed. Suffixes and operators such as d, log, ln and exp will be set in Roman type; matrices and vectors in bold type; other algebraic symbols in italics; and Greek symbols in upright type. Make sure that there is no confusion between similar characters like l ('ell') and 1 ('one'). If there are several equations they should be identified by an equation number (e.g. 'eqn 1' after the equation, and cited in the text as 'equation 1').

Number conventions

Text: Numbers from one to nine should be spelled out except when used with units; e.g. two eyes but 10 stomata; 3 years and 5 kg. Tables: Do not use an excessive number of digits when writing a decimal number to represent the mean of a set of measurements (the number of digits should reflect the precision of the measurement).