

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO DO SUL**

**ASPECTOS ECOLÓGICOS DA ESTRUTURA DA VEGETAÇÃO**

**EM ÁREAS INUNDÁVEIS DOMINADAS POR**

*Byrsonima cydoniifolia* e *Tabebuia aurea*

**NO PANTANAL, MATO GROSSO DO SUL, BRASIL**

**GISAINE DE ANDRADE AMADOR**

**Campo Grande, MS**

**2013**

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO DO SUL**

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM  
ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO**

**ASPECTOS ECOLÓGICOS DA ESTRUTURA DA VEGETAÇÃO  
EM ÁREAS INUNDÁVEIS DOMINADAS POR  
*Byrsonima cydoniifolia* e *Tabebuia aurea*  
NO PANTANAL, MATO GROSSO DO SUL, BRASIL**

**GISAINE DE ANDRADE AMADOR**

**Orientador: Prof. Dr. Geraldo Alves Damasceno Junior**

Tese apresentada à Comissão do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ecologia.

**Campo Grande, MS**

**2013**

ii

# DEDICATÓRIA

*Dedico este trabalho a minha família!*

# AGRADECIMENTOS

A Deus.

Aos Programas de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação (PPGEC) e Biologia Vegetal (PPGBV) da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (UFMS).

Ao meu orientador, Prof. Dr. Geraldo Alves Damasceno Júnior, pela amizade, confiança, dedicação e persistência, além de muitas risadas.

À FUNDECT (Fundação de Apoio ao Desenvolvimento do Ensino, Ciência e Tecnologia do Estado de Mato Grosso do Sul), INAU (Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia em Áreas Úmidas) e CPP (Centro de Pesquisa do Pantanal) pelo financiamento à pesquisa.

Aos pesquisadores Prof. Dra. Maria Rita Marques, Prof. Dr. Carlos Carollo, Prof. Dr. Arnildo Pott, Msc. Vali Joana Pott e Prof. Dra. Liana Baptista, por toda atenção e auxílio prestados, sempre que necessários durante o desenvolvimento da tese.

Aos pesquisadores Dra. Iria Hiromi Ishii (UFMS, Corumbá), Msc. Marcus Urquiza (UFMS, Corumbá), Dra. Verônica Angyalossy (USP, São Paulo), mestrando Júlio Majcher (USP, São Paulo), Dr. Jochan Schöngart (INPA), Dra. Cátia Nunes da Cunha (UFMT, Cuiabá) e Msc. Patrícia Leite (UFMT, Cuiabá) que deram suporte intelectual, logístico e estrutural para o desenvolvimento da etapa dendrocronológica da tese.

Ao amigo João Roberto Fabri pelo apoio fundamental no trabalho de campo e laboratório. Muito Obrigada Joãozinho!

À dedicação de Jorge Gonçalves, funcionário da UFMS, pelo tremendo suporte ao trabalho de campo nas infinitas idas e vindas pelo Pantanal.

Aos colegas de laboratório da farmacognosia e biosistemática pelas horas que passamos juntos.

Aos alunos do curso de Ciência Biológicas que se revezaram para me ajudar durante o período de coletas, Alexandre Guillon, Ariane Nogueira, Bruno Becker, Cesar Claudio Encina,

Érika Cavalcante, Giovani, Marcus Vinicius, Matheus Hammarstron, Murilo Horvath, Renan da Silva Olivier, Thiago Mateus Rocha dos Santos, Urielton Martins Monteiro, Guilherme Souza (UCDB), Kairo Alan Albernaz (UCDB).

À Patrícia Sayuri Shibuya, bolsista de iniciação científica, por toda dedicação nos trabalhos de laboratório, muito obrigada Paty!

À minha família.

Ao meu esposo Lafaiete Silva Oliveira, por todo amor, compreensão e ajuda. Te amo!

# ÍNDICE

LISTA DE TABELAS .....	viii
LISTA DE FIGURAS .....	x
RESUMO .....	xiii
ABSTRACT .....	xiv
CAPÍTULO 1. Introdução geral.....	1
1.1 Objetivos .....	5
Referências.....	6
CAPÍTULO 2. A dominância de <i>Byrsonima cydoniifolia</i> e <i>Tabebuia aurea</i> e sua relação com o solo e inundação em duas comunidades no Pantanal, Brasil.....	11
2.1. Introdução .....	11
2.2. Material e métodos.....	13
2.2.1 Área de estudo.....	13
2.2.2 Coleta e análise dos dados .....	16
2.3. Resultados .....	18
2.4. Discussão .....	20
2.5. Conclusão.....	24
Referências.....	25
CAPÍTULO 3. Aspectos dendroecológicos de <i>Tabebuia aurea</i> (bignoniaceae) em uma área inundável no Pantanal do Nabileque, Mato Grosso do Sul, Brasil.....	32
3.1. Introdução .....	32
3.2. Material e métodos.....	34
3.2.1 Área de estudo.....	34
3.2.2 Descrição da espécie .....	38
3.2.3 Caracterização anatômica do xilema da espécie .....	38
3.2.4 Coleta, preparação das amostras e análises.....	39
3.2.5 Modelagem do crescimento das árvores .....	40
3.2.6 Estrutura populacional .....	41

3.3. Resultados .....	41
3.4. Discussão .....	48
3.5. Conclusão .....	51
Referências .....	52
CAPÍTULO 4. Atividade alelopática de <i>Byrsonima cydoniifolia</i> A. Juss. (Malpighiaceae).....	58
4.1. Introdução .....	58
4.2. Material e Métodos .....	60
4.2.1 Área de estudo e material vegetal .....	60
4.2.2 Procedimento de extração .....	60
4.2.3 Bioensaios .....	61
4.2.4 Cromatografia Gasosa – Espectrometria de Massas (CG-SM).....	62
4.2.5 Bioautografia.....	63
4.2.6 Análise estatística.....	64
4.3. Resultados e discussão .....	64
4.3.1 Bioensaios - Frações das folhas verdes e cascas.....	64
4.3.2 Bioensaios - Frações do folhíço e solo.....	68
4.3.3 Cromatografia Gasosa – Espectrometria de Massas .....	69
4.3.4 Bioautografia.....	72
4.4 Conclusões .....	75
Referências.....	76
CAPÍTULO 5. Variação espaço-temporal da estrutura da vegetação e sua relação com o solo e inundação em duas áreas de savana inundáveis no Pantanal, Brasil .....	82
5.1. Introdução .....	82
5.2. Material e métodos.....	83
5.2.1 Área de estudo.....	83
5.2.2 Coleta e análise dos dados .....	86
5.3 Resultados e discussão .....	88
5.4 Conclusão.....	100
Anexo 1. Espécies por ordem de família encontradas nos períodos chuvoso (Chu), cheia (Che) e seca (Se) durante o ano de 2011 na região do Pantanal do Nabileque e Miranda, Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brasil.....	106
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	112

# LISTA DE TABELAS

## Tabela

2.1	Número de indivíduos (N) e densidade relativa (DR) das espécies arbóreo/arbustivas amostradas em três hectares de cada uma das áreas de estudo no Pantanal do Nabileque e Miranda, Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brasil.....	18
2.2	Variáveis ambientais analisadas nas parcelas com predomínio de <i>T. aurea</i> (T) e <i>B. cydoniifolia</i> (B) nas áreas de estudo no Pantanal do Nabileque e Miranda, Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brasil. Areia grossa (AreiaG), areia fina (AreiaF), areia total (AreiaT), tempo de inundação (Inund). Média ± desvio padrão.....	19
2.3	Correlações canônicas entre a densidade das espécies <i>Byrsonima cydoniifolia</i> e <i>Tabebuia aurea</i> com as variáveis ambientais previamente selecionadas pela PCA e análise de correlação canônica para as áreas de estudo no Pantanal do Nabileque e Miranda, Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brasil. * $p < 0.05$ , ** $p < 0.01$ , n.s. não significativo.....	20
3.1	Idade estimada em ordem decrescente e respectivo ano de estabelecimento dos dez indivíduos de <i>Tabebuia aurea</i> do Pantanal do Nabileque, Porto Esperança, Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brasil.....	44
4.1	Porcentagem de germinação (G) e índice de velocidade de germinação (IVG) de <i>Lactuca sativa</i> submetidos a diferentes concentrações (2,5 mg/mL e 5 mg/mL) da fração hexânica (FH) e fração etanólica (FE) das folhas verdes e cascas de <i>Byrsonima cydoniifolia</i> obtidos no período de cheia e seca na área de estudo do Pantanal do Miranda, Corumbá, MS. Médias seguidas de mesma letra em cada coluna não diferem da média do controle tampão ( $p > 0,05$ ). Cl: Clorofórmio, AE: Álcool etílico 95%.....	64
4.2	Comprimento da raiz primária e hipocótilo de <i>Lactuca sativa</i> submetidos a diferentes concentrações (2,5 mg/mL e 5 mg/mL) da fração hexânica (FH) e fração etanólica (FE) das folhas verdes e cascas de <i>Byrsonima cydoniifolia</i> obtidas no período de cheia e seca na área de estudo do Pantanal do Miranda, Corumbá, MS. Médias seguidas de mesma letra em cada coluna não diferem da média do controle tampão ( $p > 0,05$ ). Cl: Clorofórmio, AE: Álcool etílico 95%.....	65
4.3	Porcentagem de germinação (G) e índice de velocidade de germinação (IVG) de <i>Lactuca sativa</i> submetidos a diferentes concentrações (2,5 mg/mL e 5 mg/mL) da fração hexânica (FH) e fração etanólica (FE) do folhíço e solo. Comprimento da raiz primária e hipocótilo submetidos a diferentes concentrações (2,5 mg/mL e 5 mg/mL) da fração hexânica (FH) e fração etanólica (FE) do folhíço de <i>Byrsonima cydoniifolia</i> obtidas na área de estudo do Pantanal do Miranda, Corumbá, MS. Médias seguidas de mesma letra na vertical, não diferem da média do controle tampão ( $p > 0,05$ ). Cl: Clorofórmio, AE: Álcool etílico 95%.....	69

4.4	Retenção relativa (RR), tempo de retenção (TR) e abundância relativa (AR) dos compostos isolados das frações hexânicas das folhas verdes e casca de <i>Byrsonima cydoniifolia</i> coletadas nos períodos de cheia e seca na área de estudo do Pantanal do Miranda, Corumbá, MS, Brasil. Padrão interno utilizado para calcular RR: 5- $\alpha$ -colestano. NI: não identificado.....	70
4.5	Retenção relativa (RR), tempo de retenção (TR) e abundância relativa (AR) dos compostos isolados das frações hexânicas do Folhiço e Solo coletados no período de seca na área de estudo do Pantanal do Miranda, Corumbá, MS, Brasil. Padrão interno utilizado para calcular RR: 5- $\alpha$ -colestano. NI: não identificado .....	71
5.1	Variáveis ambientais analisadas nas seis parcelas de 0,5 hectares na região do Nabileque (N) e Miranda (M), Pantanal, Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brasil. P: fósforo, B: boro, Cu: cobre, S: enxofre, Fe: ferro, Mn: manganês, Zn: zinco, pH: índice de acidez, MO: matéria orgânica, Al: alumínio, V: saturação por bases, AreiaF: areia fina. Inund: altura da água medida nas 40 subparcelas durante o período de inundação dentro de cada parcela de 0,5 ha. Média $\pm$ desvio padrão.....	89
5.2	Correlação entre as variáveis ambientais e os dois primeiros eixos da análise de correlação canônica (CCA) nos três períodos de estudo na região do Nabileque, Pantanal, MS. * nível de significância; ns: não significativo.....	90
5.3	Correlação entre as variáveis ambientais e os dois primeiros eixos da análise de correlação canônica (CCA) nos três períodos de estudo na região do Miranda, Pantanal, MS. * nível de significância; ns: não significativo.....	95

# LISTA DE FIGURAS

## Figura

- 2.1 Localização das áreas de coleta na região do Nabileque (N) e Miranda (M) no Pantanal, Mato Grosso do Sul, Corumbá, Brasil. Diferentes tons de cinza indicam as regiões do Pantanal. Nomes distribuídos no mapa indicam os principais rios da região. Adaptado de Silva & Abdon (1998)..... 14
- 2.2 Média da precipitação mensal em Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brasil, em relação aos níveis de inundação do rio Paraguai registrados pela régua hidrométrica de Ladário no rio Paraguai no Pantanal, no período de 2010 e 2011. Fonte: Serviço de Sinalização Náutica do Oeste, Marinha do Brasil e Universidade para o Desenvolvimento do Estado e da Região do Pantanal (UNIDERP)..... 15
- 2.3 Níveis anuais máximos (●) e mínimos (○) do Rio Paraguai registrados na régua de Ladário no período de 1900-2012, Mato Grosso do Sul, Brasil. O zero está a 83 m acima do nível do mar. Dados fornecidos pela Marinha do Brasil. Adaptado de Damasceno-Junior *et al.* (2005)..... 16
- 3.1 Localização da área de coleta na região do Nabileque (N) no Pantanal, Mato Grosso do Sul, Corumbá, Brasil. Diferentes tons de cinza indicam as regiões do Pantanal. Nomes distribuídos no mapa indicam os principais rios da região. Adaptado de Silva & Abdon (1998)..... 35
- 3.2 Média da precipitação mensal em Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brazil, em relação aos níveis de inundação do rio Paraguai registrados pela régua hidrométrica de Ladário no rio Paraguai no Pantanal, no período de 2010 e 2011. Fonte: Serviço de Sinalização Náutica do Oeste, Marinha do Brasil e Universidade para o Desenvolvimento do Estado e da Região do Pantanal (UNIDERP)..... 36
- 3.3 Níveis anuais máximos (●) e mínimos (○) do Rio Paraguai registrados na régua de Ladário no período de 1900-2012, Mato Grosso do Sul, Brasil. O zero está a 83 m acima do nível do mar. Dados fornecidos pela Marinha do Brasil. Adaptado de Damasceno-Junior *et al.* (2005)..... 37
- 3.4 Visão parcial da área onde o estudo foi realizado. *Tabebuia aurea* ocorrendo sobre os "murundus" na época da seca (A). Indivíduos após a passagem do fogo (B). Durante a inundação com a lâmina d'água a altura aproximada de 1,30cm (C). (Fotos: G.A. Amador )..... 39
- 3.5 Detalhe macroscópico do disco da madeira do tronco de *Tabebuia aurea* (A) coletada na região do Nabileque (N) no Pantanal, Mato Grosso do Sul, Corumbá, Brasil. Anéis de crescimento delimitados por camada de parênquima (B)..... 43
- 3.6 Relação entre o crescimento em diâmetro à altura do peito (DAP) e idade dos indivíduos de *Tabebuia aurea*. As linhas cinzas representam o crescimento individual em diâmetro de cada amostra, a linha preta representa o crescimento diamétrico médio da espécie.....

	44
3.7	Número de indivíduos distribuídos nas classes de diâmetro (DAP) e idade estimada entre as classes..... 45
3.8	Curva de crescimento em diâmetro à altura do peito (DAP) de <i>Tabebuia aurea</i> . O crescimento cumulativo do DAP é representado pela linha preta, o incremento corrente (IC) em diâmetro é representado pela linha cinza contínua e o incremento diamétrico médio (IM) é representado pela linha tracejada..... 46
3.9	Relação entre diâmetro à altura do peito (DAP) e altura de 227 indivíduos, ajustada com uma análise de regressão não-linear..... 47
3.10	Curva de crescimento em altura de <i>Tabebuia aurea</i> . O crescimento cumulativo em altura é representado pela linha preta, o incremento corrente (IC) em altura é representado pela linha cinza contínua e o incremento médio em altura (IM) é representado pela linha tracejada..... 47
3.11	Curva de crescimento em volume de <i>Tabebuia aurea</i> . A linha vermelha indica o ponto de IC máximo que a espécie atinge com DAP de 33 cm aos 80 anos. O crescimento em volume é representado pela linha preta, o incremento corrente (IC) em volume é representado pela linha cinza contínua e o incremento médio em volume (IM) é representado pela linha tracejada..... 48
3.12	Curva de crescimento em produção de biomassa do tronco de <i>Tabebuia aurea</i> . O crescimento cumulativo em biomassa está representado pela linha preta, o incremento corrente de biomassa representado pela linha cinza e o incremento médio de biomassa pela linha tracejada..... 49
4.1	Média do comprimento da raiz primária (—) e hipocótilo (----) de plântulas formadas em contato com as frações etanólicas das folhas verdes de <i>Byrsonima cydoniifolia</i> obtidas do período de cheia na área de estudo no Pantanal do Miranda, Corumbá, MS. ▲ Frações que reduziram o comprimento ( $p < 0,05$ )..... 73
4.2	Média do comprimento da raiz primária e hipocótilo de plântulas formadas em contato com as frações etanólicas das cascas de <i>Byrsonima cydoniifolia</i> obtidas do período de cheia na área de estudo no Pantanal do Miranda, Corumbá, MS. ▲ Frações que reduziram o comprimento ( $p < 0,05$ )..... 74
5.1	Localização das áreas de coleta na região do Nabileque (N) e Miranda (M) no Pantanal, Mato Grosso do Sul, Corumbá, Brasil. Diferentes tons de cinza indicam as regiões do Pantanal. Nomes distribuídos no mapa indicam os principais rios da região. Adaptado de Silva & Abdon (1998)..... 83
5.2	Média da precipitação mensal em Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brazil, em relação aos níveis de inundação do rio Paraguai registrados pela régua hidrométrica de Ladário no rio Paraguai no Pantanal, no período de 2010 e 2011. Fonte: Serviço de Sinalização Náutica do Oeste, Marinha do Brasil e Universidade para o Desenvolvimento do Estado e da Região do Pantanal (UNIDERP)..... 83
5.3	Média da precipitação mensal em Miranda, Mato Grosso do Sul, Brazil, em relação aos níveis de inundação do rio Miranda pela régua hidrométrica (2011) da Base de

	Estudos do Pantanal (UFMS), Corumbá, MS. Fonte dados de precipitação (2010-2011): Universidade para o Desenvolvimento do Estado e da Região do Pantanal (UNIDERP).....	85
5.4	Diagrama de ordenação da análise de correspondência canônica (CCA) entre as variáveis ambientais do solo e a porcentagem de cobertura da vegetação (63 espécies) no período chuvoso nas subparcelas (240) da região do Pantanal do Nabileque, Corumbá, MS. Os nomes das espécies estão representados pelas três primeiras letras do gênero seguidas das três primeiras letras do epíteto específico. Nome completo das espécies disponíveis no Anexo 1.....	91
5.5	Diagrama de ordenação da análise de correspondência canônica (CCA) entre as variáveis ambientais do solo, inundação e a porcentagem de cobertura da vegetação (31 espécies) no período de cheia nas subparcelas (240) da região do Pantanal do Nabileque, Corumbá, MS. Os nomes das espécies estão representados pelas três primeiras letras do gênero seguidas das três primeiras letras do epíteto específico. Nome completo das espécies disponíveis no Anexo 1.....	92
5.6	Diagrama de ordenação da análise de correspondência canônica (CCA) entre as variáveis ambientais do solo e a porcentagem de cobertura da vegetação (36 espécies) no período de seca nas subparcelas (240) da região do Pantanal do Nabileque, Corumbá, MS. Os nomes das espécies estão representados pelas três primeiras letras do gênero seguidas das três primeiras letras do epíteto específico. Nome completo das espécies disponíveis no Anexo 1.....	93
5.7	Diagrama de ordenação da análise de correspondência canônica (CCA) entre as variáveis ambientais do solo e a porcentagem de cobertura da vegetação (62 espécies) no período chuvoso nas subparcelas (240) da região do Pantanal do Miranda, Corumbá, MS. Os nomes das espécies estão representados pelas três primeiras letras do gênero seguidas das três primeiras letras do epíteto específico. Nome completo das espécies disponíveis no Anexo 1.....	97
5.8	Diagrama de ordenação da análise de correspondência canônica (CCA) entre as variáveis ambientais do solo, inundação e a porcentagem de cobertura da vegetação (53 espécies) no período de cheia nas subparcelas (240) da região do Pantanal do Miranda, Corumbá, MS. Os nomes das espécies estão representados pelas três primeiras letras do gênero seguidas das três primeiras letras do epíteto específico. Nome completo das espécies disponíveis no Anexo 1.....	98
5.9	Diagrama de ordenação da análise de correspondência canônica (CCA) entre as variáveis ambientais do solo e a porcentagem de cobertura da vegetação (60 espécies) no período de seca nas subparcelas (240) da região do Pantanal do Miranda, Corumbá, MS. Os nomes das espécies estão representados pelas três primeiras letras do gênero seguidas das três primeiras letras do epíteto específico. Nome completo das espécies disponíveis no Anexo 1.....	99

## RESUMO

*Byrsonima cydoniifolia* e *Tabebuia aurea* ocorrem em formações savânicas e florestais do Pantanal. Estas espécies podem ocorrer de maneira esparsa na vegetação, porém, em algumas regiões, são capazes de cobrir extensas áreas sazonalmente inundáveis e constituírem formações monodominantes. O estudo foi conduzido nas regiões do Miranda e Nabileque, Pantanal, Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brasil. Em 5 ha de cada região, foram estabelecidas 10 parcelas de 0,5 ha para avaliar a relação entre a densidade de *B. cydoniifolia* e *T. aurea* com as condições do solo e inundação com o objetivo na tentativa de identificar quais características estão relacionadas à distribuição destas formações nas áreas estudadas. Também foram realizados estudos dendrocronológicos com 10 indivíduos de *T. aurea* para identificar quais condições favorecem o estabelecimento das populações como monodominante. Bioensaios em laboratório foram realizados para testar a existência de atividade alelopática de *B. cydoniifolia* sobre a germinação e crescimento de *Lactuca sativa*. A avaliação da dinâmica da estrutura da vegetação herbácea e plântulas nas duas áreas de estudo foi realizada para verificar como varia a cobertura vegetal das espécies em relação aos períodos de chuva, cheia e seca e às condições do solo. Os solos arenosos com baixa fertilidade estão relacionados à elevada densidade de *B. cydoniifolia*, enquanto *T. aurea* tende a ocorrer em solos argilosos e mais férteis. O estabelecimento das populações de *T. aurea* é favorecido nos períodos de anos de seca. *Byrsonima cydoniifolia* apresenta atividade alelopática sobre a espécie alvo selecionada. As mudanças na cobertura das espécies herbáceas e plântulas ao longo do ano apresentou forte correlação com as características químicas e textura do solo nas duas áreas de estudo; sendo que a inundação foi significativa somente para a região do Miranda.

Palavras-Chave: canjiqueiral, paratudal, monodominante, Pantanal, dendrocronologia, alelopatia, herbáceas, solo, regime de inundação.

## ABSTRACT

*Byrsonima cydoniifolia* and *Tabebuia aurea* are characteristic of savanna and forest formations that occur in the Pantanal. These species may occur sparingly in the vegetation, but in some regions, are able to cover large seasonally flooded areas and constitute monodominant formations. The study was conducted in the regions of Miranda and Nabileque, Pantanal, Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brazil. In each area of 5 ha, we established 10 plots of 0.5 ha to assess the relationship between density of *B. cydoniifolia* and *T. aurea* with soil conditions and flooding to identify which characteristics are related to the distribution of these formations in the studied areas. Dendrochronological studies were also performed with 10 individuals of *T. aurea* to identify which conditions favor the establishment of populations as monodominant. Laboratory bioassays were conducted to test the existence of allelopathic activity of *B. cydoniifolia* on the germination and growth of *Lactuca sativa*. The evaluation of the dynamic structure of herbaceous and seedlings vegetation in the two study areas was conducted to determine how the vegetation structure varies from species cover in relation to periods of rain, flood and drought and also soil conditions. The sandy areas with low fertility were related to the high density of *B. cydoniifolia*, while *T. aurea* tends to occur in the fertile clay areas. The establishment of populations of *T. aurea* is favored during periods of dry years. *Byrsonima cydoniifolia* was able to present allelopathic activity on the target species. The changes in the coverage of herbaceous and seedlings species throughout the year showed strong correlation with the chemical characteristics and soil texture in both study areas, the flood was significant only for the region of Miranda.

Keywords: canjiqueiral, paratudal, monodominant, Pantanal, dendrochronology, allelopathy, herbs, soil, flood regime.

## CAPÍTULO 1. Introdução geral

A dominância de uma ou poucas espécies arbóreas teve seu destaque inicialmente nas florestas tropicais no início da década de 1950, quando Richards (1952) chamou atenção para a existência de extensas formações dominadas por uma ou poucas espécies em diferentes regiões tropicais. A monodominância, como passou a ser conhecida (Hart *et al.* 1989), caracteriza-se por apenas uma espécie representar em mais de 50% o número total de indivíduos numa comunidade (Connell & Lowmann 1989; Hart *et al.* 1989). A monodominância pode ser causada por diversos fatores, como condições do solo, inundação, eventos de fogo, associações com fungos, sucessão, entre outros (Hart 1990), que geralmente atuam em conjunto para promover a monodominância de determinadas espécies (Torti *et al.* 2001).

Diversos estudos relatam a ocorrência das formações monodominantes em diferentes regiões geográficas, ao mesmo tempo em que investigam as possíveis causas da monodominância. São exemplos os estudos conduzidos na África (Hart *et al.* 1989; Hart 1995; Vierling & Wessman 2000; Torti *et al.* 2001; Maisels 2004; Peh *et al.* 2011), nas Américas do Sul e Central (Veblen *et al.* 1979; Boucher 1981; Isaacs *et al.* 1996; Henkel 2003; Henkel *et al.* 2005; Van Groenendael *et al.* 1996; Martijena 1998; Torti *et al.* 1997) e Oceania (Read *et al.* 1995; 2006).

No Brasil, algumas das formações monodominantes, não sujeitas a inundação encontram-se ao norte, como a floresta de *Peltogyne gracilipes* na Ilha de Maracá, em Roraima (Nascimento & Proctor 1994; Nascimento & Proctor 1997a; Nascimento & Proctor 1997b; Nascimento *et al.* 1997; Villela & Proctor 1999; Nascimento *et al.* 2007), e na região centro-oeste, no estado do Mato Grosso, onde ocorrem as florestas de *Brosimum rubescens* (Marimon *et al.* 2001a,b; Marimon & Felfili 2006; Marimon *et al.* 2012). Entre as formações monodominantes inundáveis destacam-se as florestas de *Vochysia divergens* no Pantanal de Poconé (Nascimento & Cunha 1989; Arieira & Cunha 2006). No Mato Grosso do Sul, as formações de *Tabebuia aurea*, no Pantanal do Miranda

(Ribeiro & Brown 2002; 2006; Soares & Oliveira 2009) e *Copernicia alba* no Pantanal do Nabileque e Miranda (Amador *et al.* 2012). No Pantanal, vários outros tipos de formações monodominantes também podem ocorrer envolvendo espécies lenhosas ou não, como *Byrsonima cydoniifolia*, *Attalea vitrivir* (*Orbignya oleifera*), *Mauritia flexuosa*, *Cyperus giganteus*, entre outras (Boock *et al.* 1994; Silva *et al.* 2000).

Em áreas úmidas tropicais a monodominância tem sido atribuída à inabilidade das espécies arbóreas em tolerar eventos de inundação sazonal (Marques & Joly 2000; Lopez & Kursar 1999; 2007). Hart (1990) destaca que a frequência, profundidade e a duração destes eventos parecem ser determinantes na dominância e composição de espécies e que provavelmente a inundação confere vantagens a determinadas espécies através da exclusão de outras.

*Byrsonima cydoniifolia* A. Juss. (Malpighiaceae) e *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook. F. ex S. Moore (Bignoniaceae) são características de formações savânicas e florestais que ocorrem no Pantanal. Estas espécies podem ocorrer de maneira esparsa na vegetação, porém, em algumas regiões, são capazes de cobrir extensas áreas sazonalmente inundáveis e constituírem formações monodominantes, denominadas "canjiqueiral" e "paratudal", respectivamente, que podem ocorrer lado a lado na paisagem (Silva *et al.* 2000; Pott *et al.* 2011).

No Pantanal, o regime de inundação é um dos principais aspectos que influenciam a diversidade e composição das espécies vegetais (Pott & Ratter 2011). Entretanto, proporcionalmente à sua magnitude e duração, a inundação é um fator determinante na restrição de ocorrência de muitas espécies (Junk 1989; Damasceno-Júnior *et al.* 2005; Parolin & Wittmann 2010). A baixa tolerância à inundação de muitas espécies lenhosas faz com que uma ou poucas consigam dominar o ambiente. Desta forma, a avaliação de como *B. cydoniifolia* e *T. aurea* distribuem-se nas áreas com regimes diferenciados de inundação associadas às condições do solo é um aspecto básico na investigação sobre a estrutura da vegetação dominada por essas espécies no Pantanal.

Grande parte da vegetação lenhosa em áreas inundáveis do Pantanal é representada pelas formações monodominantes (Damasceno-Júnior *et al.* 2005), onde os estandes formados por *T. aurea* exibem elevada representatividade dentro das classes de vegetação do Pantanal (Silva *et al.* 2000). Pela importância desta formação, aliada às características anatômicas da madeira de *T. aurea*, que possibilitam o estudo do seu crescimento, foi realizada a avaliação dendrocronológica da espécie na tentativa de verificar quais as condições que podem propiciar o estabelecimento destas populações como monodominantes. A utilização da dendrocronologia no estudo sobre anéis de crescimento é uma ferramenta valiosa para a interpretação da dinâmica da vegetação e estimativa da taxa de crescimento de espécies arbóreas tropicais (Worbes *et al.* 2003).

Aliado ao fato de *B. cydonifolia* ser considerada invasora de pastagens nativas (Allem & Valls 1987) é possível observar nas formações dominadas por essa espécie que poucas plantas herbáceas ocorrem sob sua copa, e considerando que o sombreamento produzido pelos indivíduos de *B. cydonifolia* não é um fator preponderante para impedir o estabelecimento de outras plantas, é possível considerar que esta espécie apresente algum nível de atividade alelopática. As interações químicas entre as plantas, conhecida por alelopatia (Rice 1974), são uma forma das espécies se relacionarem no ambiente, e de acordo com o tipo de interação entre elas e os compostos químicos envolvidos neste processo, podem ser desenvolvidos mecanismos inibitórios capazes de afetar o estabelecimento e desenvolvimento das plantas, podendo promover a dominância da espécie alelopática.

Apesar das formações monodominantes apresentarem um perfil uniforme com baixa riqueza de espécies no estrato onde há dominância, isto pode não ocorrer nos outros níveis da comunidade (Read *et al.* 2006). O estudo da formação como um todo, além de gerar conhecimento e informações sobre a composição florística e diversidade dessas áreas, também é importante para destacar que a monodominância nesses locais não está associada à baixa riqueza e diversidade de espécies em outros estratos, o que é fundamental para o conhecimento e proteção destes ambientes. Amador *et al.* (2012) verificaram que o estrato herbáceo das formações monodominantes de *C. alba*

é bastante rico, o que se caracteriza como um contraste com a baixa riqueza no estrato arbóreo. Assim, as condições que podem propiciar a monodominância no estrato arbóreo, também podem promover alta riqueza de espécies no estrato herbáceo. Desta maneira, em qualquer iniciativa de manejo dessas formações, uma vez que essas áreas são utilizadas como pastagens naturais, é importante que se conheça também como é a dinâmica do estrato herbáceo frente às variações sazonais.

O estudo das formações monodominantes em áreas sazonalmente inundáveis como o Pantanal é importante no sentido de se compreender como os ciclos de cheia e seca podem promover a dominância das espécies e como alterações do regime de inundação e características dos solos podem influenciar estas comunidades. Neste sentido, o presente trabalho investigou alguns aspectos ecológicos relacionados à dominância de *B. cydoniifolia* e *T. aurea* e à dinâmica da vegetação herbácea associada a essas formações. O trabalho é composto por quatro capítulos, sendo o segundo dedicado à relação da densidade de *B. cydoniifolia* e *T. aurea* com o solo e inundação, o terceiro capítulo trata do estudo dendrocronológico de *T. aurea*, o quarto apresenta e discute os dados sobre os bioensaios testando a atividade alelopática de *B. cydoniifolia* e, por fim, o quinto capítulo é sobre a estrutura da vegetação herbácea em relação ao solo e com o período chuvoso, cheia e seca com o solo.

## 1.1 Objetivos

O objetivo deste estudo foi identificar alguns aspectos ecológicos de formações monodominantes de *Byrsonima cydoniifolia* e *Tabebuia aurea* no Pantanal, considerando-se as condições que podem influenciar a dominância destas espécies e a dinâmica das comunidades herbáceas e de plântulas associadas a essas formações.

Foram elaboradas as seguintes questões a serem respondidas:

- 1) Como varia a densidade de *B. cydoniifolia* e *T. aurea* em relação às características do solo e inundação?
- 2) Quais as condições que influenciam o estabelecimento das populações de *T. aurea* como monodominante?
- 3) É viável a utilização econômica de *T. aurea* com fins madeireiros?
- 4) *Byrsonima cydoniifolia* apresenta atividade alelopática?
- 5) Como varia a estrutura da comunidade herbácea em relação ao solo e os períodos chuvoso, cheia e seca durante um ano?

## Referências

- Allem, A.C. & Valls, J.F.M. 1987. Recursos Forrageiros Nativos do Pantanal Mato-Grossense. EMBRAPA-CENARGEN, Brasília, Documentos, 8, 339p.
- Amador, G.A., Damasceno-Junior, G.A., Casagrande, J.C., Sartori, A.L.B. 2012. Structure of two communities dominated by *Copernicia alba* and associations with soil and inundation in Pantanal wetland, Brazil. *Oecologia Australis* 16, 846-858.
- Arieira, J., Nunes DA Cunha, C. 2006. Fitossociologia de uma floresta inundável monodominante de *Vochysia divergens* Pohl (Vochysiaceae), no Pantanal norte, MT, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 20, 569-580.
- Boock, A., Araujo, M.R., Pott, A., Pessoti, J.E., Silva, M.P., Pott, V.J. & Souza, O.C. 1994. Estratégia de Ocupação e Uso das Pastagens Nativas do Pantanal do Nabileque e Mato Grosso do Sul. *Dialogo XL - Utilizacion y Manejo de Pastizales*. p 135-158.
- Boucher, D.H. 1981. Seed predation by mammals and forest dominance by *Quercus oleoides*, a tropical lowland oak. *Oecologia (Berl.)* 49:409-414.
- Connell, J.H. & Lowman, M.D. 1989. Low-diversity tropical rain forests: some possible mechanisms for their existence. *Amer. Naturalist* 134: 88-119.
- Damasceno-Júnior, G.A., Semir, J., Santos, F.A.M., Leitão-Filho, H.F. 2005. Structure, distribution of species and inundation in a riparian forest of Rio Paraguai, Pantanal, Brazil. *Flora* 200, 119-135.
- Junk, W.J., 1989. Flood tolerance and tree distribution in central amazonian floodplains. In: Holm-Hart, T.B., Hart, J.A. & Murphy, P.G. 1989. Monodominant and species-rich forests of the humid tropics: causes for their co-occurrence. *Am. Nat.* 133:613-633.
- Hart, T.B. 1990. Monospecific dominance in tropical rain forests. *Trends Ecol. Evol.* 5: 6-11.
- Hart, T.B. 1995. Seed, seedling and sub-canopy survival in monodominant and mixed forest of the Ituri Forest, Africa. *J. Trop. Ecol.* 11:443-459.
- Henkel, T.W. 2003. Monodominance in the Ectomycorrhizal *Dicymbe corymbosa* (Caesalpinaceae) from Guyana. *Journal of Tropical Ecology* 19:417-437.

- Henkel, T.W., Mayor, J.R., Wolley, L.P. 2005. Mast Fruiting and Seedling Survival of the Ectomycorrhizal, Monodominant *Dicymbe corymbosa* (Caesalpinaceae) in Guyana. *New Phytologist* 167:543-556.
- Isaacs, R.; Gillman, M.P.; Johnston, M.; Marsh, F. & Wood, B.C. 1996. Size structure of a dominant Neotropical forest tree species, *Dcymbe alsonii*, in Guyana and some factors reducing seedlings leaf area. *J. Trop. Ecol.* 12:599-606.
- Lopez, O.R., Kursar, T.A., 1999. Flood tolerance of four tropical tree species. *Tree Physiology* 19, 925-932.
- Lopez, O.R., Kursar, T.A., 2007. Interannual variation in rainfall, drought stress and seedling mortality may mediate monodominance in tropical flooded forests. *Oecologia* 154 (1), 35-43
- Maisels, F. 2004. Defoliation of a Monodominant Rain-forest Tree by a Noctuid Moth in Gabon. *Journal of Tropical Ecology* (20):239-241.
- Marimon, B.S., Felfili, J.M., Haridasan, M., 2001a. Studies in monodominant forests in eastern Mato Grosso, Brazil: I. A forest of *Brosimum rubescens* Taub. *Edinburgh Journal of Botany* 58, 123-137.
- Marimon, B.S., Felfili, J.M., Haridasan, M., 2001b. Studies in monodominant forests in eastern Mato Grosso, Brazil: II. A Forest in the Areões Xavante Indian reserve. *Edinburgh Journal of Botany* 58, 483-497.
- Marimon, B.S., Felfili, J.M., 2006. Chuva de sementes em uma floresta monodominante de *Brosimum rubescens* Taub. em uma floresta mista adjacente no vale do Araguaia, MT, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 20, 423-432.
- Marimon, B.S., Felfili, J., M., Fagg, C.W., Marimon-Junior, B.H., Umetsu, R., K., Oliveira-Santos, C., Morandi, P.S., Lima, H.S., Terra Nascimento, A.R., 2012. Monodominance in a forest of *Brosimum rubescens* Taub. (Moraceae): Structure and dynamics of natural regeneration. *Acta Oecologica* 43, 134-139.

- Marques, M.C.M. & Joly, C.A., 2000. Estrutura e dinâmica de uma população de *Calophyllum brasiliense* Camb. em floresta higrófila do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 23, 107-112.
- Martijena, N.E. 1998. Soil properties and seedling establishment in soils from monodominant and high-diversity stands of the tropical deciduous forest of the Mexico. *Journal of Biogeography* 25: 707-719.
- Nascimento, M.T., Nunes DA Cunha, C., 1989. Estrutura e composição florística de um Cambarazal no Pantanal de Poconé-MT. *Acta Botanica Brasilica* 3, 3-23.
- Nascimento, M.T., Proctor, J., 1994. Insect defoliation of a monodominant Amazonian rainforest. *Journal of Tropical Ecology* 10, 633-636.
- Nascimento, M.T., Proctor, J., 1997a. Soil and plant changes across a monodominant rain forest boundary on Maraca island, Roraima, Brazil. *Global Ecology and Biogeography Letters* 6, 387-395.
- Nascimento, M.T., Proctor, J., 1997b. Population dynamics of five tree species in a monodominant *Peltogyne* forest and two other forest types on Maraca island, Roraima, Brazil. *Forest Ecology and Management* 94, 115-128.
- Nascimento, M.T., Proctor, J., Villela, D.M., 1997. Forest structure, floristic composition and soils of an Amazonian monodominant forest on Maracá Island, Roraima, Brazil. *Edinburgh Journal of Botany* 54, 1-38.
- Nascimento, M.T., Barbosa, R.I., Villela, D.M. & Proctor, J. 2007. Above-ground biomass changes over an 11-year period in an Amazon monodominant forest and two other lowland forests. *Plant Ecology* 192 (2): 181-191
- Nielsen, L.B., Nielsen, I.C., Balslev, H. (Eds.), *Tropical Forests: Botanical Dynamics, Speciation and Diversity*. Academic Press, London, England, UK. pp. 47-64.
- Parolin, P., Wittmann, F., 2010. Struggle in the flood: tree responses to flooding stress in four tropical floodplain systems. *AoB Plants* 2010, 1-19.

- Peh, K.S.-H, Sonké, B., Lloyd, J., Quesada, C.A., Lewis, S.L., 2011. Soil Does Not Explain Monodominance in a Central African Tropical Forest. *PloS One* 6, 1-9.
- Pott, A. & Ratter, J.A. 2011. Species diversity of terrestrial plants and human impact on the vegetation of the Pantanal. In: Junk, W.J, Da Silva, C.J., Nunes da Cunha, C., Wantzen, K.M. (Eds.), *The Pantanal: ecology, biodiversity and sustainable management of a large neotropical seasonal wetland*. Pensoft Publishers, Sofia, BG. pp. 281-300.
- Pott, A., Oliveira, A.K.M., Damasceno-Junior, G.A., Silva, J.S.V., 2011. Plant diversity of the Pantanal wetland. *Braz. J. Biol.* 71(1), 265-273.
- Read, J, Hallam, P.; Cherrier, J-F. 1995. The anomaly of monodominant tropical rainforest: some preliminary observations in the *Nothofagus*-dominated rainforest of New Caledonia. *Journal of Tropical Ecology* 11:359-389.
- Read, J. Jaffré, T, Ferris, J.M., Mccoy, S., Hope, G.S., 2006. Does soil determine the boundaries of monodominant rain forest with adjacent mixed rain forest and maquis on ultramafic soils in New Caledonia? *Journal of Biogeography* 33, 1055-1065.
- Ribeiro, S. P., Brown, V. K., 2002. Tree species monodominance or species-rich savannas? The Influence of abiotic factors in designing plant communities of the brazilian Cerrado and Pantanal Matogrossense, A review. *Ecotropica* 8, 31-45.
- Ribeiro, S. P., Brown, V. K., 2006. Prevalence of monodominant vigorous tree populations in the tropics: herbivory pressure on *Tabebuia* species in very different habitats. *Journal of Ecology* 94, 932-941.
- Rice, E.L. 1974. *Allelopathy*. Academic Press, New York
- Richards, P.W. 1952. *The Tropical Rain Forest*. Cambridge University Press.
- Silva, M.P., Mauro, R., Mourão, G., Coutinho, M., 2000. Distribuição e quantificação de classes de vegetação do Pantanal através de levantamento aéreo. *Revista Brasileira de Botânica* 23, 143-152.
- Soares, J. J., Oliveira, A. K. M., 2009. O Paratudal do Pantanal de Miranda, Corumbá - MS, Brasil. *Revista Árvore* 33, 339-347.

- Torti, S.D.; Coley, P.D.; Janos, D.P. 1997. Vesicular-Arbuscular Mycorrhizae in Two Tropical Monodominant Trees. *Journal of Tropical Ecology* 13(4):623-629.
- Torti, S.D.; Coley, P.D.; Kursar, T.A. 2001. Causes and Consequences of Monodominant in Tropical Lowland Forests. *The American Naturalist* 57(2):1-15.
- van Groenendael, J.; Bullock, S.H.; Pérez-Jiménez, L.A. 1996. Aspects of the Population Biology of the Gregarious tree *Cordia elaeagnoides* in Mexican Tropical Deciduous Forest. *Journal of Tropical Ecology* 12:11-24.
- Veblen, T.T., Ashton, D.H., Schlegel, F.M., 1979. Tree Regeneration Strategies in a Lowland *Nothofagus* Dominated Forest in South-Central Chile. *Journal of Biogeography* 6, 329-340.
- Vierling, L.A & Wessman, C.A. 2000. Photosynthetically active radiation heterogeneity within a monodominant Congolese rain forest canopy. *Agricultural and Forest Meteorology* 103:265-278.
- Villela, D.M., Proctor, J., 1999. Litterfall Mass, chemistry, and nutrient retranslocation in a monodominant forest on Maraca Island, Roraima, Brazil. *Biotropica* 31, 198-211.
- Villela, D.M., Proctor, J., 1999. Litterfall Mass, chemistry, and nutrient retranslocation in a monodominant forest on Maraca Island, Roraima, Brazil. *Biotropica* 31, 198-211.
- Worbes M., Staschel R., Roloff A., Junk W.J., Tree ring analysis reveals age structure, dynamics and wood production of a natural forest stand in Cameroon. *For. Ecol. Manage.* 173 (2003) 105–123.

## **CAPÍTULO 2. A dominância de *Byrsonima cydoniifolia* e *Tabebuia aurea* e sua relação com o solo e inundaç o em duas comunidades no Pantanal, Brasil**

### **2.1. Introduç o**

A elevada diversidade nos tr picos sempre foi um aspecto conhecido e motivo de pesquisas. Entretanto, a exist ncia de extensas formaç es vegetais tropicais dominadas por uma ou poucas esp cies   apontada em diversos estudos, principalmente a partir dos anos 50. Em algumas regi es tropicais apenas uma esp cie arb rea   capaz de representar de 50% a 100% do n mero total de esp cies ou da  rea basal em uma formaç o vegetal, denominada ent o como monodominante (Connell & Lowman 1989). A domin ncia em regi es tropicais surgiu como tema de diversos trabalhos e, desde ent o, as causas para sua exist ncia v m sendo discutidas (Connell & Lowman 1989; Hart *et al.* 1989; Hart 1990; Torti *et al.* 2001; Peh *et al.* 2011).

A monodomin ncia e a baixa diversidade n o est o restritas a um determinado tipo de ambiente, por m, nos tr picos, estas caracter sticas est o frequentemente associadas  s condiç es do ambiente sazonalmente inund vel (Campbell *et al.* 1986; Hart 1990). Em comparaç o   diversidade das florestas inund veis da regi o amaz nica (Junk 1989), a escassez de esp cies arb reas em outras regi es  midas neotropicais tem sido atribu da   falta de toler ncia   inundaç o de esp cies provenientes de locais n o inund veis (Duiveerdon 1996; Marques & Joly 2000). Adicionalmente, efeitos p s-inundaç o, como um per odo de seca, determinam fortemente a composiç o de esp cies em formaç es monodominantes tropicais (Lopez & Kursar 1999, 2007).

Apesar da sazonalidade em ambientes alag veis caracterizar algumas formaç es monodominantes nos tr picos (Hart 1990), muitas comunidades vegetais podem ser conduzidas   monodomin ncia a partir de outros fatores, acreditando-se n o haver apenas um que determine a domin ncia de uma esp cie, mas diversos fatores atuando em conjunto (Torti *et al.* 2001; Peh *et al.*

2011). Características do solo, inundação, fogo, associação com ectomicorrizas, variação na taxa de herbivoria e processos sucessionais são apontados como possíveis aspectos que favorecem a dominância de uma ou poucas espécies (Hart 1990). Embora diversos estudos analisem alguns destes aspectos (Veblen *et al.* 1979; Hart *et al.* 1989, 1995; Van Groenendael *et al.* 1996; Nascimento *et al.* 1997; Martijena 1998; Marimon *et al.* 2001a,b; Torti *et al.* 2001; Henkel 2003; Newbery *et al.* 2004; Read *et al.* 2006; Peh *et al.* 2011), ainda restam desafios no sentido de identificar e entender as causas e consequências da dominância de determinadas espécies (Marimon *et al.* 2012).

No Brasil, em áreas não sujeitas à inundação sazonal, destacam-se estudos nas formações dominadas por *Peltogyne gracilipes* na porção norte da Amazônia (Nascimento & Proctor 1994; Nascimento & Proctor 1997a, b; Villela & Proctor 1999) e por *Brosimum rubescens* (Marimon *et al.* 2001a, b; Marimon & Felfili 2006; Marimon *et al.* 2012), na borda sul-Amazônica. Em áreas inundáveis na região Centro-Oeste, merecem destaque as formações monodominantes de *Vochysia divergens* (Nascimento & Nunes da Cunha 1989; Arieira & Nunes da Cunha 2006), *Copernicia alba* (Amador *et al.* 2012) e *Tabebuia aurea* (Ribeiro & Brown 2002, 2006; Soares & Oliveira 2009).

O Pantanal é uma das maiores áreas úmidas do mundo, situada na América do Sul, com uma planície de inundação com mais de 140.000 km<sup>2</sup> originada a partir do afundamento da bacia do alto Rio Paraguai (Ab'Sáber 1988; Brasil 1982). Está localizado principalmente na região centro-oeste do Brasil, mas também ocorre na Bolívia (15.000 km<sup>2</sup>) e no Paraguai (5.000 km<sup>2</sup>) (Junk *et al.* 2011). O Pantanal brasileiro apresenta vários tipos de vegetação lenhosa, onde a maioria são formações monodominantes, sendo que outras comunidades vegetais incluem florestas com várias espécies codominantes (Damasceno-Junior *et al.* 2005; Pott *et al.* 2011).

*Byrsonima cydoniifolia* A. Juss. (Malpighiaceae) e *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook. f. ex S. Moore (Bignoniaceae) são espécies características de formações savânicas e florestais que ocorrem no Pantanal. Podem ocorrer de maneira esparsa na vegetação, porém, em

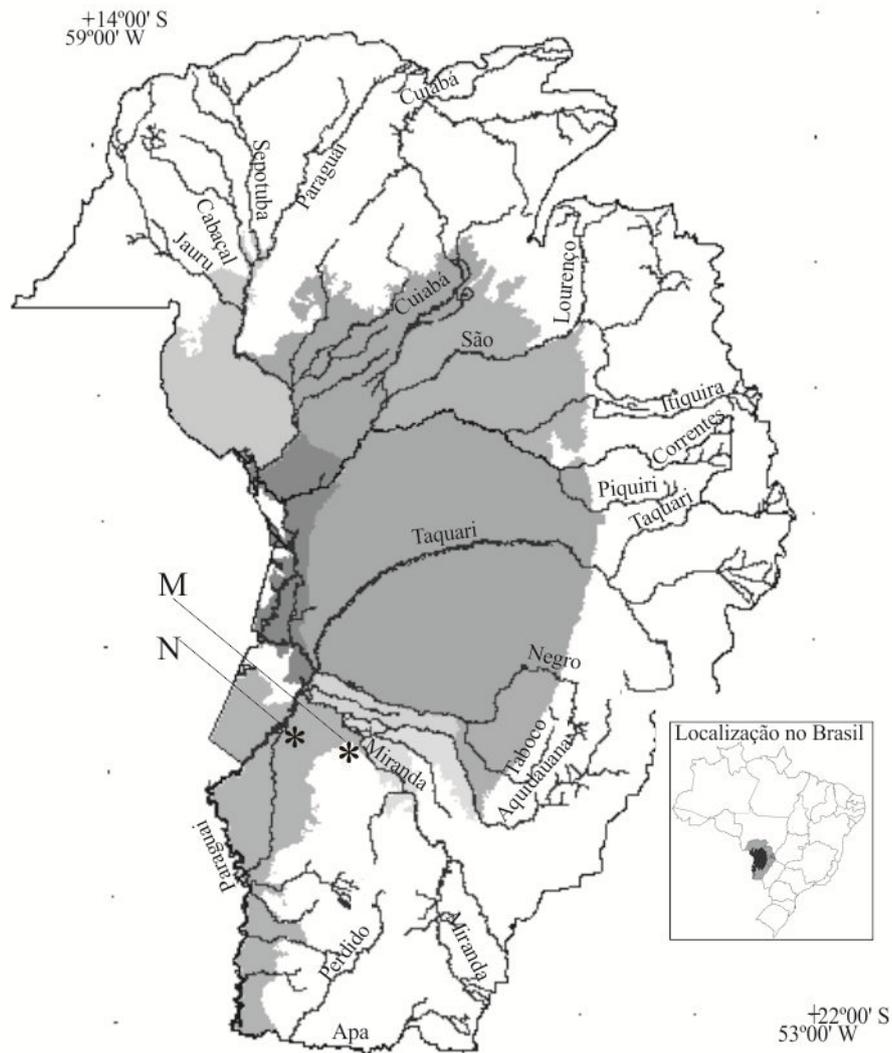
algumas regiões, são capazes de cobrir extensas áreas sazonalmente inundáveis e constituir formações monodominantes, denominadas "canjiqueiral" e "paratudal", respectivamente, que podem ocorrer lado a lado na paisagem (Silva *et al.* 2000; Pott *et al.* 2011). Como as duas formações ocorrem em áreas inundáveis, é possível supor que as diferenças no regime de inundação e fatores edáficos estejam relacionados à monodominância dessas espécies.

O objetivo deste estudo foi avaliar a relação entre a variação na densidade de *B. cydoniifolia* e *T. aurea* com as características do solo e o regime de inundação diferenciado em duas áreas do Pantanal. O que se espera encontrar é que, por ser tratar de comunidades vegetais com padrões diferenciados de pulsos de inundação, supõe-se que este fator exerça maior influência sobre a densidade de *B. cydoniifolia* e *T. aurea* do que as características do solo, assim como, sobre a diversidade de espécies arbóreo/arbustivas encontradas nessas comunidades.

## **2.2. Material e métodos**

### ***2.2.1 Área de estudo***

O estudo foi conduzido no Pantanal, nas regiões do Nabileque e Miranda no município de Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brasil. Na região do Nabileque (Fazenda Inocência) as parcelas distavam aproximadamente 1,5 km do Rio Paraguai (19°37'39,80"S, 57°27'32,50"W, 86 m de altitude). Na região do Miranda (Fazenda São Miguel) as parcelas estavam cerca de 2 km distantes do Rio Miranda (19°35'36,90"S, 57° 3'41,00"W, 90 m de altitude) (Fig. 1).

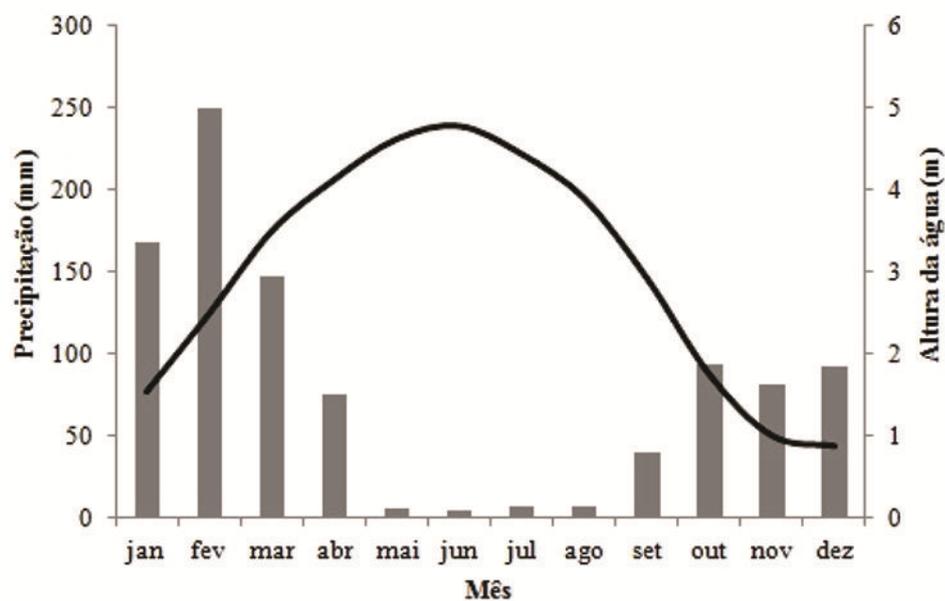


**Figura 1.** Localização das áreas de coleta na região do Nabileque (N) e de Miranda (M) no Pantanal, Mato Grosso do Sul, Corumbá, Brasil. Diferentes tons de cinza indicam as regiões do Pantanal. Nomes distribuídos no mapa indicam os principais rios da região. Adaptado de Silva & Abdon (1998).

As formações monodominantes representam grande parte das fitofisionomias do Pantanal, dentre estas, as formações dominadas por *B. cydoniifolia* e *T. aurea*, as quais correspondem a 1,2% e 1,7% da vegetação total do Pantanal, respectivamente (Silva *et al.* 2000). *Byrsonima cydoniifolia* é um arbusto de até 5 m de altura e constitui formações abertas. *Tabebuia aurea* é uma árvore de 5-12 m de altura, que mesmo ocorrendo em elevada densidade não forma dossel fechado. Quando o estrato arbustivo é dominado por *B. cydoniifolia*, o estrato arbóreo é quase inexistente. Quando *T.*

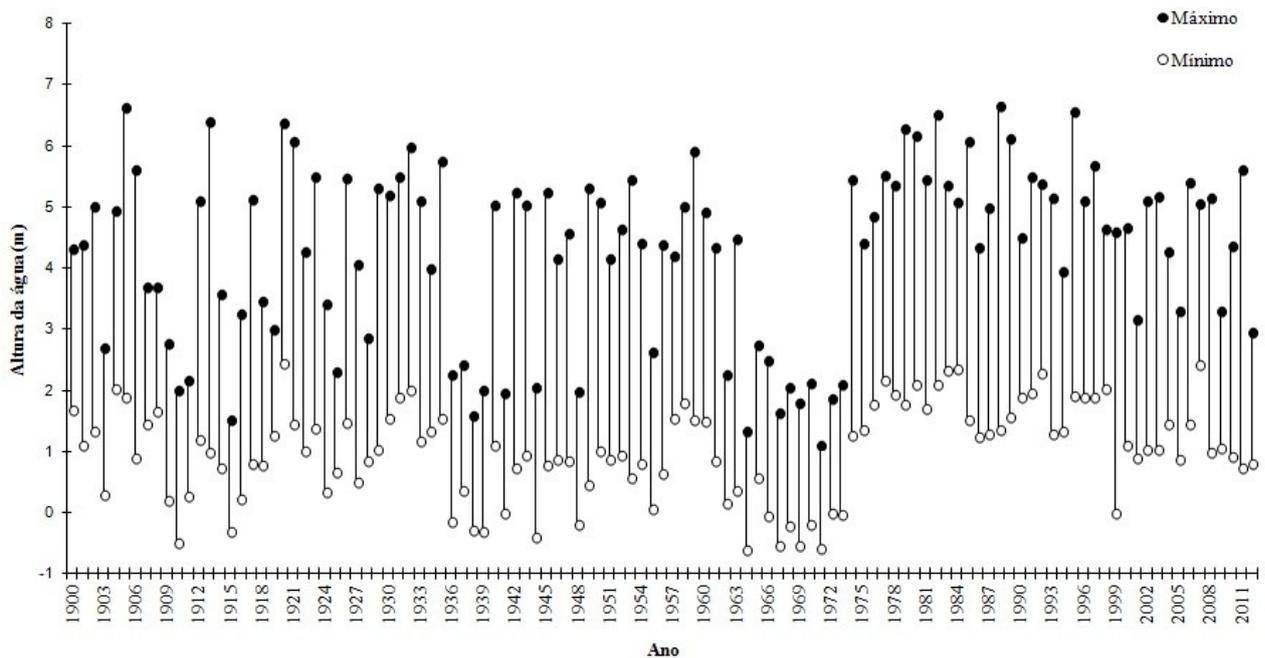
*aurea* domina o estrato arbóreo, o estrato arbustivo é pouco representado. Em ambas as formações monodominantes, o estrato herbáceo é diverso, composto por espécies de várias famílias. A frutificação de *B. cydoniifolia* ocorre no início do período chuvoso, os frutos são dispersos por aves e dependendo do pulso de inundação são levados pela água. As sementes de *T. aurea* são liberadas no início do período chuvoso e dispersas pelo vento (Pott & Pott 1994).

O clima das duas regiões, assim como de todo o Pantanal, é sazonal do tipo Aw de Köppen, com inverno seco e verão chuvoso (Fig. 2), e precipitação com média anual de 1070 mm (Soriano 1997). No Pantanal Sul, a inundação é atrasada em torno de quatro a cinco meses após o pico das chuvas (Hamilton *et al.* 1996). Nas regiões de estudo, a inundação sazonal difere quanto à intensidade e duração. No Nabileque, a proximidade do Rio Paraguai exerce forte influência, com cheias que inundam grande parte da região, onde o escoamento da água (sentido norte-sul do Rio Paraguai) é lento devido à baixa declividade do terreno (2,5 cm/km), podendo durar até 5 meses (Fig. 3), já no Pantanal do Miranda, as áreas são mais secas, com períodos mais curtos de inundação em torno de 2 meses (Hamilton *et al.* 1996; Damasceno-Junior *et al.* 2005).



**Figura 2.** Média da precipitação mensal em Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brasil, em relação aos níveis do Rio Paraguai registrados na régua hidrométrica de Ladário no Rio Paraguai no Pantanal, no período de 2010 e 2011. Fonte: Serviço de Sinalização Náutica do Oeste, Marinha do Brasil e Universidade para o Desenvolvimento do Estado e da Região do Pantanal (UNIDERP).

Os tipos de solos que podem ocorrer no Pantanal do Nabileque são os Planossolos, com manchas isoladas de Vertissolos, e ao longo das margens do Rio Paraguai também podem ocorrer Gleissolos. Na região do Miranda ocorrem Planossolos, com manchas de Vertissolos ao longo das margens do Rio Miranda, de acordo com o Sistema Brasileiro de Classificação de Solos (Soares *et al.* 2006).



**Figura 3.** Níveis anuais máximos (●) e mínimos (○) do Rio Paraguai registrados na régua de Ladário no período de 1900-2012, Mato Grosso do Sul, Brasil. O zero está a 83 m acima do nível do mar. Dados fornecidos pela Marinha do Brasil. Adaptado de Damasceno-Junior *et al.* (2005).

### 2.2.2 Coleta e análise dos dados

Os dados referentes à vegetação, solo e inundação foram coletados entre outubro de 2010 e setembro de 2012. Foi adotado o método de parcelas múltiplas (Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974) com 10 parcelas não contínuas, de 50 m x 100 m (0,5 hectare) em cada área, totalizando 10 ha de amostragem. Em todas as parcelas foram contados os indivíduos de *B. cydoniifolia* e *T. aurea* com circunferência  $\geq 10$  cm, à altura de 30 cm acima do solo. Dentre as dez parcelas de 0,5 ha em

cada área, em seis foi realizada a amostragem de todos os indivíduos arbóreo/arbustivos que apresentavam a medida de inclusão.

O solo foi avaliado usando uma amostra composta obtida a partir de dez subamostras (0-20 cm) coletadas em cada parcela de 0,5 ha. As análises químicas e físicas foram conduzidas na Universidade Federal de São Carlos (Araras, São Paulo, Brasil) seguindo os procedimentos propostas por Raij (1983). Os parâmetros químicos obtidas foram pH, P (resina), bases trocáveis ( $K^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$  and  $Al^{3+}$ ), acidez potencial ( $H + Al$ ), proporção de matéria orgânica no solo (M.O.), S, B, Cu, Fe, Mn, Zn, soma de bases ( $SB = K^+ + Ca^{2+} + Mg^{2+}$ ), capacidade troca catiônica ( $CTC = SB + H + Al$ ), saturação por bases ( $V = 100 \cdot [SB \cdot CEC^{-1}]$ ) e saturação por alumínio ( $m = 100 \cdot Al^{3+} \cdot [SB + Al^{3+}]^{-1}$ ). Os parâmetros V e CTC foram determinados para especificar a fertilidade total do solo. As análises físicas incluíram argila, silte, areia grossa, areia fina e areia total (Camargo *et al.* 1986).

Para determinar a variação na duração da inundação, foi medida a altura da marca da água nos troncos das árvores, deixada pela cheia de 2011. Esse ano foi utilizado como referência, principalmente devido ao pequeno intervalo de dados existente para o nível de inundação do Rio Miranda. Considerando que as marcas da água nos troncos representavam o pico da cheia de 2011 e a partir dos valores obtidos do maior nível dos rios Paraguai e Miranda em 2011, o tempo de inundação para cada região foi calculado em dias, para cada parcela. Os dados sobre o nível dos rios Paraguai e Miranda foram obtidos através das réguas instaladas no Forte Coimbra (Marinha do Brasil) e na Base de Estudos do Pantanal (UFMS), respectivamente.

A análise dos dados foi realizada em etapas, onde a matriz com os dados ambientais (N=20 parcelas) foi primeiramente submetida à análise de componentes principais (PCA) e à análise prévia de correlação canônica, para eliminar variáveis altamente correlacionadas e fracamente ligadas à abundância de *B. cydoniifolia* e *T. aurea*. Após este processo, foi realizada uma análise de correlação canônica para investigar a relação entre a densidade absoluta de *B. cydoniifolia*, *T. aurea*

e as variáveis ambientais previamente selecionadas. Para desenvolver as análises foram utilizados os softwares PC-ORD (McCune & Mefford 1997) e SYSTAT (Versão 11).

### 2.3. Resultados

Foi amostrado um total de 577 indivíduos de *B. cydoniifolia* e 742 indivíduos de *T. aurea* nas duas regiões. Nas parcelas do Pantanal do Nabileque predominou *T. aurea* com 555 indivíduos e *B. cydoniifolia* com 110. O inverso ocorreu nas parcelas da região do Miranda, onde *B. cydoniifolia* obteve 467 indivíduos e *T. aurea* 187. Além das espécies anteriormente mencionadas, na amostragem das espécies arbóreo/arbustivas foram encontradas sete espécies em 6 ha, todas com baixa densidade (Tabela 1).

**Tabela 1.** Numero de indivíduos (N) e densidade relativa (DR) das espécies arbóreo/arbustivas amostradas em 3 ha de cada uma das áreas de estudo no Pantanal do Nabileque e Miranda, Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brasil.

Família	Espécie	Nabileque		Miranda	
		N	DR	N	DR
Bignoniaceae	<i>Tabebuia aurea</i>	226	77.13	105	29.41
Mlpighiaceae	<i>Byrsonima cydoniifolia</i>	53	18.09	243	68.07
Bignoniaceae	<i>Handroanthus heptaphyllus</i> (Vell.) Mattos	5	1,71	-	-
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum anguifugum</i> Mart.	5	1,71	4	1,12
Fabaceae	<i>Albizia inundata</i> (Mart.) Barneby & J.W.Grimes	-	-	2	0,56
	<i>Inga vera</i> Willd.	-	-	1	0,28
Myrtaceae	<i>Psidium guineense</i> Sw.	-	-	2	0,56
Ochnaceae	<i>Ouratea purpuripes</i> S. Moore	3	1,02	-	-
Polygonaceae	<i>Ruprechtia brachysepala</i> Meisn.	1	0,34	-	-
Total		293	100	357	100

Nas parcelas com predomínio de *T. aurea* (N= 13), a saturação por bases (V%) mínima foi de 64% e máxima de 87%; o teor de argila variou de 17% a 47% e a areia total de 12% a 59%. Nas parcelas onde *B. cydoniifolia* foi mais abundante (N=7), o V% variou de 25% a 71%, a argila de 4% a 7% e areia total de 84% a 95% (Tabela 2).

A saturação por alumínio foi muito baixa para a maioria das parcelas ( $m < 5\%$ ), não representando toxicidade (Osaki 1991). Grande parte das parcelas apresentou acidez alta (4,4 a 5) e média (5,1 a 5,5) (Raij *et al.* 1996). O tempo de inundação calculado para os locais com maior densidade de *T. aurea* variou de 55 a 196 dias, e entre 34 e 52 dias para *B. cydoniifolia* (Tabela 2).

**Tabela 2.** Variáveis ambientais analisadas nas parcelas (P) com predomínio de *T. aurea* (T) e *B. cydoniifolia* (B) nas áreas de estudo no Pantanal do Nabileque e Miranda, Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brasil. Areia grossa (AreiaG), areia fina (AreiaF), areia total (AreiaT), matéria orgânica (MO), tempo de inundação (Inund). Média  $\pm$  desvio padrão.

P	K	Ca	MG	H+Al (mmolc/dm <sup>3</sup> )	Al	SB	CTC	pH (CaCl <sub>2</sub> )
T	2,0 $\pm$ 0,8	75,5 $\pm$ 17,3	29,1 $\pm$ 8,3	32,5 $\pm$ 14,6	1,5 $\pm$ 1,4	106,7 $\pm$ 21,2	139 $\pm$ 30,7	5,1 $\pm$ 0,4
B	1,6 $\pm$ 0,8	18,5 $\pm$ 9,1	5,0 $\pm$ 3,0	17,3 $\pm$ 3,4	1,3 $\pm$ 0,9	25,1 $\pm$ 12	42,4 $\pm$ 12,8	4,9 $\pm$ 0,3
P	S	B	Cu (mg/dm <sup>3</sup> )	Fe	Mn	Zn	MO (g/dm <sup>3</sup> )	
T	4,2 $\pm$ 1,4	4,5 $\pm$ 2,6	0,4 $\pm$ 0,3	3,2 $\pm$ 0,8	80,8 $\pm$ 27,7	18,8 $\pm$ 9,5	0,3 $\pm$ 0,2	27,6 $\pm$ 6,4
B	3,7 $\pm$ 0,5	6,6 $\pm$ 4,8	0,4 $\pm$ 0,2	0,9 $\pm$ 0,2	63,5 $\pm$ 17,8	8,8 $\pm$ 2,8	0,2 $\pm$ 0,1	15,3 $\pm$ 4,9
V	M	Argila	AreiaG (%)	AreiaF	AreiaT	Silte	Inund (dias)	
T	77 $\pm$ 7,1	1 $\pm$ 1,3	34 $\pm$ 10,4	6 $\pm$ 6	28 $\pm$ 13,2	34 $\pm$ 17,2	22 $\pm$ 14,8	156 $\pm$ 60
B	56 $\pm$ 16,3	8 $\pm$ 11,4	6 $\pm$ 1,1	48 $\pm$ 5,2	41 $\pm$ 5	89 $\pm$ 4,1	23 $\pm$ 15,3	41 $\pm$ 7

As análises realizadas através da PCA, a partir dos dados ambientais (46% de explicação no primeiro eixo e 23% para o segundo), adicionalmente aos resultados que utilizaram todas as variáveis ambientais numa análise preliminar de correlação canônica, permitiu a seleção de sete variáveis ambientais, que foram MO, pH, K, Fe, Mn, areia total e inundação.

A análise de correlação canônica foi significativa entre a densidade de *B. cydoniifolia*, *T. aurea* e as variáveis ambientais selecionadas ( $P < 0,001$ ,  $R^2 = 0,98$ ). O antagonismo entre *B. cydoniifolia* e *T. aurea* foi de -0,489. O pH, K, Fe e a inundação foram negativamente correlacionados com a densidade de *B. cydoniifolia* nas parcelas. A densidade de *T. aurea* foi positivamente correlacionada à MO e Mn e negativamente com pH, K, Fe e areia total (Tabela 3). Durante as análises exploratórias, foi encontrada uma elevada correlação negativa (-0,881) entre *B. cydoniifolia* e V% ( $p < 0,01$ ).

**Tabela 3.** Correlações canônicas entre a densidade de *Byrsonima cydoniifolia* e *Tabebuia aurea* com as variáveis ambientais previamente selecionadas pela PCA e análise de correlação canônica para as áreas de estudo no Pantanal do Nabileque e Miranda, Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brasil. \*  $p < 0,05$ , \*\*  $p < 0,01$ , n.s. não significativo.

	<i>B. cydoniifolia</i>	<i>T. aurea</i>
MO	-0,466 <sup>ns</sup>	0,582**
K	-0,508**	-0,111*
Ca	-0,695 <sup>ns</sup>	0,669**
H+Al	-0,276 <sup>ns</sup>	0,732**
Fe	-0,180*	-0,032**
Mn	-0,540 <sup>ns</sup>	0,166**
Areia fina	0,373 <sup>ns</sup>	-0,430**
Inundação	-0,593*	0,653 <sup>ns</sup>

## 2.4. Discussão

Em formações vegetais monodominantes, as características do solo não são necessariamente desfavoráveis ao desenvolvimento vegetal, como severa restrição nutricional ou toxicidade de alguns elementos (Connell & Lowman 1989). Entretanto, em algumas regiões tropicais, comunidades dominadas por uma espécie podem apresentar condições indesejáveis ao desenvolvimento vegetal, como elevada acidez e solos distróficos (Hart *et al.* 1989; Read *et al.* 1995; Read *et al.* 2006; Nascimento *et al.* 1997a; Marimon *et al.* 2001a, b).

Os solos das áreas estudadas apresentaram acidez alta ou média na maioria das parcelas e correlação negativa com a densidade de *B. cydoniifolia* e *T. aurea*. Entretanto, estas formações também podem ocorrer em solos com valores mais elevados de pH (> 6,0), como relatado em outros estudos sobre formações vegetais do Pantanal (Silva *et al.* 1998; Ribeiro & Brown 2002).

A densidade de *B. cydoniifolia* e *T. aurea* foi negativamente correlacionada com o K e Fe. As relações antagonísticas entre nutrientes do solo e densidade das espécies podem ser complexas, já que a cobertura vegetal de uma área pode influenciar na concentração dos nutrientes no solo de várias maneiras (Read *et al.* 2006). Além disto, relações de antagonismo podem ocorrer entre os

nutrientes, como o fato das plantas absorverem mais K do que Fe, porém o excesso de K na planta pode inibir a absorção de Fe e ainda causar deficiência deste elemento (Urrestarazu *et al.* 1994). A inundação sazonal também é um fator que interfere na atividade química do solo, podendo reduzir a atividade dos íons de Fe pela metade, já os íons de K aumentam sua atividade com a umidade do solo (Bergmann 1992).

Para *B. cydoniifolia*, a relação negativa com o K pode ficar mais clara quando relacionamos este nutriente como constituinte da fertilidade do solo, expressa pela saturação por bases (V%). Durante as análises exploratórias a densidade de *B. cydoniifolia* sempre apresentou elevada correlação significativa e negativa com as parcelas que continham elevado valor de V%. A maior densidade dessa espécie, registrada neste estudo (145 indivíduos), ocorreu numa parcela com a menor saturação de bases aqui registrada (25%). *Byrsonima cydoniifolia* tendeu a ocorrer em locais com solos arenosos, característica também registrada em outros estudos sobre vegetação do Pantanal (Silva *et al.* 1998, Pott *et al.* 2011). Nessas áreas arenosas, o baixo teor de matéria orgânica faz com que sejam mais susceptíveis à perda de nutrientes, o que pode ocorrer pela lixiviação ou pela "lavagem" do solo provocada pela inundação sazonal, situação frequente em um ambiente como o Pantanal.

O Mn apresentou elevada concentração nas parcelas do Nabileque, onde houve predomínio de *T. aurea* e este elemento foi positivamente correlacionado à densidade desta espécie. Elevados teores deste micronutriente já foram relatados para os solos ácidos da floresta de *Brosimum rubescens* (Marimon *et al.* 2001a), segundo os mesmos autores, a toxicidade deste elemento pode afetar algumas espécies, mas também pode favorecer aquelas que sejam resistentes. Em condições normais, o principal fator que influencia a disponibilidade de Mn para as plantas é a reação do solo, pois a absorção deste elemento decresce à medida que se eleva o pH (Oliveira Júnior *et al.* 2000). Apesar do conhecimento sobre os benefícios e também da toxicidade de alguns elementos para os vegetais, a avaliação dos constituintes nutricionais presentes em *B. cydoniifolia* e *T. aurea* e qual o papel de cada um na fisiologia destas espécies é uma importante questão a ser respondida.

Os solos com elevada fertilidade, decorrente do acúmulo de matéria orgânica e retenção de nutrientes pela argila, estiveram positivamente correlacionados à densidade de *T. aurea*, o que indica que esta espécie, apesar de ser capaz de tolerar a inundação, necessita de condições favoráveis de fertilidade do solo para desenvolver sua monodominância, já que manchas de vegetação dominadas por *T. aurea* geralmente estão associadas a solos com elevada fertilidade (Ribeiro & Brown 2002).

*Byrsonima cydoniifolia* foi pouco representada nas áreas com maior tempo de inundação, principalmente na região do Nabileque, onde este fator é mais pronunciado quanto à duração e altura do nível da água, devido à forte influência do Rio Paraguai (Hamilton *et al.* 1996; Damasceno-Júnior *et al.* 2005). A magnitude do pulso de inundação parece atuar como uma barreira à expansão de *B. cydoniifolia*, deve haver um limite fisiológico ao seu estabelecimento e desenvolvimento em áreas com prolongado estresse causado pela saturação hídrica do solo, como um longo período de anóxia, que pode causar danos irreversíveis a alguns tecidos da planta (Lopez & Kursar 1999). A falta total ou parcial de oxigênio causada pela saturação hídrica do solo é um forte fator seletivo ao estabelecimento das espécies (Joly 1991).

Considerando que a amplitude da amostragem pode não ter sido suficiente para detectar a relação entre a densidade de *T. aurea* e o tempo de inundação, como foi observado durante o estudo, alguns fatores devem ser considerados, como o fato dessa espécie geralmente crescer em elevações do terreno denominadas "murundus", pequenos montes de terra que funcionam como verdadeiras ilhas para a vegetação devido à diferença na microtopografia que proporciona um ambiente mais adequado ao estabelecimento das espécies num campo inundável (Ponce & Cunha 1993; Oliveira-Filho 1992; Pott *et al.* 2011). Esta diferença na topografia, em relação à altura da marca da água nos troncos das árvores pode ter reduzido a medida para o cálculo da duração da inundação. Assim, o estabelecimento dos indivíduos de *T. aurea* sobre os "murundus" provavelmente garante sua ocorrência em maiores densidades em relação às outras espécies

arbóreas nos locais onde o regime de inundação é mais pronunciado, como foi na região do Nabileque.

A ocorrência de espécies arbóreas, como *T. aurea*, em elevações e aterros associados às estradas construídas no Pantanal, reforça a observação de que o estabelecimento destas espécies em porções mais altas do terreno representa uma garantia maior de sobrevivência, principalmente durante os primeiros anos de vida, frente a inundação sazonal. A duração e a altura da lâmina d'água parecem influenciar mais nos padrões da vegetação do que outros componentes, visto que a inundação pode atuar como um filtro restringindo o número de espécies que ocorrem numa determinada área (van der Valk 1981; Junk 1989; Casanova & Brock, 2000; van der Valk 2005; Parolin & Wittmann 2010; Raulings *et al.* 2010).

A manutenção da monodominância de *B. cydoniifolia* e *T. aurea* também pode estar relacionada ao fato de que no Pantanal a inundação é seguida por um período de seca, quando as espécies são submetidas a outro estresse fisiológico. A ação combinada entre períodos de inundação e seca é crítica na determinação das espécies que ocorrem em áreas sazonalmente inundáveis, adicionalmente, esta característica também pode ajudar no entendimento de alguns padrões biogeográficos de diversidade de espécies arbóreas (Lopez & Kursar 1999).

Apesar do regime de inundação diferir entre as regiões estudadas (Hamilton *et al.* 1996), a riqueza foi semelhante, onde apenas quatro espécies arbóreo/arbustivas foram encontradas para cada área. *Erythroxylum anguifugum*, espécie comumente encontrada nas formações vegetais do Pantanal (Pott & Pott 1994) foi comum às duas áreas. O baixo número de espécies por hectare é uma característica comum em formações monodominantes de diferentes regiões tropicais (Connel & Lowman, 1989; Hart *et al.* 1989; Marimon *et al.* 2001a), assim como no Pantanal (Nascimento & Nunes da Cunha 1989; Arieira & Nunes da Cunha 2006; Soares & Oliveira 2009; Amador *et al.* 2012), onde somente 5% das espécies arbóreas exclusivamente habitam zonas com inundação prolongada (Nunes da Cunha & Junk 1999).

Durante ciclos com anos mais secos, espécies lenhosas pioneiras conseguem se estabelecer e ocupar áreas de campos no Pantanal, e estes períodos também promovem a expansão das populações de *B. cydoniifolia* e *T. aurea* nesses locais. Entretanto, distúrbios como a ocorrência de fogo e a volta dos ciclos com grandes cheias atuam como um controle natural de espécies provenientes de áreas vizinhas (Pott *et al.* 2011). A hostilidade do ambiente muitas vezes pode limitar o estabelecimento de espécies arbóreas, assim como enfraquecer a habilidade competitiva daquelas menos adaptadas (Duivenvoorden 1996).

## 2.5. Conclusão

Isoladamente, as características químicas do solo não são suficientes para determinar a ocorrência da monodominância, mas se considerarmos a magnitude do pulso de inundação aliada às características de textura e fertilidade dos solos, é possível elencar este conjunto de fatores como determinante na formação de manchas de vegetação dominadas por *B. cydoniifolia* e *T. aurea* nas áreas estudadas, sendo provavelmente fatores importantes para estas formações em todo o Pantanal. Apesar de tolerar a baixa fertilidade do solo, *B. cydoniifolia* não é capaz de suportar períodos prolongados de inundação, já o contrário foi observado para *T. aurea*, que ocorre nas áreas com solos férteis e maior tempo de inundação.

Nas regiões estudadas parece existir um limite ótimo deste conjunto de condições ambientais que vão determinar o estabelecimento de uma ou outra formação monodominante e até mesmo de uma comunidade não monodominante. A baixa diversidade de espécies arbóreo/arbustivas destaca a influência da inundação nessas áreas como importante fator na restrição ao estabelecimento das espécies.

## Referências

- Ab'Sáber, N.A., 1988, O Pantanal Mato-grossense e a teoria dos refúgios. *Revista Brasileira de Geographia* 50, 1-150.
- Amador, G.A., Damasceno-Junior, G.A., Casagrande, J.C., Sartori, A.L.B. 2012. Structure of two communities dominated by *Copernicia alba* and associations with soil and inundation in Pantanal wetland, Brazil. *Oecologia Australis* 16, 846-858.
- Arieira, J., Nunes da Cunha, C., 2006. Fitossociologia de uma floresta inundável monodominante de *Vochysia divergens* Pohl (Vochysiaceae), no Pantanal norte, MT, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 20, 569-580.
- BRASIL, 1982. Projeto Radambrasil. Levantamento de Recursos Naturais, vol 27. MME—DNPM, Rio de Janeiro.
- Bergmann, W., 1992. *Nutritional Disorders of Plants*. Gustav Fischer Verlag Jena. Stuttgart, New York.
- Camargo, A.O., Moniz, A.C., Jorge, J.A., Valadares, J.M., 1986. Métodos de análise química, mineralógica e física de solos, Boletim Técnico, 106. Instituto Agronômico de Campinas, Campinas.
- Campbell, D.G., Daly, D.C., Prance, G.T., Maciel, U.N., 1986. Quantitative ecological inventory of terra firme and várzea tropical forest on the Rio Xingú, Brazilian Amazon. *Brittonia* 38, 369-393.
- Connell, J.H., Lowman, M.D., 1989. Low-diversity tropical rain forests: some possible mechanisms for their existence. *The American Naturalist* 134, 88-119.
- Casanova, M.T., Brock, M.A., 2000. How do depth, duration and frequency of flooding influence the establishment of wetland plant communities? *Plant Ecology* 147, 237–250.
- Damasceno-Júnior, G.A., Semir, J., Santos, F.A.M., Leitão-Filho, H.F., 2005. Structure, distribution of species and inundation in a riparian forest of Rio Paraguai, Pantanal, Brazil. *Flora* 200, 119-135.
- Duiveerdon, J.F., 1996. Patterns of tree species richness in rain forests of the middle Caqueta area, Colombia, NW Amazonia. *Biotropica* 28(2), 142-158.

- Hamilton, S.K., Sippel, S.J., Melack, J.M., 1996. Inundation patterns in the Pantanal wetland of South America determined from passive microwave remote sensing. *Archiv für Hydrobiologie* 137, 1-23.
- Hart, T.B., Hart, J.A., Murphy, P.G., 1989. Monodominant and species-rich forests of the humid tropics: causes for their co-occurrence. *The American Naturalist* 133, 613-633.
- Hart, T.B., 1990. Monospecific dominance in tropical rain forests. *Trends in Ecology and Evolution* 5, 6-11.
- Hart, T.B., 1995. Seed, seedling and sub-canopy survival in monodominant and mixed forest of the Ituri Forest, Africa. *Journal of Tropical Ecology* 11, 443-459.
- Henkel, T.W., 2003. Monodominance in the ectomycorrhizal *Dicymbe corymbosa* (Caesalpinaceae) from Guyana. *Journal of Tropical Ecology* 19, 417-437.
- Joly, C.A., 1991. Flooding tolerance in tropical trees. In: Jackson M.B., Davies D.D., Lambers, H. (Eds.), *Plant life under oxygen deprivation: ecology, physiology and biochemistry*. SBP Academic Publishing, The Hague. pp. 23-34.
- Junk, W.J., 1989. Flood tolerance and tree distribution in central amazonian floodplains. In: Holm-Nielsen, L.B., Nielsen, I.C., Balslev, H. (Eds.), *Tropical Forests: Botanical Dynamics, Speciation and Diversity*. Academic Press, London, England, UK. pp. 47-64.
- Junk, W.J., Nunes da cunha, C., Da Silva, C.J., Wantzen, K.M. 2011. The Pantanal: A large South American wetland and its position in limnological theory. In: Junk, W.J, Da Silva, C.J., Nunes da Cunha, C., Wantzen, K.M. (Eds.), *The Pantanal: ecology, biodiversity and sustainable management of a large neotropical seasonal wetland*. Pensoft Publishers, Sofia, BG. pp. 23-44.
- Lopez, O.R., Kursar, T.A., 1999. Flood tolerance of four tropical tree species. *Tree Physiology* 19, 925-932.
- Lopez, O.R., Kursar, T.A., 2007. Interannual variation in rainfall, drought stress and seedling mortality may mediate monodominance in tropical flooded forests. *Oecologia* 154 (1), 35-43

- Marimon, B.S., Felfili, J.M., Haridasan, M., 2001a. Studies in monodominant forests in eastern Mato Grosso, Brazil: I. A forest of *Brosimum rubescens* Taub. *Edinburgh Journal of Botany* 58, 123-137.
- Marimon, B.S., Felfili, J.M., Haridasan, M., 2001b. Studies in monodominant forests in eastern Mato Grosso, Brazil: II. A Forest in the Areões Xavante indian reserve. *Edinburgh Journal of Botany* 58, 483-497.
- Marimon, B.S., Felfili, J.M., 2006. Chuva de sementes em uma floresta monodominante de *Brosimum rubescens* Taub. em uma floresta mista adjacente no vale do Araguaia, MT, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 20, 423-432.
- Marimon, B.S., Felfili, J., M., Fagg, C.W., Marimon-Junior, B.H., Umetsu, R., K., Oliveira-Santos, C., Morandi, P.S., Lima, H.S., Terra Nascimento, A.R., 2012. Monodominance in a forest of *Brosimum rubescens* Taub. (Moraceae): Structure and dynamics of natural regeneration. *Acta Oecologica* 43, 134-139.
- Marques, M.C.M., Joly, C.A., 2000. Estrutura e dinâmica de uma população de *Calophyllum brasiliense* Camb. em floresta higrófila do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 23, 107-112.
- Martijena, N.E., 1998. Soil properties and seedling establishment in soils from monodominant and high-diversity stands of the tropical deciduous forest of the Mexico. *Journal of Biogeography* 25, 707-719.
- Mccune, B., Mefford, M. J., 1997. PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 3. MjM Software. Gleneden Beach, OR.
- Mueller-Dombois, D., Ellenberg, H., 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley & Sons. New York.
- Nascimento, M.T., Nunes da Cunha, C., 1989. Estrutura e composição florística de um Cambarazal no Pantanal de Poconé-MT. *Acta Botanica Brasilica* 3, 3-23.

- Nascimento, M.T., Proctor, J., 1994. Insect defoliation of a monodominant Amazonian rainforest. *Journal of Tropical Ecology* 10, 633-636.
- Nascimento, M.T., Proctor, J., 1997a. Soil and plant changes across a monodominant rain forest boundary on Maraca Island, Roraima, Brazil. *Global Ecology and Biogeography Letters* 6, 387-395.
- Nascimento, M.T., Proctor, J., 1997b. Population dynamics of five tree species in a monodominant *Peltogyne* forest and two other forest types on Maraca Island, Roraima, Brazil. *Forest Ecology and Management* 94, 115-128.
- Nascimento, M.T., Proctor, J., Villela, D.M., 1997. Forest structure, floristic composition and soils of an Amazonian monodominant forest on Maracá Island, Roraima, Brazil. *Edinburgh Journal of Botany* 54, 1-38.
- Newbery, D. M., Van Der Burgt, M., Moravie, M.A., 2004. Structure and inferred dynamics of a large grove of *Microberlinia bisulcata* trees in central African rain forest: the possible role of periods of multiple disturbance events. *Journal of Tropical Ecology* 20, 131-143.
- Nunes da Cunha, C., Junk, W.J., 1999. Composição florística de capões e cordilheiras: localização das espécies lenhosas quanto ao gradiente de inundação no Pantanal de Poconé, MT, Brasil. In: Dantas, M., Catto, J.B., Resende, E.K. (Eds.). *Anais do II Simpósio sobre Recursos Naturais e Sócio-Econômicos do Pantanal - manejo e conservação*. Corumbá, MS, Brasil. pp.387-406.
- Oliveira-Filho, A.T., 1992. Floodplain “murundus” of Central Brazil: evidence for the termite-origin hypothesis. *Journal of Tropical Ecology* 8, 1-19.
- Oliveira Júnior, J.A., Malavolta, E., Cabral, C.P., 2000. Efeitos do manganês sobre a soja cultivada em solo de cerrado do Triângulo Mineiro. *Pesq. Agropec. Bras.* 35,1629-1636.
- Osaki, F., 1991. *Calagem e adubação*, 2 ed. Instituto Brasileiro de Ensino Agrícola, Campinas.
- Parolin, P., Wittmann, F., 2010. Struggle in the flood: tree responses to flooding stress in four tropical floodplain systems. *AoB Plants* 2010, 1-19.
- Peh, K.S.-H, Sonké, B., Lloyd, J., Quesada, C.A., Lewis, S.L., 2011. Soil Does Not Explain Monodominance in a Central African Tropical Forest. *PloS One* 6, 1-9.

- Ponce, V.M., Cunha, C.N., 1993. Vegetated earthmounds in tropical savannas of central Brazil: a synthesis. With special reference to the Pantanal do Mato Grosso. *Journal of Biogeography* 20, 219-225.
- Pott, A., Pott, V.J., 1994. *Plantas do Pantanal*. Embrapa Pantanal, Brasília.
- Pott, A., Oliveira, A.K.M., Damasceno-Junior, G.A., Silva, J.S.V., 2011. Plant diversity of the Pantanal wetland. *Braz. J. Biol.* 71(1), 265-273.
- Raij, B., van, 1983. *Avaliação da fertilidade do solo*. Editora Franciscana (LAFRAME), Piracicaba.
- Raij, B.,van, Cantarella, H., Quaggio, J.A., Furlani, A.M.C., 1996. *Recomendações de adubação e calagem para o Estado de São Paulo*, 2 ed. Boletim técnico, 100. Instituto Agrônômico de Campinas, Campinas.
- Raulings, E.J., Morris, K., Roache, M.C., Boon, P.I., 2010. The importance of water regimes operating at small spatial scales for the diversity and structure of wetland vegetation. *Freshwater Biology* 55, 701–715.
- Read, J, Hallam, P., Cherrier, J-F., 1995. The anomaly of monodominant tropical rainforest: some preliminary observations in the *Nothfagus* dominated rainforest of New Caledonia. *Journal of Tropical Ecology*, 11, 359-389.
- Read, J. Jaffré, T, Ferris, J.M., Mccoy, S., Hope, G.S., 2006. Does soil determine the boundaries of monodominant rain forest with adjacent mixed rain forest and maquis on ultramafic soils in New Caledonia? *Journal of Biogeography* 33, 1055-1065.
- Ribeiro, S. P., Brown, V. K., 2002. Tree species monodominance or species-rich savannas? The Influence of abiotic factors in designing plant communities of the brazilian Cerrado and Pantanal Matogrossense, A review. *Ecotropica* 8, 31-45.
- Ribeiro, S. P., Brown, V. K., 2006. Prevalence of monodominant vigorous tree populations in the tropics: herbivory pressure on *Tabebuia* species in very different habitats. *Journal of Ecology* 94, 932-941.

- Silva, J.S.V., Abdon, M.M., 1998., Delimitação do Pantanal brasileiro e suas sub-regiões. Pesquisa Agropecuária Brasileira 33, 1703-1711.
- Silva, M.P., Mauro, R., Mourão, G., Coutinho, M., 2000. Distribuição e quantificação de classes de vegetação do Pantanal através de levantamento aéreo. Revista Brasileira de Botânica 23, 143-152.
- Soares, A.F., Silva, J.S.V., Ferrari, D.L., 2006. Solo da Paisagem do Pantanal Brasileiro, Adequação para o Atual Sistema de Classificação. In: Silva, J.S.V., Abdon, M.M. (Eds.), Anais do I Simpósio de Geotecnologias no Pantanal. Campo Grande, MS, Brasil. pp. 275-284.
- Soares, J. J., Oliveira, A. K. M., 2009. O Paratudal do Pantanal de Miranda, Corumbá - MS, Brasil. Revista Árvore 33, 339-347.
- Soriano, B.M.A., 1997. Caracterização Climática de Corumbá, MS. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. Boletim de Pesquisa v.11, Corumbá.
- Torti, S.D., Coley, P.D., Kursar, T.A., 2001. Causes and consequences of monodominant in tropical lowland forests. The American Naturalist 57,141-153.
- Urrestarazu, M., Sanchez, A., Alvarado, J., 1994. Iron indices and micronutrients in deciduous fruit trees. Commun. Soil Sci. Plant Anal. 25, 1685–1701.
- van der Valk, A.G., 1981. Succession in Wetlands: A Gleasonian approach. Ecology 62, 688-696.
- van der Valk, A.G., 2005. Water-level fluctuations in North American prairie wetlands. Hydrobiologia 539, 171–188.
- van Groenendael, J.M., Bullock, S.H., Pérez-Jiménez, L.A., 1996. Aspects of the Population Biology of the Gregarious tree *Cordia elaeagnoides* in Mexican Tropical Deciduous Forest. Journal of Tropical Ecology 12, 11-24.
- Veblen, T.T., Ashton, D.H., Schlegel, F.M., 1979. Tree Regeneration Strategies in a Lowland *Nothofagus* Dominated Forest in South-Central Chile. Journal of Biogeography 6, 329-340.
- Villela, D.M., Proctor, J., 1999. Litterfall Mass, chemistry, and nutrient retranslocation in a monodominant forest on Maraca island, Roraima, Brazil. Biotropica 31, 198-211.



### **CAPÍTULO 3. Aspectos dendroecológicos de *Tabebuia aurea* (Bignoniaceae) em uma área inundável no Pantanal do Nabileque, Mato Grosso do Sul, Brasil**

#### **3.1. Introdução**

A monodominância de determinadas espécies arbóreas pode ser o resultado de vários fatores atuando em conjunto (Torti *et al.* 2001; Peh *et al.* 2011), como as condições do solo, fogo, sucessão, associação com fungos, entre outros, que podem levar à baixa diversidade local. Em regiões tropicais, a monodominância frequentemente está associada à inundação sazonal (Campbell *et al.* 1986; Hart 1990). O pulso de inundação, responsável pelos processos ecológicos em sistemas de planícies alagáveis, como ocorre em regiões da Amazônia e Pantanal, influencia diretamente as espécies (Junk *et al.* 1989). Proporcionalmente à sua magnitude e duração, a inundação é um fator determinante na restrição de ocorrência de muitas espécies (Junk 1989; Damasceno-Júnior *et al.* 2005; Parolin & Wittmann 2010), onde a ausência de oxigênio no solo é um dos principais fatores restritivos ao estabelecimento e desenvolvimento das espécies arbóreas (Joly 1991).

A utilização dos estudos sobre anéis de crescimento é uma ferramenta valiosa para a interpretação da dinâmica da vegetação e estimativa da taxa de crescimento de espécies arbóreas tropicais (Worbes *et al.* 2003). O conhecimento da dinâmica de espécies capazes de cobrir extensas áreas sazonalmente inundáveis, como é o caso de *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S.Moore, é uma etapa fundamental na identificação das condições que contribuem para a expansão e dominância destas populações.

Apesar de muito já ter sido discutido sobre os estudos dendrocronológicos nos trópicos, onde a formação de anéis anuais de crescimento era uma questão controversa (Worbes 2002), vários estudos já comprovaram a existência destes anéis em espécies arbóreas de diferentes regiões tropicais (Worbes 2002; Zuidema *et al.* 2012), assim como os fatores que controlam o ritmo de

crescimento, como a sazonalidade da precipitação em áreas não alagáveis (Worbes 1999; Jacoby & D'Arrigo 1990; Brienen & Zuidema 2005) e o pulso de inundação em regiões alagáveis (Worbes 1985, Worbes & Junk 1989; Dezzeo *et al.* 2003; Schöngart *et al.* 2002, 2005).

Diversos estudos utilizando espécies arbóreas da região amazônica têm demonstrado a existência de anéis anuais de crescimento (Worbes 1989, 1999; Schöngart *et al.* 2002) e a influência da inundação anual no controle do ritmo de crescimento destas espécies (Worbes, 1985, 1988; Worbes & Junk, 1989; Dezzeo *et al.* 2003; Schöngart *et al.* 2004).

No Pantanal, Ishii (1998) realizou o primeiro estudo indicando a existência de anéis anuais de crescimento em espécies arbóreas através da datação com radiocarbono, entre outros métodos como marcação cambial (janela de Mariaux). No mesmo estudo a autora também verificou que o período de seca em locais não inundáveis coincidia com a ausência de atividade cambial nas árvores, já em outros locais, como aqueles próximos ao Rio Paraguai, o período de inatividade ocorria durante a inundação. Estudos dendrocronológicos em diferentes regiões do Pantanal também detectaram a existência de anéis anuais e a relação entre o ritmo de crescimento de algumas espécies arbóreas com o período de precipitação (Mattos 1999; Mattos *et al.* 2004; Fortes 2006; Leite 2012).

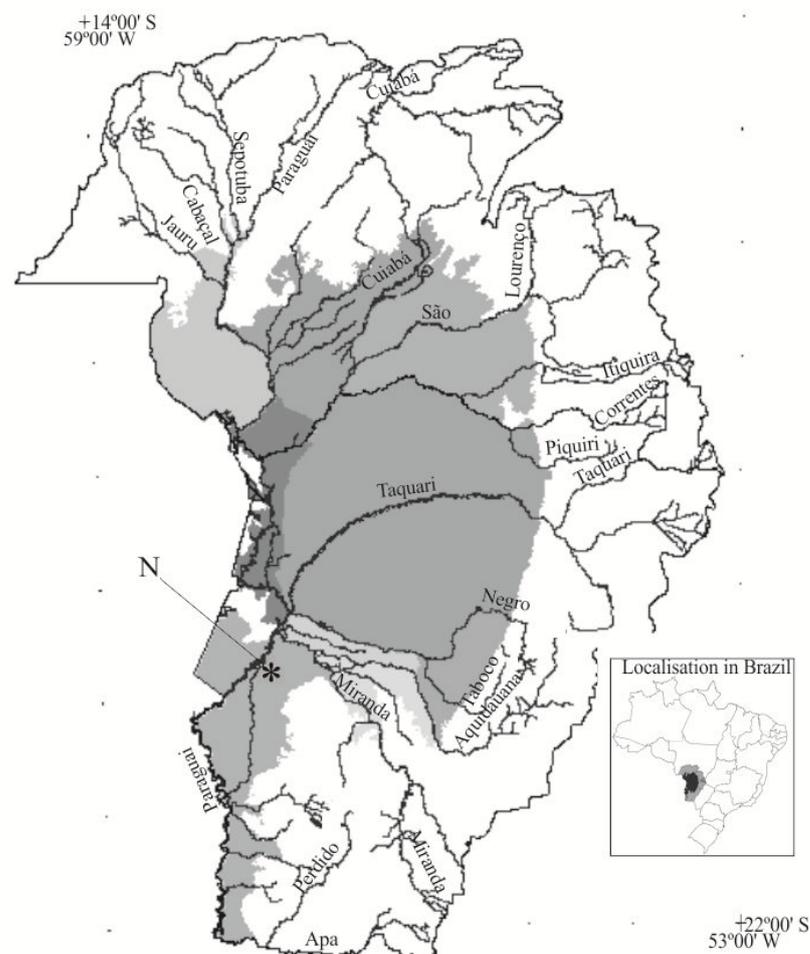
Estudos que promovam informações sobre a taxa de crescimento, produtividade, estoque e sequestro de carbono, assim como as relações entre o clima e crescimento nos diferentes tipos de formações em áreas inundáveis no Pantanal, aliados ao conhecimento dos aspectos ecológicos associados ao desenvolvimento das espécies, são importantes para fundamentar qual o papel destas formações vegetais no ciclo do carbono do Pantanal (Schöngart *et al.* 2011) e avaliar quais os riscos e benefícios de uma possível utilização econômica destes recursos.

O objetivo deste estudo foi verificar, através de técnicas dendrocronológicas, quais as condições que influenciam o estabelecimento das populações monodominantes de *Tabebuia aurea* e identificar as características relacionadas ao manejo da espécie.

## 3.2. Material e métodos

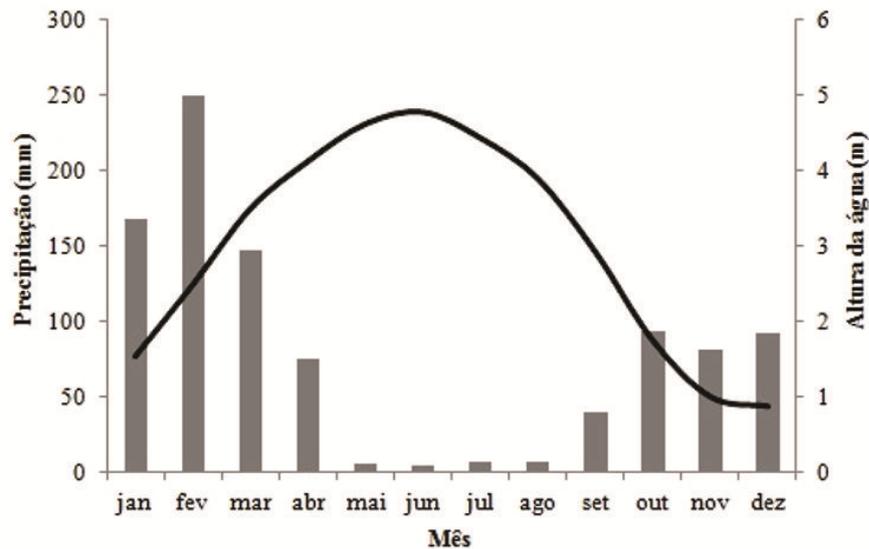
### 3.2.1 Área de estudo

O estudo foi realizado no Pantanal, uma grande área inundável na América do Sul, localizada nos estados de Mato Grosso e Mato Grosso do Sul (140.000 km<sup>2</sup>) na região centro-oeste do Brasil, mas que também ocorre na Bolívia (15.000 km<sup>2</sup>) e Paraguai (5.000 km<sup>2</sup>) (Junk *et al.* 2011). As coletas foram realizadas na região do Nabileque, em Porto Esperança (Fazenda Inocência), município de Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brasil (Fig. 1). As amostras foram coletadas a aproximadamente 1,5 km do Rio Paraguai (19°37'40"S, 57°27'33"W, 86 m de altitude).



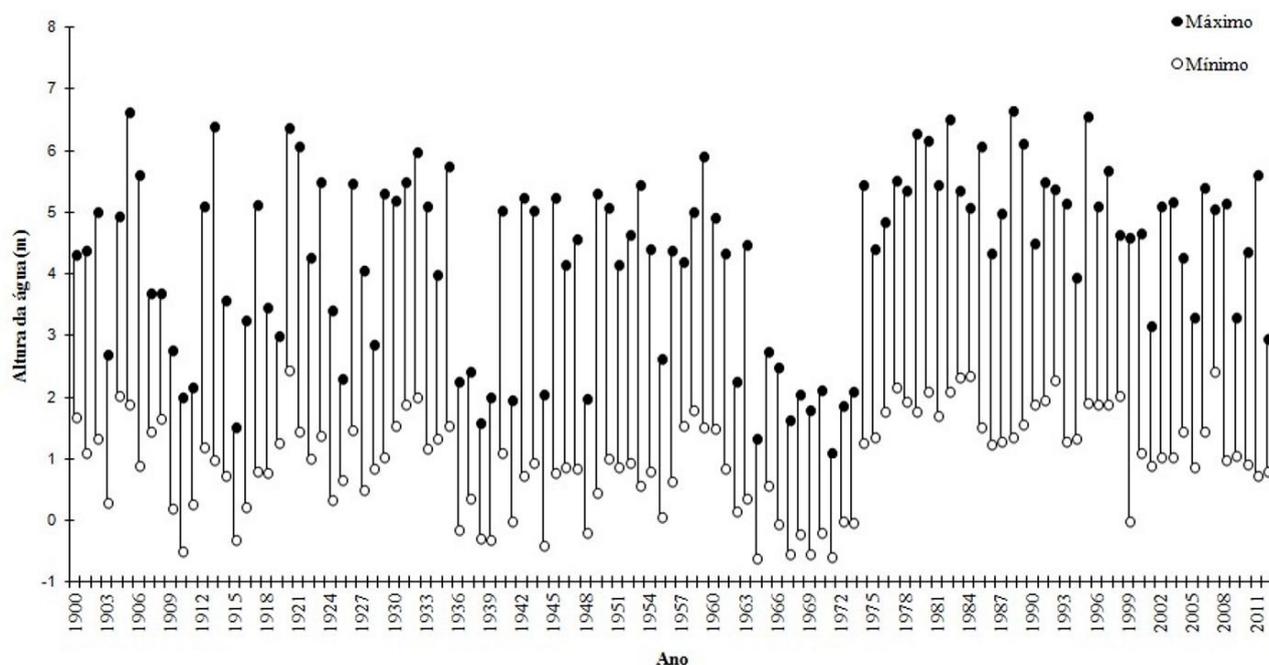
**Figura 1.** Localização da área de coleta na região do Nabileque (N) no Pantanal, Mato Grosso do Sul, Corumbá, Brasil. Diferentes tons de cinza indicam as regiões do Pantanal. Nomes distribuídos no mapa indicam os principais rios da região. Adaptado de Silva & Abdon (1998).

O clima da região, assim como de todo o Pantanal, é sazonal do tipo Aw de Köppen, com inverno seco e verão chuvoso (Fig. 2) e média anual de 1070 mm (Soriano 1997).



**Figura 2.** Média da precipitação mensal em Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brazil, em relação aos níveis do Rio Paraguai registrados pela régua hidrométrica de Ladário no rio Paraguai no Pantanal, no período de 2010 e 2011. Fonte: Serviço de Sinalização Náutica do Oeste, Marinha do Brasil e Universidade para o Desenvolvimento do Estado e da Região do Pantanal (UNIDERP).

No Pantanal do Nabileque a proximidade com o Rio Paraguai exerce forte influência com cheias que inundam grande parte da região (Fig. 3), onde o escoamento da água (sentido norte sul no Rio Paraguai) é lento devido à baixa declividade do terreno (2.5 cm/km), podendo durar até 5 meses (Hamilton *et al.*, 1996, Damasceno-Junior *et al.* 2005).



**Figura 3.** Níveis anuais máximos (●) e mínimos (○) do Rio Paraguai registrados na régua de Ladário no período de 1900-2012, Mato Grosso do Sul, Brasil. O zero está a 83 m acima do nível do mar. Dados fornecidos pela Marinha do Brasil. Adaptado de Damasceno-Junior *et al.* (2005).

A vegetação caracteriza-se por indivíduos de *T. aurea* constituindo formações com diferentes densidades, onde o estrato herbáceo é bastante diverso. Nesta área também podem ocorrer indivíduos de outras espécies arbóreo/arbustivas, porém em baixas densidades (ver Tab. 1, Cap.1). No local de amostragem, os indivíduos de *T. aurea* geralmente ocorrem em elevações do terreno denominadas "murundus". Eventos naturais de fogo durante o período de seca são comuns na região (Fig. 4). Os tipos de solos predominantes nas duas regiões estudadas são os Planossolos e Vertissolos, podendo ocorrer Gleissolos ao longo das margens do Rio Paraguai (Soares *et al.* 2006).





**Figura 4.** Visão parcial da área onde o estudo foi realizado. *Tabebuia aurea* ocorrendo sobre os "murundus" na época da seca (A). Indivíduos após a passagem do fogo (B). Durante a inundação com a lâmina d'água a altura aproximada de 130 cm (C). (Fotos: G.A. Amador ).

### 3.2.2 Descrição da espécie

*Tabebuia aurea* (Bignoniaceae), comumente chamada de paratudo, é uma planta perenifólia, heliófita e seletiva higrófila, de rápido crescimento, com altura de 12 a 20 m, tronco tortuoso revestido de casca grossa, folhas compostas 3-7 folioladas, glabras, subcoriáceas de 18-28 cm de comprimento por 4-6 cm de largura. Floresce em agosto-setembro com árvore praticamente despida de folhas. A frutificação ocorre de setembro até outubro. A madeira é dura, com densidade de  $0,85\text{g/m}^3$  (Ishii 1998). Além do Pantanal, também pode ocorrer no Cerrado, Amazônia, Caatinga e em outros países como Argentina, Paraguai e Bolívia.

### 3.2.3 Caracterização anatômica do xilema da espécie

Os poros de *T. aurea* são distribuídos em anéis semi-porosos a difusos. O parênquima axial apresenta disposição paratraqueal aliforme losangular e aliforme com expansões tangenciais aladas.

Na fase jovem, as camadas de crescimento são pouco distintas, tornando-se posteriormente individualizadas por parênquima terminal. Os limites das camadas de crescimento são marcados por uma camada de parênquima terminal e fibras achatadas com paredes mais grossas e lume reduzido (Ishii 1998; Leite 2012). Mattos *et al.* (2003) consideram os anéis de crescimento de *T. aurea* como fracamente distintos, sendo visíveis através de linhas tangenciais formadas pelo achatamento radial e espessamento das paredes das fibras e pelo parênquima axial do tipo marginal.

### **3.2.4 Coleta, preparação das amostras e análises**

As amostras foram obtidas através de método destrutivo (Worbes 1995), que consiste no corte transversal do tronco das árvores. Um ano antes das amostras serem coletadas foram feitas marcações no câmbio vascular através do método de janela de Mariaux (Mariaux 1967), que consiste na remoção de uma parte da casca da árvore através de uma pequena incisão mecânica que expõe o câmbio vascular.

Foram retirados de cada indivíduo três discos de madeira com espessura de 3-5 cm, a aproximadamente 130 cm de altura. A amostragem utilizou dez indivíduos adultos de *T. aurea*, totalizando trinta discos. Para cada árvore foi medido a CAP (circunferência à altura do peito), que posteriormente foi transformado em DAP (diâmetro à altura do peito,  $DAP = CAP/\pi$ ), e altura (H). Os discos de madeira foram secos em temperatura ambiente e em seguida polidos com lixas de granulação grossa até muito fina (80, 100, 180, 220, 320, 400, 600 e 1200) para evidenciar as camadas de crescimento e as características anatômicas da madeira (Worbes 1995).

As amostras foram analisadas em microscópio estereoscópico com aumento máximo de 40X para descrever as características macroscópicas e anatômicas (IAWA Committee 1989; Worbes 1995). Após a observação da anatomia da madeira e definição dos anéis, foi efetuada a contagem dos anéis de crescimento utilizando-se de dois a quatro raios em cada disco de tronco, a leitura foi realizada nos três discos de cada indivíduo para melhor acurácia da análise. Após esta etapa, o

melhor disco que representava cada indivíduo foi escolhido e submetido à análise digital de contagem e medição da largura dos anéis de crescimento (LINTAB, RINNTECH, Inc.). Esta análise digital com precisão de 0,01 mm está associada ao software TSAP (Time Series Analysis and Presentation) para visualizar as curvas de crescimento radial e análises posteriores como interdatação, indexação e construção de cronologias..

### **3.2.5 Modelagem do crescimento das árvores**

Para a análise do crescimento das espécies foi utilizado um conceito para sistemas de manejo florestal desenvolvido nas áreas alagáveis da Amazônia (várzea) por Schöngart (2008), denominado Growth-Oriented Logging (GOL). Na modelagem, foram utilizadas as curvas de incremento radial dos dez indivíduos de *T. aurea*. A partir do DAP e o incremento anual em diâmetro de cada amostra, foi possível construir as curvas de crescimento cumulativo em diâmetro para cada indivíduo e uma curva média para a espécie, a qual foi ajustada através de regressão sigmoideal (Schöngart *et al.* 2007, Schöngart 2008).

Combinando as relações entre idade e DAP e DAP e altura da espécie, foi feita a curva de crescimento em altura, ajustada através de regressão não-linear. Com os dados gerados nesta análise, foi construída a curva média de crescimento em altura (Schöngart *et al.* 2007, Schöngart 2008).

Para cada idade o volume da madeira da árvore total (V) foi estimado multiplicando a área basal pela altura e um fator de redução utilizado em florestas tropicais desenvolvido por Cannell (1984), no valor de 0,6 para descrever o crescimento em volume.

Dos modelos de crescimento em diâmetro, altura e volume foram derivados as taxas de incremento corrente anual (IC) e incremento médio anual (IM) em diferentes anos durante o ciclo de vida da planta (Schöngart *et al.* 2007, 2011). Ajustes aos modelos de crescimento foram efetuados no software X-act (SciLab).

O diâmetro mínimo de corte (DMC) foi obtido na idade com maior taxa de incremento corrente em volume (IC) (Schöngart 2008). O ciclo de corte (CC) de *T. aurea* foi estimado pelo tempo médio que a espécie leva para passar por classes diamétricas de 10 cm, até atingir o DMC específico (Schöngart 2008).

Para estimar a biomassa lenhosa acima do solo, foi utilizada a fórmula proposta por Chave *et al.* (2005), considerando o valor calculado por Leite (2012) de  $0,60 \text{ g cm}^{-3}$  de densidade da madeira para *T. aurea*.

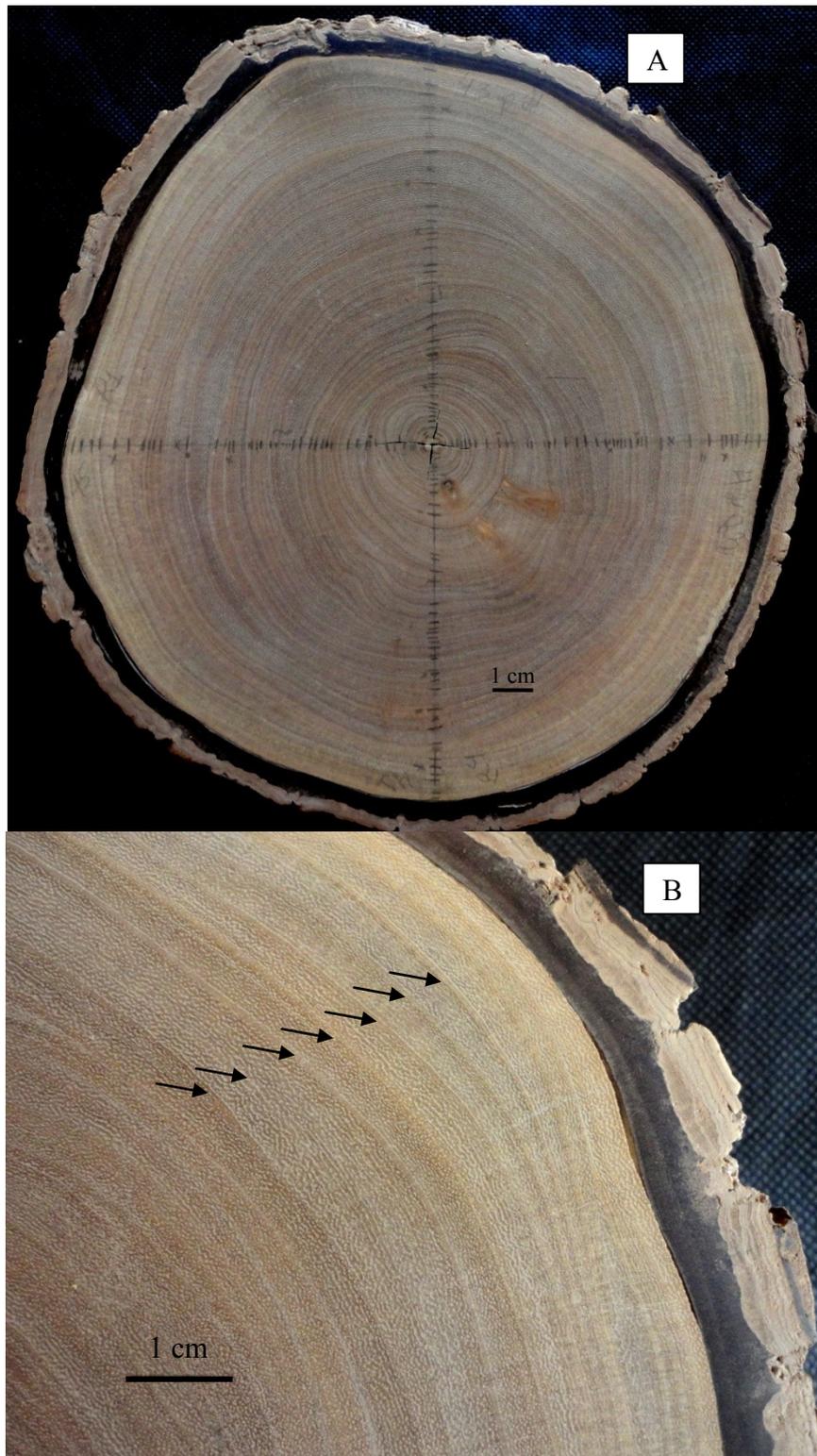
### **3.2.6 Estrutura populacional**

Para descrever a estrutura populacional de *T. aurea* em uma população monodominante, foi realizada uma amostragem de uma área onde foram incluídos indivíduos com  $\text{DAP} \geq 3 \text{ cm}$  e estimada a altura. A amostragem foi realizada em três hectares não contínuos divididos em seis parcelas iguais de 0,5 ha, com dimensões 50 m x 100 m, na região do Nabileque.

A partir dos dados obtidos na amostragem da população, foi feita uma correlação entre o diâmetro e a altura dos indivíduos. Esta relação foi adaptada a uma regressão não-linear (Schöngart *et al.* 2007). Utilizando os valores de DAP e idade das dez amostras analisadas, foi realizada uma estimativa da idade dos indivíduos incluídos na amostragem da população.

## **3.3. Resultados**

O padrão de marcação dos anéis anuais de crescimento foi igual ao descrito na literatura (Ishii 1998), com as camadas de crescimento distintas e individualizadas por uma linha de parênquima marginal (Fig. 5).

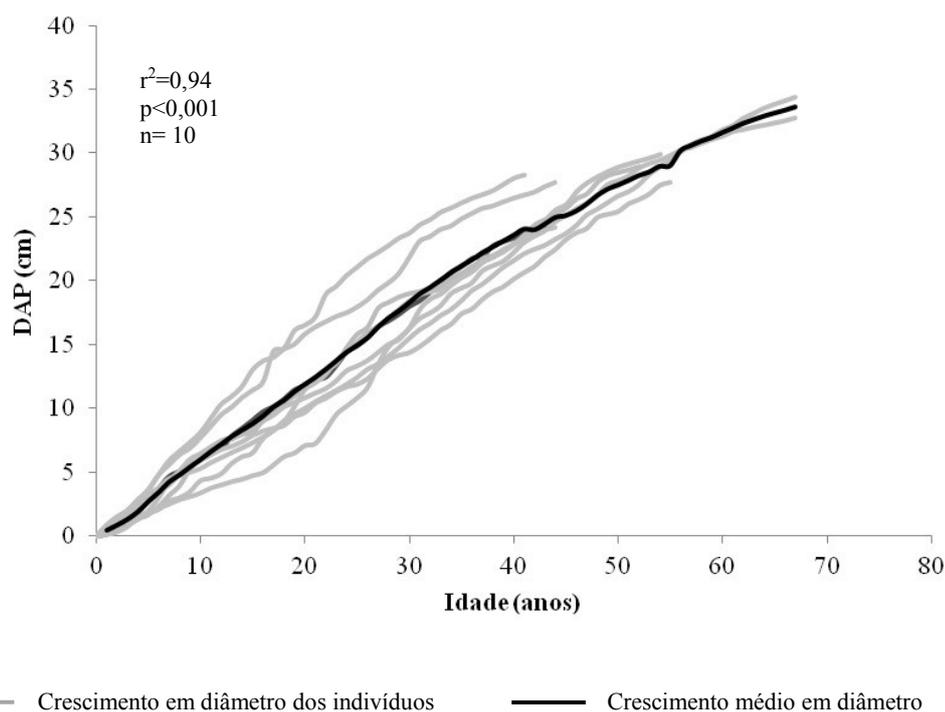


**Figura 5.** Detalhe macroscópico do disco da madeira do tronco de *Tabebuia aurea* (A) coletada na região do Nabileque (N) no Pantanal, Mato Grosso do Sul, Corumbá, Brasil. Anéis de crescimento delimitados por camada de parênquima (B)

A idade das árvores amostradas de *T. aurea* variou de 50 a 86 anos (Tabela 1). A relação entre a idade das árvores e o DAP foi significativa ( $r^2= 0,94$ ,  $p<0,001$ , Fig. 6).

**Tabela 1.** Idade estimada em ordem decrescente e respectivo ano de estabelecimento dos dez indivíduos de *Tabebuia aurea* do Pantanal do Nabileque, Porto Esperança, Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brasil.

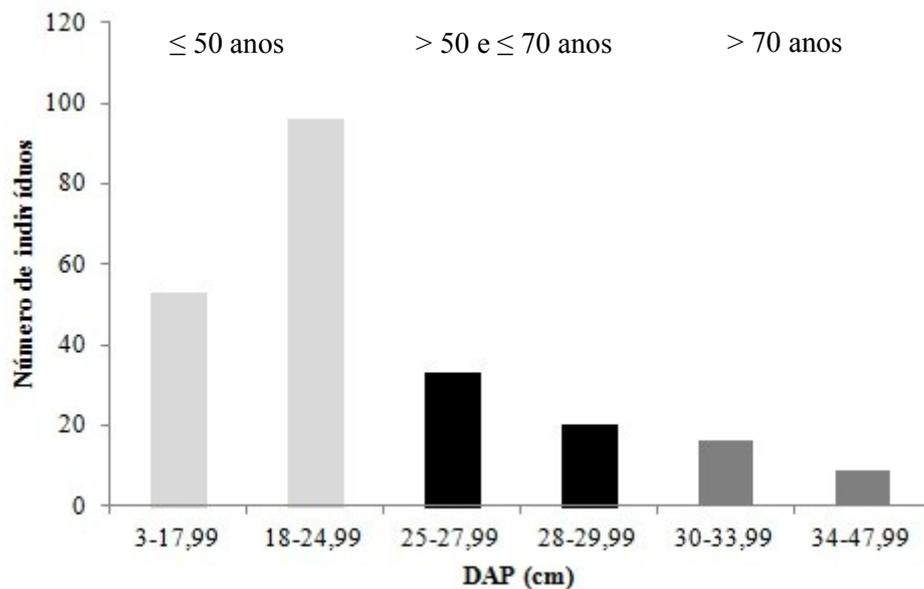
Amostra	Altura (m)	DAP (cm)	Idade Estimada (anos)	Ano
8	10	34.4	86	1925
5	10	32.8	74	1937
10	7	29.9	68	1943
6	8	27.7	64	1947
7	14	29.0	63	1948
1	10	26.7	56	1955
4	11	27.7	56	1955
9	12	28.3	53	1958
3	12	24.2	50	1961
2	13	24.2	50	1961



**Figura 6.** Relação entre o crescimento em diâmetro à altura do peito (DAP) e idade dos indivíduos de *Tabebuia aurea*. As linhas cinzas representam o crescimento individual em diâmetro de cada amostra, a linha preta representa o crescimento diamétrico médio da espécie.

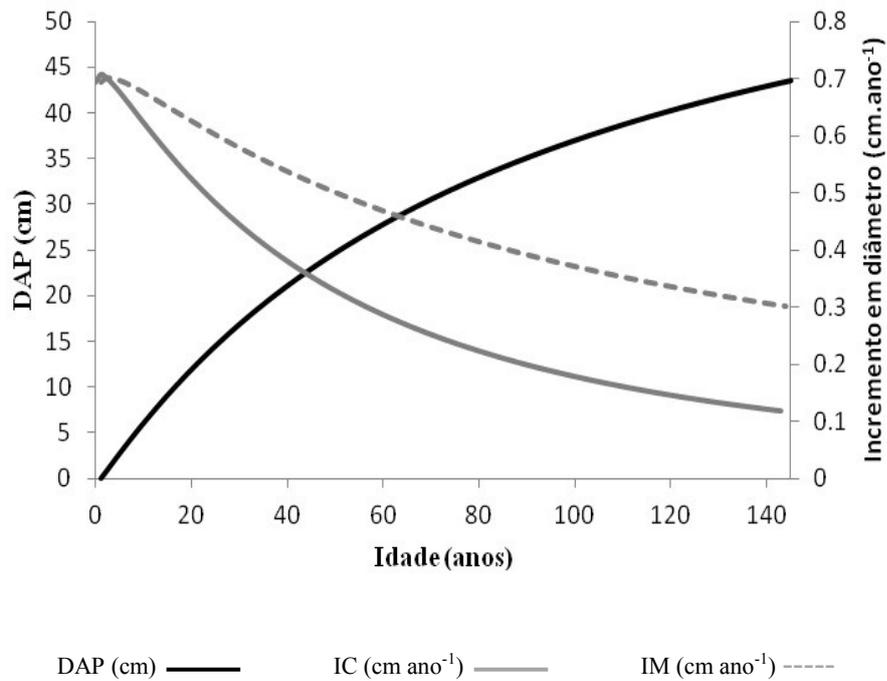
Pela correlação robusta entre idade e diâmetro foi estimada a idade da população levantada numa área total de 3 ha. Para isso foram estimada a idade de cada indivíduo pela equação indicada

na figura 6 considerando o erro padrão dos parâmetros da equação. Verificou-se que das 227 árvores medidas, 66% tem no máximo 50 anos de idade, 23% tem entre 50 e 70 anos e apenas 11% mais de 70 anos (Fig. 7). Isso indica que a maioria destes indivíduos são relativamente jovens e se estabeleceram a partir do início da década de 1960. Os indivíduos de *T. aurea* pertencentes à segunda classe de diâmetro (18-24,99 cm), que apresentou maior número de indivíduos (96), possivelmente se estabeleceu durante a década de 60, pois se aproximou mais das medidas de DAP relacionadas à idade em torno de 50 anos.



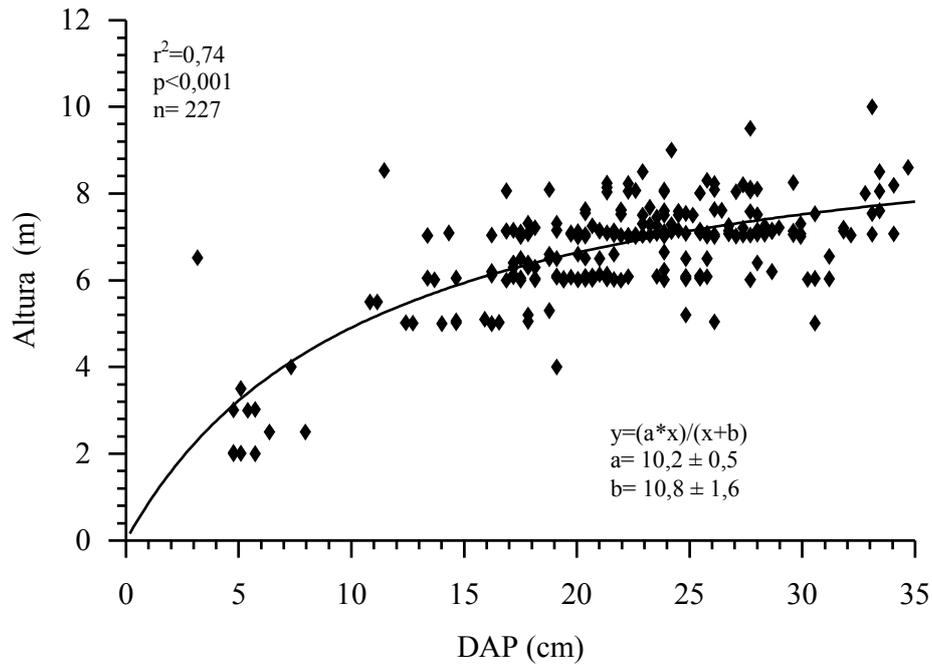
**Figura 7.** Número de indivíduos de *Tabebuia aurea* distribuídos nas classes de diâmetro (DAP) e idade estimada entre as classes.

A taxa máxima de incremento diamétrico corrente de *T. aurea* foi observada aos dois anos de idade com taxa de incremento corrente de  $0,71 \text{ cm ano}^{-1}$ . Após este período a taxa cai para cerca de  $0,3 \text{ cm ano}^{-1}$  aos 60 anos. A taxa de incremento diamétrico médio varia de  $0,7 \text{ cm ano}^{-1}$  a  $0,3 \text{ cm ano}^{-1}$  (Fig. 8).

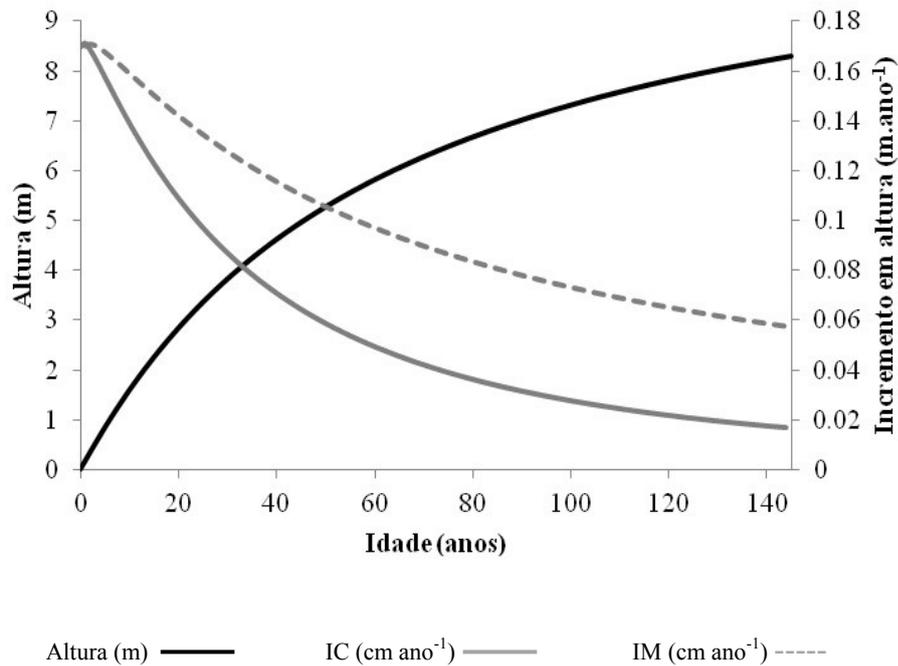


**Figura 8.** Curva de crescimento em diâmetro à altura do peito (DAP) de *Tabebuia aurea*. O crescimento cumulativo do DAP é representado pela linha preta, o incremento corrente (IC) em diâmetro é representado pela linha cinza contínua e o incremento diamétrico médio (IM) é representado pela linha tracejada.

A correlação entre o diâmetro e a altura também foi significativa ( $r^2 = 0,72$ ,  $p < 0,05$ ), conforme esperado, indicando que o aumento do DAP está relacionado com o aumento da altura. A relação das medidas de diâmetro e altura dos indivíduos amostrados na população também foi significativa ( $r^2 = 0,74$ ,  $p < 0,0001$ ), sendo descrita por um modelo de regressão não-linear (Fig. 9). Na relação entre altura e idade, os maiores valores de incremento corrente em altura para *T. aurea* ocorreram na idade de 2 anos, com taxa de incremento corrente de  $0,17 \text{ m ano}^{-1}$ . A taxa de incremento médio varia de  $0,16 \text{ m ano}^{-1}$  a  $0,05 \text{ m ano}^{-1}$ , indicando que ao longo da vida a espécie reduz bruscamente o investimento no crescimento em altura (Fig. 10).



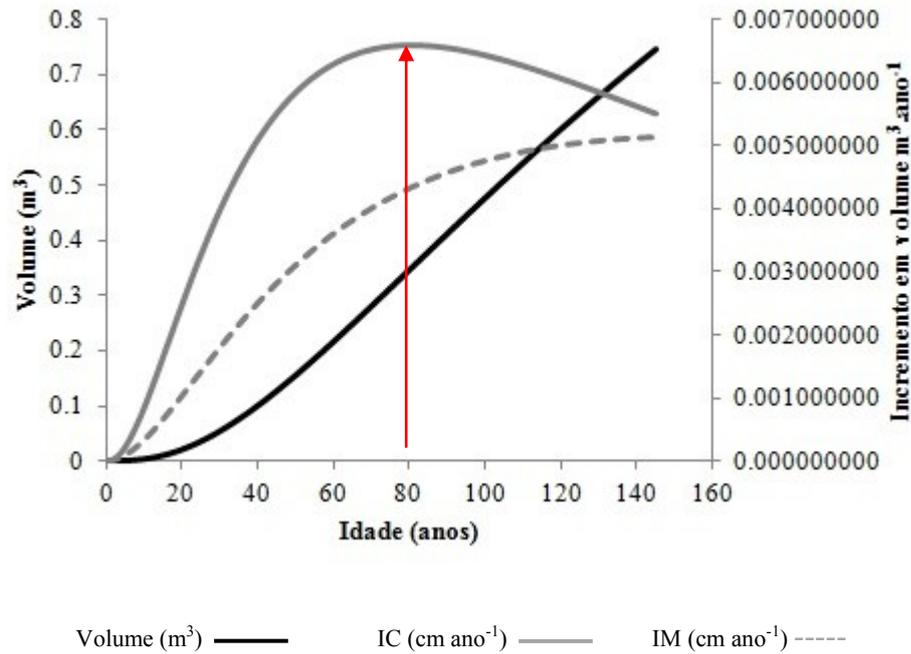
**Figura 9.** Relação entre diâmetro à altura do peito (DAP) e altura de 227 indivíduos de *Tabebuia aurea* ajustada com uma análise de regressão não-linear.



**Figura 10.** Curva de crescimento em altura de *Tabebuia aurea*. O crescimento cumulativo em altura é representado pela linha preta, o incremento corrente (IC) em altura é representado pela linha cinza contínua e o incremento médio em altura (IM) é representado pela linha tracejada.

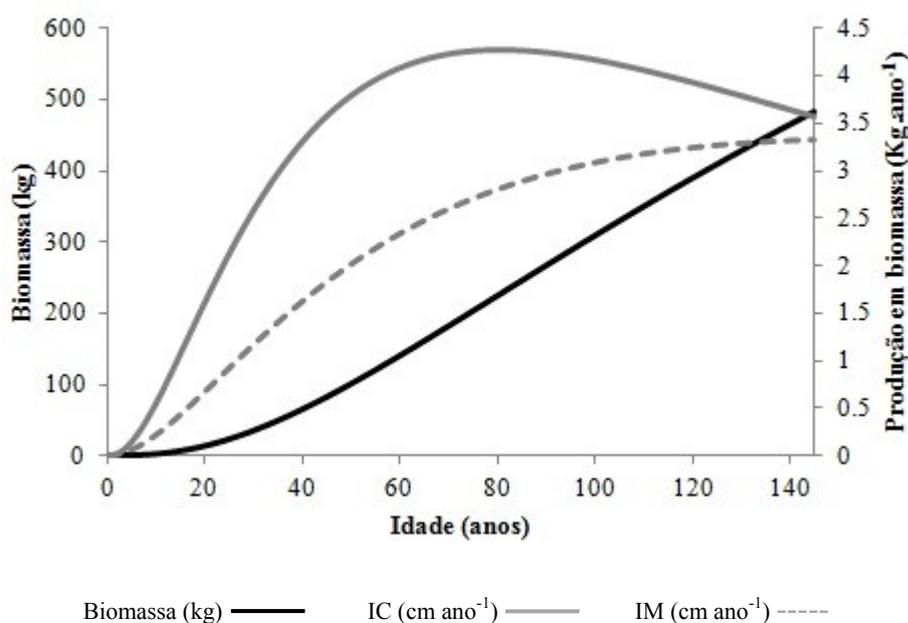
O ponto máximo de incremento corrente (IC<sub>máx</sub>) em volume (Schöngart 2008) foi atingido na idade de 80 anos que corresponde a um DAP de 33 cm. Desta forma, para a população de *T.*

*aurea* estudada, o diâmetro mínimo de corte (DMC) a ser adotado em um manejo florestal é de 33 cm (Fig. 11).



**Figura 11.** Curva de crescimento em volume de *Tabebuia aurea*. A seta vermelha indica o ponto de IC máximo que a espécie atinge com DAP de 33 cm, aos 80 anos. O crescimento em volume é representado pela linha preta, o incremento corrente (IC) em volume é representado pela linha cinza contínua e o incremento médio em volume (IM) é representado pela linha tracejada.

Outra característica associada ao manejo é o ciclo de corte, que foi obtido pelo tempo médio que a espécie leva para passar por classes de DAP de 10 cm até atingir o DMC. *Tabebuia aurea* apresentou um ciclo de corte de 24,1 anos. A espécie apresenta a maior produção de biomassa do tronco aos 80 anos com 4 kg ano<sup>-1</sup> (Fig. 12).



**Figura 12.** Curva de crescimento em produção de biomassa do tronco de *Tabebuia aurea*. O crescimento cumulativo em biomassa está representado pela linha preta, o incremento corrente de biomassa representado pela linha cinza e o incremento médio de biomassa pela linha tracejada.

### 3.4. Discussão

A presença de anéis anuais de crescimento em *T. aurea* (Ishii 1998; Leite 2012) permitiu neste estudo a modelagem de crescimento em diâmetro, altura volume e biomassa lenhosa e uma estimativa da estrutura etária desta espécie arbórea. A idade estimada para os indivíduos analisados indicou que eles se estabeleceram entre a década de 20 e início dos anos 1960. A idade foi significativamente relacionada ao DAP, ou seja, indivíduos mais velhos apresentam maior diâmetro, característica também encontrada por Leite (2012) em estudo com a mesma espécie no Pantanal do Mato Grosso.

A análise da estrutura da população indicou que a grande maioria das árvores de *T. aurea* apresentou idade máxima de 50 anos, com a maioria dos indivíduos tendo se estabelecido durante a década de 1960. Esse período foi particularmente crítico para o Pantanal, pois houve um grande período de seca que iniciou na década de 1960 e durou até 1974 (ver Fig. 3). Este fato pode estar relacionado à expansão da população de *T. aurea* nos campos, pois apesar de ser tolerante à

inundação, que atua como principal fator no favorecimento da dominância desta espécie em detrimento às outras, os ciclos plurianuais mais secos promovem a expansão das populações de *T. aurea* nos campos, pois nesses períodos o estabelecimento de novos indivíduos não estaria sujeito aos distúrbios causados por grandes cheias. Entretanto, a disponibilidade de água no solo deve ser suficiente para suprir as necessidades das plantas durante a seca prolongada. A resistência de *T. aurea* aos eventos naturais de fogo também pode promover a dominância da espécie, questão que ainda precisa ser investigada.

O rápido crescimento em diâmetro logo nos primeiros anos de vida apresentado por *T. aurea* pode estar associado ao fato desta espécie apresentar características de pioneira e heliófita. Leite (2012) também encontrou rápido crescimento nas primeiras fases de vida ao analisar indivíduos de *T. aurea* no Pantanal norte, porém a taxa máxima de incremento diamétrico foi aos 83 anos, característica que no presente estudo ocorreu aos dois anos de idade. Ishii (1998) detectou crescimento lento nos dez primeiros anos de desenvolvimento ao analisar amostras de *T. aurea* no Pantanal do Miranda. Entretanto, nesses dois estudos, as amostras analisadas não ocorriam em área de inundação pronunciada como no presente trabalho.

É possível que as condições ambientais existentes no norte e no sul do Pantanal influenciem de modo diferenciado o desenvolvimento dessa espécie. Ao norte, o período chuvoso coincide com a elevação do nível da água dos rios, já em áreas inundáveis do Nabileque, a inundação ocorre no período de seca, sem chuvas, podendo durar até seis meses (Hamilton *et al.* 1996; Junk *et al.* 2006). Uma consideração a ser feita a respeito destas diferenças é que espécies arbóreas tropicais apresentam elevada variação na história de vida e reagem de maneira sensível às mudanças nas condições para seu crescimento, podendo apresentar taxas variáveis dentro da mesma espécie (Worbes 1989; Schöngart *et al.* 2005).

A diminuição do incremento corrente em diâmetro ao longo dos anos também foi observada para *Vochysia divergens* Pohl no Pantanal do Mato Grosso (Fortes 2006). Esta espécie também se comporta como pioneira na ocupação do ambiente e apresenta taxa de incremento diamétrico

corrente de  $0,9 \text{ cm ano}^{-1}$  logo nos primeiros anos de vida. No caso de *T. aurea*, o rápido crescimento em áreas inundáveis implica em maiores chances de sobrevivência frente aos distúrbios causados pela inundação sazonal durante os primeiros anos de vida da planta, aliado ao fato da espécie geralmente ocorrer sobre os "murundus", pequenas elevações no terreno que proporcionam um ambiente mais adequado ao estabelecimento das espécies num campo inundável (Ponce & Cunha 1993; Oliveira-Filho 1992).

Neste estudo não foi avaliada a relação do ritmo de crescimento de *T. aurea* com as variáveis ambientais, mas nos estudos realizados por Ishii (1998) e Leite (2012) foram detectadas relações positivas entre a precipitação e o período de crescimento desta espécie. Ao analisar o crescimento de *Vochysia divergens*, *Inga affinis* DC. (*Inga vera* subsp. *affinis*) e *Handroanthus heptaphyllus* (Vell.) Mattos submetidas a longos períodos de inundação no Pantanal do Paraguai, Ishii (1998) verificou que a ausência de atividade cambial coincidia com o período de inundação no Pantanal do Paraguai, que é o período seco, assim como ocorre na região do Nabileque, onde o presente trabalho foi desenvolvido.

A relação entre a altura e o diâmetro dos indivíduos foi significativa, assim como de todos os 227 indivíduos de *T. aurea* medidos na amostragem da estrutura da população. Além do decréscimo do incremento em diâmetro, *T. aurea* também apresentou redução no incremento em altura ao longo dos anos. De fato, ao observar as formações monodominantes desta espécie, tanto no Pantanal do Nabileque como no Miranda, as árvores apresentam altura muito semelhante, lembrando um sistema uniforme típico em plantações. O que parece ocorrer é que nestas formações monodominantes onde a competição por luz é baixa, os indivíduos não crescem muito além de um determinado ponto em altura. Nestas formações, o dossel é aberto mesmo que ocorra elevada densidade de *T. aurea*, que pode chegar a  $363 \text{ indivíduos ha}^{-1}$  (Soares & Oliveira 2009).

As características associadas ao manejo florestal indicaram que *T. aurea* tem seu ponto máximo de incremento corrente em volume de madeira aos 80 anos com diâmetro de 33 cm, ou seja, em um plano de manejo florestal adequado à esta população, o diâmetro mínimo de corte seria

33 cm e o ciclo de corte de 24 anos. Provavelmente devido ao rápido crescimento observado para *T. aurea* neste estudo, os valores de DMC e ciclo de corte estiveram abaixo daqueles encontrados por Leite (2012), que foram de 50 cm e 31 anos, respectivamente.

O DMC de *T. aurea* também foi inferior comparado aos valores encontrados por Schöngart (2008) para espécies madeireiras da várzea da Amazônia Central, onde espécies com madeira de baixa densidade apresentaram DMC entre 47 a 62 cm e ciclos de corte entre 3,3 a 13,9 anos. Para as espécies com alta densidade o DMC variou de 53 a 70 cm e o ciclo de corte entre 21,5 a 32,1 anos. Apesar de *T. aurea* ser uma espécie com alta densidade da madeira, o DMC encontrado foi muito abaixo dos valores citados acima, entretanto, o ciclo de corte esteve dentro do intervalo de valores para as espécies de alta densidade.

Considerando que a expansão das populações de *T. aurea* ocorre durante ciclos com baixos níveis de inundação e que este fato não acontece continuamente desde 1974, é possível que uma futura exploração não planejada deste recurso madeireiro seja um risco à existência das populações devido à fragilidade que envolve o estabelecimento e a continuidade natural destas formações monodominantes no Pantanal. Para obter mais informações sobre a dinâmica da regeneração e estabelecimento de populações da *T. aurea* e sua relação com fatores ambientais como luz, inundação, precipitação, fogo e condições edáficas, um monitoramento de populações deveria ser realizado em parcelas permanentes. Isso contribuirá para o conhecimento da ecologia desta espécie e nas questões relacionadas com manejo de recursos madeireiros e conservação.

### **3.5. Conclusão**

A grande maioria dos indivíduos avaliados na população nasceu durante a década de 1960, que é marcada como um período de grande seca no Pantanal, o que determina que a expansão das populações de *T. aurea* nos campos é favorecida durante ciclos plurianuais mais secos devido à ausência do estresse causado por grandes cheias. Neste estudo foi possível a modelagem do crescimento em diâmetro, altura, volume e biomassa lenhosa adotando o conceito GOL (Schöngart

2008). Através da modelagem foi definido um DMC de 33 cm e um ciclo de corte de 24 anos para manejar os recursos madeireiros de *T. aurea*. Pela fragilidade associada ao estabelecimento e manutenção destas formações monodominantes no Pantanal, a exploração econômica não planejada deste recurso pode colocar em risco a continuidade destas populações. Isso exige futuramente mais estudos monitorando regeneração, estabelecimento e mortalidade desta espécie em relação com fatores ambientais.

## Referências

- Brienen, R.J. & Zuidema, P.A. 2005. Relating tree growth to rainfall in Bolivian rain forests: a test for six species using tree ring analysis. *Oecologia* 146(1):1-12.
- Campbell, D.G., Daly, D.C., Prance, G.T., Maciel, U.N., 1986. Quantitative ecological inventory of terra firme and várzea tropical forest on the Rio Xingú, Brazilian Amazon. *Brittonia* 38, 369-393.
- Cannell, M.G.R. 1984. Woody biomass of forests stands. *Forest Ecology and Management*, 8: 299-312.
- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M. A., Chambers, J. Q., Eamus, D., Fölster, H., Fromard, F., Higuchi, N., Kira, T., Lescure, J.-P., Nelson, B. W., Ogawa, H., Puig, H., Ri'era, B., and Yamakura, T.: Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests, *Oecologia*, 145, 87–99, 2005.
- Connell, J.H., Lowman, M.D., 1989. Low-diversity tropical rain forests: some possible mechanisms for their existence. *The American Naturalist* 134, 88-119.
- Damasceno-Júnior, G.A., Semir, J., Santos, F.A.M., Leitão-Filho, H.F., 2005. Structure, distribution of species and inundation in a riparian forest of Rio Paraguai, Pantanal, Brazil. *Flora* 200, 119-135.
- Dezzeo, N., Worbes, M., Ishii, I. & Herrera, R. 2003. Annual tree rings revealed by radiocarbon dating in seasonally flooded forest of the Mapiro River, a tributary of lower Orinoco, Venezuela. *Plant Ecol.* 168:165–175.

- Fortes, C. F. 2006. Estudos Dendrocronológicos da Espécie *Vochysia divergens* Pohl (Vochysiaceae) no Pantanal Norte Matogrossense, Brasil. (Dissertação, Mestrado em Ecologia e Conservação da Biodiversidade). Universidade Federal de Mato Grosso, 33p.
- Hamilton, S.K., Sippel, S.J., Melack, J.M., 1996. Inundation patterns in the Pantanal wetland of South America determined from passive microwave remote sensing. *Archiv für Hydrobiologie* 137, 1-23.
- Hart, T.B., 1990. Monospecific dominance in tropical rain forests. *Trends in Ecology and Evolution* 5, 6-11.
- IAWA Committee. 1989. IAWA List of Microscopic Features for Hardwood Identification. *IAWA Bull.*10(3): 219-332.
- Ishii, I. H. 1998. Estudos dendrocronológicos e determinação da idade de árvores das matas ciliares do Pantanal Sul-Matogrossense. (Tese, Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais). São Carlos: Universidade Federal de São Carlos, 142p.
- Jacoby, G.C. & R.D. D'Arrigo. 1990. Teak (*Tectona grandis* L.F.): A tropical species of large-scale dendroclimatic potential. *Dendrochronologia* 8:83-98.
- Joly, C.A., 1991. Flooding tolerance in tropical trees. In: Jackson M.B., Davies D.D., Lambers, H. (Eds), *Plant life under oxygen deprivation: ecology, physiology and biochemistry*. SBP Academic Publishing, The Hague. pp. 23-34.
- Junk, W.J., 1989. Flood tolerance and tree distribution in central amazonian floodplains. In: Holm-Nielsen, L.B., Nielsen, I.C., Balslev, H. (Eds.), *Tropical Forests: Botanical Dynamics, Speciation and Diversity*. Academic Press, London, England, UK. pp. 47-64.
- Junk, W. J. & Nunes da Cunha, C. 2005. Pantanal: A large South American Wetland at a Crossroads. *Ecological Engineering* 24: 391-401.
- Junk, W. J., Cunha, C.N., Wantzen, K.M., Petermann, P., Strüssmann, C., Marques, M.I. & Adis, J. 2006. Biodiversity and its conservation in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *Aquatic Sciences* 68: 278-309.

Junk, W.J., Nunes da Cunha, C., Da Silva, C.J., Wantzen, K.M. 2011. The Pantanal: A large South American wetland and its position in limnological theory. In: Junk, W.J, Da Silva, C.J., Nunes da Cunha, C., Wantzen, K.M. (Eds.), The Pantanal: ecology, biodiversity and sustainable management of a large neotropical seasonal wetland. Pensoft Publishers, Sofia, BG. pp. 23-44.

Leite, P.T. 2012. Dendroecologia de *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook. F. ex S. Moore e *Tabebuia heptaphylla* (Vell.) Toledo (Bignoniaceae) no Pantanal do Mato Grosso, Brasil. (Dissertação, Mestrado em Ecologia e Conservação da Biodiversidade). Universidade Federal de Mato Grosso, 58p.

Mariaux, A. 1967. Les cernes dan le bois tropicaux, nature et periodicité. Bois et forets des tropiques. 113:3-14.

Mattos, P. P. 1999. Identificação de Anéis Anuais de Crescimento e Estimativa de Idade e Incremento Anual em Diâmetro em Espécies Nativas do Pantanal da Nhecolândia, MS. (Tese de Doutorado). Universidade Federal do Paraná, 116 p.

Mattos, P. P.; Seitz, R. A.; Salis, S. M. 2004. Potencial Dendroecológico de *Tabebuia heptaphylla* (Vell.) Toledo. Bol. Pesqu. Fl. 48: 93-103.

Mattos, P. P.; Teixeira, L. L.; Seitz, R. A.; Salis, S. M.; Botosso, P. C. 2003. Anatomia de Madeiras do Pantanal Mato-Grossense (Características microscópicas). Colombo: Embrapa Florestas; Corumbá: Embrapa Pantanal, 182p.

Oliveira-Filho, A.T., 1992. Floodplain “murundus” of Central Brazil: evidence for the termite-origin hypothesis. Journal of Tropical Ecology 8, 1-19.

Parolin, P., Wittmann, F., 2010. Struggle in the flood: tree responses to flooding stress in four tropical floodplain systems. AoB Plants 2010, 1-19.

Ponce, V.M., Cunha, C.N., 1993. Vegetated earthmounds in tropical savannas of central Brazil: a synthesis. With special reference to the Pantanal do Mato Grosso. Journal of Biogeography 20, 219-225.

- Schöngart, J., Piedade, M. T. F., Ludwigshausen, S., Horna, V., & Worbes, M. 2002. Phenology and stem-growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forests, *J. Trop. Ecol.*, 18: 581-597.
- Schöngart, J., Junk, W. J., Piedade, M. T. F., Ayres, J. M., Huttermann, A., & Worbes, M. 2004. Teleconnection between Tree Growth in the Amazonian Floodplains and the El Niño-Southern Oscillation Effect, *Glob. Change Biol.*, 10: 683–692.
- Schöngart, J., Piedade, M. T. F., Wittmann, F., Junk, W. J., & Worbes, M. 2005. Wood growth patterns of *Macaranga acaciifolium* (Benth.) Benth. (Fabaceae), in: Amazonian black-water and white-water floodplain forests. *Oecologia*, 145: 454-461.
- Schöngart, J., Wittmann, F., Worbes, M., Piedade, M. T. F., Krambeck, H.-J., & Junk, W. J. 2007. Management criteria for *Ficus insipida* Willd. (Moraceae) in Amazonian white-water floodplain forests defined by tree-ring analysis. *Ann. For. Sci.*, 64: 657-664.
- Schöngart, J. 2008. Growth-Oriented Logging (GOL): a new concept towards sustainable forest management in Central Amazonian várzea floodplains. *Forest Ecol. Manag.*, 256: 46–58.
- Schöngart, J., Arieira, J. Felfili Fortes, C., Cezarine de Arruda, E. & Nunes da Cunha, C. 2011. Age-related and stand-wise estimates of carbon stocks and sequestration in the aboveground coarse wood biomass of wetland forests in the northern Pantanal, Brazil. *Biogeosciences*, 8: 3407-3421.
- Silva, J.S.V., Abdon, M.M., 1998., Delimitação do Pantanal brasileiro e suas sub-regiões. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 33, 1703-1711.
- Soares, J. J., Oliveira, A. K. M., 2009. O Paratodal do Pantanal de Miranda, Corumbá - MS, Brasil. *Revista Árvore* 33, 339-347.
- Soriano, B.M.A., 1997. Caracterização Climática de Corumbá, MS. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. *Boletim de Pesquisa* v.11, Corumbá.
- Soares, A.F., Silva, J.S.V., Ferrari, D.L., 2006. Solo da Paisagem do Pantanal Brasileiro, Adequação para o Atual Sistema de Classificação. In: Silva, J.S.V., Abdon, M.M. (Eds.), *Anais do I Simpósio de Geotecnologias no Pantanal*. Campo Grande, MS, Brasil. pp. 275-284.

- Torti, S.D., Coley, P.D., Kursar, T.A., 2001. Causes and consequences of monodominant in tropical lowland forests. *The American Naturalist* 57,141-153.
- Vetter, R.E. & P.C. Botosso. 1989. Remarks on age and growth rate determination of Amazonian trees. *IAWA Bull. n.s.* 10: 133–145.
- Worbes, M. 1985. Structural and other adaptations to long-term flooding by trees in Central Amazonia. *Amazoniana*. 9:459-484.
- Worbes, M. 1988. Variety in structure of annual growth zones in *Tabebuia barbata* (E. Mey.) Sandw., Bignoniaceae, a tropical tree species from Central Amazonian forests. *Dendrochronologia* 16: 71-89.
- Worbes M., 1989. Growth rings, increment and age of trees in inundation forests, savannas and a mountain forest in the Neotropics. *IAWA Bull.* 10: 109–122.
- Worbes, M. & Junk, W. J. 1989. Dating tropical trees by means of  $^{14}\text{C}$  from bomb tests. *Ecology* 70(2): 503-507.
- Worbes, M. 1990. Dendrochronological studies on tropical trees. *Plant Res. Develop.* 32: 86-98.
- Worbes, M. 1992. Occurrence of seasonal climate and tree rings research in the tropics. *Lundqua Report.* 34: 338-342.
- Worbes, M. 1995. How to Measure Growth Dynamics in Tropical Trees – A review. *IAWA Journal* 16(4) 337-351.
- Worbes M., 1999. Annual growth rings, rainfall-dependent growth and long-term growth patterns of tropical trees from the Caparo Forest Reserve in Venezuela. *J. Ecol.* 87: 391–403.
- Worbes, M. 2002. One Hundred Years of Tree-Rings Research in the Tropics – A Brief History and an outlook to Future Challenges. *Dendrochronologia* 20(1-2): 217-231.
- Worbes M.; Staschel, R. Roloff, A. & Junk, W. M. 2003. Tree rings analysis reveals age structure, dynamics and wood production of a natural forest stand in Cameroon. *Forest Ecology and Management* 173: 105-123.

Zuidema, P.A., Brienens, R.J.W. & Schöngart, J. 2012. Tropical forest warming: looking backwards for more insights. *Trends in Ecology and Evolution*, 27(4): 193-194.

## **CAPÍTULO 4. Atividade alelopática de *Byrsonima cydoniifolia* A. Juss. (Malpighiaceae)**

### **4.1. Introdução**

A família Malpighiaceae compreende ervas, árvores, arbustos ou lianas, possui distribuição tropical e subtropical, incluindo cerca de 70 gêneros e 1200 espécies. No Brasil ocorrem 38 gêneros e aproximadamente 300 espécies. Nas formações naturais de Cerrado brasileiro são comuns espécies arbustivas do gênero *Byrsonima*, conhecidas como 'murici', entre estas encontramos *B. cydoniifolia* A. Juss. (Souza & Lorenzi 2005). Além do Cerrado, esta espécie também pode apresentar distribuição natural no Pantanal brasileiro, Amazônia e Bolívia (Pott & Pott 1994).

O Pantanal é uma das maiores áreas úmidas do mundo, situada na América do Sul, com uma planície de inundação com mais de 140.000 km<sup>2</sup> (Ab'Sáber 1988; Brasil 1982), localizado principalmente na região centro-oeste do Brasil (Junk *et al.* 2011). *Byrsonima cydoniifolia*, um arbusto de até 5 m de altura, conhecido como 'canjiqueira', ocorre cobrindo extensas áreas sazonalmente inundáveis no Pantanal, constituindo um tipo de formação monodominante conhecida regionalmente por 'canjiqueiral' que corresponde a 1,2% da vegetação total do Pantanal (Silva *et al.* 2000; Pott *et al.* 2011).

Nos trópicos, apesar da monodominância e a baixa diversidade estarem frequentemente associadas às condições do ambiente sazonalmente inundável (Campbell 1986; Hart, 1990), a interação química entre as plantas, conhecida como alelopatia (Rice 1974), também pode levar à dominância de determinadas espécies, atuando como um mecanismo de inibição que envolve uma complexa cadeia de comunicação química entre as espécies vegetais (Periotto *et al.* 2004), onde os compostos químicos relacionados a este mecanismo são denominados aleloquímicos, tais como fenóis, terpenos, alcalóides, entre outros (Demmuner *et al.* 2005).

Os aleloquímicos produzidos pelas plantas podem ser liberados no ambiente através da lixiviação foliar, exsudação radicular, decomposição dos resíduos ou volatilização. A liberação de aleloquímicos pode variar dependendo do hábito e habitat da planta (Inderjit & Callaway 2003). Neste sentido, a alelopatia pode atuar como um fator importante na formação de comunidades vegetais, no processo sucessional e dominância de determinadas espécies (Chou 1999), ao limitar o recrutamento de plântulas através da inibição da germinação e retardamento do crescimento radicular (Nilsen *et al.* 1999).

A investigação sobre a ocorrência de compostos alelopáticos em *B. cydoniifolia* é uma forma de avaliar a existência de alguma correlação entre esta suposta atividade alelopática e o comportamento da espécie como monodominante. *Byrsonima cydoniifolia* é considerada invasora de pastagens nativas e é uma das principais espécies controladas desde décadas passadas no Pantanal (Pott *et al.* 2011). Estudos acerca da dominância de determinadas espécies que possivelmente utilizam a alelopatia neste processo são complexos e nem sempre encontram evidências claras de que a atividade alelopática pode influenciar a capacidade de dominância das mesmas (Nascimento 1994; Grant *et al.* 2003; Marimon 2005; Eppard *et al.* 2005).

Em espécies do gênero *Byrsonima* a forte presença de flavonóides e terpenos sugere que elas podem apresentar atividade alelopática, pois compostos fenólicos e terpenóides são exemplos de substâncias que geralmente exibem este tipo de atividade (Falkenberg *et al.* 2007). De maneira geral, estes compostos também podem apresentar atividade anti-inflamatória, anti-hiperlipidêmica e antitumoral (Guilhon-Simplicio & Pereira 2011).

Apesar de *B. cydoniifolia* ser capaz de dominar extensas áreas de pastagens nativas no Pantanal brasileiro, tornando-se um problema para os pecuaristas da região, estudos quanto à presença de compostos com efeitos alelopáticos nesta espécie são inexistentes. Na tentativa de identificar alguma relação entre a possível atividade alelopática da espécie com sua capacidade de dominância, o objetivo deste estudo foi verificar a ocorrência de efeitos alelopáticos de *B.*

*ciidonyfolia* sobre a germinação e crescimento em uma espécie teste padrão (*Lactuca sativa* L.) e determinar quais tipos de compostos podem estar envolvidos neste processo.

## **4.2. Material e Métodos**

### ***4.2.1 Área de estudo e material vegetal***

As coletas foram conduzidas no Pantanal do Miranda, município de Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brasil (19°35'44,1S, 57°03'24,1W). Nesta região, a inundação podem durar até 2 meses e ocorre após o pico das chuvas (Hamilton *et al.* 1996). A inundação é sucedida por um período de seca de no mínimo três meses. No Pantanal, o clima é sazonal do tipo Aw de Köppen, com inverno seco e verão chuvoso (Soriano 1997).

Folhas verdes e cascas de *B. cydoniifolia* foram coletadas no período de seca (30/10/2009) e cheia (11/03/2010), em um 'canjiqueiral' na região do Pantanal do Miranda. Uma exsicata da espécie foi incorporada ao acervo do Herbário CGMS da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (CGMS 35415). Também foram coletadas, as folhas em decomposição de *B. cydoniifolia* (chamado aqui de folhiço) e o solo (0-5cm de profundidade) durante o período de seca.

### ***4.2.2 Procedimento de extração***

As folhas verdes, a casca e o folhiço foram desidratados em estufa por 24 horas a 50°C e depois homogeneizados, cada qual em moinho de facas. O solo foi tamizado (mesh 23) e seco à temperatura ambiente por 48 horas. Para obtenção do extrato hexânico bruto foi realizada uma extração convencional pelo sistema de Soxhlet (Luque de Castro & Priego-Capote 2010) durante seis horas, em que foram utilizados 300mL de hexano e um cartucho de papel filtro contendo 50g do material homogeneizado. Para obtenção do extrato etanólico bruto foram utilizados 50g do material homogeneizado com 300mL de álcool etílico 90% (15mL de água destilada+258mL de álcool etílico 95%) em banho de ultra-som por 15 minutos e em seguida realizada a filtração a

vácuo. Este processo foi repetido duas vezes para cada material. Os extratos foram concentrados em rotaevaporador.

### **4.2.3 Bioensaios**

Os extratos de *B. cydoniifolia* foram testados sobre a germinação de sementes e o crescimento de plântulas de *Lactuca sativa* cv. Grand Rapids (Asteraceae). Esta espécie é utilizada como padrão em bioensaios devido a sua sensibilidade frente aos aleloquímicos (Ervin & Wetzel 2003). Sementes comerciais apresentam a vantagem de serem geneticamente mais homogêneas e apresentarem uniformidade na germinação (Macías *et al.* 2000).

Nos bioensaios de germinação, foram utilizadas placas de Petri (9 cm diâmetro), previamente autoclavadas, contendo papel filtro. Os extratos hexânicos foram dissolvidos em clorofórmio para obtenção das frações hexânicas (FH) e os extratos etanólicos dissolvidos em álcool etílico 95% para obtenção das frações etanólicas (FE). Foram aplicados, nas placas de Petri, 2mL das soluções testes nas concentrações de 5 mg/mL e 2,5 mg/mL. As placas foram colocadas na capela de exaustão até a completa evaporação do solvente. Em seguida, foram colocadas 50 sementes de *L. sativa* em cada placa e aplicados 4 mL de solução tampão MES (ácido 2-morfolinoetanosulfônico) a 10 mM, pH 6,0. As placas foram vedadas com parafilme para prevenir a perda de água. Para cada tratamento foram instaladas quatro repetições. As placas de Petri foram levadas a uma câmara de germinação (BOD), sob as condições de 25°C e fotoperíodo de 12h (Brasil 2009). Como controle positivo foi utilizada a solução tampão de MES e como controle negativo, os solventes utilizados na dissolução dos extratos. A contagem das sementes germinadas foi realizada a cada 12h, durante sete dias. Sementes com 2 mm de protusão radicular foram consideradas germinadas. A porcentagem de germinação (G) foi calculada segundo metodologia descrita por Labouriau & Valadares (1976) e o índice de velocidade de germinação, (IVG) de acordo com Maguire (1962).

Para os experimentos de crescimento, primeiramente as sementes foram pré-germinadas em caixas gerbox contendo papel filtro umedecido com 5,0 mL da solução tampão e vedadas com parafilme. Após a germinação (três dias), foram selecionadas 100 plântulas normais (quatro repetições de 25), para cada tratamento e transferidas para as placas de Petri contendo as soluções tratamento. Foi utilizado procedimento similar aos bioensaios de germinação. Quatro dias após a transferência para as placas de Petri, todas as plântulas foram submetidas às medições de comprimento da raiz primária e do hipocótilo, utilizando paquímetro digital.

Foram realizados bioensaios de germinação e crescimento com os extratos hexânicos e etanólicos das folhas verdes (coletadas na seca e na cheia), cascas (seca e cheia) e folhiço (seca) de *B. cydoniifolia*. O solo foi extraído apenas com etanol para obtenção do extratos etanólico, pois não obtivemos extrato hexânico suficiente para realizar todos os ensaios.

#### **4.2.4 Cromatografia Gasosa – Espectrometria de Massas (CG-SM)**

Foi realizado um *Clean-up* utilizando uma extração de fase sólida (Cartucho Sepack) com os extratos hexânicos da folha verde e da casca de *B. cydoniifolia* obtidos nos períodos de cheia e seca. As amostras dos extratos foram solubilizadas em diclorometano, em uma quantidade mínima necessária e o Sepack (extração em fase sólida) foi acondicionado com hexano. Em seguida, uma pequena quantidade de sílica foi adicionada ao extrato dissolvido em diclorometano e posteriormente seco, até a formação de um pó. Esse pó foi adicionado ao cartucho, que foi eluído com 10 mL de hexano (remoção das substâncias de natureza graxa). Posteriormente, foram acrescentados 2 mL de acetato de etila, para que houvesse a remoção dos compostos de interesse, os quais foram armazenados em um frasco previamente pesado, levados à capela de exaustão e, após a evaporação total do acetato, foram pesados para obter o rendimento do experimento.

As análises foram realizadas em um Cromatógrafo Gasoso acoplado a Espectrômetro de massas (QP-2010 Shimadzu), utilizando uma coluna capilar de sílica fundida DB-5-MS (30 m x

0.25 mm x 0.25  $\mu\text{m}$ ). As condições de análise foram: gás hélio como carreador com fluxo de 1 mL/min; temperatura do injetor 250°C; temperatura da interfade 290°C e temperatura da fonte de Ionização 250°C. A temperatura da coluna foi programada de 180°C (isoterma por 5min), com aumento de 30°C/min até atingir 290°C (isoterma por 30min). O modo de ionização utilizado foi Ionização por Elétron com energia de 70 eV.

A identificação dos compostos foi feita por análise e comparação dos espectros de massas com base nos dados da biblioteca Wiley<sup>7</sup> e Nist<sup>08</sup>. Os triterpenos e esteróides foram identificados através da comparação das Retenções Relativas (RR) das amostras com as Retenções Relativas (RR) dos padrões de triterpenos, usando 5alfa-Colestane como padrão de referência, sob as mesmas condições de análise.

#### **4.2.5 Bioautografia**

O teste de bioautografia foi realizado somente com os extratos hexânicos e etanólicos das folhas verdes e casca do período de cheia, onde foram utilizadas duas placas cromatográficas (TLC (thin layer chromatography - cromatografia de camada delgada) para cada parte da planta analisada. As placas foram eluídas em metanol: ácido fórmico: clorofórmio (4.5:0.5:25.5) para os extratos etanólicos e acetato de etila:clorofórmio (1.5:28.5) para os extratos hexânicos. De cada extrato, 15 mg foram aplicados na base da placa, distribuídos uniformemente.

Para a observação dos compostos, a placa contendo os extratos hexânicos foi revelada com vanilina/ácido sulfúrico e a placa com os extratos etanólicos foi revelada com difenilboriloxietilamina/polietilenoglicol. A segunda placa foi observada sob luz UV. Baseado na informação obtida através da observação UV e nos valores de  $R_f$  da primeira placa, seis pontos de interesse foram observados para os extratos etanólicos da folha e casca e sete para os hexânicos da folha e casca. As placas foram inseridas nas caixas gerbox. Em seguida, foram adicionadas 10 sementes de *L. sativa* em cada ponto de interesse das placas, incluindo os pontos onde havia

somente contato com o solvente e onde não havia contato nenhum. As caixas gerbox foram levadas a uma câmara de germinação (BOD) e permaneceram durante sete dias a uma temperatura de 25°C e 12 horas de fotoperíodo. Após o término, as plântulas foram avaliadas quanto às medidas de raiz primária e hipocótilo.

#### 4.2.6 Análise estatística

Os dados foram submetidos à análise de variância de um fator. Quando os valores não apresentaram normalidade, foi realizado o teste de Kruskal-Wallis (Zar 1996).

### 4.3. Resultados e discussão

#### 4.3.1 Bioensaios - Frações das folhas verdes e cascas

Nos bioensaios de germinação, os extratos hexânico e etanólico das folhas e da casca de *B. cydoniifolia* obtidos no período de cheia não afetaram a porcentagem de germinação. Porém, efeitos negativos no índice de velocidade de germinação (IVG) foram detectados para os extrato hexânico e etanólico das folhas verdes e casca de *B. cydoniifolia* (Tabela 1).

**Tabela 1.** Porcentagem de germinação (G) e índice de velocidade de germinação (IVG) de *Lactuca sativa* submetidos a diferentes concentrações (2,5 mg/mL e 5 mg/mL) da fração hexânica (FH) e fração etanólica (FE) das folhas verdes e cascas de *Byrsonima cydoniifolia* obtidos no período de cheia e seca na área de estudo do Pantanal do Miranda, Corumbá, MS. Médias seguidas de mesma letra em cada coluna não diferem da média do controle tampão ( $p > 0,05$ ). Cl: Clorofórmio, AE: Álcool etílico 95%.

	G (%)			IVG		
	Fração	Período		Fração	Período	
		Cheia	Seca		Cheia	Seca
Controle	Tampão	86,5 ± 3,4 a	84 ± 5,4 a	Tampão	25,8 ± 1,3 a	28,9 ± 0,9 a
	Cl	83,5 ± 4,43 a	85 ± 2,58 a	Cl	21,7 ± 0,98 b	27,3 ± 2,21 a
	AE	81 ± 3,46 a	88,5 ± 4,43 a	AE	19,3 ± 0,89 b	28 ± 1,7 a

Folhas Verdes	FH. 2,5	76,5 ± 15,1 a	86,5 ± 6,8 a	FH. 2,5	17,9 ± 3,5 b	25,3 ± 1,6 b
	FH. 5	78 ± 6,7 a	84,5 ± 5 a	FH. 5	16,7 ± 2 b	24 ± 1,9 b
	FE 2,5	87 ± 2,6 a	82 ± 20,1 a	FE 2,5	21,7 ± 1,9 b	25,1 ± 5 a
	FE 5	77 ± 7 a	88 ± 4,9 a	FE 5	18,7 ± 2,4 b	26,6 ± 2,2 a
Casca	FH. 2,5	89,5 ± 4,1 a	87 ± 5,03 a	FH. 2,5	22,2 ± 1,6 b	26,1 ± 1,1 b
	FH. 5	86 ± 4,9 a	88 ± 7,4 a	FH. 5	20,5 ± 2 b	25,2 ± 2,3 b
	FE 2,5	86,5 ± 9,3 a	88 ± 6,3 a	FE 2,5	21,4 ± 1,8 b	28,9 ± 1,9 a
	FE 5	80 ± 9,9 a	93,5 ± 4,4 a	FE 5	19,5 ± 3,6 b	29,6 ± 2,2 a

As análises dos extratos do período de cheia sobre o crescimento das plântulas de *L. sativa* indicaram que todos os tratamentos com a FE da folha verde e casca reduziram ( $p < 0,001$ ) o comprimento da raiz primária (Tabela 2). Foi possível observar que as FH (2,5 mg/mL e 5 mg/mL) da casca estimularam o crescimento da raiz primária, entretanto, os valores não foram significativos. Quanto à avaliação do hipocótilo, as FH da folha verde (2,5 mg/mL e 5 mg/mL) e casca (2,5 mg/mL) reduziram significativamente ( $p < 0,001$ ) seu tamanho. Da mesma maneira, as FE da folha verde (2,5 mg/mL e 5 mg/mL) e casca (5 mg/mL) também reduziram o tamanho do hipocótilo ( $p < 0,001$ ). A FE da casca (2,5 mg/mL) estimulou o crescimento do hipocótilo das plântulas de *L. sativa* ( $p < 0,001$ ) em relação ao controle tampão (Tabela 2).

**Tabela 2.** Comprimento da raiz primária e hipocótilo de *Lactuca sativa* submetidos a diferentes concentrações (2,5 mg/mL e 5 mg/mL) da fração hexânica (FH) e fração etanólica (FE) das folhas verdes e cascas de *Byrsonima cydoniifolia* obtidos no período de cheia e seca na área de estudo do Pantanal do Miranda, Corumbá, MS. Médias seguidas de mesma letra em cada coluna não diferem da média do controle tampão ( $p > 0,05$ ). Cl: Clorofórmio, AE: Álcool etílico 95%.

	Fração	Raiz primária (mm)		Fração	Hipocótilo (mm)	
		Cheia	Seca		Cheia	Seca
Controle	Tampão	29,28 ± 11,65 a	32,35 ± 14,16 a	Tampão	15,91 ± 4,52 a	16,35 ± 4,78 a
	Cl	29,87 ± 13,07 a	28,82 ± 11,67 a	Cl	15,11 ± 3,68 a	14,87 ± 4,41 a
	AE	31,22 ± 12,36 a	29,62 ± 14,07 a	AE	12,22 ± 3,49 b	16,94 ± 5,71 a
Folhas Verdes	FH. 2,5	28,79 ± 13,91 a	27,36 ± 15,76 a	FH. 2,5	11,33 ± 4,40 b	15,46 ± 5,93 a
	FH. 5	29,69 ± 13,81 a	30,05 ± 13,55 a	FH. 5	11,88 ± 4,23 b	17,04 ± 3,92 a
	FE 2,5	17,50 ± 6,95 b	17,45 ± 8,30 b	FE 2,5	10,99 ± 3,56 b	16,58 ± 4,57 a
	FE 5	15,48 ± 5,56 b	14,87 ± 7,27 b	FE 5	11,17 ± 3,53 b	15,11 ± 5,40 a
Casca	FH. 2,5	33,23 ± 14,95 a	26,82 ± 10,43 b	FH. 2,5	10,02 ± 3,32 b	16,76 ± 3,89 a
	FH. 5	31,79 ± 11,01 a	27,59 ± 11,17 a	FH. 5	14,45 ± 5,39 a	17,03 ± 4,46 a

FE 2,5	23,56 ± 9,12 b	16,81 ± 6,59 b	FE 2,5	20,17 ± 4,89 b	17,63 ± 4,89 a
FE 5	16,95 ± 8,17 b	10,08 ± 4,65 b	FE 5	11,75 ± 3,84 b	16,07 ± 4,38 a

Nos bioensaios de germinação com os extratos obtidos de *B. cydoniifolia* no período de seca, não houve diferença significativa ( $p>0,05$ ) entre a porcentagem de germinação obtida em substrato com a solução tampão e as porcentagens obtidas com as demais soluções (extratos). Quanto à velocidade de germinação, apenas as FH (2,5 mg/mL e 5 mg/mL) da folha verde e casca reduziram os valores e diferiram significativamente ( $p<0,05$ ) do controle tampão (Tabela 1).

Foi possível observar que independentemente do período de coleta das folhas verdes e cascas, a porcentagem de germinação das sementes de *L. sativa* não foi afetada pelos extratos. A baixa efetividade dos tratamentos sobre a porcentagem de germinação de sementes de *L. sativa* é comumente relatada em estudos envolvendo extratos de outras espécies (Peres *et al.* 2004; Cândido *et al.* 2010; Maraschin-Silva & Áquila 2006a, b). Como a emergência da raiz primária é feita à custa das reservas contidas na semente, é possível que a semente seja menos sensível à presença de aleloquímicos (Peres *et al.* 2004). Para verificar efeitos alelopáticos, os testes de germinação, em geral, são menos sensíveis do que aqueles que avaliam o crescimento (Inderjit & Dakshin 1995; Ferreira & Áquila 2000).

O índice de velocidade de germinação foi reduzido principalmente pelas FH (2,5 mg/mL e 5 mg/mL) da folha verde e casca dos períodos de cheia e seca. Bioensaios com frações hexânicas de *Hydrocotyle bonariensis* (Silva *et al.* 2010) e *Senna occidentallis* (Cândido *et al.* 2010) também apresentaram atraso na germinação. O atraso no processo de germinação pode resultar em plantas mais suscetíveis, com menores chances de competição (Jefferson & Pennachio 2005).

O comprimento da raiz primária das plântulas foi afetado negativamente principalmente pela FE (2,5 mg/mL e 5mg/mL) da folha verde e casca, obtidos nos dois períodos, apresentando elevada diferença em relação ao controle ( $p<0,001$ ). Resultado semelhante foi observado por Peres *et al.* (2004) ao utilizarem extratos etanólicos de quatro espécies de Pteridaceae em bioensaios de crescimento de *L. sativa*.

O tamanho do hipocótilo foi reduzido apenas com extratos obtidos do período de cheia, quando todas as FH e FE da folha verde afetaram negativamente esta estrutura. Frações hexânicas e etanólicas de *Erythrina velutina* também demonstraram reduzir o tamanho do hipocótilo de plântulas de *L. sativa* (Centenaro *et al.* 2009). A FE da casca apresentou efeito contrastante, pois na concentração de 5 mg/mL, causou inibição do crescimento do hipocótilo, enquanto na concentração 2,5 mg/mL levou a um estímulo do crescimento. Efeitos inibitórios e estimulatórios em conjunto podem ser o resultado de alterações moleculares ou uma reorientação do crescimento na tentativa de evitar o estresse causado pelo aleloquímico (Fernandez *et al.* 2006). Entretanto, já foi observado que um extrato pode estimular o crescimento em baixa concentração e atuar como inibidor em alta concentração (An *et al.* 1993). Em bioensaios com *Erythroxylum argentinum*, *Luehea divaricata* e *Myrsine guianensis* houve aumento significativo do tamanho do hipocótilo de *L. sativa* em relação ao controle (Maraschin-Silva & Aquila 2006b). Uma possível explicação para o estímulo ao crescimento de *L. sativa* seria a interação dos aleloquímicos e fitormônios (Aquila *et al.* 1999).

Em uma visão geral, quanto à estrutura das plântulas de *L. sativa*, as raízes foram as estruturas mais inibidas no crescimento perante os extratos de *B. cydoniifolia*. Este padrão de resultado, onde as raízes são mais afetadas também foi observado por Maraschin-Silva & Aquila (2006a, b) ao testarem o potencial alelopático de algumas espécies nativas brasileiras. A inibição do desenvolvimento do sistema radicular é um aspecto ecológico importante, pois a planta afetada reduz sua capacidade competitiva, o que pode favorecer a espécie produtora do aleloquímico, auxiliando no estabelecimento de sua dominância (Peres *et al.* 2004).

Os extratos da folha verde e casca obtidos no período de cheia, exerceram maior influência na velocidade de germinação e no crescimento das plântulas de *L. sativa* em relação aos extratos do período de seca. Isto pode indicar que o estresse causado pela inundação em *B. cydoniifolia* pode promover maior concentração de metabólitos secundários com efeito alelopático, já que a produção de aleloquímicos nas plantas é influenciada pelo estresse, sendo reflexo da dinâmica dos fatores bióticos e abióticos daquele habitat (An *et al.* 2003). A concentração de aleloquímicos na planta

pode ser influenciada por várias condições ambientais, como temperatura, luz, estrutura do solo e disponibilidade de nutrientes (Chaves & Escudero 1999).

#### **4.3.2 Bioensaios - Frações do folhicho e solo**

A porcentagem de germinação final não foi afetada pelas frações do folhicho e solo, semelhante ao que foi observado com as folhas verdes e cascas de *B. cydoniifolia*. Entretanto o índice de velocidade de germinação foi reduzido ( $p < 0,05$ ) com os tratamentos da FH e FE do folhicho e FE do solo (Tabela 3). O comprimento da raiz primária e do hipocótilo das plântulas de *L. sativa* também foi significativamente reduzido ( $p < 0,05$ ) pelas FH e FE do folhicho (Tabela 3).

Estes resultados podem indicar que a presença das folhas de *B. cydoniifolia* em decomposição próximas aos seus indivíduos podem liberar aleloquímicos ou seus derivados no ambiente e possivelmente interferir no desenvolvimento de outras espécies, favorecendo desta maneira a dominância de *B. cydoniifolia*. Inderjit & Duke (2003) destacam a vantagem de plantas capazes de liberar aleloquímicos a partir de tecidos mortos, assim como a incorporação destes no solo através da lixiviação, facilitando seus efeitos no ambiente. A decomposição de resíduos vegetais destaca-se como a fonte mais importante de aleloquímicos, porém, esse processo de liberação não é uniforme, variando conforme as características do ecossistema (Reigosa *et al.* 1999). Todavia, a concentração de metabólitos secundários pode diferir de acordo com o estágio de degradação de partes da planta, em que materiais frescos podem conter mais substâncias alelopáticas do que partes em decomposição (Ruprecht *et al.* 2010).

Neste caso, o folhicho, composto pelas folhas em decomposição de *B. cydoniifolia*, apresentou atividade inibitória na velocidade de germinação e crescimento de *L. sativa*, assim como as folhas verdes. Em um estudo conduzido no oeste da Índia, Das *et al.* (2012), verificaram que extratos aquosos provenientes do folhicho de sete espécies arbóreas afetaram significativamente a germinação e crescimento de *Cicer arietinum*. Entretanto, estas relações são muito específicas, variando de acordo com o ambiente e espécie analisada. Ao testarem os efeitos alelopáticos de

*Pteridium aquilinum*, Wang *et al.* (2011) encontraram que os extratos aquosos da parte aérea e raiz foram mais efetivos na inibição da germinação e crescimento de algumas espécies vegetais do que os extratos do folhíço e solo coletados nas redondezas da planta.

**Tabela 3.** Porcentagem de germinação (G) e índice de velocidade de germinação (IVG) de *Lactuca sativa* submetidos a diferentes concentrações (2,5 mg/mL e 5 mg/mL) da fração hexânica (FH) e fração etanólica (FE) do folhíço e solo. Comprimento da raiz primária e hipocótilo submetidos a diferentes concentrações (2,5 mg/mL e 5 mg/mL) da fração hexânica (FH) e fração etanólica (FE) do folhíço de *Byrsonima cydoniifolia* obtidos na área de estudo do Pantanal do Miranda, Corumbá, MS. Médias seguidas de mesma letra na vertical, não diferem da média do controle tampão ( $p > 0,05$ ). Cl: Clorofórmio, AE: Álcool etílico 95%.

	Fração	G (%)	IVG	Fração	Raiz primária (mm)	Hipocótilo (mm)
Controle	Tampão	96 ± 4,3 a	42 ± 0,3 a	Tampão	35,8 ± 7,8 a	20,4 ± 4,5 a
	Cl.	94 ± 2,8 a	37,1 ± 3,8 b	Cl	31,7 ± 9,8 b	18,8 ± 5,7 b
	AE	92 ± 1,6 a	33,3 ± 2,4 b	AE	30 ± 8,2 b	18,5 ± 6,1 b
Folhíço	FH. 2,5	92 ± 3,4 a	34,8 ± 3,5 b	FH. 2,5	30,6 ± 6,9 b	18,9 ± 5,4 b
	FH. 5	94 ± 5,1 a	29,5 ± 2,2 b	FH. 5	32,2 ± 8,5 b	15,4 ± 4,6 b
	FE 2,5	95 ± 4,1 a	37,7 ± 0,6 b	FE 2,5	28,7 ± 7,2 b	17,6 ± 5,6 b
	FE 5	91 ± 1,1 a	34,1 ± 1,2 b	FE 5	31,7 ± 8,8 b	18,8 ± 5,8 b
Solo	FE 2,5	94 ± 4,3 a	36,9 ± 2,2 b	-	-	-
	FE 5	95 ± 3,8 a	33,1 ± 1,3 b	-	-	-

#### 4.3.3 Cromatografia Gasosa – Espectrometria de Massas

As análises dos extratos hexânicos de *B. cydoniifolia* possibilitaram a identificação de sete triterpenos,  $\alpha$ -amirina,  $\beta$ -amirina,  $\beta$ -amirona, betulina, friedelina, lupeol e lupenona, e três compostos esteróides,  $\beta$ -sitosterol, campesterol e estigmasterol.

Nas folhas verdes coletadas no período de cheia foram identificados  $\beta$ -amirona,  $\beta$ -amirina, lupenona, lupeol, betulina,  $\beta$ -sitosterol e estigmasterol (Tabela 4). Nas folhas verdes do período de seca ocorreram  $\beta$ -amirona,  $\beta$ -amirina, lupenona, lupeol, estigmasterol e  $\beta$ -sitosterol. Nas cascas coletadas nos dois períodos foram identificados  $\alpha$ -amirina e  $\beta$ -amirina. Os compostos identificados

nas folhas e cascas de *B. cydoniifolia* foram semelhantes independentemente do período de obtenção do extrato (Tabela 4).

**Tabela 4.** Retenção relativa (RR), tempo de retenção (TR) e abundância relativa (AR) dos compostos isolados das frações hexânicas das folhas verdes e casca de *Byrsonima cydoniifolia* coletadas nos períodos de cheia e seca na área de estudo do Pantanal do Miranda, Corumbá, MS, Brasil. Padrão interno utilizado para calcular RR: 5- $\alpha$ -colestano. NI: não identificado.

Extrato Período	RR	TR (min)	AR (%)	Composto
Folha verde Cheia	0,001	7,556	25,26	NI
	1,365	17,281	21,27	Campesterol
	1,4	17,739	21,91	Estigmasterol
	1,477	18,701	30,9	NI
	1,495	18,927	39,2	$\beta$ -sitosterol
	1,52	19,25	22,08	$\beta$ -amirona
	1,572	19,912	28,53	$\beta$ -amirina
	1,6	20,261	23,11	NI
	1,601	20,276	24,19	Lupenona
	1,656	20,975	40,06	Lupeol
	2,204	27,914	24,2	NI
	2,543	32,2	26,01	Betulin
	Folha verde Seca	1,401	17,741	19,92
1,476		18,694	37,02	NI
1,495		18,928	30,56	$\beta$ -sitosterol
1,519		19,232	20,86	$\beta$ -amirona
1,573		19,91	26,89	$\beta$ -amirina
1,6		20,264	23,54	Lupenona
1,656		20,969	50,04	Lupeol
1,73		21,894	20,94	NI
2,205		27,906	21,97	NI
2,544		32,301	23,41	NI
Casca Cheia	1,573	19,928	83,97	$\beta$ -amirina
	1,659	21,009	49,98	$\alpha$ -amirina
	1,834	23,226	35,85	NI
Casca Seca	1,575	19,994	89,24	$\beta$ -amirina
	1,657	20,986	30,62	$\alpha$ -amirina

No folhíço de *B. cydoniifolia* foram identificados  $\beta$ -amirona,  $\beta$ -amirina, lupenona,  $\alpha$ -amirina e betulina. No solo ocorreram  $\alpha$ -amirina,  $\beta$ -amirina, lupenona e friedelina,  $\beta$ -sitosterol, estigmasterol e campesterol (Tabela 5).

A ocorrência desses triterpenos e esteróides também foi relatada para outras espécies de *Byrsonima*, como foi possível verificar através dos dados de uma revisão sobre os aspectos químicos e farmacológicos de outras 13 espécies do gênero (Guilhon-Simplicio & Pereira 2011), onde foram encontrados  $\beta$ -sitosterol e lupeol nas folhas de *B. crassifolia*, assim como lupeol nas folhas de *B. fagifolia*. Na casca de *B. crassa* foram isoladas  $\beta$ -amirina e friedelina, assim como  $\beta$ -amirina, friedelina e  $\beta$ -sitosterol em *B. verbascifolia*, ainda nesta última espécie foi identificado  $\alpha$ -amirina nas folhas. Na madeira de *B. microphylla* foi encontrado lupenona e  $\beta$ -amirina, esta última substância foi detectada também nas raízes de *B. intermedia*.

**Tabela 5.** Retenção relativa (RR), tempo de retenção (TR) e abundância relativa (AR) dos compostos isolados das frações hexânicas do Folhiço e Solo coletados no período de seca na área de estudo do Pantanal do Miranda, Corumbá, MS, Brasil. Padrão interno utilizado para calcular RR: 5- $\alpha$ -colestano. NI: não identificado.

Extrato	RR	TR (min)	Área (%)	Composto
Folhiço	1,377	17,435	43,39	NI
	1,479	18,736	45,11	NI
	1,496	18,949	45,32	NI
	1,519	19,246	43,54	$\beta$ -amirina
	1,573	19,929	46,78	$\beta$ -amirina
	1,600	20,269	46,57	Lupenona
	1,657	20,989	70,51	$\alpha$ -amirina
	2,099	26,586	43,04	NI
	2,206	27,945	44,15	NI
	2,546	32,25	47,89	Betulina
	Solo	0,548	6,944	20,93
0,60		7,561	25,61	NI
0,670		8,485	16,3	NI
0,755		9,557	18,78	NI
0,810		10,255	19,89	NI
1,364		17,282	16,59	Campesterol
1,386		17,553	25,12	NI
1,402		17,755	17,37	Estigmasterol
1,495		18,935	20,49	$\beta$ -sitosterol
1,573		19,257	18,32	$\beta$ -amirina
1,573		19,929	21,95	$\beta$ -amirina
1,600	20,272	17,34	Lupenona	
1,657	20,989	18,99	$\alpha$ -amirina	
1,731	21,919	17,80	NI	

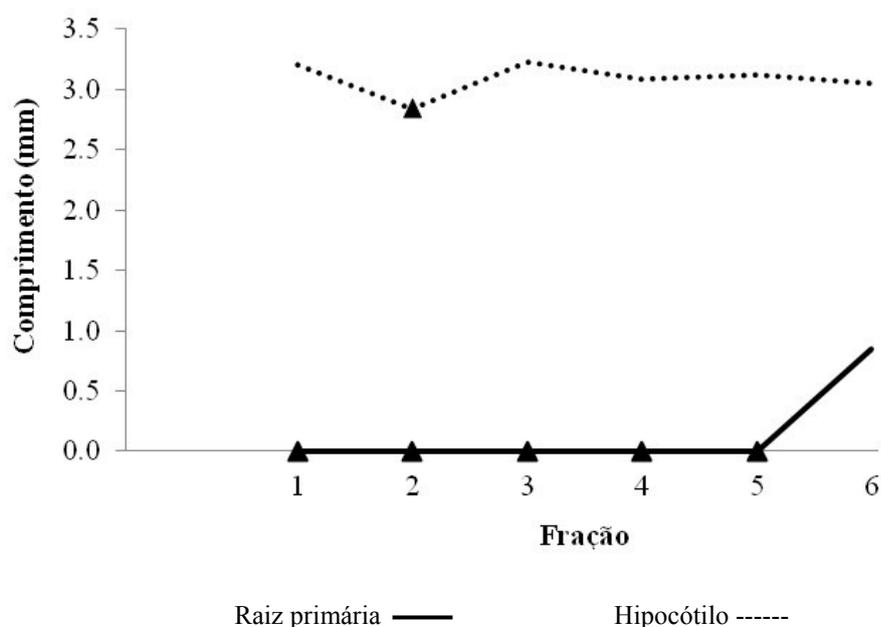
1,754	22,21	17,07	NI
1,896	24,014	19,02	NI
1,937	24,535	28,84	Friedelina
2,128	26,96	18,10	NI
2,279	28,87	18,15	NI
2,329	29,505	16,51	NI
2,517	31,885	16,83	NI

Os terpenóides, além dos alcalóides e compostos fenólicos, são exemplos de compostos que geralmente exibem atividade alelopática (Falkenberg *et al.* 2007). Além disto, metabólitos secundários de origem terpenoídica dominam o número de produtos naturais com atividade antimicrobacteriana (Copp 2003).

As frações hexânicas das folhas, casca e folhíço de *B. cydoniifolia* que apresentaram esteróides e triterpenos em sua composição química, reduziram o índice de velocidade de germinação e também o tamanho das plântulas de *L. sativa*. Apesar de não terem sido realizados experimentos em placas de Petri com as frações hexânicas do solo, foi possível observar que vários compostos identificados nas folhas, cascas e folhíço estavam presentes no solo. A presença de concentrações naturais de compostos químicos fitotóxicos no solo pode fornecer evidências para a liberação e recebimento destes compostos alelopáticos (Staman *et al.* 2001).

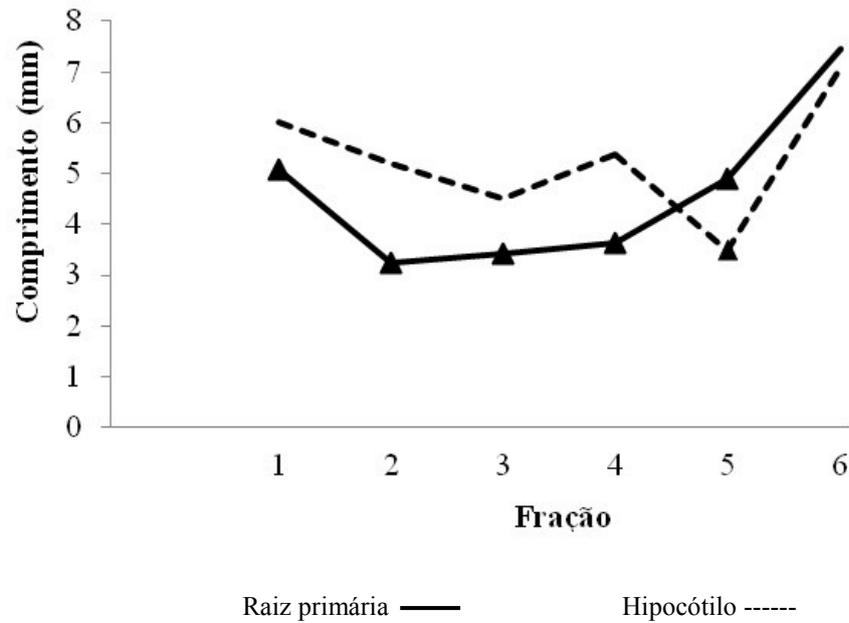
#### 4.3.4 Bioautografia

Os extratos fracionados aplicados em TLC indicaram que apenas as placas com extratos etanólicos da folha verde e casca, que continham seis frações, interferiram no crescimento das plântulas de *L. sativa* ( $p < 0,05$ ). Ocorreu inibição do crescimento da raiz primária com a folha verde nas frações 1 (Rf= 0,22), 2 (Rf= 0,28), 3 (Rf= 0,45), 4 (Rf= 0,56) e 5 (Rf= 0,61) e inibição do hipocótilo na fração 5 (RF= 0,61) (Fig. 1).



**Figura 1.** Média do comprimento da raiz primária (—) e hipocótilo (----) de plântulas formadas em contato com as frações etanólicas das folhas verdes de *Byrsonima cydoniifolia* obtidas do período de cheia na área de estudo no Pantanal do Miranda, Corumbá, MS. ▲ Frações que reduziram o comprimento ( $p < 0,05$ ).

Na TLC com as frações etanólicas da casca, houve inibição da raiz primária em 1 ( $R_f = 0,10$ ), 2 ( $R_f = 0,24$ ), 3 ( $R_f = 0,36$ ), 4 ( $R_f = 0,60$ ) e 5 ( $R_f = 0,69$ ); já o hipocótilo foi reduzido na fração 2 ( $R_f = 0,24$ ) (Fig. 2). Os testes de bioautografia reforçam os resultados dos experimentos em placas de Petri, onde os extratos etanólicos foram mais eficazes que os extratos hexânicos na redução do tamanho da raiz primária das plântulas de *L. sativa*. Além de ter representado bem os resultados obtidos nos testes tradicionais, a bioautografia reduz o custo e o tempo envolvido para realizar um experimento (Meyer *et al.* 2007). A utilização da técnica de bioautografia tem demonstrado ser eficaz para detectar a influência de extratos vegetais no crescimento de uma espécie alvo (Demarque *et al.* 2012), assim como também é um ensaio útil na detecção de atividade fungicida (Mahmoud *et al.* 2011).



**Figura 2.** Média do comprimento da raiz primária e hipocótilo de plântulas formadas em contato com as frações etanólicas das cascas de *Byrsonima cydoniifolia* obtidas do período de cheia na área de estudo no Pantanal do Miranda, Corumbá, MS. ▲ Frações que reduziram o comprimento ( $p < 0,05$ ).

Como em condições naturais existe um grande número de interações com o ambiente físico e com outros organismos que podem aumentar ou restringir o efeito alelopático (Inderjit & Callaway 2003), experimentos em campo devem ser desenvolvidos para testar se a efetividade do potencial alelopático de uma determinada espécie, como *B. cydoniifolia*, se mantém sob condições naturais e como as fases de cheia e seca podem influenciar na produção, concentração e liberação dos compostos produzidos.

#### 4.4 Conclusões

*Byrsonima cydoniifolia* apresenta atividade alelopática sobre a espécie alvo. Apenas a germinação de *L. sativa* não foi afetada pelas frações dos extratos testados. De maneira geral, os extratos obtidos no período de cheia, quando a planta é submetida a um estresse fisiológico, são aqueles que mais afetam negativamente as variáveis medidas, principalmente o índice de velocidade de germinação de *L. sativa*. Entretanto, quanto ao crescimento das plântulas, os testes indicam que independentemente do período de coleta, a raiz primária é mais afetada pelas frações etanólicas dos extratos das folhas verdes e cascas, resultados que foram reforçados pela técnica de bioautografia. O folhíço exerce efeitos inibitório em todos os testes.

Grande parte dos compostos identificados nas folhas verdes, cascas e folhíço, são triterpenos e também estão presentes no solo. Estes resultados indicam que a deposição principalmente de folhas de *B. cydoniifolia* no solo e o processo de decomposição deste material pode liberar compostos que provavelmente são lixiviados e retidos no solo, podendo exercer um papel considerável no processo de alelopatia de *B. cydoniifolia*, promovendo sua dominância.

## Referências

- Ab'Sáber, N.A., 1988, O Pantanal Mato-grossense e a teoria dos refúgios. *Revista Brasileira de Geographrafia* 50: 1-150.
- An, M., Johnson, I.R. & Lovett, J.V. (1993). Mathematical modeling of allelopathy: Biological response to allelochemical and its interpretation. *Journal of Chemical Ecology* 19: 2379-2389.
- An, M., Liu, D.L., Johnson, I.R. & Lovett, J.V. 2003. Mathematical modelling of allelopathy: II. the dynamics of allelochemicals from living plants in the environment. *Ecological Modelling* 161:53–66.
- Aquila, M.E.A.; Ungaretti, J.A.C. & Michelin, A. 1999. Preliminary observation on allelopathic activity in *Achryrocline satureioides* (Lam) DC. *Acta Horticulturae* 502: 383-387.
- BRASIL, 1982. Projeto Radambrasil. Levantamento de Recursos Naturais, vol 27. MME—DNPM, Rio de Janeiro.
- BRASIL. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. Regras para análise de sementes. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. Secretaria de Defesa Agropecuária. Brasília, DF: Mapa/ACS, 2009. 399p.
- Campbell, D.G., Daly, D.C., Prance, G.T., Maciel, U.N., 1986. Quantitative ecological inventory of terra firme and várzea tropical forest on the Rio Xingú, Brazilian Amazon. *Brittonia* 38, 369-393.
- Candido, A.C.S., Schmidt, V., Laura, V.A., Faccenda, O., Hess, S.C., Simionatto, E. & Peres, M.T.L.P. 2010. Potencial alelopático da parte aérea de *Senna occidentalis* (L.) Link (Fabaceae, Caesalpinioideae): bioensaios em laboratório. *Acta Botanica Brasilica* 24(1): 235-242.
- Centenaro, C., Corrêa, L.G.P., Karas, M.J., Virtuoso, S., Dias, J.F.G, Miguel, O.G. & Miguel, M.D. 2009. Contribuição ao estudo alelopático de *Erythrina velutina* Willd., Fabaceae. *Revista Brasileira de Farmacognosia* 19(1B): 304-308.
- Chaves, N. & Escudero, J. C. 1999. Variation of flavonoid synthesis induced by ecological factors. In: *Principles and Practices in Plant Ecology: Phytochemicals Interactions* (eds. Inderjit, K.M.M. Dakshini & C.L. Foy), pp. 267-285. CRC Press, Boca Raton.

- Chou, C.H. 1999. Roles of allelopathy in plant diversity and sustainable agriculture. *Critical Reviews in Plant Sciences* 18: 609-636.
- Copp, B. R. 2003. Antimycobacterial natural products. *Natural Product Reports* 20: 535–557.
- Das, C.R., Mondal, N.K., Aditya, P., Datta, J.K., Banerjee, A. & Das, K. 2012. Allelopathic potentialities of leachates of leaf litter of some selected tree species on gram seeds under laboratory conditions. *Asian Journal of Experimental Biological Sciences* 3(1): 59 - 65
- Demarque, D.P., Sabóia, J.F., Fabri, J.R. & Carollo, C.A. 2012. Allelopathic activity of *Matricaria chamomilla* essential oil by the bioautography test. *Allelopathy Journal* 29 (1): 171-176.
- Demmuner, A.J., Barbosa, L.C.A., Chinelatto JR, L. S., Reis, C. & Silva, A.A. 2005. Sorção e persistência da sorgoleona em um Latossolo Vermelho-Amarelo. *Química Nova* 28(3): 451-455.
- Eppard, H.R., Horton, J.L., Nilsen, E.T., Galusky, P. & Clinton, B.D. 2005. Investigating the Allelopathic Potential of *Kalmia latifolia* L. (Ericaceae). *Southeastern Naturalist* 4 (3): 383-392.
- Ervin, G.N. & Wetzal, R.G. 2003. An ecological perspective of allelochemical interference in land–water interface communities. *Plant and Soil* 256: 13–28.
- Falkenberg, M. B., Santos, R.I. & Simões, C.M.O. 2007. In: *Farmacognosia: da Planta ao Medicamento*, Simões, (Eds., C.M.O., Schenkel, P.E., Gosmann, G., Mello, J.C.P., Auler, A.M.L., Petrovick, P.R.), UFRGS: Porto Alegre, Brazil.
- Fernandez, C., Lelong, B., Vila, B., Mévy, J.P., Robles, C., Greff, S., Dupouyet, S. & Bousquet-Mélou, A. 2006. Potencial allelopathic effect of *Pinus halepensis* in the secondary succession: an experimental approach. *Chemoecology* 16(2): 97-105.
- Ferreira, A. G. & Áquila, M. E. 2000. Alelopatia: uma área emergente da ecofisiologia. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 12:175-204.
- Grant, D.W., Peters, D.P.C., Beck, G.K. & Fraleigh, H.D. 2003. Influence of an exotic species, *Acroptilon repens* (L.) DC. on seedling emergence and growth of native grasses. *Plant Ecology* 166: 157-166.

- Guilhon-Simplicio, F. & Pereira, M.M. 2011. Aspectos químicos e farmacológicos de *Byrsonima* (Malpighiaceae). *Química Nova* 34(6): 1032-1041.
- Hamilton, S.K., Sippel, S.J. & Melack, J.M., 1996. Inundation patterns in the Pantanal wetland of South America determined from passive microwave remote sensing. *Archiv für Hydrobiologie* 137: 1-23.
- Hart, T.B. 1990. Monospecific dominance in tropical rain forests. *Trends in Ecology and Evolution* 5: 6-11.
- Inderjit & Duke, S. O. 2003. Ecophysiological aspects of allelopathy. *Planta* 217: 529-539.
- Inderjit & Callaway, R.M. 2003. Experimental designs for the study of allelopathy. *Plant and Soil* 256: 1-11.
- Inderjit & Dakshini, K.M.M. 1995. On laboratory bioassays in allelopathy. *The Botanical Review* 61:28-44.
- Jefferson, L. & Pennachio, M. 2005. Allelopathic effects of foliage extracts from four Chenopodiaceae species on seed germination. *Journal of Arid Environments* 55: 275-285.
- Junk, W.J., Nunes da Cunha, C., Da Silva, C.J. & Wantzen, K.M. 2011. The Pantanal: A large South American wetland and its position in limnological theory. In: Junk, W.J., Da Silva, C.J., Nunes da Cunha, C., Wantzen, K.M. (Eds.), *The Pantanal: ecology, biodiversity and sustainable management of a large neotropical seasonal wetland*. Pensoft Publishers, Sofia, BG. pp. 23-44.
- Labouriau, L.G. & Valadares, M.E.B. 1962. On the germination of seeds *Calotropis procera* (Ait.) Ait.f. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro v.48, n.2, p.263-284.
- Luque de Castro, M.D. & Priego-Capote, F. 2010. Soxhlet extraction: Past and present panacea. *Journal of Chromatography A* 1217: 2383–2389.
- Macias, F.A., Castellano, D. & Molinillo, J. M.G. 2000. Search for a standart phytotoxic bioassay for allelochemicals. Selection of standard target species. *Journal of Agriculture and Food Chemistry* 48(6): 2512-2521.

- Maguire, J.D. 1962. Speed of germination-aid in selection and evaluation for seedling emergence and vigor. *Crop Science* 2(1): 176-177.
- Mahmoud, T. S., Marques, M. R., Leite, C. B., Antonio, M. M., Mahmoud, A. S., De Souza, A. P., De Lima, D. P. & De Oliveira, J. E. 2011. Biological activity of *Gomphrena elegans* Mart. Var. *Elegans* (Amaranthaceae). *Allelopathy Journal* 28 (2): 201-212.
- Maraschin-Silva, F. & Aqüila, M.E.A. 2006a. Potencial alelopático de espécies nativas na germinação e crescimento inicial de *Lactuca sativa* L. (Asteraceae). *Acta Botanica Brasilica* 20(1): 61-69.
- Maraschin-Silva, F. & Aqüila, M.E.A. 2006b. Contribuição ao estudo do potencial alelopático de espécies nativas. *Árvore* 30(4): 547-555.
- Marimon, B.S. 2005. Dinâmica de uma floresta monodominante de *Brosimum rubescens* TAUB. e comparação com uma floresta mista em Nova Xavantina-MT. Tese de doutorado, Departamento de Ecologia da Universidade de Brasília, Distrito Federal, Brasil.
- Meyer, J.J.M., Van der Kooy, F. & Joubert, A. 2007. Identification of plumbagin epoxide as a germination inhibitory compound through a rapid bioassay on TLC. *South African Journal of Botany* 73(4): 654-656.
- Nascimento, M. T. 1994. A monodominant rain forest on Maracá Island, Roraima, Brazil: Forest Structure and Dynamics. PhD Thesis, Department of Biological and Molecular Sciences, University of Stirling, Scotland, UK.
- Nielsen, E. T., Walker, J. F., Miller, O. K., Semones, S. W., Lei, T. T. & Clinton, B. D. 1999. Inhibition of seedling survival under *Rhododendron maximum* (Ericaceae): could allelopathy be a cause? *American Journal of Botany* 86(11): 1597-1605.
- Peres, M.T.L.P, Silva, L.B., Faccenda, O. & Hess, S.C. 2004. Potencial alelopático de espécies de Pteridaceae (Pteridophyta). *Acta Botanica Brasilica* 18(4): 723-730.

- Periotto, F., Perez, S.C.J.G.A. & Lima, M.I.S. 2004. Efeito alelopático de *Andira humilis* Mart. ex Benth. na germinação e no crescimento de *Lactuca sativa* L. e *Raphanus sativus* L. *Acta Botanica Brasilica* 18(3): 425-430.
- Pott, A. & Pott, V.J. Plantas do Pantanal. Brasília: Embrapa, 1994. 320 pp.
- Pott, A., Oliveira, A.K.M., Damasceno-Junior, G.A. & Silva, J.S.V. 2011. Plant diversity of the Pantanal wetland. *Brazilian Journal of Biology* 71(1): 265-273.
- Reigosa, M.J.; Sánchez-Moreiras, A. & González, L. 1999. Ecophysiological approach in allelopathy. *Critical Reviews in Plant Sciences* 18(5): 577-608.
- Rice, E.L. 1974. Allelopathy. Academic Press, New York
- Ruprecht, E., Józsa, J., Ölvedi, T.B. & Simon, J. 2010. Differential effects of several “litter” types on the germination of dry grassland species. *Journal of Vegetation Science* 21: 1069–1081.
- Silva, M.P., Mauro, R., Mourão, G., Coutinho, M., 2000. Distribuição e quantificação de classes de vegetação do Pantanal através de levantamento aéreo. *Revista Brasileira de Botânica* 23, 143-152.
- Silva, C.B., Cândido, A.C.S., Simionatto, E., Faccenda, O., Scalon, S.P.Q. & Peres, M.T.L.P. 2010. Atividade alelopática, antioxidante e teor de fenóis totais de *Hydrocotyle bonariensis* Lam. (Araliaceae). *Acta Scientiarum Technology* 32(4): 413-420.
- Souza, V.C. & Lorenzi, H. 2005. Botânica sistemática: Guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APG II. Plantarum, Nova Odessa.
- Soriano, B.M.A., 1997. Caracterização Climática de Corumbá, MS. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. Boletim de Pesquisa v.11, Corumbá.
- Staman K., Blum, U., Louws, F. & Robertson, D. 2001. Can simultaneous inhibition of seedling growth and stimulation of rhizosphere bacterial populations provide evidence for phytotoxin transfer from plant residues in the bulk soil to the rhizosphere of sensitive species? *Journal of Chemical Ecology* 27: 807–829.

Wang, H.H., Chen, B.J., Hsu, L.M., Cheng, Y.M., Liou, Y.J. & Wang, C.Y. 2011. Allelopathic effects of bracken fern (*Pteridium aquilinum* L. Kuhn) in Taiwan. *Allelopathy Journal* 27(1): 97-110.

Zar, J. H. 1996. *Biostatistical analysis*. Third edition. Prentice Hall, New Jersey.

## **CAPÍTULO 5. Variação espaço-temporal da estrutura da vegetação herbácea e sua relação com o solo e inundação em duas áreas de savana inundáveis no Pantanal, Brasil**

### **5.1. Introdução**

As savanas ocorrem em diferentes regiões tropicais e podem ser definidas como áreas abertas com predomínio de plantas herbáceas onde espécies lenhosas distribuem-se espaçadamente (van Langevelde *et al.* 2003; Kier *et al.* 2005; Veldman & Putz 2011). A dominância de uma ou poucas espécies lenhosas em áreas de savanas inundáveis, como relatado por Parolin & Wittmann (2010) na África, também ocorre nas savanas inundáveis do Pantanal, onde espécies como *Byrsonima cydoniifolia* A. Juss. e *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook. F. ex S. Moore formam manchas monodominantes em meio à diversidade do estrato herbáceo. A dinâmica da inundação nestes ambientes é um importante fator que promove mudanças rápidas na cobertura e diversidade das espécies (Pott *et al.* 2011).

A manutenção da composição florística e estrutura de comunidades vegetais em áreas úmidas dependem fortemente do regime de inundação (Catford 2011). Os ciclos plurianuais de cheia e seca afetam estas áreas muito mais do que qualquer ecossistema, pois pequenas alterações podem causar grande impacto à biodiversidade nestes locais (Junk *et al.* 2006). Em ambientes inundáveis a riqueza de espécies diminui à medida que aumenta a duração e a profundidade da inundação (Casanova & Brock 2000; Raulings *et al.* 2010). A inundação completa ou parcial é prejudicial para a maioria das plantas terrestres porque dificulta o crescimento e pode resultar em morte prematura (Bailey-Serres & Volesenek 2008).

Entretanto, a inundação regular leva a uma grande diversidade de formas de crescimento e adaptações. Muitas espécies para evitar o estresse causado pela cheia se mantêm numa fase dormente e completam seu ciclo de vida entre dois períodos de inundação. O desenvolvimento de

características anatômicas e morfológicas também são estratégias utilizadas pelas plantas na tentativa de sobrevivência a estes períodos. Esta variação interespecífica tem um forte impacto na abundância, distribuição e diversidade de espécies nos ecossistemas inundáveis (Bailey-Serres & Voeselek 2008).

Nas savanas inundáveis do Pantanal, o estrato herbáceo é proeminente, compreendendo espécies que muitas vezes ocorrem em condições particulares de inundação e solo, podendo ser consideradas indicadoras (Pott *et al.* 2011). No Pantanal, a natureza da perturbação sazonal gera uma sucessão cíclica de espécies que se alternam entre as terrestres e aquáticas, sendo denominadas anfíbias as espécies comuns às duas fases (Rebellato & Nunes da Cunha 2005).

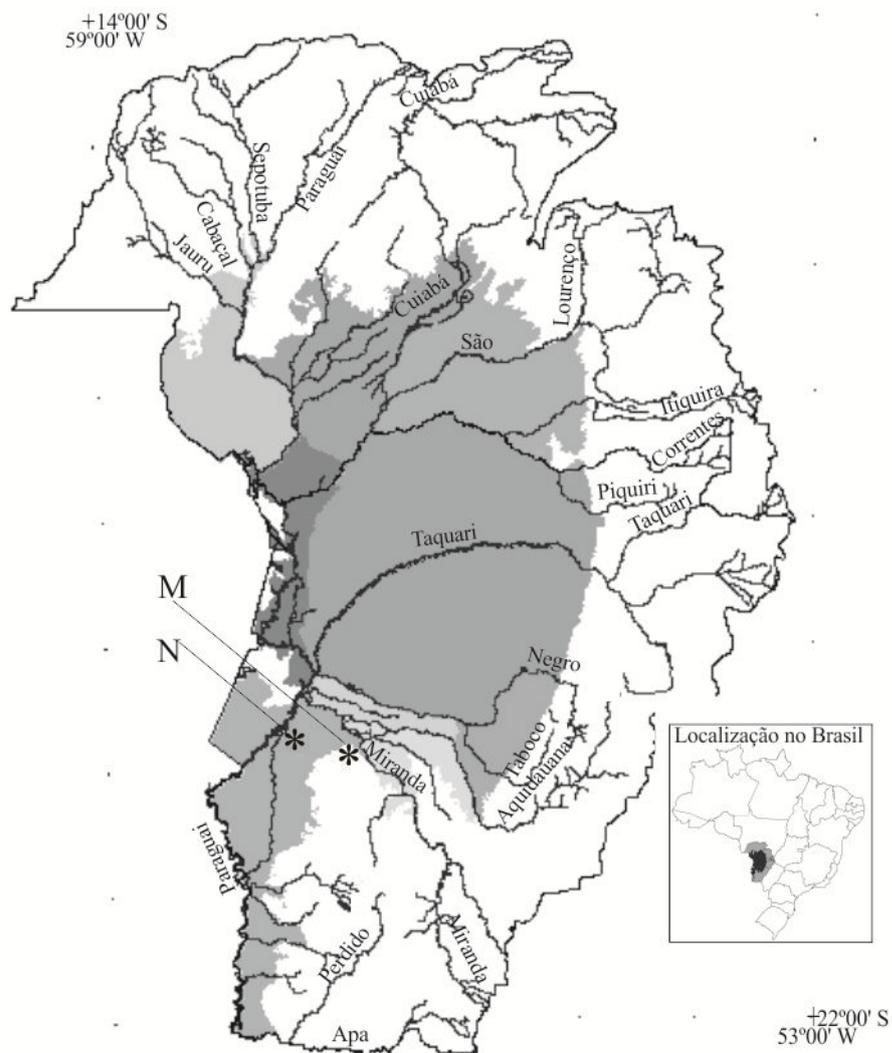
A inundação também afeta o equilíbrio dos elementos e dos compostos no solo, resultando em importantes mudanças químicas, físicas, biológicas e mineralógicas (Lima *et al.* 2005). O conhecimento de como os mecanismos ambientais podem regular a estrutura de comunidades vegetais em áreas úmidas é importante não só para o avanço do conhecimento quanto ao funcionamento das comunidades, mas para otimizar estratégias que podem ser utilizadas na manutenção e restauração destes habitats (Kotowski *et al.* 2010), pois as atividades humanas ao modificarem as condições ambientais em áreas alagáveis podem alterar a estrutura e função das comunidades biológicas, facilitando a invasão de espécies (Catford *et al.* 2011).

O Pantanal é um ambiente marcadamente sazonal que apresenta variação no nível de inundação entre as regiões, o que promove condições adequadas ao estudo das mudanças na estrutura da vegetação em diferentes períodos. O objetivo deste estudo foi avaliar como o solo e a inundação estão associados à variação da cobertura da vegetação herbácea em diferentes períodos do ano em duas áreas de savanas inundáveis no Pantanal.

## **5.2. Material e métodos**

### ***5.2.1 Área de estudo***

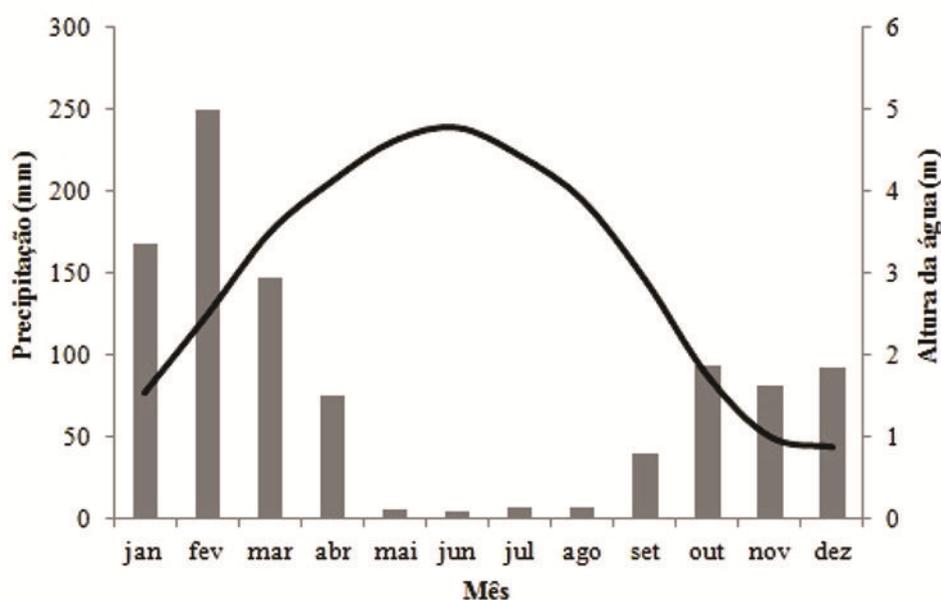
O estudo foi realizado no Pantanal, uma grande área inundável na América do Sul, localizada nos estados de Mato Grosso e Mato Grosso do Sul (140.000 km<sup>2</sup>) na região centro-oeste do Brasil, mas que também ocorre na Bolívia (15.000 km<sup>2</sup>) e Paraguai (5.000 km<sup>2</sup>) (Junk *et al.* 2011), que é subdividido em 11 regiões. As coletas foram conduzidas nas regiões do Nabileque e Miranda, Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brasil (Fig. 1). No Nabileque os dados foram coletados na Fazenda Inocência, próximo ao Rio Paraguai (19°37'39,8"S, 57°27'32,5"W, 86 m de altitude). No Miranda as coletas foram realizadas na Fazenda São Miguel, próximo ao Rio Miranda (19°35'36,9"S, 57° 3'41"W, 90 m de altitude).



**Figura 1.** Localização das áreas de coleta na região do Nabileque (N) e Miranda (M) no Pantanal, Mato Grosso do Sul, Corumbá, Brasil. Diferentes tons de cinza indicam as regiões do Pantanal.

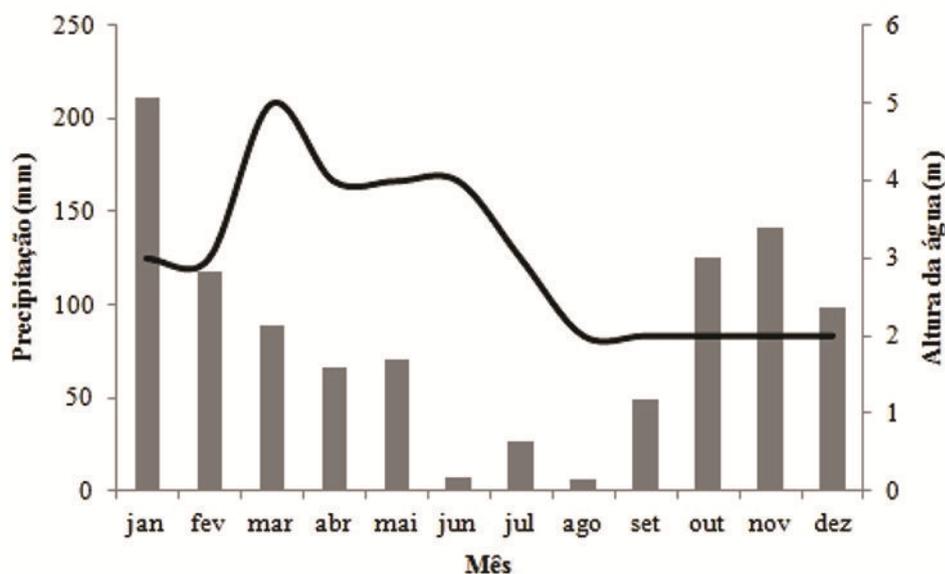
Nomes distribuídos no mapa indicam os principais rios da região. Adaptado de Silva & Abdon (1998).

O clima das duas regiões, assim como de todo o Pantanal, é sazonal do tipo Aw de Köppen, com inverno seco e verão chuvoso com média anual de 1070 mm (Soriano 1997). No Pantanal do Nabileque a proximidade com o Rio Paraguai exerce forte influência com cheias que inundam grande parte da região (Fig. 2), o escoamento da água (sentido norte sul no Rio Paraguai) é lento devido à baixa declividade do terreno (2,5 cm/km). No Pantanal do Miranda, as áreas são mais secas, com períodos mais curtos de inundação (Fig. 3), que ocorrem logo após o período chuvoso (Hamilton *et al.* 1996, Damasceno-Junior *et al.* 2005).



**Figura 2.** Média da precipitação mensal em Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brasil, em relação aos níveis do Rio Paraguai registrados pela régua hidrométrica de Ladário no rio Paraguai no Pantanal, no período de 2010 e 2011. Fonte: Serviço de Sinalização Náutica do Oeste, Marinha do Brasil e Universidade para o Desenvolvimento do Estado e da Região do Pantanal (UNIDERP).

Os tipos de solos que podem ocorrer no Pantanal do Nabileque são os Planossolos, com manchas isoladas de Vertissolos, ao longo das margens do Rio Paraguai também podem ocorrer Gleissolos; na região do Miranda ocorrem Planossolos com manchas de Vertissolos ao longo das margens do Rio Miranda (Soares *et al.* 2006).



**Figura 3.** Média da precipitação mensal em Miranda, Mato Grosso do Sul, Brasil, em relação aos níveis do rio Miranda pela régua hidrométrica (2011) da Base de Estudos do Pantanal (UFMS), Corumbá, MS. Fonte dados de precipitação (2010-2011): Universidade para o Desenvolvimento do Estado e da Região do Pantanal (UNIDERP).

### 5.2.2 Coleta e análise dos dados

As coletas foram conduzidas nas duas áreas de estudo no período chuvoso (Miranda: janeiro; Nabileque: fevereiro), cheia (Miranda: março; Nabileque: maio) e seca (Miranda: setembro; Nabileque: outubro) durante o ano de 2011.

A cobertura vegetal foi avaliada em 40 subparcelas não fixas de 0,5 x 0,5 m (0,25 m<sup>2</sup>) alocadas sistematicamente dentro de seis parcelas não contínuas de 50 x 100 m (0,5 ha) pré-existentes em cada área de estudo. Desta forma, em cada período de amostragem foram alocadas 40 subparcelas de 0,25 m<sup>2</sup> dentro de cada uma das seis parcelas de 0,5 ha, totalizando 240 subparcelas (60 m<sup>2</sup>) para a avaliação da porcentagem de cobertura da vegetação em cada período e em cada área.

A estimativa da porcentagem de cobertura das espécies foi feita visualmente, onde 100% deveria ser o total de cobertura de todas as plantas que ocorriam na subparcela, em alguns casos, considerando a existência de solo exposto ou matéria orgânica morta dentro deste total. Espécies,

arbustivas e arbóreas foram incluídas apenas nos seus estágios juvenis ou com altura máxima de 1 m. Durante o período de cheia foi medida a altura da lâmina d'água em cada subparcela.

O solo foi coletado durante o período de seca, utilizando uma amostra composta obtida a partir de dez sub-amostras (0-20 cm) coletadas em cada parcela de 0,5 ha. As análises químicas e físicas foram conduzidas no laboratório de fertilidade de solos da Universidade Federal de São Carlos (Araras, São Paulo, Brasil) seguindo os procedimentos propostos por Raij (1983). Foram analisados os teores de macro (P, em resina, S, Ca, K, Mg) e micronutrientes (B, Cu, Fe, Zn, Mn) além do Al, acidez potencial (H + Al), proporção de matéria orgânica no solo (M.O.), além dos parâmetros calculados como soma de bases ( $SB = K^+ + Ca^{2+} + Mg^{2+}$ ), capacidade troca catiônica ( $CTC = SB + H + Al$ ), saturação por bases ( $V = 100 \cdot [SB \cdot CEC^{-1}]$ ) e saturação por alumínio ( $m = 100 \cdot Al^{3+} \cdot [SB + Al^{3+}]^{-1}$ ). As análises granulométricas incluíram os teores de argila, areia grossa, areia fina, areia total e silte (Camargo *et al.* 1986).

O hábito das espécies foi definido de acordo com Pott & Pott (1994, 2000). Com os dados de cobertura das espécies foi calculado o índice de diversidade de Shannon-Wiener, utilizando a cobertura como valoração de abundância no lugar do número de indivíduos (Munhoz & Felfili 2008) e a similaridade de Jaccard (Magurran 1988) para cada área de amostragem, assim como para cada período.

Uma análise de correspondência canônica (CCA, Ter Braak 1986) foi realizada para avaliar a relação entre a cobertura da vegetação e os dados ambientais em cada período de coleta nas duas áreas. Duas matrizes foram construídas para cada análise, uma com os dados de porcentagem de cobertura das espécies em cada subparcela e uma matriz ambiental. Como os atributos do solo foram obtidos para cada parcela de 0,5 ha, os valores foram repetidos para as 40 subparcelas de acordo com a parcela de 0,5 ha. No período de inundação, a altura da lâmina d'água para cada subparcela também foi inserida na matriz ambiental. As espécies que apresentaram cobertura total abaixo de 0,01% dentro de cada período foram eliminadas da análise. A CCA foi realizada no

software R - versão 2.15.1 (R Development Core Team 2012), utilizando a função CCA disponível no pacote vegan (Oksanen *et al.* 2012).

### 5.3 Resultados e discussão

Nas duas áreas de estudo foram encontradas um total de 181 espécies pertencentes a 120 gêneros e 36 famílias (Anexo 1). As cinco famílias com maior número de espécies foram Poaceae (27), Fabaceae (26), Cyperaceae (15), Malvaceae (14) e Asteraceae (13). Estas famílias botânicas estão de acordo com as cinco primeiras listadas por Pott *et al.* (2011), como aquelas mais numerosas em espécies no Pantanal.

As espécies amostradas apresentaram diferentes hábitos, desde plantas herbáceas, subarbustivas, arbustivas e plântulas de espécies arbóreo/arbustivas. O estrato herbáceo foi o mais abundante, compreendendo aproximadamente 60% do total das espécies, sendo que algumas destas ocorreram nas duas áreas durante os três períodos de amostragem, como *Camptosema paraguariense* (Fabaceae), *Caperonia castaneifolia* (Euphorbiaceae) e *Hemarthria altissima* (Poaceae). No Pantanal, o estrato herbáceo é proeminente devido suas adaptações às áreas inundáveis, sendo representado por aproximadamente 1.000 espécies (Pott *et al.* 2011).

A riqueza de espécies e o índice de diversidade foram menores na região do Nabileque (S=96, H'= 2,8 nats/ind.) em comparação à do Miranda (S=139, H'= 3,4 nats/ind.) e a similaridade florística entre as áreas foi baixa, S<sub>j</sub>= 0,29, com 54 espécies em comum. No Pantanal do Miranda, a inundação é menos pronunciada em relação ao Nabileque (Hamilton *et al.* 1996), tanto na duração como na altura da lâmina d'água, o que possibilita o estabelecimento de um maior número de espécies. O ambiente se torna restritivo às plantas quanto maior for a duração e a profundidade da inundação (Casanova & Brock 2000; Raulings *et al.* 2010).

Os locais estudados também apresentam diferenças quanto ao manejo do rebanho bovino, na região do Miranda é realizada a criação extensiva e manejo do gado, já no Nabileque o rebanho estava ausente da área de estudo há pelo menos dois anos antes do início das coletas. É possível que

este fator também afete a diferença da riqueza de espécies entre as áreas, pois os distúrbios causados pela presença do gado, como pisoteio e forrageamento, podem facilitar o estabelecimento de plantas invasoras (Santos *et al.* 2002, 2004), aumentando o número de espécies no local. O pastejo intenso pode alterar a composição da vegetação herbácea através de um aumento na abundância de espécies anuais com um declínio em plantas perenes (Hoshino *et al.* 2009). Da mesma maneira, na ausência do pastejo, algumas espécies podem dominar mais facilmente os ambientes pela ausência de perturbação adicional.

Na região do Nabileque uma única espécie predominou em todos os períodos, a gramínea perene *Sorghastrum cf. setosum*, indicando que a sazonalidade não influenciou sua abundância. No Miranda, a espécie com maior cobertura foi *Richardia grandiflora* (Rubiaceae) e apesar da mesma não ter sido registrada no período de cheia, obteve os maiores valores de cobertura no período chuvoso e seco. Allem & Valls (1987) destacam que a presença de *R. grandiflora* em elevada densidade é reflexo de excesso de pastejo, sendo considerada invasora de pastagens nativas mal manejadas. A espécie com maior cobertura vegetal na cheia foi *Axonopus purpusii* (Poaceae), forrageira nativa conhecida por formar extensos campos de pastagens no Pantanal (Allem & Valls 1987).

A maior riqueza de espécies foi encontrada no período chuvoso nas duas áreas. No Nabileque foram 74 espécies ( $H'=2,7$ ) neste período, 43 ( $H'=1,8$ ) na cheia e 42 ( $H'=2,3$ ) na seca. No Pantanal do Miranda foram registradas 94 espécies ( $H'=2,7$ ) no período chuvoso, 71 ( $H'=3,1$ ) na cheia e 74 ( $H'=2,9$ ) na seca. A similaridade entre os períodos dentro de cada área foi baixa, não ultrapassando o valor de  $S_j=0,4$ . Nas parcelas do Nabileque o índice de diversidade acompanhou a riqueza de espécies nos três períodos, já no Miranda a maior diversidade foi encontrada durante o período de cheia, o que pode ter ocorrido devido às coletas terem sido conduzidas logo no início da inundação, durante o período de transição, quando algumas espécies da fase terrestre ainda se mantinham, somadas à presença das anfíbias e aquáticas.

O período chuvoso geralmente está associado ao aumento no número de espécies nos campos e savanas inundáveis do Pantanal, principalmente do estrato herbáceo, pois esta época proporciona um ambiente onde as espécies das diferentes fases conseguem se manter (Rebellato & Nunes da Cunha 2005; Amador *et al.* 2012) sendo configurado como um ecótono temporal. A baixa similaridade florística entre os períodos nas duas áreas de estudo destaca a importância da sazonalidade na manutenção da diversidade destas áreas. Em ecossistemas inundáveis, a variação interespecífica tem um forte impacto na abundância, distribuição e diversidade das espécies (Bailey-Serres & Voosenek 2008).

Na região do Nabileque o solo analisado é eutrófico, conforme os critérios de fertilidade (Raij *et al.* 1996), com elevada proporção de argila e concentração de matéria orgânica (Tabela 1). No Miranda, o solo variou de distrófico a eutrófico, com maior proporção de areia e menos matéria orgânica. O pH do solo em ambas as áreas foi médio, em torno de 5,1 (Raij *et al.* 1996). A saturação por alumínio (m%) foi muito baixa na região do Nabileque (média de 0,9%) e baixa na região do Miranda (média de 8%), não representando toxicidade (Osaki 1991).

**Tabela 1.** Variáveis ambientais analisadas nas seis parcelas de 0,5 hectares na região do Nabileque (N) e Miranda (M), Pantanal, Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brasil. P: fósforo, B: boro, Cu: cobre, S: enxofre, Fe: ferro, Mn: manganês, Zn: zinco, pH: índice de acidez, MO: matéria orgânica, Al: alumínio, V: saturação por bases, AreiaF: areia fina. Inund: altura da água medida nas 40 subparcelas durante o período de inundaç o dentro de cada parcela de 0,5 ha. M dia  $\pm$  desvio padr o.

Parcela	P	B	Cu	S	Fe	Mn	Zn	pH	MO	Al	V	Argila	AreiaF	Inund
	mg/dm <sup>3</sup>							CaCl <sub>2</sub>	g/dm <sup>3</sup>	mmol/dm <sup>3</sup>	%		cm	
N1	7	0,21	4,1	3	125	17,7	0,4	5,0	25	1,5	77	47	15	108,5 $\pm$ 9,4
N2	6	0,09	3,6	3	119	30,9	0,3	4,8	35	2,2	76	45	13	107,8 $\pm$ 8,7
N3	5	0,14	3,7	3	116	40,2	0,4	5,1	33	0,4	82	46	15	116,4 $\pm$ 14,8
N4	6	0,18	3,7	4	111	24,3	0,2	5,1	36	1,1	79	46	18	119 $\pm$ 4,71
N5	4	0,11	2,7	4	66	14,6	0,1	5,6	23	0,3	88	28	43	113 $\pm$ 7,62
N6	4	0,09	2,5	4	82	17,7	0,1	5,2	21	0,6	76	27	49	115 $\pm$ 10,3
M1	3	0,39	0,9	3	85	7,2	0,1	4,6	12	2,1	46	7	48	60,7 $\pm$ 8,2
M2	3	0,29	0,5	3	83	6,3	0,1	4,6	12	2,9	25	4	44	60,5 $\pm$ 8,7
M3	4	0,25	2,0	3	70	19,5	0,1	5,3	17	0,7	84	30	37	109,9 $\pm$ 6,3
M4	4	0,22	0,8	3	78	10,7	0,1	5,0	11	1,4	65	6	43	83,2 $\pm$ 3,7
M5	4	0,26	0,9	3	56	14,2	0,2	5,2	12	0,5	71	7	45	82,9 $\pm$ 7,1

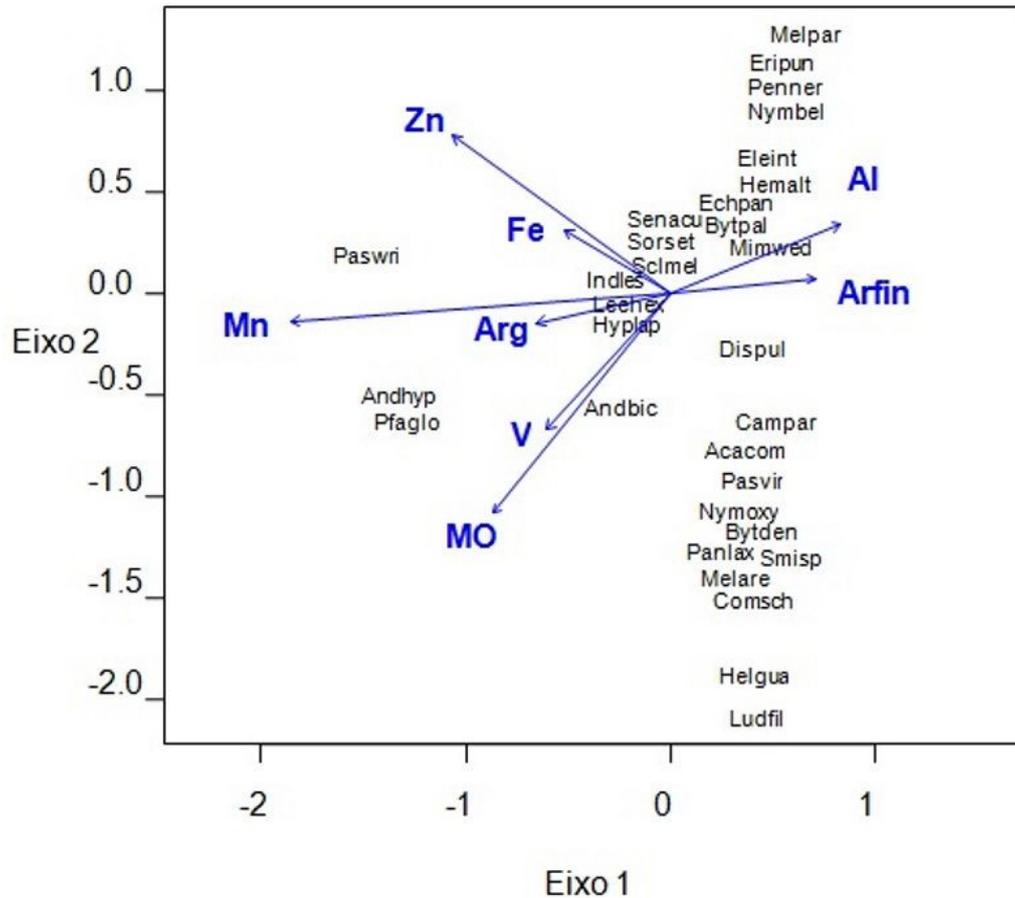
M6 4 0,25 2,2 3 67 27.0 0,1 5,5 18 0,5 85 27 40 85,9±9,4

As características do solo explicaram em grande parte a estrutura da vegetação em cada período. A análise de CCA com os dados da região do Nabileque no período chuvoso apresentou autovalores de 0,16 para o primeiro eixo e 0,12 para o segundo eixo (Fig. 4). A explicação acumulada nos dois primeiros eixos foi de 67% (38% no eixo 1 e 29% no eixo 2). No período de cheia, os autovalores foram 0,30 e 0,29 para o primeiro e segundo eixo (Fig. 5). A explicação acumulada foi de 58% (30% no eixo 1 e 28% no eixo 2). Na época da seca, os autovalores foram de 0,16 para o primeiro eixo e 0,13 para o segundo eixo (Fig. 6), com explicação acumulada de 65% (36% no eixo 1 e 29% no eixo 2). A correlação entre as variáveis ambientais e os eixos de ordenação com seus valores de significância estão dispostos na Tabela 2.

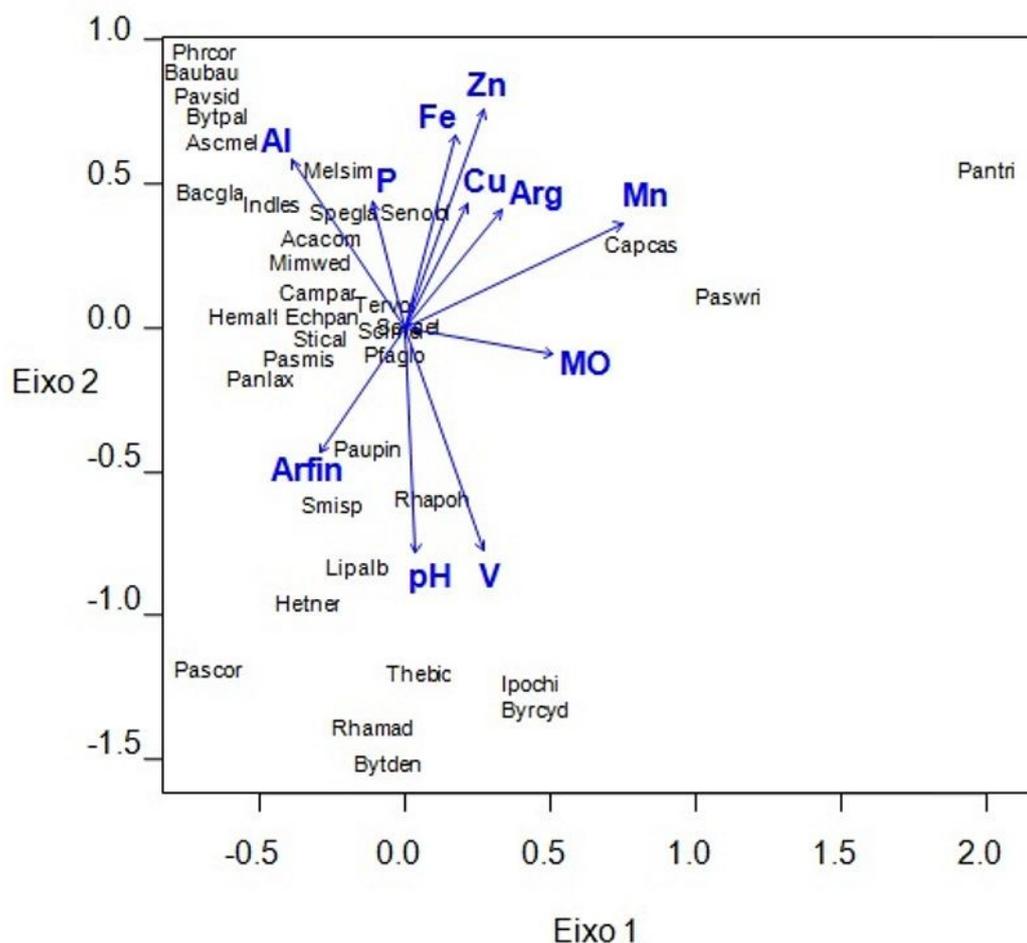
**Tabela 2.** Correlação entre as variáveis ambientais e os dois primeiros eixos da análise de correlação canônica (CCA) nos três períodos de estudo na região do Nabileque, Pantanal, MS. \* nível de significância; ns: não significativo.

	Chuva			Cheia			Seca		
	Eixo 1	Eixo 2	$r^2$	Eixo 1	Eixo 2	$r^2$	Eixo 1	Eixo 2	$r^2$
P	-0,20	0,98	0,07***	0,92	0,39	0,03 <sup>ns</sup>	-0,25	0,97	0,06***
MO	0,99	-0,12	0,08***	-0,63	-0,78	0,20***	0,98	-0,18	0,08***
pH	-0,01	-0,99	0,19***	0,35	-0,94	0,03 <sup>ns</sup>	0,04	-0,99	0,19***
Al	-0,52	0,85	0,15***	0,93	0,38	0,08**	-0,56	0,83	0,15***
B	0,99	-0,08	0,01 <sup>ns</sup>	0,83	-0,55	0,01 <sup>ns</sup>	0,96	-0,27	0,01 <sup>ns</sup>
Cu	0,46	0,89	0,08***	-0,98	0,19	0,02 <sup>ns</sup>	0,44	0,90	0,07***
Fe	0,29	0,96	0,15***	-0,85	0,52	0,04*	0,25	0,97	0,15***
Mn	0,91	0,40	0,21***	-0,99	-0,07	0,35***	0,90	0,44	0,21***
Zn	0,39	0,92	0,19***	-0,81	0,59	0,18***	0,34	0,94	0,20***
Argila	0,63	0,77	0,09***	-0,98	-0,21	0,05*	0,63	0,78	0,09***
Areia fina	-0,58	-0,82	0,09***	0,99	0,11	0,05**	-0,56	-0,83	0,09***
V	0,28	-0,96	0,21***	-0,67	-0,74	0,08**	0,33	-0,95	0,21***
Inund	—	—	—	-0,99	-0,17	0 <sup>ns</sup>	—	—	—





**Figura 5.** Diagrama de ordenação da análise de correspondência canônica (CCA) entre as variáveis ambientais do solo, inundação e a porcentagem de cobertura da vegetação (31 espécies) no período de cheia nas subparcelas (240) da região do Pantanal do Nabileque, Corumbá, MS. Os nomes das espécies estão representados pelas três primeiras letras do gênero seguidas das três primeiras letras do epíteto específico. Nome completo das espécies disponível no Anexo 1.



**Figura 6.** Diagrama de ordenação da análise de correspondência canônica (CCA) entre as variáveis ambientais do solo e a porcentagem de cobertura da vegetação (36 espécies) no período de seca nas subparcelas (240) da região do Pantanal do Nabileque, Corumbá, MS. Os nomes das espécies estão representados pelas três primeiras letras do gênero seguidas das três primeiras letras do epíteto específico. Nome completo das espécies disponível no Anexo 1.

As análises de CCA para a região do Nabileque mostraram que tanto as características químicas como a textura do solo influenciaram a estrutura da vegetação. A argila, matéria orgânica e Mn estiveram relacionados à cobertura de poucas espécies de gramíneas, o que pode ser observado nos três períodos, com as espécies *Paspalum wrightii* e *Panicum tricholaenoides* nos períodos chuvoso e seco e principalmente *Andropogon hypogynus* e *P. wrightii* na cheia.

A relação entre a cobertura de *P. wrightii* com o solo argiloso, independente do período, é explicada pelo fato desta gramínea poder se comportar como anfíbia e apresentar ocorrência frequente nos solos argilosos e férteis do Pantanal (Pott & Pott 2000). O que pode ocorrer nesta região é que quando existem condições extremas, como a elevada fertilidade do solo, há uma

tendência de diminuição na riqueza devido ao estabelecimento de poucas espécies que geralmente apresentam elevada capacidade de competição e dominância (Dantas & Batalha 2011; Kirkman *et al.* 2001), que neste caso foram *P. wrightii*, *P. tricholaenoides* e *A. hypogynus*.

Apenas duas outras espécies conseguiram ocupar os mesmos locais que estas gramíneas, *Pfaffia glomerata* no período de cheia e *Caperonia castaneifolia* na seca, estas plantas de maneira geral têm ocorrência relacionada aos solos argilosos (Pott & Pott 1994, 2000).

A cobertura de algumas espécies como *Acalypha communis*, *Melochia simplex*, *Byttneria palustris*, *Mimosa weddelliana* e *Camptosema paraguariense* esteve relacionada principalmente aos teores de Al nos períodos chuvoso e seco. Enquanto que o pH, areia fina e V% agruparam espécies como *Thevetia bicornuta*, *Heteropterys nervosa*, *Lippia alba* e *Byttneria dentata* também nos períodos de chuva e seca.

*Sorghastrum cf. setosum*, que apresentou maior cobertura em todos os períodos, não demonstrou preferência entre as características do solo, indicando que sua ocorrência no local se dá independentemente das variáveis analisadas. *Sorghastrum cf. setosum* não é forragem apetecida pelos animais (Allem & Valls 1987). Apesar da magnitude do pulso de inundação na região do Nabileque, não houve correlação significativa desta variável com a cobertura vegetal das espécies herbáceas e plântulas de arbustivas/arbóreas.

Na região do Miranda, as análises de CCA para o período chuvoso apresentaram autovalores de 0,51 para o primeiro eixo e 0,34 para o segundo eixo (Fig. 7). A explicação acumulada nos dois primeiros eixos foi de 74% (45% no eixo 1 e 29% no eixo 2). Na amostragem do período de cheia, os autovalores foram de 0,53 para o primeiro eixo e 0,44 para o segundo eixo (Fig. 8), com e explicação acumulada de 54% (29% no eixo 1 e 25% no eixo 2). No período de seca, os autovalores foram 0,60 e 0,38 para o primeiro e segundo eixos (Fig. 9) e a explicação acumulada nos dois primeiros eixos foi de 65% (40% no eixo 1 e 25% no eixo 2). A correlação entre as variáveis ambientais e os eixos de ordenação com os valores de significância estão dispostos na Tabela 3.

**Tabela 3.** Correlação entre as variáveis ambientais e os dois primeiros eixos da análise de correlação canônica (CCA) nos três períodos de estudo na região do Miranda, Pantanal, MS. \* nível de significância; ns: não significativo.

	Chuva			Cheia			Seca		
	Eixo 1	Eixo 2	$r^2$	Eixo 1	Eixo 2	$r^2$	Eixo 1	Eixo 2	$r^2$
P	-0,85	0,53	0,36***	-0,99	0,08	0,74***	-0,89	0,46	0,48***
MO	-0,89	0,46	0,76***	-0,74	-0,67	0,28***	-0,98	-0,20	0,76***
pH	-0,80	0,60	0,68***	-0,99	0,01	0,62***	-0,96	0,30	0,74***
Al	0,83	-0,56	0,50***	0,99	-0,12	0,64***	0,87	-0,49	0,66***
B	0,86	-0,51	0,15***	0,99	-0,02	0,46***	0,94	-0,35	0,20***
Cu	-0,88	0,48	0,79***	-0,87	-0,50	0,37***	-0,99	-0,14	0,77***
Fe	0,78	-0,62	0,30***	0,93	-0,37	0,52***	0,67	-0,74	0,74***
Mn	-0,76	0,65	0,81***	-0,99	-0,11	0,41***	-0,99	0,11	0,76***
Zn	0,66	0,75	0,01 <sup>ns</sup>	-0,51	0,86	0,32***	-0,06	0,99	0,65***
Argila	-0,95	0,33	0,80***	-0,75	-0,66	0,44***	-0,98	-0,22	0,83***
Areia fina	0,99	-0,16	0,65***	0,76	0,65	0,58***	0,96	0,26	0,66***
V	-0,87	0,50	0,59***	-0,99	-0,06	0,64***	-0,96	0,27	0,62***
Inund	—	—	—	-0,89	-0,46	0,63***	—	—	—

Na análise de CCA da época chuvosa, o primeiro eixo explicou grande parte da variação na cobertura vegetal das espécies, onde a areia fina, B, Al e Fe atuaram em conjunto e estiveram associadas a algumas espécies como *A. communis*, *Axonopus purpusii*, *Cyperus surinamensis*, *Hyptis lappacea*, *Polygala tenuis*, *R. grandiflora* e *Staelia thymoides*, as quais também estiveram associadas às mesmas características no período de seca.

*Richardia grandiflora*, que ocorreu com maior cobertura nos períodos chuvoso e seco, é considerada indicadora de degradação de pastagens nativas (Allem & Valls 1987), tem grande capacidade de cobrir os solos nas áreas arenosas e também foi uma das espécies mais importantes na caracterização de um campo úmido no Pantanal de Poconé (Rebellato & Nunes da Cunha 2005).

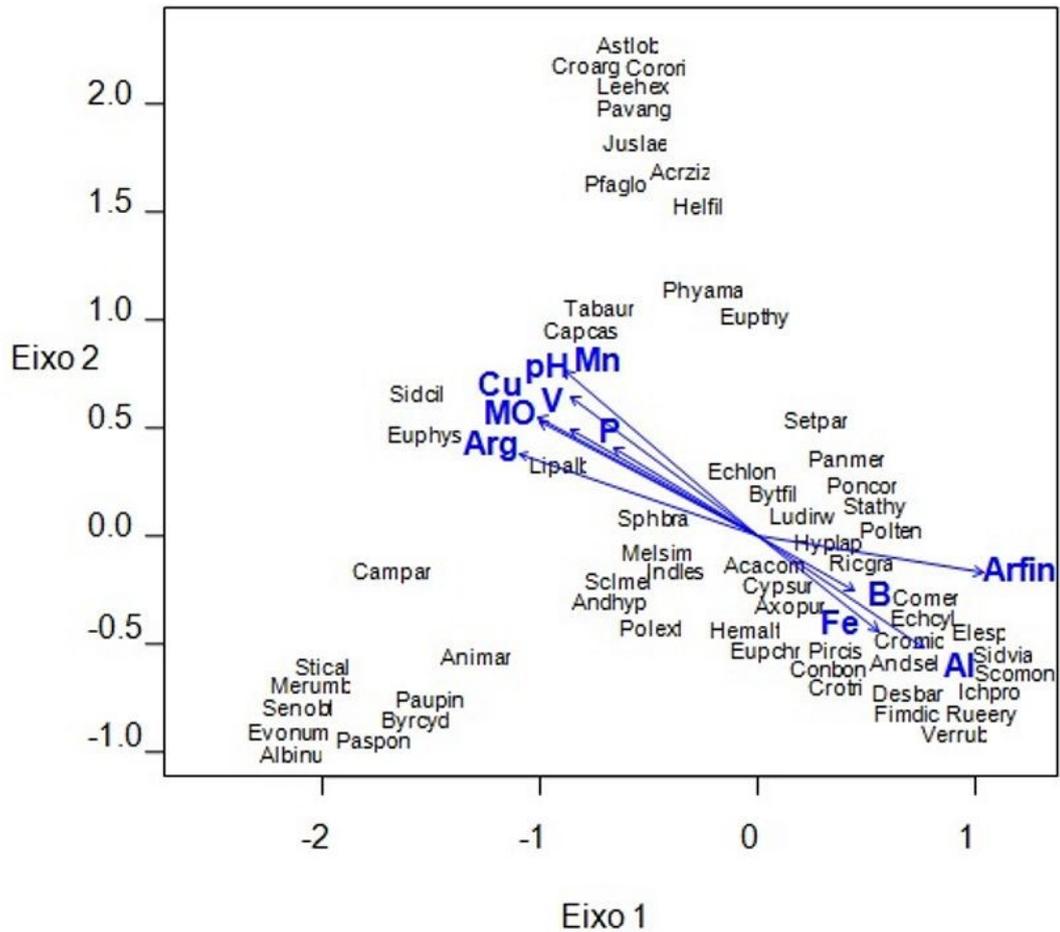
Ao comparar as espécies presentes no período de cheia que tiveram cobertura relacionada aos vetores areia, Al, Fe e B com os outros dois períodos, apenas *A. purpusii* e *Eupatorium christieanum* mantiveram esta relação ao longo das três amostragens, sendo que *Cyperus*

*entrierianus* esteve correlacionado com estes vetores na cheia e seca e *Fimbristylis dichotoma* na chuva e cheia.

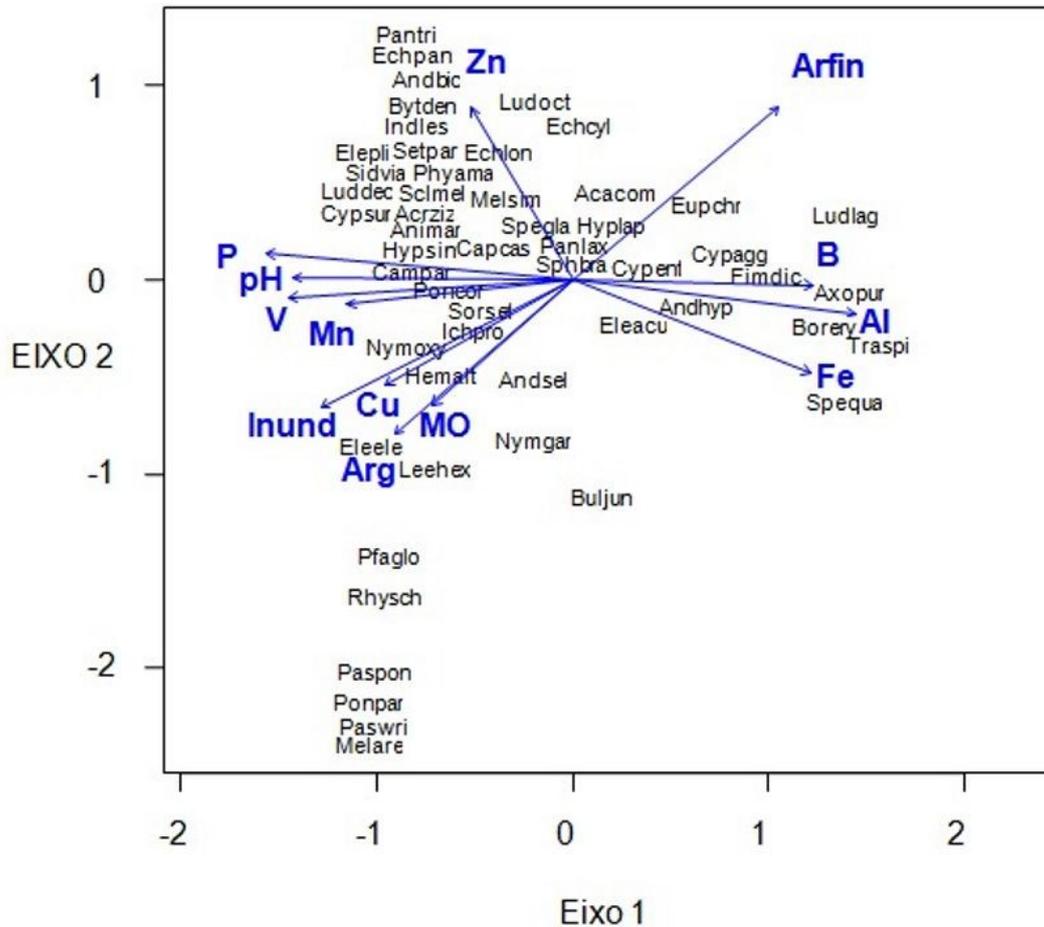
*Axonopus purpusii* foi a espécie com maior cobertura vegetal no período de inundação e pode ser considerada anfíbia tolerante à inundação prolongada, importante forrageira nativa que em solos arenosos pode cobrir extensas áreas (Allem & Valls 1987, Pott & Pott 1994). *Lippia alba* e *C. castaneifolia* ocorreram relacionadas aos vetores argila, Mn e matéria orgânica no período chuvoso e seca, sendo que *C. castaneifolia* também ocorreu na cheia, relacionada ao P.

No período de cheia, a inundação apresentou forte correlação negativa com o primeiro eixo, assim como a matéria orgânica, argila, V%, Cu, P, Mn e pH. A interação entre estes atributos esteve fortemente relacionada a algumas espécies como *Nymphaea oxypetala*, *Pontederia parviflora*, *Eleocharis elegans*, *Melochia arenosa*, *Paspalum wrightii*, *Leersia hexandra*, *P. pontanalis* e *Rhynchospora schomburgkiana*. Pott & Pott (2011) destacam que *Pontederia parviflora* pode formar verdadeiros jardins aquáticos em áreas de campo sujeitos à intensidade de inundação diferenciada de ano para ano, o que promove a dinâmica da vegetação aquática.

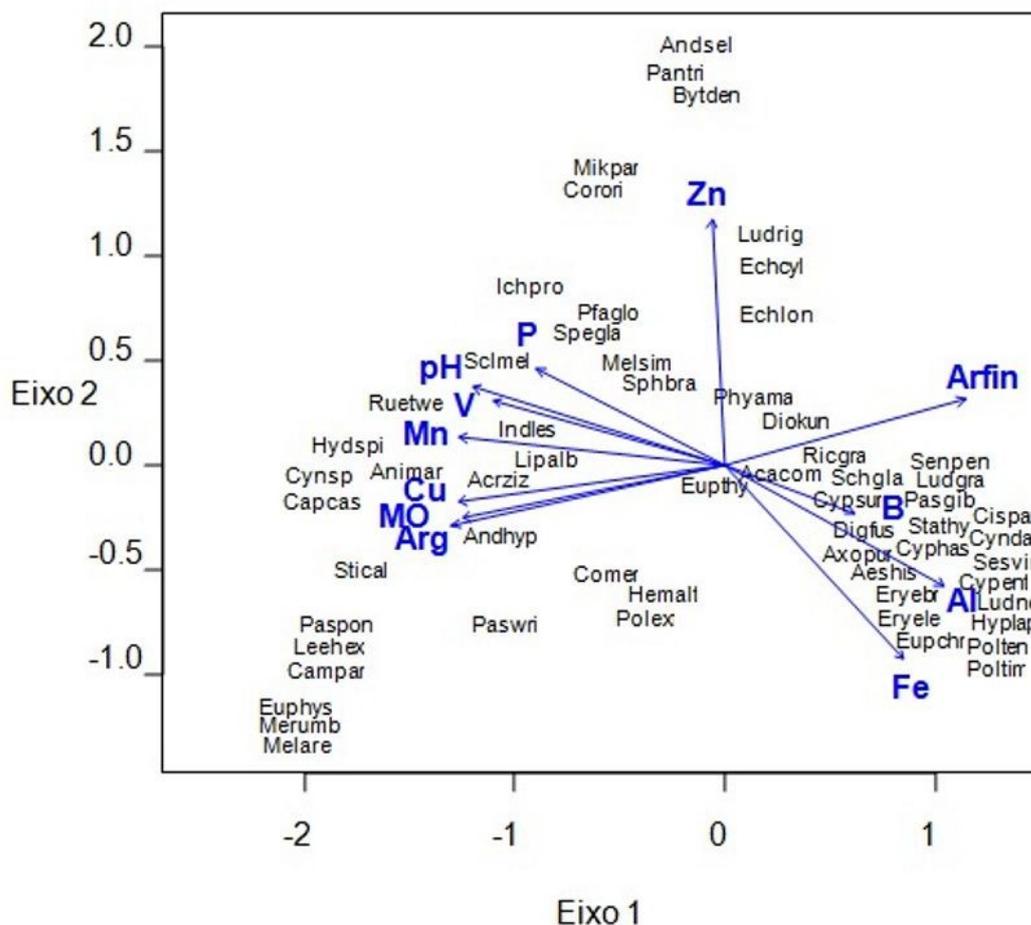
A estrutura das comunidades herbáceas na região do Nabileque e Miranda foram, em grande parte, explicadas pelas características do solo, onde os atributos químicos e texturais exibiram forte correlação com a cobertura das espécies. Apesar de existir uma variação elevada na composição das espécies entre os diferentes períodos, foi possível verificar que algumas ocorreram ao longo do ano fortemente condicionadas a determinadas características do solo em cada região. *Acalypha communis* é um exemplo deste padrão de ocorrência, pois, em ambas as áreas e nos três períodos, esteve relacionada ao Al e areia. No Miranda a inundação esteve mais relacionada às espécies que ocorrem somente neste período, *N. oxypetala*, ou com aquelas que toleram bem a inundação, como *L. hexandra*.



**Figura 7.** Diagrama de ordenação da análise de correspondência canônica (CCA) entre as variáveis ambientais do solo e a porcentagem de cobertura da vegetação (62 espécies) no período chuvoso nas subparcelas (240) da região do Pantanal do Miranda, Corumbá, MS. Os nomes das espécies estão representados pelas três primeiras letras do gênero seguidas das três primeiras letras do epíteto específico. Nome completo das espécies disponível no Anexo 1.



**Figura 8.** Diagrama de ordenação da análise de correspondência canônica (CCA) entre as variáveis ambientais do solo, inundações e a porcentagem de cobertura da vegetação (53 espécies) no período de cheia nas subparcelas (240) da região do Pantanal do Miranda, Corumbá, MS. Os nomes das espécies estão representados pelas três primeiras letras do gênero seguidas das três primeiras letras do epíteto específico. Nome completo das espécies disponível no Anexo 1.



**Figura 9.** Diagrama de ordenação da análise de correspondência canônica (CCA) entre as variáveis ambientais do solo e a porcentagem de cobertura da vegetação (60 espécies) no período de seca nas subparcelas (240) da região do Pantanal do Miranda, Corumbá, MS. Os nomes das espécies estão representados pelas três primeiras letras do gênero seguidas das três primeiras letras do epíteto específico. Nome completo das espécies disponível no Anexo 1.

## 5.4 Conclusão

A textura e os atributos químicos do solo exibem forte correlação com a cobertura das espécies, sendo que algumas ocorrem ao longo do ano fortemente condicionadas a determinadas características do solo em cada região. *Acalypha communis* é um exemplo deste padrão de ocorrência, pois em ambas as áreas e nos três períodos, está relacionada aos teores de Al e areia.

Na região do Nabileque, a presença de argila, matéria orgânica e Mn mostram elevada correlação com a cobertura de poucas espécies de gramíneas, em especial *P. wrightii*, que em todos os períodos está fortemente relacionada a estas variáveis. No Miranda a inundação está mais

relacionada às espécies que ocorrem somente neste período, *N. oxypetala*, ou com aquelas que toleram bem a inundação, como *L. hexandra*.

## Referências

- Allem, A.C. & Valls, J.F.M. 1987. Recursos forrageiros nativos do Pantanal Mato-Grossense. Brasília, Embrapa Cenargem, Documento 8.
- Amador, G.A., Damasceno-Junior, G.A., Casagrande, J.C., Sartori, A.L.B. 2012. Structure of two communities dominated by *Copernicia alba* and associations with soil and inundation in Pantanal wetland, Brazil. *Oecologia Australis* 16, 846-858.
- Bailey-Serres, J. & Voeselek, L.A.C.J. 2008. Flooding Stress: Acclimations and Genetic Diversity. *Annu. Rev. Plant Biol.* 59: 313-39.
- Camargo, A.O., Moniz, A.C., Jorge, J.A., Valadares, J.M., 1986. Métodos de análise química, mineralógica e física de solos, Boletim Técnico, 106. Instituto Agronômico de Campinas, Campinas.
- Casanova, M.T., Brock, M.A., 2000. How do depth, duration and frequency of flooding influence the establishment of wetland plant communities? *Plant Ecology* 147: 237–250.
- Catford, J.A., Downes, B.J., Gippel, C.J. & Vesk, P.A. 2011. Flow regulation reduces native plant cover and facilitates exotic invasion in riparian wetlands. *Journal of Applied Ecology* 48: 432-442.
- Damasceno-Júnior, G.A., Semir, J., Santos, F.A.M., Leitão-Filho, H.F., 2005. Structure, distribution of species and inundation in a riparian forest of Rio Paraguai, Pantanal, Brazil. *Flora* 200, 119-135.
- Dantas, V.L. & Batalha, M.A. 2011. Vegetation structure: Fine scale relationships with soil in a cerrado site. *Flora* 206: 341–346.
- Hamilton, S.K., Sippel, S.J., Melack, J.M., 1996. Inundation patterns in the Pantanal wetland of South America determined from passive microwave remote sensing. *Archiv für Hydrobiologie* 137, 1-23.
- Hoshino, A., Yoshihara, Y., Sasaki, T., Okayasu, T., Jamsran, U., Okuro, T., Takeuchi, K., 2009. Comparison of vegetation changes along grazing gradients with different numbers of livestock. *Journal of Arid Environments* 73: 687-690.

- Junk, W. J., Cunha, C.N., Wantzen, K.M., Petermann, P., Strüssmann, C., Marques, M.I. & Adis, J. 2006. Biodiversity and its conservation in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *Aquatic Sciences* 68: 278-309.
- Kier, G., Mutke, J., Dinerstein, E., Ricketts, T. H., Küper, W., Kreft, H. & Barthlott, W. 2005. Global patterns of plant diversity and floristic knowledge. *Journal of Biogeography* 32: 1107-1116.
- Kirkman, L.K, Mitchell, R.J., Helton, R.C. Drew, M.B. 2001. Productivity and species richness across an environmental gradient in a fire-dependent ecosystem. *American Journal of Botany* 88(11): 2119–2128.
- Kotowski, W., Beauchard, O., Opdekamp, W., Meire, P & van Diggelen, R. 2010. Waterlogging and canopy interact to control species recruitment in floodplains. *Functional Ecology* 24: 918–926.
- Lima, H.N., Mello, J.W.V., Schaefer, C.E.G.R. & Ker, J.C. 2005. Dinâmica da mobilização de elementos em solos da Amazônia submetidos à inundação. *Acta Amazonica* 35(3): 317 -330.
- Magurran, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton, NJ. 197p.
- Munhoz, C.B.R. & Felfili, J.M. 2008. Fitossociologia do estrato herbáceo subarbustivo em campo limpo úmido no Distrito Federal, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 22: 905-913.
- Osaki, F., 1991. *Calagem e adubação*, 2 ed. Instituto Brasileiro de Ensino Agrícola, Campinas.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.G., Simpson, G.L., Solymos, P., Henry, M., Stevens, H. & Wagner, H. 2012. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-5. Disponível em: <<http://vegan.r-forge.r-project.org>>
- Parolin, P., Wittmann, F., 2010. Struggle in the flood: tree responses to flooding stress in four tropical floodplain systems. *AoB Plants* 2010, 1-19.
- Pott, A., Pott, V.J., 1994. *Plantas do Pantanal*. Embrapa Pantanal, Brasília.
- Pott, V.J. and Pott, A. 2000. *Plantas aquáticas do Pantanal*. Corumbá: Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Centro de Pesquisa Agropecuária do Pantanal. 404 p.

- Pott, A., Oliveira, A.K.M., Damasceno-Junior, G.A., Silva, J.S.V., 2011. Plant diversity of the Pantanal wetland. *Braz. J. Biol.* 71(1), 265-273.
- Pott, V.J. & Pott, A. 2011. Species diversity, distribution, and biomass of aquatic macrophytes of the Pantanal. In: Junk, W.J, Da Silva, C.J., Nunes da Cunha, C., Wantzen, K.M. (Eds.), *The Pantanal: ecology, biodiversity and sustainable management of a large neotropical seasonal wetland*. Pensoft Publishers, Sofia, BG. pp. 257-279.
- Raij, B., van, 1983. *Avaliação da fertilidade do solo*. Editora Franciscana (LAFRAME), Piracicaba.
- Raij, B.,van, Cantarella, H., Quaggio, J.A. & Furlani, A.M.C., 1996. *Recomendações de adubação e calagem para o Estado de São Paulo*, 2 ed. Boletim técnico, 100. Instituto Agronômico de Campinas, Campinas Campinas.
- Raulings, E.J., Morris, K., Roache, M.C., Boon, P.I., 2010. The importance of water regimes operating at small spatial scales for the diversity and structure of wetland vegetation. *Freshwater Biology* 55, 701–715.
- Rebellato, L. & Nunes Da Cunha, C. 2005. Efeito do “fluxo sazonal mínimo da inundação” sobre a composição e estrutura de um campo inundável no Pantanal de Poconé, MT, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 19: 789-799.
- R Development Core Team 2012. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <<http://www.R-project.org/>>
- Santos, S. A., Pellegrin, A. O., Moraes, A. S., Barros, A.T.M., Comastri Filho, J. A., Sereno, J.R.B., Silva, R.A.M.S. & Abreu, U.G.P. 2002. Sistema de produção de gado de corte do Pantanal. *Sistema de Produção, 01*. Embrapa Pantanal, Corumbá, MS.
- Santos, S. A., Crispim, S.M.A., Comastri Filho, J. A. & Cardoso, E. L. 2004. Princípios de agroecologia no manejo das pastagens nativas do Pantanal. *Documentos*, 63. Embrapa Pantanal, Corumbá, MS.

- Silva, J.S.V. & Abdon, M.M., 1998., Delimitação do Pantanal brasileiro e suas sub-regiões. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 33, 1703-1711.
- Silva, M.P., Mauro, R., Mourão, G., Coutinho, M., 2000. Distribuição e quantificação de classes de vegetação do Pantanal através de levantamento aéreo. *Revista Brasileira de Botânica* 23, 143-152.
- Soares, A.F., Silva, J.S.V., Ferrari, D.L., 2006. Solo da Paisagem do Pantanal Brasileiro, Adequação para o Atual Sistema de Classificação. In: Silva, J.S.V., Abdon, M.M. (Eds.), *Anais do I Simpósio de Geotecnologias no Pantanal*. Campo Grande, MS, Brasil. pp. 275-284.
- Soriano, B.M.A. 1997. Caracterização Climática de Corumbá, MS. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. *Boletim de Pesquisa* v.11, Corumbá.
- Ter Braak, C.J.F. 1986. Canonical Correspondence Analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67(5):1167-1179.
- van Langevelde, F., van de Vijver, C.A.M., Kumar, L., van de Koppel, J., de Ridder, N., van Andel, J., Skidmore, A.K., Hearene, J.W., Stroonsijder, L., Bond, W.J., Prins, H.H.T. & Rietkerk, M., 2003. Effects of fire and herbivory on the stability of savanna ecosystems. *Ecology* 84 337:350.
- Veldman, J.W. & Putz, F.E. 2011. Grass-dominated vegetation, not species-diverse natural savanna, replaces degraded tropical forests on the southern edge of the Amazon Basin. *Biological Conservation*, 144:1419–1429.

Anexo 1. Espécies por ordem de família encontradas nos períodos chuvoso (Chu), cheia (Che) e seca (Se) durante o ano de 2011 na região do Pantanal do Nabileque e do Miranda, Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brasil.

Família	Espécie	Hábito	Nabileque			Miranda		
			Chu	Che	Se	Chu	Che	Se
Acanthaceae	<i>Justicia laevilinguis</i> (Nees) Lindau	Erva	-	-	-	X	-	-
	<i>Ruellia erythropus</i> (Nees) Lindau	Erva	-	-	-	X	-	x
	<i>Ruellia tweediana</i> Griseb.	Erva	-	-	-	X	-	x
Alismataceae	<i>Echinodorus cylindricus</i> Rataj	Erva	-	-	-	X	x	x
	<i>Echinodorus longiscapus</i> Arechav.	Erva	-	-	-	X	x	x
	<i>Echinodorus paniculatus</i> Micheli	Erva	x	x	x	-	x	-
Amaranthaceae	<i>Pfaffia glomerata</i> (Spreng.) Pedersen	Erva	-	x	x	x	x	x
Annonaceae	<i>Annona</i> sp.	Plântula	-	-	-	x	-	-
Apiaceae	<i>Eryngium ebracteatum</i> Lam.	Erva	-	-	-	x	-	-
	<i>Eryngium elegans</i> Cham. & Schltdl.	Erva	-	-	-	x	x	x
Apocynaceae	<i>Asclepias mellodora</i> A.St.-Hil.	Erva	-	-	x	-	-	x
	<i>Cynanchum</i> sp.	Erva trepadeira	-	-	-	-	-	x
	<i>Mandevilla scabra</i> (Hoffmanns. ex Roem. & Schult.) K.Schum.	Erva trepadeira	x	-	x	-	-	-
	<i>Rhabdadenia pohlii</i> Müll.Arg.	Erva trepadeira	-	-	x	-	-	-
	<i>Sarcostemma clausum</i> (Jacq.) Schult.	Erva trepadeira	-	-	-	-	-	x
	<i>Tassadia berterioanum</i> (Spreng.) W.D.Stevens	Erva trepadeira	-	-	-	-	-	x
	<i>Thevetia bicornuta</i> Müll.Arg.	Arbusto	x	x	x	x	-	x
	<i>Attalea phalerata</i> Mart. ex Spreng.	Plântula	-	-	-	x	-	-
Arecaceae	<i>Bactris glaucescens</i> Drude	Plântula	-	-	x	-	-	-
	<i>Conyza bonariensis</i> (L.) Cronquist	Erva	-	-	-	x	x	x
Asteraceae	<i>Erechtites hieraciifolius</i> (L.) Raf. ex DC.	Erva	-	-	-	x	-	-
	<i>Eupatorium christieanum</i> Baker	Subarbusto	-	-	-	x	x	x
	<i>Eupatorium macrocephalum</i> Less.	Subarbusto	-	-	-	x	-	-
	cf. <i>Eupatorium</i>	Subarbusto	x	-	-	-	-	-
	<i>Melanthera latifolia</i> (Gardner) Cabrera	Erva	x	-	-	-	-	-
	<i>Mikania micrantha</i> Kunth	Erva trepadeira	x	x	-	-	-	x

	<i>Mikania parodii</i> Cabrera	Erva trepadeira	x	x	-	-	x	x
	<i>Porophyllum</i> cf. <i>runderale</i> (Jacq.) Cass.	Erva	x	-	-	-	-	-
	<i>Praxelis clematidea</i> (Griseb.) R.M.King & H.Rob.	Subarbusto	-	-	-	x	-	x
	<i>Sphagneticola brachycarpa</i> (Baker) Pruski	Erva	x	-	-	x	x	x
	<i>Vernonia rubricaulis</i> Bonpl.	Arbusto	-	-	-	x	-	-
	cf. <i>Vernonia</i>	Arbusto	x	-	-	-	-	-
Bignoniaceae	<i>Bignonia corymbosa</i> (Vent.) L.G.Lohmann	Liana	-	-	x	-	-	-
	<i>Tabebuia aurea</i> (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S.Moore	Plântula	x	-	-	x	-	-
Boraginaceae	<i>Heliotropium filiforme</i> Lehm.	Erva	-	-	-	x	-	-
Commelinaceae	<i>Commelina erecta</i> L.	Erva	-	-	-	x	x	x
	<i>Commelina schomburgkiana</i> Klotzsch	Erva	x	x	x	-	-	-
Convolvulaceae	<i>Aniseia martinicensis</i> (Jacq.) Choisy	erva trepadeira	x	-	x	x	x	x
	<i>Evolvulus nummularius</i> (L.) L.	Erva	x	-	-	x	-	-
	<i>Ipomoea chiliantha</i> Hallier f.	Erva trepadeira	x	x	x	-	-	-
	<i>Merremia umbellata</i> (L.) Hallier f.	Erva trepadeira	x	-	-	x	-	x
Cyperaceae	<i>Bulbostylis juncoides</i> (Vahl) Kük. ex Herter	Erva	-	-	-	-	x	-
	<i>Cyperus aggregatus</i> (Willd.) Endl.	Erva	-	-	-	x	x	-
	<i>Cyperus entrerianus</i> Boeckeler	Erva	-	-	-	-	x	x
	<i>Cyperus haspan</i> L.	Erva	-	-	-	x	x	x
	<i>Cyperus surinamensis</i> Rottb.	Erva	x	-	-	x	x	x
	<i>Eleocharis acutangula</i> (Roxb.) Schult.	Erva	-	-	-	-	x	-
	<i>Eleocharis elegans</i> (Kunth) Roem. & Schult.	Erva	-	-	x	x	x	-
	<i>Eleocharis interstincta</i> (Vahl) Roem. & Schult.	Erva	-	x	-	-	-	-
	<i>Eleocharis plicarhachis</i> (Griseb.) Svenson	Erva	-	-	-	-	x	-
	<i>Eleocharis</i> sp.	Erva	-	-	-	x	-	-
	<i>Fimbristylis dichotoma</i> (L.) Vahl	Erva	-	-	-	x	x	-
	<i>Kyllinga odorata</i> Vahl	Erva	-	-	-	-	x	-
	<i>Rhynchospora schomburgkiana</i> (Boeckeler) T.Koyama	Erva	-	-	-	x	x	-
	<i>Scleria melaleuca</i> Rchb. ex Schldl. & Cham.	Erva	x	x	x	x	x	x
	<i>Fuirena</i>	Erva	-	x	-	-	-	-
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum anguifugum</i> Mart.	Plântula	-	-	-	x	-	-
Euphorbiaceae	<i>Acalypha communis</i> Müll.Arg.	Subarbusto	x	x	x	x	x	x

	<i>Astraea lobata</i> (L.) Klotzsch	Erva	-	-	-	X	-	-
	<i>Caperonia castaneifolia</i> (L.) A.St.-Hil.	Erva	X	X	X	X	X	X
	<i>Croton argenteus</i> L.	Erva	X	-	-	X	-	-
	<i>Croton trinitatis</i> Millsp.	Erva	-	-	-	X	-	-
	<i>Euphorbia hyssopifolia</i> L.	Erva	X	-	X	X	-	X
	<i>Euphorbia thymifolia</i> L.	Erva	-	-	-	X	-	X
	<i>Microstachys hispida</i> (Mart.) Govaerts	Subarbusto	-	-	-	X	-	-
	<i>Sapium</i> sp.	Plântula	-	-	-	-	X	-
Fabaceae	<i>Aeschynomene cf. denticulata</i> Rudd	Erva/subarbusto	-	-	-	X	-	-
	<i>Aeschynomene histrix</i> Poir.	Erva/subarbusto	X	-	-	-	-	X
	<i>Albizia inundata</i> (Mart.) Barneby & J.W.Grimes	Plântula	-	-	-	X	-	-
	<i>Bauhinia bauhinioides</i> (Mart.) J.F.Macbr.	Arbusto	X	-	X	-	-	-
	<i>Bauhinia</i> sp.	Subarbusto	X	-	-	-	-	-
	<i>Calopogonium caeruleum</i> (Benth.) Sauvalle	Erva trepadeira	X	-	-	-	-	-
	<i>Camptosema paraguariense</i> (Chodat & Hassl.) Hassl.	Erva trepadeira	X	X	X	X	X	X
	<i>Chamaecrista nictitans</i> (L.) Moench	Erva/subarbusto	X	-	-	-	-	-
	<i>Chamaecrista serpens</i> (L.) Greene	Erva	-	-	-	X	-	-
	<i>Crotalaria maypurensis</i> Kunth	Subarbusto	X	-	-	-	-	-
	<i>Crotalaria micans</i> Link	Erva	X	-	-	X	X	-
	<i>Crotalaria pilosa</i> Mill.	Erva	X	-	-	-	-	-
	<i>Desmodium barbatum</i> (L.) Benth.	Erva	-	-	-	X	-	-
	<i>Discolobium pulchellum</i> Benth.	Subarbusto	-	X	-	-	-	-
	<i>Indigofera hirsuta</i> L.	Erva/subarbusto	-	-	-	X	-	-
	<i>Indigofera lespedezioides</i> Kunth	Subarbusto	X	X	X	X	X	X
	<i>Mimosa weddelliana</i> Benth.	Subarbusto	X	X	X	-	-	-
	<i>Rhynchosia minima</i> (L.) DC.	Erva	X	-	-	-	-	-
	<i>Senna aculeata</i> (Benth.) H.S.Irwin & Barneby	Arbusto	X	X	-	-	-	-
	<i>Senna obtusifolia</i> (L.) H.S.Irwin & Barneby	Subarbusto	X	-	X	X	X	-
	<i>Senna pendula</i> (Willd.) H.S.Irwin & Barneby	Arbusto	-	-	-	-	-	X
	<i>Senna</i> sp.	Subarbusto	-	X	-	-	-	-
	<i>Sesbania virgata</i> (Cav.) Pers.	Arbusto	-	-	-	-	-	X
	<i>Stylosanthes acuminata</i> M.B.Ferreira & Sousa Costa	Erva	X	-	-	-	X	-

	<i>Tephrosia adunca</i> Benth.	Erva	x	-	-	-	-	-
	<i>Teramnus volubilis</i> Sw.	Erva trepadeira	x	-	x	-	-	-
Hydroleaceae	<i>Hydrolea spinosa</i> L.	Erva/subarbusto	-	-	-	-	-	x
Lamiaceae	<i>Hyptis lappacea</i> Benth.	Erva	x	x	-	x	x	x
	<i>Hyptis</i> cf. <i>sinuata</i> Pohl ex Benth.	Erva/subarbusto	-	-	-	-	x	x
Malpighiaceae	<i>Byrsonima cydoniifolia</i> A.Juss.	Plântula	x	-	x	x	-	-
	<i>Heteropterys nervosa</i> A.Juss.	Subarbusto	x	x	x	-	-	-
	<i>Stigmaphyllon calcaratum</i> N.E. BR.	Trepadeira	x	-	x	x	-	x
Malvaceae	<i>Byttneria dentata</i> Pohl	Arbusto	x	x	x	-	x	x
	<i>Byttneria filipes</i> Mart. ex K.Schum.	Arbusto	-	-	-	x	-	-
	<i>Byttneria palustris</i> Cristóbal	Subarbusto	x	x	x	-	x	-
	<i>Corchorus orinocensis</i> Kunth	Erva/subarbusto	x	-	-	x	-	x
	<i>Helicteres guazumifolia</i> Kunth	Arbusto	-	x	-	-	-	-
	<i>Melochia arenosa</i> Benth.	Subarbusto	x	x	-	x	x	x
	<i>Melochia parvifolia</i> Kunth	Subarbusto	-	x	-	-	x	-
	<i>Melochia simplex</i> A. St.-Hil.	Erva/subarbusto	x	x	x	x	x	x
	<i>Pavonia angustifolia</i> Benth.	Erva/subarbusto	-	-	-	x	x	-
	<i>Pavonia sidifolia</i> Kunth	Erva/subarbusto	x	-	x	-	-	-
	<i>Sida</i> cf. <i>ciliaris</i> L.	Erva	x	-	-	x	-	x
	<i>Sida santaremensis</i> Monteiro	Erva/subarbusto	x	-	-	-	-	-
	<i>Sida viarum</i> A.St.-Hil.	Erva	-	-	-	x	x	-
	cf. <i>Peltaea</i>	Subarbusto	x	-	-	-	-	-
Menispermaceae	<i>Cissampelos pareira</i> L.	Erva trepadeira	-	-	-	-	-	x
Myrtaceae	<i>Psidium guineense</i> Sw.	Plântula	-	-	-	x	-	-
Nymphaeaceae	<i>Nymphaea belophylla</i> Trickett	Erva	-	x	-	-	-	-
	<i>Nymphaea</i> cf. <i>gardneriana</i> Planch.	Erva	-	-	-	-	x	-
	<i>Nymphaea oxypetala</i> Planch.	Erva	-	x	-	-	x	-
Onagraceae	<i>Ludwigia decurrens</i> Walter	Erva/subarbusto	-	-	-	-	x	-
	<i>Ludwigia grandiflora</i> (Michx.) Greuter & Burdet	Erva/subarbusto	-	-	-	-	-	x
	<i>Ludwigia filiformis</i> (Micheli) Ramamoorthy	Subarbusto		x	-	-	-	-
	<i>Ludwigia irwinii</i> Ramamoorthy	Subarbusto	-	-	-	x	x	-
	<i>Ludwigia lagunae</i> (Morong) H. Hara	Erva/subarbusto	-	-	-	-	x	-

	<i>Ludwigia nervosa</i> (Poir.) H.Hara	Arbusto	-	-	-	X	-	X
	<i>Ludwigia octovalvis</i> (Jacq.) P.H.Raven	Erva	-	-	-	-	X	-
	<i>Ludwigia rigida</i> (Miq.) Sandwith	Subarbusto	-	-	-	-	-	X
Passifloraceae	<i>Passiflora foetida</i> L.	Erva trepadeira	X	-	-	-	-	-
	<i>Passiflora gibertii</i> N.E.Br.	Erva trepadeira	X	-	-	-	X	X
	<i>Passiflora misera</i> Kunth	Erva trepadeira	X	X	X	-	-	X
	<i>Piriqueta cistoides</i> (L.) Griseb.	Erva	-	-	-	X	-	X
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus amarus</i> Schumach. & Thonn.	Erva	-	X	-	X	X	X
Plantaginaceae	<i>Angelonia salicariifolia</i> Bonpl.	Erva	-	-	-	X	X	-
	<i>Agalinis glandulosa</i> G.M.Barroso	Erva	-	-	-	X	-	X
	<i>Scoparia montevidensis</i> (Spreng.) R.E. Fr.	Erva	-	-	-	X	-	-
Poaceae	<i>Acroceras zizanioides</i> (Humb., Bonpl. & Kunth) Dandy	Erva	-	-	-	X	X	X
	<i>Andropogon bicornis</i> L.	Erva	-	X	-	-	X	-
	<i>Andropogon hypogynus</i> Hack.	Erva	X	X	-	X	X	X
	<i>Andropogon selloanus</i> (Hack.) Hack.	Erva	-	-	-	X	X	X
	<i>Axonopus purpusii</i> (Mez) Chase	Erva	-	-	-	X	X	X
	<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	Erva	-	-	-	-	-	X
	<i>Digitaria ciliaris</i> (Retz.) Koeler	Erva	-	-	-	-	X	-
	<i>Digitaria fuscescens</i> (J.Presl) Henrard	Erva	-	-	-	-	-	X
	<i>Eriochloa punctata</i> (L.) Ham.	Erva	X	X	-	-	-	-
	<i>Hemarthria altissima</i> (Poir.) Stapf & C.E. Hubb.	Erva	X	X	X	X	X	X
	<i>Hymenachne amplexicaulis</i> (Rudge) Nees	Erva	X	-	-	-	-	-
	<i>Ichnanthus procurrens</i> (Nees ex Trin.) Swallen	Erva	-	-	-	X	X	X
	<i>Imperata tenuis</i> Hack.	Erva	-	-	-	X	-	-
	<i>Leersia hexandra</i> Sw.	Erva	X	X	-	X	X	X
	<i>Panicum laxum</i> Sw.	Erva	X	X	X	-	X	-
	<i>Panicum mertensii</i> Roth	Erva	-	-	-	X	-	-
	<i>Panicum tricholaenoides</i> Steud.	Erva	-	-	X	-	X	X
	<i>Paspalum coryphaeum</i> Trin.	Erva	X	-	X	-	-	-
	<i>Paspalum pontanalis</i> Swallen	Erva	X	-	-	X	X	X
	<i>Paspalum virgatum</i> L.	Erva	X	X	-	-	-	-
	<i>Paspalum wrightii</i> Hitchc. & Chase	Erva	X	X	X	-	X	X

	<i>Pennisetum nervosum</i> (Nees) Trin.	Erva	-	x	-	-	-	-
	<i>Reimarochloa acuta</i> (Flüggé) Hitchc.	Erva	-	-	-	x	-	x
	<i>Schizachyrium condensatum</i> (Kunth) Nees	Erva	x	-	-	-	-	-
	<i>Setaria parviflora</i> (Poir.) M.Kerguelen	Erva	x	x	-	x	x	-
	<i>Sorghastrum cf. setosum</i> (Griseb.) Hitchc.	Erva	x	x	x	x	x	-
	<i>Trachypogon spicatus</i> (L.f.) Kuntze	Erva	-	-	-	x	x	-
Polygalaceae	<i>Polygala extraaxillaris</i> Chodat	Erva	x	-	-	x	-	x
	<i>Polygala molluginifolia</i> A.St.-Hil.	Erva	-	-	-	x	-	-
	<i>Polygala tenuis</i> DC.	Erva	-	-	-	x	-	x
	<i>Polygala timoutoides</i> Chodat	Erva	-	-	-	-	-	x
Pontederiaceae	<i>Pontederia cordata</i> L.	Erva	-	-	-	x	x	x
	<i>Pontederia parviflora</i> Alexander	Erva	-	-	-	-	x	-
Portulacaceae	<i>Portulaca fluvialis</i> D. Legrand	Erva	-	-	-	x	-	-
Rubiaceae	<i>Diodia kuntzei</i> K.Schum.	Erva	-	-	-	-	-	x
	<i>Richardia grandiflora</i> (Cham. & Schltdl.) Steud.	Erva	-	-	-	x	-	x
	<i>Spermacoce eryngioides</i> (Cham. & Schltdl.) Kuntze	Erva	x	-	-	-	x	-
	<i>Spermacoce glabra</i> Michx.	Erva	x	-	x	-	x	x
	<i>Spermacoce quadrifaria</i> (E.L.Cabral) Govaerts	Erva	-	-	-	x	-	-
	<i>Sphinctanthus hasslerianus</i> Chodat	Arbusto	-	-	x	-	-	-
	<i>Staelia thymoides</i> Cham. & Schltdl.	Erva	-	-	-	x	-	x
	<i>Tocoyena formosa</i> (Cham. & Schltdl.) K.Schum.	Plântula	-	-	-	x	-	-
Salviniaceae	<i>Salvinia auriculata</i> Aubl.	Erva	-	-	-	-	x	-
Sapindaceae	<i>Cardiospermum halicacabum</i> L.	Erva trepadeira	-	-	x	-	-	-
	<i>Paullinia pinnata</i> L.	Liana	-	-	x	x	-	-
Smilacaceae	<i>Smilax cf. irrorata</i> Mart. ex Griseb.	Trepadeira	x	-	-	x	-	x
	<i>Smilax</i> sp.	Trepadeira	x	x	x	-	-	-
Verbenaceae	<i>Lippia alba</i> (Mill.) N.E.Br. ex Britton & P.Wilson	Subarbusto	x	-	x	x	x	x
Total de espécies			74	43	42	94	71	74

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Nas formações dominadas por *B. cydoniifolia* e *T. aurea*, o tempo de inundação, textura e fertilidade do solo, estão relacionados com a densidade destas espécies, podendo ser elencados como os fatores mais decisivos na distribuição destas formações. Apesar de tolerar a baixa fertilidade do solo, *B. cydoniifolia* não é capaz de suportar períodos prolongados de inundação, já o contrário foi observado para *T. aurea*, que ocorreu nas áreas com solos férteis e maior tempo de inundação.

Apesar de *T. aurea* ser uma espécie tolerante à inundação, a expansão das populações desta espécie ocorre em ciclos de baixa inundação, quando as formações monodominantes avançam sobre os campos, porém, ciclos contínuos de secas não acontecem há pelos menos 38 anos, o que implica numa fragilidade associada à continuidade natural destas formações no Pantanal e que deve ser levada em consideração numa discussão sobre a possível utilização econômica deste recurso no futuro.

A atividade alelopática de *B. cydoniifolia*, detectada a partir de bioensaios em laboratório com uma espécie alvo, pode ser um indício de que a liberação de compostos alelopáticos também pode ocorrer no ambiente e propiciar a dominância desta espécie, entretanto esta questão merece investigações que incluam espécies nativas nos testes padronizados em laboratório, assim como experimentos em campo.

A estrutura das comunidades herbáceas na região do Nabileque e Miranda está, em grande parte, explicada pelas características do solo, onde os atributos químicos e texturais exibiram forte correlação com a cobertura das espécies. *Acalypha communis* é um exemplo de espécie que, apesar da diferença no nível de inundação entre os períodos do ano, ocorreu de acordo com determinadas características do solo, ou seja, nas duas áreas de estudo e nos três períodos sempre relacionada aos maiores teores de Al e areia. No Miranda a inundação está mais relacionada às espécies que

ocorrem somente nesse período, como *Nymphaea oxypetala*, ou com aquelas que apresentam maior tolerância à inundação, como *Leersia hexandra*. Na região do Nabileque, a presença de argila, matéria orgânica e Mn mostraram elevada correlação com a cobertura de poucas espécies de gramíneas, em especial *Paspalum wrightii*, que em todos os períodos esteve fortemente relacionada a estas variáveis.