

Ana Carolina de Oliveira Neves

**Plasticidade morfológica, alometria e dinâmica espaço-temporal de populações de
Echinodorus paniculatus Micheli (Alismataceae) em resposta ao regime
de cheia e seca do Pantanal, sub-regiões de Miranda e Abobral.**

Campo Grande/MS
Centro de Ciências Biológicas e da Saúde – CCBS
Universidade Federal de Mato Grosso do Sul
2007

Ana Carolina de Oliveira Neves

**Plasticidade morfológica, alometria e dinâmica populacional de
Echinodorus paniculatus Micheli (Alismataceae) em resposta ao regime
de cheia e seca do Pantanal, sub-regiões de Miranda e Abobral.**

Dissertação apresentada ao programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

Orientador:

Prof. Dr. Flavio Antonio Maës dos Santos

Co-orientador:

Prof. Dr. Frederico Santos Lopes

Campo Grande/MS
Centro de Ciências Biológicas e da Saúde – CCBS
Universidade Federal de Mato Grosso do Sul
2007

PIRATAS DO TIETÊ - Laerte



Agradecimentos

*“No Pantanal
não se pode passar régua
Sobre muito quando chove.
Régua é existidura de limites
E o Pantanal não tem limites (...).”*
Manoel de Barros

“Uma viagem longa para uma grande mudança”, foi o que eu disse a uma amiga, há exatos dois anos, justificando porque iria de Belo Horizonte para Campo Grande de ônibus, e não de avião. Geograficamente, a mudança representava um afastamento de 1453km da minha cidade natal, onde passara toda a minha vida até então. Profissionalmente, eu passava da graduação para o mestrado, dos campos rupestres para o Pantanal; mudaria de universidade, de professores, de colegas e de orientador. Na minha experiência de vida, representava a inauguração de uma nova época – a era da descoberta das pequenas burocracias do dia a dia, como que os colchões têm densidade e que a diferença de voltagens é um problema relevante, até questões menos pragmáticas, como solidão, solidariedade, saudade e que a vida dá uma safra só. No meio disso, muita ecologia, tereré & Almir Sater.

Alguns me perguntam sobre o Pantanal, sobre esses dois anos. Às vezes, eu nem gosto de falar. Contar pela metade o todo que sucedeu, sem a glória do acontecido, não é o que minha história merece. Como explicar o que aconteceu num lugar que não tem limites? Para que minha experiência contada não se limitasse a um breve “Legal, aproveitei muito”, criei um blog (www.ruderal.blogspot.com), que saciou meu desejo de compartilhar minhas experiências e divulgar a ciência que aprendi e participei (o que é finalmente apresentado nessa dissertação).

Há mais de dois anos, venho preparando a lista ‘mental e cordial’ daqueles a quem agradeço por terem participado da minha adaptação com a nova fase. Nisso, vai uma longa relação de funcionários da universidade, vizinhos, colegas, professores, amigos de todo o Brasil, muitos anônimos, seres que não são nem gente: um bugio, os *Echinodorus*, as flores noturnas das ninféias, o céu estrelado do Pantanal, o rio Miranda. Agradeço à vida, à consciência, à realidade, à natureza. Mas, de novo, aquela questão: como listar em duas folhas de papel todos os que me foram caros nesses dois anos, sem ser injusta deixando alguém de fora? Esclareço que os agradecimentos que se seguem referem-se apenas aos que estiveram mais intimamente ligados à preparação dessa dissertação, e cujo apoio foi essencial para o seu desenvolvimento.

Agradeço ao Flavio – Flavião -, que sem me conhecer pessoalmente, aceitou o desafio de me orientar á distância, em um campo distante e desconhecido para mim, e de certa forma, para ele também. O Flavio é desses mestres que não fornecem ensinamentos pré-fabricados ou truques aos discípulos, mas indicam o caminho para o conhecimento através da nossa própria experiência. Compartilha com generosidade e surpreendente humildade sua enorme sabedoria e estimula o aluno com idéias e possibilidades das mais diversas, sem, no entanto, ‘entregar o peixe’. Estimula nossa liberdade e autonomia, sem perder em nenhum momento a confiança na gente. Agradeço ao Flavio pela oportunidade de trabalharmos juntos e pelas belezas compartilhadas, dos chapéus-de-couro às Cecrópias.

Ao Fred, agradeço pela enorme experiência compartilhada sobre o Pantanal e outros quebra-cabeças, como plantas clonais, rametes e genetes, indivíduos e módulos. O Fred, com maestria, me iniciou (e nos inicia, os aspirantes a ecólogos) nesses temas mais abstratos da ecologia, lançando

uma profusão de idéias que abrem novos caminhos na nossa forma de conceber a ciência a que nos dedicamos.

Ao Marquinho, Samuel e Lara, a maravilhosa equipe de campo, faço um agradecimento especial. Marquinho, meu conterrâneo, obrigada por me acolher desde nosso primeiro encontro, e me incluir nas suas coletas que, com sua generosidade, logo se tornaram nossas. Valeu pela persistência, pela força e – agora eu que o digo - por me fazer acreditar que somos capazes de desempenhar nosso trabalho mesmo com qualquer tipo de dificuldade. Sam, obrigada pela parceria, pelo acolhimento desde o início, e no final, quando o Marquinho nos deixou e nos tornamos a resistência da nossa equipe de campo. Lara Croft, não poderia desejar (e nunca imaginei!) uma companheira mais especial que você. Mais que uma ajudante fiel e prestativa, você tem o dom da sensibilidade e da curiosidade, e seu envolvimento definitivo com os *Echinodorus* foi admirável. Agradeço pela sua ajuda, pelas nossas discussões com os pés fincados no brejo, pela sua praticidade e opiniões independentes, que sem dúvida me ajudaram a compreender um pouco mais dos *Echinodorus*. Sem vocês três, meus amigos, o Pantanal não teria as cores com as quais o conheci, e amei.

Agradeço a todos os outros ajudantes de campo e laboratório, voluntários generosos e imprescindíveis, além de amigos queridos: Massao, Guili, Carlito Tévez, Neto, Eli, Paulêra, Paulinha e Jack.

Ao Seu Geraldo, o maior historiador natural que já conheci, agradeço carinhosamente pela amizade e pelos ensinamentos ‘de coração a coração’ lançados ininterruptamente com o maior despreendimento. Agradeço pela amizade e por me apresentar sua sabedoria rara, inexistente nos livros, que fez com que eu definitivamente me encantasse pelo Pantanal e o compreendesse com maior sensibilidade.

Sou imensamente grata ao Antônio e Prof. Júlio, da Propp, aos motoristas que nos conduziram no campo, ao Cícero, Sônia, Seu Assis, Dona Odete e a todos os outros funcionários da Base de Estudos do Pantanal, que se privam durante dias das suas famílias e amigos para nos fornecer o maior conforto possível e as melhores condições de trabalho no Pantanal. Obrigada pelo acolhimento, amizade, companhia e informações empíricas compartilhadas.

Agradeço à Rose, secretária do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da UFMS, que sempre exerceu seu trabalho com grande presteza e disposição. Agradeço também aos professores do mestrado, sempre acessíveis às inquisições dos alunos, com quem aprendi muito e discuti desde estatística (valeu Joshua!) até divulgação científica (um dia terminei aquele livro, Gustavo). Agradeço ao Prof. Fernando Paiva, grande amigo, pelo carinho paternal e pela boa prosa.

Zucco, Paulinha, Jackeceli, Elidiane e Camila - meus *roomates* -, muitas vezes, vocês foram as pessoas mais próximas, que melhor me conheceram e com quem eu primeiro contava. Por isso, vocês se tornaram minha família, na alegria e na tristeza, na saúde e na doença, e na resolução dos pepinos com a imobiliária e a locadora.

Agradeço aos colegas do mestrado, em especial aos grandes amigos que fiz: Paulera, Zucco, Sergi, Gi e Silvinha. Aos amigos do curso de campo, com quem compartilhei um dos momentos mais incríveis da minha profissão. Vocês são inesquecíveis!

À Érica Módena e família, que me acolheram desde a prova de seleção com o maior carinho,

deliciosos almoços e churrascos, agradeço pela generosidade e pelo porto seguro que representaram para mim.

Difícil encontrar palavras para agradecer aos meus pais Jeter e Judite, e ao meu irmão Léo, que encararam comigo esse desafio, me apoiando de todas as formas e enfrentando juntos as dificuldades, incluindo a saudade. Mesmo à distância, participaram de tudo, me estimulando emocionados, dos problemas mais cotidianos à redação dessa dissertação, incluindo minhas incursões no universo da divulgação científica.

Ao Dimitri, que desde o início aceitou entusiasmado e participou dessa nova fase, agradeço pelo amor, amizade e solidariedade. Mesmo à distância, você esteve sempre próximo, Dimi. Você foi meu ego-gêmeo, quase um amigo imaginário, de tão presente, com quem eu explorei Campo Grande e viajei pelo Pantanal, estudei nas madrugadas e intimamente compartilhei minhas experiências, antes de dividi-las pessoalmente. Sua maneira generosa de amar muitas vezes me acalmou, confortou e estimulou, sendo fundamental para que eu cumprisse essa etapa.

“ (...) O Pantanal é brejo na cheia e continua a ser na seca, naqueles recônditos onde as plantas aquáticas sempre vicejam, onde os jacarés repousam e os mosquitos proliferam. Os brejos de lama, das macegas dos camalotes, de estranhos bichos que se esgueiram no barro, as águas turvas. O domínio dos animais frios, anfíbios e répteis, da sucuri, da caiçaca e da boca-de-sapo.

Mas é lá também que crescem os jardins de plantas aquáticas, das flores roxas dos camalotes, das brancas dos chapéus-de-couro, das pervincas perfumadas, das flores noturnas das ninfêias. Das muitas formas de vida: as aquáticas livre-flutuantes, as flutuantes-enraizadas, as emergentes, as submersas, as que crescem sobre outras aquáticas, epífitas tão diferentes das que crescem sobre árvores. É no brejo que os animais buscam água na seca. E é lá que tudo se cria: alevinos, girinos, insetos. As aves nidificam entre as plantas do brejo. Uma espécie de sopa primordial - para as trevas ou para a luz, conforme se queira. O desconhecido, o selvagem, o inatingível. Tudo o que nos amedronta e não se pode dominar. Ou a simbologia da fertilidade, da transformação - a mãe-natureza.

Eu gosto do brejo, e é lá que quero estar.”

Ana Carolina Neves in No Ruderal... lá no Pantanal
(www.ruderal.blogspot.com)

Índice

Resumo.....	11
Abstract.....	12
Introdução Geral.....	13
Referências Bibliográficas	15

Capítulo 1: Plasticidade morfológica de *Echinodorus paniculatus* Micheli (Alismataceae) em resposta à variação espacial e temporal do nível da água no Pantanal-Sul

Resumo.....	19
1. Introdução	20
2. Material e métodos	
2.1 Espécie estudada.....	21
2.2 Área de estudo.....	22
2.3 Medição do nível da água e umidade do solo.....	22
2.4 Coleta das plantas.....	23
2.5 Plasticidade das hastes e folhas.....	23
2.6 Alocação diferencial de biomassa.....	24
2.7 Análises gráficas e estatísticas.....	24
3. Resultados	
3.1 Nível d'água e umidade do solo.....	24
3.2 Plasticidade das hastes e folhas.....	24
3.3 Alocação diferencial de biomassa.....	25
4. Discussão.....	26
5. Agradecimentos.....	29
6. Referências Bibliográficas.....	29
7. Figuras.....	32

Capítulo 2: Influência da variação espaço-temporal do nível d'água na alometria de *Echinodorus paniculatus* Micheli (Alismataceae), no Pantanal-Sul

Resumo.....	38
1. Introdução.....	39
2. Material e métodos	

2.1 Espécie estudada.....	40
2.2 Área de estudo.....	41
2.3 Medição do nível da água e umidade do solo.....	41
2.4 Coleta das plantas.....	42
2.5 Relação entre as medidas e biomassa das plantas.....	42
2.6 Estimativa da biomassa das plantas.....	43
3. Resultados	
3.1 Nível d'água e umidade do solo.....	43
3.2 Relação entre as medidas e biomassa das plantas.....	43
3.3 Estimativa da biomassa das plantas.....	44
4. Discussão.....	44
5. Conclusão.....	46
6. Agradecimento.....	47
7. Referências Bibliográficas.....	47
8. Figuras.....	50

Capítulo 3: Dinâmica de populações de *Echinodorus paniculatus* Micheli (Alismataceae) em resposta à variação espacial e temporal do nível da água no Pantanal-Sul

Resumo.....	62
1. Introdução.....	63
2. Material e métodos	
2.1 Espécie estudada.....	65
2.2 Área de estudo.....	65
2.3 Marcação das parcelas.....	66
2.4 Medição do nível da água e umidade do solo.....	67
2.5 Estrutura espacial das populações.....	67
2.6 Estrutura das populações.....	68
2.7 Densidade populacional.....	68
3. Resultados	
3.1 Nível da água e umidade do solo.....	69
3.2 Estrutura espacial das populações.....	69
3.3 Densidade de Rosetas Por Parcela.....	70
3.4 Estrutura das populações.....	70

4. Discussão	
4.1 Estrutura espacial das populações.....	71
4.2 Densidade de rosetas por parcela.....	72
4.3 Estrutura das populações.....	73
5. Agradecimento.....	75
6. Referências Bibliográficas.....	75
7. Figuras.....	79
Considerações Finais.....	88

Resumo

Em locais inundados, o nível d'água é um dos mais importantes fatores, se não o principal, influenciando na composição, zanação e processos das comunidades vegetais. As variações do nível d'água provocam mudanças no ambiente, que vão desde a redução da oxigenação e da luminosidade, até alterações na composição da comunidade, incluindo mudanças nas características dos sedimentos, na velocidade d'água e na exposição a ventos e ondas, que em última instância afetam as taxas de fotossíntese. As macrófitas aquáticas são um dos grupos com maior plasticidade fenotípica. Desenvolveram várias adaptações para sobreviver em ambientes sazonais, as quais são refletidas na sua dinâmica populacional. *Echinodorus paniculatus*, popularmente conhecida como chapéu-de-couro-folha-fina, é uma macrófita emergente com estratégias de propagação mixtas (sexuada, por brotamentos de rizomas e por pseudoviviparidade), comum em lagoas rasas ou temporárias no Pantanal. As inundações na planície ocorrem anualmente no verão, sendo seguidas por meses de seca, embora também ocorram flutuações plurianuais, que produzem períodos prolongados de fortes secas e inundações. Nesse trabalho analisamos as respostas de *E. paniculatus* às variações espaciais e temporais do nível d'água, com relação à plasticidade morfológica, alocação diferencial de biomassa, alometria, dinâmica populacional baseada na altura das rosetas e estrutura espacial. Nossos resultados indicam a existência de rosetas com dois tipos de arquitetura, vivendo em ambientes com diferentes condições de inundação. Em locais secos, as plantas têm pecíolos curtos, tendência a apresentar limbos foliares menores, grande quantidade de matéria orgânica morta acumulada em uma roseta basal seca, florescendo tardiamente com relação às plantas de locais inundados. Nestes as rosetas têm quantidade de hastes semelhante às rosetas de locais secos, mas têm pecíolos mais compridos, folhas emergentes na estação cheia, limbos foliares maiores e possivelmente mais finos, e pouca biomassa morta acumulada. Ao longo do tempo, a forma das plantas de locais secos e inundados pode se modificar, com as áreas foliares se igualando do meio até o final da cheia, e eventualmente, sem seguir um padrão, o comprimento dos pecíolos pode se assemelhar. Como consequência das variações na forma das rosetas, a cada mês, e em locais inundados ou secos num mesmo momento, diferentes equações são necessárias para estimar a biomassa das plantas. O nascimento de rosetas por sementes ou brotamentos de rizomas se dá em solo úmido, geralmente no início da cheia, quando são observadas as maiores densidades populacionais. Em locais inundados a densidade diminui bastante e os pecíolos se alongam, permanecendo erguidos devido à capacidade de flutuação do aerênquima, mantendo as folhas emersas. Nessa época, surgem rametes pseudo-vivíparos nas inflorescências. Após um período passível de dispersão, na cheia, os rametes pseudovivíparos provavelmente se estabelecem na vazante. Em locais muito secos as densidades populacionais são baixas, as porções aéreas das rosetas morrem e elas permanecem na forma de rizomas subterrâneos, que rebrotam com a chegada das chuvas. O padrão espacial das populações não foi determinado pelo nível d'água em pequena escala, embora em uma escala maior, sua ocorrência seja associada a locais temporariamente sujeitos à inundação.

Palavras-chave: chapéu-de-couro, Alismataceae, ecologia vegetal, dinâmica populacional, Pantanal-Sul.

Abstract

In flooded regions, the water level is the most important factor determining composition, processes and zonation of plant communities. Water level fluctuations cause various changes in the environment, from reductions in oxygen and light concentrations to changes in community composition, including changes in sediment characteristics, water velocity and plant exposure to wind and waves. Ultimately, such factors exert considerable impact on photosynthesis rates. Aquatic macrophytes are a major group with highest phenotypical plasticity. These plants have developed many adaptations in order to survive in seasonal environments, which are reflected in their population dynamics. *Echinodorus paniculatus*, known as 'amazon sword plant' is an emergent rhizomatous and pseudoviviparous macrophyte that can also propagate via sexual reproduction. It is usually found in shallow and temporary lakes in Pantanal. Floods in the Pantanal plain occur annually in the summer, followed by dry months, although fluctuations in consecutive years may also occur and cause long cycle periods of strong floods and dry seasons. In this study we investigated the above-ground morphological plasticity, the biomass allocation pattern, allometry, population dynamics based on rosette height, and the spatial structure of *E. paniculatus* in response to spatio-temporal fluctuations in water level. Our results indicate the existence of rosettes with two types of architecture in environments with different flood conditions. In dry places, plants have short petioles, tend to present smaller blades, have great amount of accumulated debris in a basal dry rosette, and flowers are produced later than in plants in flooded areas. In flooded environments, rosettes have as many stems as the ones in dry regions but have longer petioles that support emergent leaves in flooded season, bigger and possibly thinner blades, and less accumulated debris. Plant architecture in dry and flooded regions may change in the course of the year. Hence, from the middle to the end of the wet season, leaf areas in plants living in environments with both conditions may stabilize, and eventually, the length of petioles can become similar even though in a random pattern. As a consequence of the variations in rosette architecture, each month either in flooded and dry areas, different equations are required to estimate plant biomass. The birth of seedlings and rhizome sprouts' ramets occur in humid soil, generally in the beginning of the wet season, when the highest population densities are observed. In flooded regions the density falls and the petioles elongate remaining lifted up due to aerenchyma buoyancy ability, keeping leaves out of water. At this time, pseudoviviparous ramettes grow in inflorescences. After some period, when they can disperse in the flooded season, they settle in drawdown. In very dry soils population densities are low, the above-ground portions of rosettes die and plants remain alive underground as rhizomes, which sprout in the next wet season. The spatial patterns of populations were not determined by water level at a small scale, even though in a larger scale *E. paniculatus* occurrence is associated with seasonally flooded regions.

Key-words: Amazon sword plant, Alismataceae, plant ecology, population dynamics, Southern Pantanal.

Introdução Geral

O Pantanal é uma das maiores planícies de inundação do mundo (Harris *et al.* 2005), com 147.572 km² (Alho & Gonçalves 2005). Sofre inundações anualmente no verão, sujeitas a flutuações plurianuais, que produzem períodos prolongados de fortes secas e cheias (Alho & Gonçalves 2005). As inundações têm origem pluvial e fluvial, e decorrem da dificuldade de drenagem pela baixa declividade do terreno, que varia de 3 a 5cm por km no sentido leste-oeste e de 1 a 30cm por km no sentido norte-sul (ANA 2004 *apud* Alho & Gonçalves 2005). Este, que é o fenômeno hídrico mais importante da região, caracteriza o Pantanal como um sistema peculiar e causa a alternância das fases aquática e terrestre na vegetação, que responde com grande plasticidade (Pott 2000). Ali, as plantas aquáticas se distribuem por uma grande variedade de ambientes, como rios, brejos, campos inundáveis, corixos, lagoas de meandro, lagoas temporárias (baías e salinas), campos inundáveis, lagoas permanentes, vazantes e corpos d'água feitos pelo homem, como as caixas de empréstimo, criadas pela retirada de terra do entorno das rodovias para a construção dos seus aterros (Pott & Pott 2000). Essa heterogeneidade de habitats, juntamente com as variações sazonais do nível d'água, da temperatura e umidade do ar, fazem do Pantanal um dos quatro principais centros de diversidade de macrófitas aquáticas no Brasil (Pedralli 1992).

O Pantanal é considerado Patrimônio Nacional pela Constituição Federal de 1988 e Reserva da Biosfera pela UNESCO em 2000. Abriga Sítio Ramsar, conferido pela Convenção Internacional de Áreas Úmidas, desde 1993, e foi indicado como área úmida de relevante importância na 7^a Conferência Internacional da INTECOL (International Wetlands Conference) (Alho & Gonçalves 2005). No atual momento de conscientização sobre a água doce como um recurso natural não renovável e limitado, as atenções de instituições de pesquisa, órgãos governamentais e ONGs de todo o mundo se voltam para os ambientes aquáticos. Exemplo disso é o incentivo, pelas Nações Unidas, de medidas que visam a melhor utilização da água durante o período de 2005 a 2015, proclamado o Decênio Internacional de Ação “Água Para Vida”.

Entretanto, atualmente o Pantanal encontra-se ameaçado por cinco grandes projetos: a Termopantanal, uma termoelétrica formada por uma usina em Corumbá, no lado brasileiro, e outra em Puerto Suárez, na Bolívia, num investimento da empresa brasileira EBX; o pólo gás-químico em Corumbá - usina para processar gás natural boliviano e retirar seus subprodutos para uso industrial, num projeto dos governos estadual e federal (incluindo a Petrobrás) e da iniciativa privada; o pólo minero-siderúrgico, que reunirá empresas para processamento de ferro e manganês extraídos na região de Corumbá, num projeto negociado pelo governo com o grupo Rio Tinto do Brasil; a hidrovía Paraguai-Paraná, com 3.400 km de extensão - um projeto dos governos do Paraguai, Uruguai, Argentina e Brasil, com financiamento do BID e Pnud; e a instalação de cinco usinas de

açúcar e álcool no entorno do Pantanal até 2010, por meio de projeto de lei, numa iniciativa do Governo de Mato Grosso do Sul. Além da poluição atmosférica e de rios, vazamentos e pressão por desmatamento, que podem ser geradas pelos três primeiros projetos, a hidrovía prevê retificações e rebaixamento do leito do rio Paraguai, além de explosões de rochas e construção de diques nos afluentes. Como consequência, a planície do Pantanal pode não receber água na cheia e o movimento de barcos pode acelerar a erosão nas margens (Fonte: Folha de São Paulo). A instalação de usinas de açúcar e álcool pode resultar na poluição de cursos d'água por agrotóxicos e vinhoto, no desgaste do solo devido à monocultura da cana e no assoreamento dos rios devido à retirada da vegetação nativa, a exemplo do que ocorreu na região do baixo rio Taquari (MS). Num desastre que é considerado o mais grave problema ambiental e socioeconômico do Pantanal, uma área de 5.000 km² (correspondente a 3,6% do Pantanal) teve seu ciclo de cheias e secas destruído, sendo transformada em área de alagamento permanente pelo assoreamento do rio Taquari, devido ao desmatamento. Os resultados foram a diminuição da oferta de pescado, alterações na cadeia alimentar de animais aquáticos e semi-aquáticos, na criação de gado e em culturas de subsistência, além da migração das populações humanas locais (Galdino *et al.* 2006).

Este triste exemplo ilustra como a conservação dos recursos hídricos e da biodiversidade do Pantanal dependem da compreensão das suas variações sazonais. Por sua vez, as respostas das plantas aquáticas aos ciclos de cheia e seca são cruciais para a compreensão da dinâmica da vegetação e para a conservação do ecossistema, uma vez que milhares de outros organismos dependem delas. As plantas aquáticas são sítio de nidificação de aves e jacarés; oferecem alimento e refúgio a diversos organismos aquáticos e terrestres, incluindo moluscos e alevinos que servem como iscas para pescadores e contribuem para o turismo e economia da região; têm grande valor medicinal, forrageiro, apícola, ornamental, científico e sócio-econômico, como utilização do solo orgânico (histossolo) para o cultivo de hortaliças. Entretanto, apesar da importância de estudos sobre a dinâmica da vegetação do Pantanal, sobretudo quantitativos, existem poucas informações a esse respeito (Pott 2000). Alguns trabalhos foram realizados por Scremin-Dias (2000), sobre a caracterização morfo-anatômica de duas espécies de *Echindorus* durante os períodos de cheia e de seca, e por Pivari (2006), sobre a dinâmica de macrófitas aquáticas em ilhas flutuantes (baceiros). No entanto, não temos conhecimento de nenhum trabalho que tenha utilizado parcelas permanentes, em que os mesmos *stands* de plantas tenham sido acompanhados com periodicidade. Isso provavelmente se deve à dificuldade de, num ambiente sujeito a variações tão extremas do nível d'água, estabelecer parcelas permanentes, as quais podem desaparecer submersas, cobertas pela vegetação ou pisoteadas por gado.

Echinodorus paniculatus, popularmente conhecida como chapéu-de-couro-folha-fina, é a espécie vegetal mais popular em aquarofilia. Trata-se de uma espécie ornamental, muito decorativa, medicinal, apícola, forrageira para bovino, búfalo, cavalo, veado, cervo (Pott & Pott 2000) e peixe e tem suas folhas e frutos comidos pelo pacu (Conceição & Paula 1990 *apud* Pott & Pott 2000). Na área amostrada é a espécie mais freqüente do gênero, o que é corroborado por Guimarães (1999). Entretanto, pode estar extinta no estado de São Paulo, já que as últimas coletas datam do início do século XX (Pansarim & Amaral 1998). É uma espécie com grande potencial para ajudar-nos a compreender a dinâmica da vegetação aquática do Pantanal em resposta aos ciclos de cheia e seca pois: a) Apresenta plasticidade morfológica entre estas duas fases; b) Tem estratégias reprodutivas mistas, utilizadas pela maioria das plantas perenes para lidar com diferentes fatores seletivos, muitas vezes opostos (Worley & Harder 1996), incluindo seca e cheia (Coelho *et al.* 2005a, Coelho *et al.* 2005b, Nielsen *et al.* 2006). Assim, além de se propagar sexualmente, e clonalmente por brotamentos de rizomas, apresenta uma terceira estratégia de propagação que é rara e tem sido compreendida como uma adaptação para ambientes sazonais: a pseudoviviparidade, definida como a produção de recrutas de origem assexuada a partir de tecidos reprodutivos (Coelho *et al.* 2006, Elmqvist & Cox 1996). Apesar da maioria das dez espécies do gênero *Echinodorus* que ocorrem no Pantanal serem pseudovivíparas (E. Scremin-Dias, *com. pess.*), nenhuma espécie da família Alismataceae foi citada na listagem realizada por Elmqvist & Cox (1996), onde constam apenas 50 espécies de angiospermas pseudovivíparas; c) É espécie abundante em todo o Pantanal, sendo facilmente encontrada.

O conhecimento gerado acerca das respostas morfológicas, demográficas e das estratégias reprodutivas de *E. paniculatus* às inundações sazonais poderá ajudar a definir estratégias para conservar, manejar ou controlar suas populações contribuir para a compreensão da dinâmica da vegetação do Pantanal; contribuir para o conhecimento da plasticidade morfológica, alometria, dinâmica populacional e estratégias reprodutivas de plantas herbáceas em ambientes sazonais; e ajudar a compreender as vantagens das formas de propagação sexuais e clonais, incluindo a pseudoviviparidade, sobre a qual ainda se sabe muito pouco (Coelho *et al.* 2006).

Referências Bibliográficas

Alho, C. J. R. & Gonçalves, H. C. 2005. *Biodiversidade do Pantanal: Ecologia e Conservação*. Ed. Uniderp. Campo Grande.

- Coelho, F. F., Capelo, C., Neves, A. C. O., Martins, R. P. & Figueira, J. E. C. 2006. Seasonal timing of pseudoviviparous reproduction of *Leiothrix* (Eriocaulaceae) rupestrian species in South-eastern Brazil. *Annals of Botany* 98: 1189–1195.
- Coelho, F. F., Deboni, L. & Lopes, F. S. 2005a. Density-dependent reproductive and vegetative allocation in the aquatic plant *Pistia stratiotes* (Araceae) *Rev. Biol. Trop.* vol. 53 (3-4): 369-376.
- Coelho, F. F., Lopes, F. S. & Sperber, C. F. 2005b. Persistence strategy of *Salvinia auriculata* Aublet in temporary ponds of Southern Pantanal, Brazil. *Aquatic Botany* 81: 343-352.
- Elmqvist, T. & Cox, P. A. 1996. The evolution of vivipary in flowering plants. *Oikos* 77:3-9.
- Galdino, S. Vieira, L. M. & Pellegrin, L. A. 2006. *Impactos Ambientais e Socioeconômicos na Bacia do Rio Taquari – Pantanal*. Embrapa Pantanal. Corumbá, 356p.
- Guimarães, E. S. 1999. *Alismataceae da Região Sul do Pantanal mato-Grossense*. Dissertação apresentada ao Departamento de Botânica do IB da USP. São Paulo.
- Harris, M. B., Tomas, W., Mourão, G., Silva, C. J., Guimarães, E., Sonoda, F. & Fachim, E. 2005. Safeguarding the Pantanal Wetlands: threats and conservation initiatives. *Biological Conservation* 19 (3): 714-720.
- Nielsen, U. N., Riis, T. & Brix, H. 2006. The importance of vegetative and sexual dispersal of *Luronium natans*. *Aquatic Botany* 84: 165–170.
- Pansarim, E. R. & Amaral, M. C. E. 1998. Flora fanerogâmica do estado de São Paulo: família Alismataceae. In: *Resumos do 12º Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo*. Piracicaba, pp: 72-73.
- Pedralli, G. 1992. Macrófitos aquáticos: centros de diversidade. *Ciência Hoje*, vol. 14, n. 79, p. 56-57.
- Pivari, M. O. D. 2006. *Dinâmica de macrófitas aquáticas de ilhas flutuantes (baceiros) do Pantanal – Sub-regiões do Abobral e Miranda*. Tese defendida no Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, UFMS. Orientador: Prof. Arnildo Pott. Campo Grande.
- Pott, A. 2000. Dinâmica da vegetação do Pantanal. Pp. 172-175. In *Tópicos Atuais em Botânica - Palestras Convidadas do 51º Congresso Nacional de Botânica* (ed. Cavalcanti, T. B. & Walter, B. M. T.). Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia /Sociedade Botânica do Brasil. Brasília.
- Pott, A. & Pott, V. J. 2000. *Plantas Aquáticas do Pantanal*. Embrapa. Brasília.
- Scremin-Dias, E. 2000. *Caracterização morfo-anatômica dos órgãos vegetativos de Echindorus paniculatus Micheli e Echinodorus tenellus (Mart.) Buchenau (família Alismataceae), durante*

os períodos da cheia e da seca no Pantanal Sul-Mato-Grossense. Tese defendida no Instituto de Biociências, USP. Orientador: Profa. Dra. Berta Lange de Morretes. São Paulo.

Worley, A. C. & Harder, L. D. 1996. Size-dependent resource allocation and costs of reproduction in *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae). *Journal of Ecology* 84: 195-206.

Capítulo 1

Plasticidade morfológica de *Echinodorus paniculatus* Micheli (Alismataceae) em resposta à
variação espacial e temporal do nível da água no Pantanal-Sul

Ana Carolina de Oliveira Neves, Lara Carneiro Romero,
Frederico Santos Lopes e Flavio Antonio Maës dos Santos

A ser submetido ao periódico Aquatic Botany

Plasticidade morfológica de *Echinodorus paniculatus* Micheli (Alismataceae) em resposta à variação espacial e temporal do nível da água no Pantanal-Sul

Ana Carolina de Oliveira Neves¹, Lara Carneiro Romero², Frederico Santos Lopes¹ e Flavio Antonio Maës dos Santos³

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, CEP 549, 79070-900, Campo Grande, MS, Brasil. Tel/Fax: (67) 3345-7342. E-mail: ananeves@gmail.com

² Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, CEP 549, 79070-900, Campo Grande, MS, Brasil.

³ Departamento de Botânica, Instituto de Biologia, UNICAMP, CP 6109, 13083-970, Campinas, SP, Brasil.

Resumo

A plasticidade fenotípica é de extrema importância entre as plantas devido às suas limitações de mobilidade e comportamento verdadeiro e à forma de crescimento modular. A modificação do fenótipo em resposta às variações no ambiente maximiza a performance dos organismos, tornando-os oportunistas em períodos ou locais com recursos fartos ou mantendo-os funcionais sob condições estressantes. As macrófitas aquáticas constituem um dos grupos mais conhecidos por sua grande plasticidade fenotípica, sobretudo as espécies emergentes, que são fixas no substrato e sujeitas a variações no nível da água. Neste trabalho descrevemos como rosetas de *Echinodorus paniculatus* (Alismataceae), uma macrófita emergente, respondem *in situ* às variações do nível da água ao longo do tempo e no espaço no Pantanal-Sul, com relação à morfologia das partes aéreas e alocação diferencial de biomassa. Observamos que em locais secos as plantas têm pecíolos curtos, grande quantidade de matéria orgânica morta acumulada e tendência a apresentar limbos foliares menores. Em locais quase sempre inundados, as rosetas têm pecíolos mais compridos, folhas emergentes na estação cheia, limbos foliares maiores, pouca biomassa morta acumulada e florescem antecipadamente em relação às plantas em locais secos. A variação temporal no nível da água não influenciou na quantidade de hastes por roseta, mas houve uma tendência da área foliar aumentar com a inundação, e os pecíolos se alongaram. Ao longo do ano, a forma das plantas de locais secos e inundados se modificou, com as áreas foliares se igualando do meio até o final da cheia, e, sem seguir um padrão claro, os comprimentos dos pecíolos se assemelharam. A plasticidade dos pecíolos e a presença de aerênquima (um tecido frágil, que maximiza as trocas gasosas quando

submerso) são as principais estratégias da planta para tolerar as inundações. Na cheia, os pecíolos alongados e sua capacidade de flutuação possibilitam que as folhas fiquem emersas, evitando a redução da taxa fotossintética freqüente em águas estagnadas, devido à hipoxia, à competição com plantas submersas e flutuantes, e ao sombreamento causado por estas, pela cor da água e/ou pelo acúmulo de perifíton e detritos sobre as folhas. Na seca, como o aerênquima torna os pecíolos frágeis, estes sofrem encurtamento para que permaneçam erguidos.

Palavras-chave: Alocação diferencial de biomassa, Macrófita Aquática, Emergente, Planície Inundável.

1. Introdução

A heterogeneidade ambiental é uma das mais importantes forças seletivas na natureza (Hutchings & de Kroon 1994, Sibly 1997 *apud* Novoplansky 2002). Algumas respostas dos organismos à heterogeneidade espacial e temporal são a metamorfose, a diferenciação (em indivíduos), a diversidade genotípica (em populações) e a plasticidade fenotípica (Gillespie & Turelli 1989, Novoplansky 2002).

Plasticidade fenotípica é definida como a interação entre o ambiente e o processo de desenvolvimento dos organismos, levando à expressão de fenótipos a partir de um genótipo, ou mesmo à ausência de respostas (Bradshaw 1965, Scheiner 1993). A plasticidade fenotípica resulta na maximização da performance dos organismos, tornando-os oportunistas em períodos ou locais com recursos fartos, fazendo com que permaneçam funcionais sob várias condições, inclusive limitantes e estressantes (Novoplansky 2002).

Organismos modulares, como as plantas, podem expressar grande variação fenotípica devido à sua forma de crescimento (Cook 1985), que prevê uma sucessão pouco definida de fases, na qual o zigoto origina um módulo e este se multiplica. Nesses organismos, a influência do ambiente no acúmulo de módulos é repercutida em vários caracteres, como, por exemplo, o tamanho dos indivíduos e conseqüentemente a fecundidade (Schmid & Bazzaz 1990). A grande flexibilidade das respostas plásticas dos rametes - as unidades modulares discretas através das quais se dá o crescimento dos organismos clonais (Harper 1977) - permite que explorem com sucesso os recursos no ambiente em que se encontram (de Kroon & Hutchings 1995). A plasticidade fenotípica é de extrema importância entre as plantas devido ao seu desenvolvimento contínuo ao longo da vida (Novoplansky 2002) e às limitações de mobilidade e comportamento verdadeiro desses organismos, adquirindo, entre as plantas, função análoga ao comportamento animal (Bradshaw 1965).

As macrófitas aquáticas constituem um dos grupos mais conhecidos por sua grande plasticidade fenotípica, sobretudo as espécies emergentes (Dorken & Barret 2004, Paillisson & Marion 2006). Em locais inundados, o nível da água geralmente não é constante ao longo do ano e sua variação é um dos mais importantes fatores associados com a zonação da vegetação (Camargo & Esteves 1995 *apud* Pompêo *et al.* 2001, Blom & Voesenek 1996). O nível da água afeta as plantas diretamente ou por meio de interações, através de mudanças nas características dos sedimentos, absorção de nutrientes, redução da oxigenação, exposição a ventos e ondas, velocidade e transparência da água e competição com outras espécies, que em última instância afetam a taxa de fotossíntese (Lenssen *et al.* 1999, Richards & Ivey 2004, Sorrell *et al.* 2002, Boerger & Poulson 2003, Paillisson & Marion 2006).

Para as variações no nível da água, as plantas apresentam respostas fenológicas, fisiológicas, anatômicas, morfológicas, nas estratégias reprodutivas e nos padrões de alocação de biomassa em órgãos subterrâneos e aéreos (Coelho *et al.* 2000, Scremin-Dias 2000, Sorrell *et al.* 2002, Paillisson & Marion 2006). Uma espécie pode mudar de tamanho, hábito e até mesmo de ciclo de vida (anual ou perene) conforme o nível e permanência da água (Pott & Pott 2000). Como consequência, embora os caracteres anatômicos sejam freqüentemente empregados na taxonomia, a plasticidade restringe seu uso na delimitação de espécies (Molina *et al.* 2006).

O objetivo deste trabalho é descrever como rosetas de *Echinodorus paniculatus* (Alismataceae), uma macrófita emergente, sujeitas a variações do nível da água ao longo do tempo e no espaço, respondem a estas mudanças com relação à morfologia das partes aéreas e alocação diferencial de biomassa, no Pantanal-sul. Nossas hipóteses são que o número e tamanho das estruturas das plantas e a alocação diferencial de biomassa variarão entre as estações seca e cheia e entre populações sujeitas a diferentes níveis de inundação.

2. Material e Métodos

2.1 Espécie estudada

Echinodorus paniculatus (Alismataceae) é uma planta herbácea, rosulada (i.e. arrosetada, com forma próxima de roseta), emergente (i.e. enraizada no fundo de corpos d'água, parcialmente submersa e parcialmente fora d'água (*sensu* Irgang *et al.* 1984 *apud* Pott & Pott 2000)), comum em ambientes brejosos e em lagoas rasas do Pantanal Sul-mato-grossense (Pott & Pott 2000). Ocorre na América tropical e subtropical, da América Central à Argentina (Pott & Pott 2000). Floresce e frutifica ao longo do ano, principalmente após a cheia, e propaga-se sexuadamente e clonalmente, através de brotamentos nas inflorescências (pseudoviviparidade) e nos rizomas (Pott & Pott 2000).

2.2 Área de estudo

O Pantanal é uma planície de inundação periódica com 147.572 km², situada de 80 a 150 m acima do nível do mar, contida na Bacia do Alto rio Paraguai (Alho & Gonçalves 2005). As inundações ocorrem anualmente no verão (aproximadamente entre fevereiro e maio), embora também ocorram flutuações plurianuais, que produzem períodos prolongados de fortes secas e inundações (Alho & Gonçalves 2005). As inundações têm origem pluvial e fluvial, e decorrem da dificuldade de drenagem pela baixa declividade do terreno, que varia de 3 a 5 cm por km no sentido leste-oeste e de 1 a 30 cm por km no sentido norte-sul (ANA 2004 *apud* Alho & Gonçalves 2005).

As coletas foram realizadas nas sub-regiões do Miranda e Abobral, no Pantanal, (*sensu* Adámoli 1982), município de Corumbá, MS, em caixas de empréstimo ao longo da Rodovia MS-184 e em lagoas temporárias, próximo à Base de Estudos do Pantanal (BEP) da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, entre as coordenadas 19°38'56.4"S, 057°01'37.6"W e 19°25'30.94"S, 57°02'32.40"W. As caixas de empréstimo são depressões produzidas pela retirada de terra do entorno das rodovias para a construção dos seus aterros, não sendo corpos d'água naturais. Entretanto, são de fácil acesso e acumulam água por mais tempo que o campo, possibilitando que as plantas sejam inspecionadas durante um período mais longo.

A estação climatológica mais próxima da BEP fica a 75 km, na Fazenda Nhumirim. A região possui clima tropical, megatérmico. O regime de precipitação se caracteriza por uma divisão nítida ao longo do ano, com período chuvoso de novembro a março, correspondendo a 72% da precipitação total anual (1.182,5mm), e outro seco de abril a outubro. A temperatura média anual é de 25,5°C, oscilando entre 20,7°C e 28,0°C. A média anual da temperatura máxima é de 31,5°C, sendo que de setembro a janeiro, as máximas absolutas ultrapassam 40°C. A média anual das mínimas é de 20,3°C, observada de maio a agosto, sendo as mínimas absolutas próximas de 0°C. A umidade relativa média anual é 82%, apresentando variação mensal acima de 80%, nos meses de dezembro a julho, e, no restante dos meses, permanecendo em torno de 75% (Soriano *et al.* 1996).

2.3 Medição do nível da água e umidade do solo

Durante um ano, o nível da água foi medido mensalmente com uma régua em 4 locais fixos na cheia, e em 8 na seca, com exceção de junho, quando não fomos ao campo devido a problemas logísticos. Nos locais em que o nível d'água baixou para zero, coletamos 10 amostras de solo com um cilindro de 5 cm de diâmetro e 7 cm de profundidade, retomando as medidas com régua quando o nível d'água subiu novamente. As amostras foram acondicionadas em sacos plásticos e pesadas em balança analítica para a obtenção de seu peso úmido (PU). Em seguida, foram secas em estufa a

80°C, por aproximadamente 5 dias, até atingirem peso constante, e pesadas novamente para a obtenção de seu peso seco (PS). A percentagem de água no solo foi obtida pela equação:

$$(PU-PS) * 100 / PU = \% \text{ de umidade no solo}$$

2.4 Coleta das plantas

Foram realizadas coletas bimestrais entre agosto de 2005 e setembro de 2006, exceto em junho, havendo um intervalo de 3 meses entre a coleta de abril e a subsequente. As plantas foram colhidas com o auxílio de uma enxada, preservando sua porção aérea. Excluímos o sistema radicular devido à dificuldade de obtê-lo inteiro, já que forma uma rede complexa e profunda, que se fragmenta facilmente (*com. pess.* Edna Scremin Dias, UFMS). As plantas foram sorteadas em locais com as seguintes condições de inundação: 1) Locais secos, onde o nível da água sobre o solo era igual a zero e 2) Locais inundados. Nos meses de agosto de 2005 e setembro de 2006, só haviam poças d'água em depressões mais profundas, onde *E. paniculatus* não ocorre. Por isso as plantas da categoria 'locais inundados' foram coletadas em locais não inundados, onde havia lama, enquanto as de locais secos foram coletadas onde o solo encontrava-se solto, com umidade menor que nos anteriores.

2.5 Plasticidade das hastes e folhas

Contamos o número de hastes (i.e. folhas, inflorescências e infrutescências) por roseta. Como *E. paniculatus* é muito utilizada por gado, cavalo, capivara, veado e pacu (Pott & Pott 2000), é comum encontrar hastes sem o ápice, ou mesmo cortadas na base, as quais chamamos de indeterminadas, por não sabermos se eram folhas, inflorescências ou infrutescências. Foram coletadas 40 rosetas em cada condição de inundação, a cada mês. Entretanto, devido à herbivoria e às perdas no transporte e acondicionamento das plantas, a quantidade final variou de 20 a 38 rosetas.

Em 9 rosetas com no máximo 25% de hastes indeterminadas, selecionamos a maior haste cuja herbivoria não comprometeu a medição. Fizemos essa escolha para reduzir as diferenças entre os estágios de desenvolvimento das hastes, que em uma única roseta têm diferentes idades e, logo, diferentes comprimentos.

Medimos o comprimento do pecíolo, largura e comprimento do limbo, e estimamos a área foliar a partir da área da elipse, cuja fórmula é:

$$A = \pi * a * b$$

onde a e b são os maiores raios perpendiculares da elipse.

2.6 Alocação diferencial de biomassa

As plantas foram prensadas, secas em estufa a 70°C durante 5 dias, conforme metodologia proposta por Harper & Ogden (1970) para o estudo da alocação diferencial de biomassa. Cada roseta foi dividida em pecíolos, limbos foliares, escapos florais, panículas e matéria orgânica morta, que consideramos como o material tombado, ainda ligado à planta, formando uma roseta basal desidratada (em locais secos) ou em decomposição (em locais inundados). As hastes indeterminadas foram incluídas em ‘pecíolos’, já que a grande maioria das hastes encontrava-se nesta categoria. Finalmente, pesamos as partes das plantas em balança analítica e calculamos a percentagem que representavam do peso seco total.

Foram consideradas apenas plantas com no máximo 25% de hastes indeterminadas.

2.7 Análises gráficas e estatísticas

A análise da plasticidade morfológica das hastes e folhas foi feita visualmente, através da comparação dos intervalos de confiança da mediana em diagramas de caixa (*box plots*) (McGill *et al.* 1978). Se os intervalos em torno de duas medianas não se sobrepõem, podemos confiar ao nível de 95% que as medianas das duas populações são diferentes (McGill *et al.* 1978). Nos gráficos, as medianas correspondem ao ponto de maior estreitamento das caixas, e os locais onde as caixas retomam sua largura normal correspondem aos limites superior e inferior do intervalo de confiança. Em alguns casos, o intervalo de confiança pode ultrapassar os limites da caixa (quartis).

As análises foram feitas no programa Systat 9.0 (Wilkinson 1990).

3. Resultados

3.1 Nível d’água e umidade do solo

O nível da água variou ao longo do ano, podendo-se determinar uma estação cheia, de dezembro a junho, e outra seca, de agosto a novembro (fig.1). A umidade do solo acompanhou a curva de inundação com o retardo de um mês no final do período de cheia, durando de dezembro a julho, com umidade máxima (~ 65%) entre janeiro e maio. O período seco foi de agosto a novembro, atingindo a umidade mínima (~15%) em outubro de 2006 (fig 2).

3.2 Plasticidade das hastes e folhas

O número de plantas cujas hastes foram quantificadas a cada mês, em locais secos e inundados, respectivamente, foi 23 e 24 (agosto/05), 31 e 38 (outubro/05), 32 e 27 (dezembro/05),

28 e 24 (fevereiro/06), 34 e 23 (abril/06), 20 e 35 (julho/06) e 30 e 26 (setembro/06). Em locais inundados, o número de hastes variou entre os meses de seca, aumentando com o nível da água, mas não variou entre os meses de cheia (fig. 3). O número de hastes por roseta variou de 1 a 26 em locais secos, ao longo do ano, e de 2 a 28 em locais inundados. Em locais secos, o número de hastes diminuiu de agosto para outubro, e, a partir de dezembro, o número de hastes acompanhou a variação da umidade do solo. O aumento do número de hastes da estação seca para a cheia foi significativo para os locais inundados e secos, e acompanhou as curvas de inundação e umidade do solo. O número de hastes por roseta não variou entre locais inundados e secos, exceto em outubro e dezembro de 2005, quando um maior número de hastes foi observado nos locais inundados.

A cada mês e local (secos ou inundados), foram medidas 9 folhas e pecíolos, exceto em locais inundados em fevereiro, onde só havia 5 plantas com menos que 25% das hastes indeterminadas. Em locais inundados, em setembro, todas as rosetas tinham mais que 25% das hastes indeterminadas, por isso não foram incluídas. Em locais inundados, a área foliar aumentou significativamente somente de agosto para outubro de 2005 (fig. 4). Nos locais secos, as áreas foliares tiveram redução significativa somente de julho para setembro de 2006, mas houve uma tendência ao aumento da área foliar na estação cheia. A área foliar não variou entre locais inundados e secos, exceto em outubro e dezembro de 2005, havendo, entretanto, uma tendência de que as folhas de locais inundados fossem maiores que em locais secos.

Em locais inundados, o comprimento dos pecíolos só aumentou significativamente no final da estação cheia, em abril (fig. 5). Mesmo assim, comparando-se as médias dos comprimentos dos pecíolos com as médias do nível da água, em todos os meses as plantas mantiveram as folhas emersas, através do alongamento dos pecíolos até o nível da água (fig. 6). Em julho as plantas ficaram com a maior proporção do seu comprimento emersa (cerca de 40 cm), provavelmente por uma inércia do alongamento sofrido em abril. Nos locais secos, o comprimento dos pecíolos sofreu variações estatisticamente significativas ao longo de todo o ano, porém, seguindo um padrão imprevisível. O comprimento dos pecíolos em locais inundados foi significativamente maior que em locais secos (figs. 7 e 8), exceto em agosto de 2005 (quando esse padrão se inverteu) e em fevereiro e julho. Ainda assim, nestes dois meses pode-se observar uma tendência ao alongamento dos pecíolos em locais inundados.

3.3 Alocação diferencial de biomassa

Ao desconsiderarmos plantas com mais de 25% de hastes indeterminadas, o número final de rosetas em locais secos foi igual a 8 em agosto, 6 em outubro, 7 em dezembro, 8 em fevereiro, 9 em abril, 7 em julho e 9 em setembro. Em locais inundados, o número final de rosetas foi igual a 9 em

agosto, 8 em outubro, 9 em dezembro, 5 em fevereiro, 8 em abril e 9 em julho. Todas as rosetas coletadas em setembro, em locais inundados, tinham mais que 25% de suas hastes indeterminadas.

A alocação diferencial de biomassa variou pouco entre locais com diferentes condições de inundação (fig. 9). A produção de inflorescências se iniciou com um mês de antecedência em locais inundados, provavelmente devido à sua maior umidade. Apesar de uma tendência a possuir áreas foliares menores, as plantas em locais secos tiveram maior percentual da biomassa em folhas do que em locais inundados, onde apresentaram maior biomassa em pecíolos que nos primeiros. A matéria orgânica morta se concentrou nos locais secos, em meses de seca, chegando a quase 85% da biomassa total das rosetas em setembro de 2006. Nos meses de inundação, entretanto, o percentual da biomassa em matéria orgânica morta foi semelhante entre os dois locais, com valor mínimo de 3% em fevereiro. A produção de pecíolos e limbos foliares foi maior nos meses com maior umidade, isso é, de dezembro a julho.

4. Discussão

Os resultados indicam a existência de rosetas com dois tipos de arquitetura, vivendo em ambientes com diferentes condições de inundação. Em locais secos, as plantas têm pecíolos curtos, tendência a apresentar limbos foliares menores, grande quantidade de matéria orgânica morta acumulada em uma roseta basal seca, florescendo tardiamente em relação às plantas de locais inundados. Nestes as rosetas têm quantidade de hastes semelhante às rosetas de locais secos, mas têm pecíolos mais compridos, folhas emergentes na estação cheia, limbos foliares maiores e possivelmente mais finos (já que, embora sua área seja maior, a percentagem da biomassa total das plantas em limbos foliares é menor) e pouca biomassa morta acumulada. Ao longo do tempo, a forma das plantas de locais secos e inundados pode se modificar, com as áreas foliares se igualando do meio até o final da cheia, e eventualmente, sem seguir um padrão, o comprimento dos pecíolos pode se assemelhar. Macrófitas aquáticas são tão plásticas que a variação na arquitetura dos rametes ou indivíduos pode chegar a extremos como *Luronium natans* (Alismataceae), uma macrófita com 4 formas de crescimento, predominando em diferentes habitats: 1) uma pequena *isoetid* nas partes profundas de lagos; 2) com folhas flutuantes e forma de ninféia, em águas rasas de rios e lagos; 3) com forma de roseta, com folhas lineares longas, em locais profundos com correnteza; e 4) como uma pequena planta terrestre (Kay *et al.* 1999 *apud* Nielsen *et al.* 2006).

O aumento do número de hastes da estação seca para a cheia, tanto em locais inundados quanto secos, e a semelhança do número de hastes entre os dois locais (exceto em outubro e dezembro), indicam que a disponibilidade de água no solo, e não a inundação, é um fator determinante da produção de hastes. O aumento do número de hastes provavelmente é consequência

das condições favoráveis, e não uma estratégia de persistência na estação cheia, seja em locais secos ou inundados. Sorrell *et al.* (2002) também não observaram em *Eleocharis sphacelata* (Cyperaceae), uma macrófita emergente, o acréscimo de hastes com a profundidade do corpo d'água, mas o investimento por haste aumentou. Com isso, aumentou também o diâmetro das hastes, diminuindo a resistência ao fluxo interno de gás em maiores profundidades.

A tendência ao aumento da área foliar observada nos locais secos, da estação seca para a cheia, indica que a indisponibilidade de água no solo também limitou o aumento da área dos limbos foliares. Os limbos foliares maiores em locais inundados, em relação aos locais secos, e a ausência de resposta da área foliar ao aumento do nível da água na estação cheia, em locais inundados, também indicam que a variação na área foliar foi devida à disponibilidade de água, e não aos efeitos intrínsecos da inundação. É bem conhecido que as folhas emersas de plantas aquáticas têm estrutura similar às folhas de plantas terrestres expostas ao sol, e que as submersas são semelhantes às folhas de sombra (Boerger & Poulson 2003). Entretanto, a ausência do crescimento da área da folha com o aumento do nível da água na cheia se deve ao alongamento dos pecíolos, que mantêm as folhas emersas. É importante lembrar que a área foliar foi medida nas folhas mais altas das plantas, e provavelmente emersas. Embora não tenhamos medido as folhas submersas, é possível que a área dos seus limbos tenha aumentado para superar redução da taxa fotossintética freqüente em águas estagnadas (Westlake 1975 *apud* Boerger & Poulson 2003), decorrente da hipoxia, competição com plantas submersas e flutuantes ou sombreamento causado por estas, pela cor da água ou pelo acúmulo de perifíton e detritos sobre as folhas. Pott & Pott (2000) também observaram que as folhas de *E. paniculatus* tornam-se menores na seca, um mecanismo associado com a redução das perdas de água por transpiração (Taiz & Zeiger 1998 *apud* Boerger & Poulson 2003).

Aparentemente, a espessura das folhas em locais inundados é menor que nos locais secos. De fato, o 'afinamento' das folhas submersas é comum em plantas aquáticas, devido à redução na espessura das paredes celulares, otimizando a utilização da pequena quantia de fótons incidentes sobre a folha, na fotossíntese (Thompson *et al.* 1992).

Embora o alongamento dos pecíolos de *E. paniculatus* não tenha sido significativo ao longo do ano (exceto em abril), foi o suficiente para que as plantas mantivessem suas folhas emersas. Essa é uma resposta bastante conhecida entre plantas aquáticas (Sorrell *et al.* 2002, Paillisson & Marion 2006). O aumento significativo do comprimento dos pecíolos nos locais secos foi favorecido pelo aumento na disponibilidade de água no solo, como ocorreu para o número de hastes e área foliar. Entretanto, o alongamento em locais rasos foi menor que nos inundados, pela restrição imposta pela presença de aerênquima nos pecíolos. A presença desse tecido mesmo em plantas vivendo em locais secos, ou na estação seca (Tomlinson 1982 *apud* Guimarães 1999), onde a água não auxilia na

flutuação, torna precária a sustentação dos órgãos vegetais, e torna os pecíolos frágeis e sujeitos a quebra. A manutenção de tecidos mecânicos que ofereçam sustentação em locais secos, e de tecidos que possibilitem a difusão de gases quando a planta for submersa, representam demandas conflitantes (Sorrell *et al.* 2002), que foram resolvidas em *E. paniculatus* através da redução do comprimento dos pecíolos em locais secos e da redução da espessura das folhas em locais inundados.

Os pecíolos de *E. paniculatus* corresponderam à maior percentagem da biomassa total da planta. As maiores variações percentuais da biomassa ao longo do ano foram devidas à biomassa morta e aos pecíolos. Pompêo *et al.* (2001) observaram que as hastes aéreas e submersas de *Echinochloa polystachya* (Poaceae), que são análogas dos pecíolos de *E. paniculatus*, representam a maior fração da biomassa total, equivalendo a 56,2%, seguida pelos detritos aéreos, limbos foliares, detritos aquáticos, bainhas e raízes. Esses autores observaram, ainda, que as maiores variações na biomassa, em percentagem, ao longo do ano, foram devidas aos limbos foliares, enquanto as menores foram devidas às hastes aéreas e submersas.

Em locais inundados, altas concentrações de matéria orgânica podem resultar em condições desfavoráveis para o crescimento das plantas, devido ao consumo de oxigênio pela atividade microbiana (Lessen *et al.* 1999). Nestas condições, espécies emergentes geralmente substituem as macrófitas submersas (Barko & Smart 1983). Lessen *et al.* (1999) e Sorrel *et al.* (2006) observaram o crescimento de espécies emergentes em ambientes inundados e ricos em matéria orgânica, principalmente quando proveniente de algas e macrófitas submersas. No Pantanal, a quantidade de matéria orgânica no solo aumenta anualmente na estação cheia, num fenômeno localmente conhecido como ‘decoada’, causado pela decomposição das plantas terrestres que são submersas e de porções das aquáticas. Isso pode ter influenciado o crescimento das plantas na estação cheia, promovendo o alongamento dos pecíolos, o aumento da área foliar e a diminuição proporcional da matéria orgânica morta. Entretanto, não podemos corroborar essa hipótese, já que outras estruturas e medidas das plantas, como o sistema radicular e o diâmetro dos pecíolos, podem ter sofrido redução, compensando pelo aumento das outras estruturas, de forma que a biomassa total das plantas permanecesse igual na seca e na cheia.

Além do alongamento dos pecíolos e do aumento da área foliar, as plantas podem utilizar outras estratégias para sobreviver à variação do nível da água sobre o solo. As rosetas de *E. paniculatus* com as diferentes arquiteturas descritas acima, diferem ainda em relação à forma das folhas, que podem ser filodiais, lineares, sem distinção entre limbo e pecíolo quando submersas, ou emersas pecioladas, com limbos variando de elípticos a lanceolados (Guimarães 1999, Scremin-Dias 2000). Outra característica é a presença de raízes laterais armazenadoras de amido, que podem

estar relacionadas à sazonalidade do ambiente e à ocorrência em locais com diferentes condições de inundação (Scremin-Dias & Morretes 1999).

A integração entre módulos, ou seja, o transporte de substâncias entre ramos e órgãos de plantas não clonais, e entre rametes de plantas clonais, influencia a resposta plástica das plantas (Alpert 1999). A integração clonal tende a tamponar alterações nos órgãos das plantas, à medida em que equilibra as concentrações de carboidratos e água entre rametes. Entretanto, eventualmente esses órgãos podem apresentar plasticidade, como no comprimento de entre-nós em rizomas e estolões (de Kroon & Hutchings 1995). No nível do genete (conjunto de rametes derivados de um único zigoto (Harper 1977), pode haver o aumento da alocação de recursos para a propagação vegetativa em ambientes com pouca luminosidade e ricos em nutrientes (Alpert 1999). *E. paniculatus* se propaga sexuadamente, vegetativamente por pseudoviviparidade e, principalmente, através de brotamentos de rizomas, cuja arquitetura permanece desconhecida. Sugerimos que em trabalhos futuros, o investimento em novos rametes e a conexão entre rosetas seja incluída nas investigações sobre a plasticidade morfológica da espécie. Além disso, recomendamos cautela na interpretação de trabalhos que utilizem caracteres morfológicos na identificação de espécies da família Alismataceae e de híbridos, que são freqüentes no gênero *Echinodorus* (Guimarães 1999), uma vez que as plantas dessa família apresentam plasticidade na anatomia e morfologia devido à ampla variedade de ambientes em que ocorrem (Scremin-Dias 2000).

5. Agradecimentos

Agradecemos a Carlos André Zucco, por nos fornecer os dados meteorológicos; ao Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (IBAMA), pela licença concedida para a coleta de material biológico; à Pró-Reitoria de Pesquisa e Pós-Graduação da UFMS (PROPP), por nos fornecer alimentação e acomodação no campo; e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de mestrado concedida ao primeiro autor (processo: 133545/2005-9) e pela bolsa de produtividade em pesquisa (processo 307132/2004-8) concedida ao último autor.

6. Referências Bibliográficas

- Adámoli, J., 1982. O Pantanal e suas relações fitogeográficas com os cerrados. Discussão sobre o conceito de “Complexo do Pantanal” Pp: 109-119 In: Anais do 32º Congresso Nacional de Botânica. Maceió.
- Alho, C.J.R., Gonçalves, H.C., 2005. Biodiversidade do Pantanal: Ecologia e Conservação. Ed. Uniderp. Campo Grande.

- Alpert, P., 1999. Effects of clonal integration on plant plasticity in *Fragaria chiloensis*. *Plant Ecol.* 141, 99–106.
- Barko, J.W., Smart, R.M., 1983. Effects of organic matter additions to sediment on the growth of aquatic plants. *J. Ecol.* 71, 161–175.
- Blom, C.W. P.M., Voeselek, L.A.C.J., 1996. Flooding: the survival strategy of plants. *Trend. Ecol. Evol.* 11, 290–296.
- Boerger, M.R.T., Poulson, M.E., 2003. Morphological adaptations and photosynthetic rates of amphibious *Veronica anagallis-aquatica* L. (Scrophulariaceae) under different flow regimes. *Aquat. Bot.* 75, 123–135.
- Bradshaw, A.D., 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Adv. Genet.* 13, 115–155.
- Coelho, F.F., Lopes, F.L., Sperber, C.F., 2000. Density-dependent morphological plasticity in *Salvinia auriculata* Aublet. *Aquat. Bot.* 66, 273–280.
- Cook, R.E., 1985. Growth and development in clonal plant populations. Pp. 259–296 In *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms* (eds. Jackson, J. B. C., Buss, L. W. & Cook, R. E.). Yale University Press, New Haven.
- De Kroon, H., Hutchings, M.J., 1995. Morphological plasticity in clonal plants: the foraging concept reconsidered. *J. Ecol.* 83, 143–152.
- Dorken, M.E., Barret, S.C.H., 2004. Phenotypic plasticity of vegetative and reproductive traits in monoecious and dioecious populations of *Sagittaria latifolia* (Alismataceae): a clonal aquatic plant. *J. Ecol.* 92, 32–44.
- Gillespie, J.H., Turelli, M., 1989. Genotype-environment interactions and the maintenance of polygenic variation. *Genetics* 121, 129–138.
- Guimarães, E.S., 1999. Alismataceae da Região Sul do Pantanal mato-Grossense. Dissertação apresentada ao Departamento de Botânica do IB da USP. Orientador: Prof. Dr. Renato de Mello Silva. São Paulo.
- Harper, J.L., 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, Londres, Inglaterra.
- Harper, J.L., Ogden, J., 1970. The reproductive strategy of higher plants; I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L. *J. Ecol.* 58, 681–98.
- Hutchings, M.J., de Kroon, H., 1994. Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition. *Adv. Ecol. Res.* 25, 159–238.
- Lenssen, J.P.M., Menting, F.B.J., van der Putten, W.H., Blom, C.W.P.M., 1999. Effects of sediment type and water level on biomass production of wetland plant species. *Aquat. Bot.* 64, 151–165.
- McGill, R., Tuckey, J.W., Larsen, W.A., 1978. Variation of box plots. *Am. Stat.* 32 (1), 12–16.

- Molina, A., Acedo, C., Llamas, F., 2006. The relationship between water availability and anatomical characters in *Carex hirta*. *Aquat. Bot.* 85: 257–262.
- Nielsen, U.N., Riis, T. & Brix, H., 2006. The importance of vegetative and sexual dispersal of *Luronium natans*. *Aquat. Bot.* 84: 165–170.
- Novoplansky, A., 2002. Developmental plasticity in plants: implications of non-cognitive behavior. *Evol. Ecol.* 16, 177–188.
- Paillisson, J.M., Marion, P., 2006. Can small water level fluctuations affect biomass of *Nymphaea alba* in large lakes? *Aquat. Bot.* 84: 259–266.
- Pompêo, M. L. M., Henry, R., Moschini-Carlos, V., 2001. The water level influence on biomass of *Echinochloa polystachya* (Poaceae) in the Jurumirim reservoir (São Paulo, Brazil). *Rev. Brasil. Biol.*, 61(1): 19-26.
- Pott, A., Pott, V. J., 2000. *Plantas Aquáticas do Pantanal*. Embrapa. Brasília.
- Richards, J.H., Ivey, C.T., 2004. Morphological plasticity of *Sagittaria lancifolia* in response to phosphorus. *Aquat. Bot.* 80: 53–67.
- Scheiner, S., 1993. Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Ann. R. Ecol.* 24, 35-68.
- Schmidt, B., Bazzaz, F.A., 1990. Plasticity in plant size and architecture in rhizome-derived vs. Seed-derived *Solidago* and *Aster*. *Ecology* 71 (2), 523-535.
- Scremin-Dias, E., 2000. Caracterização morfo-anatômica dos órgãos vegetativos de *Echinodorus paniculatus* Micheli e *Echinodorus tenellus* (Mart.) Buchenau (família Alismataceae), durante os períodos da cheia e da seca no Pantanal Sul-Mato-Grossense. Tese defendida no Instituto de Biociências, USP. Orientador: Profa. Dra. Berta Lange de Morretes. São Paulo.
- Scremin-Dias, E., Morretes, B.L., 1999. Raízes laterais armazenadoras de amido em *Echinodorus paniculatus* Micheli (Alismataceae): uma característica de adaptação à sazonalidade do Pantanal. P. 3. In: Resumos do 50o Congresso Nacional de Botânica, Blumenau.
- Soriano, B.M.A., Oliveira, H., Catto, J.B., Comastri-Filho, J.A., Galdino, S., Salis, S.M., 1997. Plano de Utilização da Fazenda Nhumirim (Documento 21). Embrapa-CPAP, Corumbá, 72p.
- Sorrell, B.K., Tanner, C.C., Sukias, J.P.S., 2002. Effects of water depth and substrate on growth and morphology of *Eleocharis sphacelata*: implications for culm support and internal gas transport. *Aquat. Bot.* 73: 93–106.
- Thompson, W.A., Kriedemann, P.E., Craig, I.E., 1992. Photosynthetic response to light and nutrients in sun-tolerant and shade-tolerant rainforest trees. I. Growth, leaf anatomy and nutrient content. *Aust. J. Plant Physiol.* 19: 1–18.
- Wilkinson, L., 1990. SYSTAT: the system for statistics. SYSTAT, Evanston, Illinois.

7. Figuras

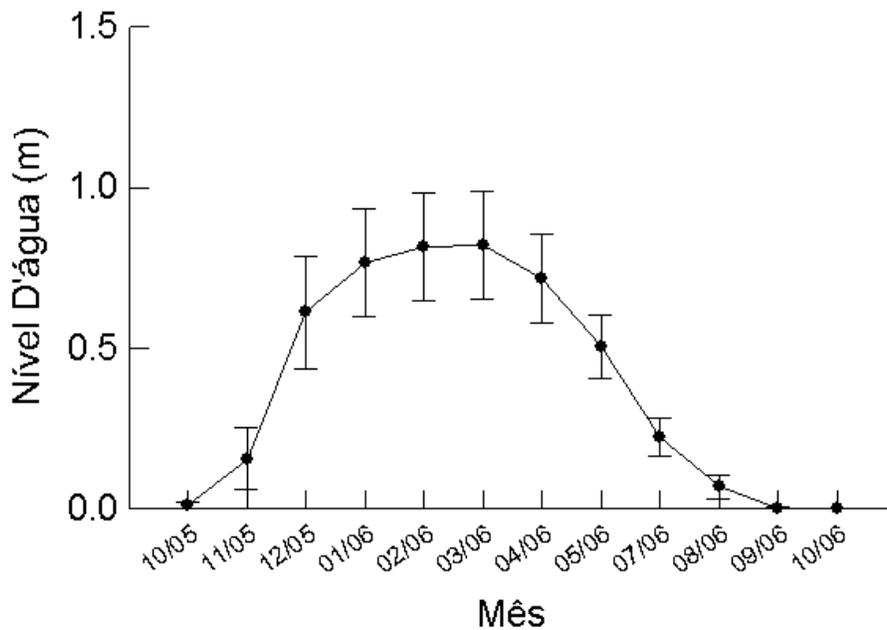


Figura 1: Valores médios e erros-padrão do nível d'água em locais inundados, próximo aos pontos de coleta das rosetas de *Echinodorus paniculatus* Micheli, no Pantanal (sub-regiões de Miranda e Abobral), no período de um ano.

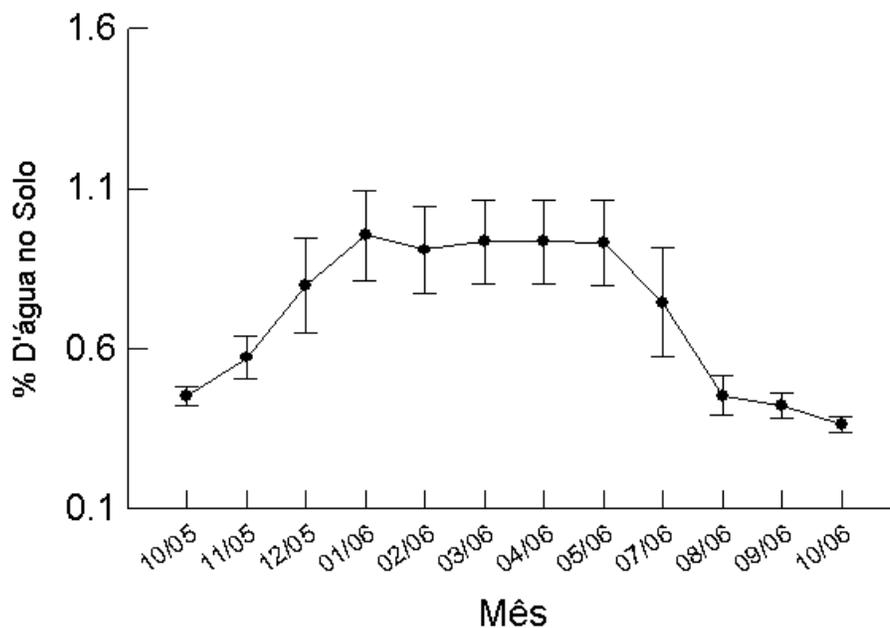


Figura 2: Valores médios e erros-padrão da porcentagem d'água no solo em locais não inundados, próximos de onde foram coletadas rosetas de *Echinodorus paniculatus* Micheli, no Pantanal (sub-regiões de Miranda e Abobral), no período de um ano. Os valores apresentados foram transformados pelo arco seno da raiz quadrada das porcentagens.

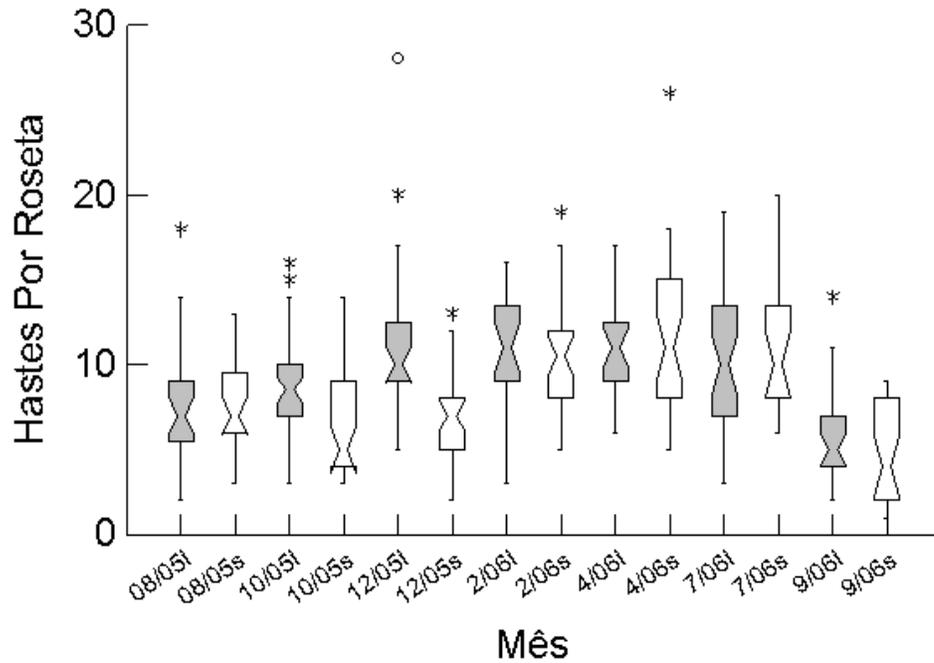


Figura 3: Número de hastes (pecíolos e escapos florais) de *Echinodorus paniculatus* Micheli no período de 13 meses. As amostras foram coletadas em ambientes secos (caixas vazias, s) e inundados (caixas cheias, i), no Pantanal (sub-regiões de Miranda e Abobral).

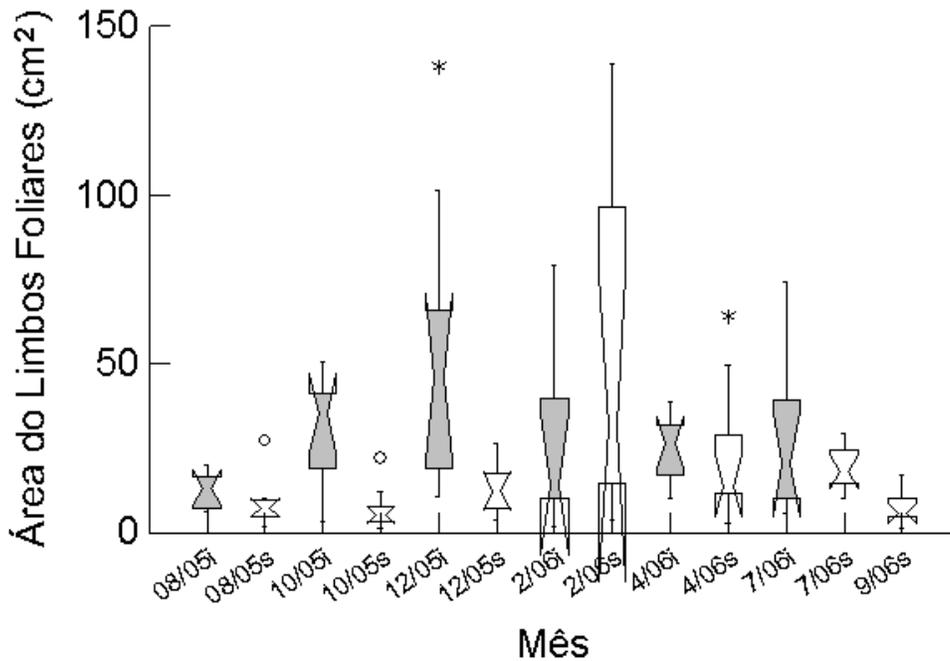


Figura 4: Área dos limbos foliares de *Echinodorus paniculatus* Micheli no período de 13 meses. As amostras foram coletadas em ambientes secos (caixas vazias, s) e inundados (caixas cheias, i), no Pantanal (sub-regiões de Miranda e Abobral).

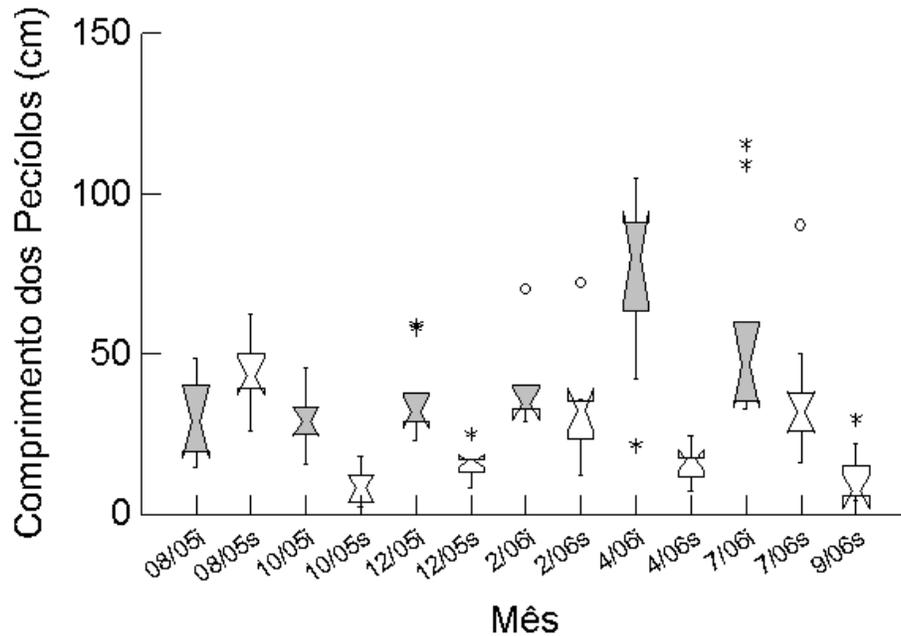


Figura 5: Comprimento dos pecíolos de *Echinodorus paniculatus* Micheli no período de 13 meses. As amostras foram coletadas em ambientes secos (caixas vazias, *s*) e inundados (caixas cheias, *i*), no Pantanal (sub-regiões de Miranda e Abobral).

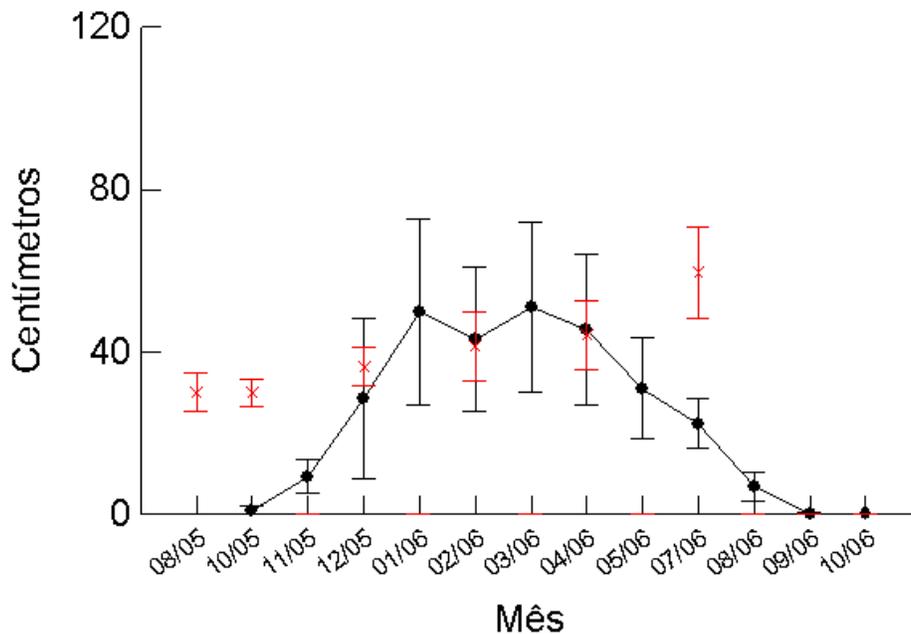


Figura 6: Valores médios e erros-padrão do comprimento dos pecíolos (cruzes vermelhas) de *Echinodorus paniculatus* Micheli e do nível d'água em locais inundados (pontos pretos), próximo dos pontos de coleta das plantas, no Pantanal (sub-regiões de Miranda e Abobral), no período de um ano.



Figura 7: Roseta de *Echinodorus paniculatus* Micheli em local seco, em junho de 2005. Repare, na base da roseta, o acúmulo de matéria orgânica morta (seta amarela), e os pecíolos curtos (seta alaranjada).



Figura 8: Roseta de *Echinodorus paniculatus* Micheli em local inundado, em junho de 2005. Repare os pecíolos alongados (seta amarela) e as folhas emergentes (seta alaranjada), comuns nesse ambiente.

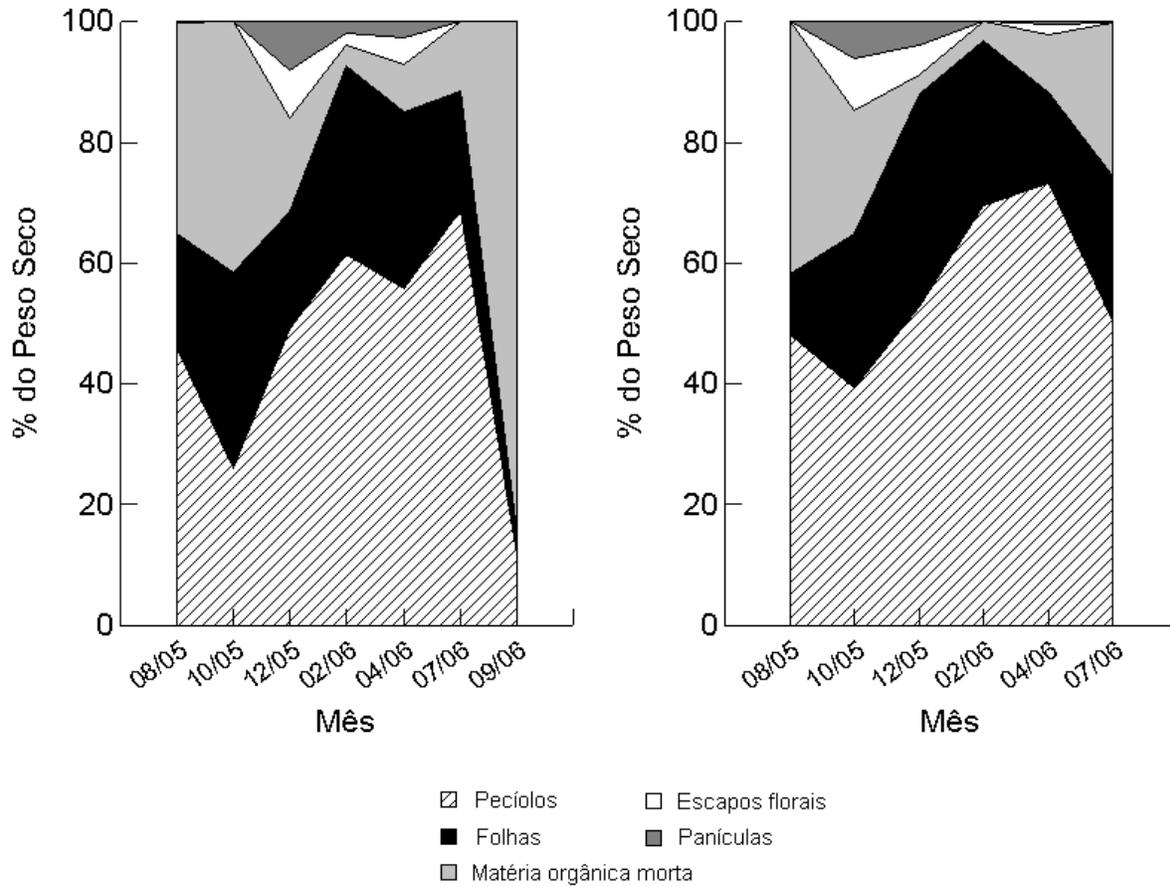


Figura 9: Alocação diferencial de biomassa dos órgãos aéreos de rosetas de *Echinodorus paniculatus* Micheli, coletadas em locais secos (à esquerda) e inundados (à direita), no Pantanal (sub regiões de Miranda e Abobral), obtidas no período de agosto de 2005 a setembro de 2006 e de agosto de 2005 a julho de 2006, respectivamente.

Capítulo 2

Influência da variação espaço-temporal do nível d'água na alometria de *Echinodorus paniculatus*
Micheli (Alismataceae), no Pantanal-Sul

Ana Carolina de Oliveira Neves, Frederico Santos Lopes & Flavio Antonio Maës dos Santos

A ser submetido ao periódico Aquatic Botany

Influência da variação espaço-temporal do nível d'água na alometria de *Echinodorus paniculatus* Micheli (Alismataceae), no Pantanal-Sul

Ana Carolina de Oliveira Neves¹, Frederico Santos Lopes¹ & Flavio Antonio Maës dos Santos³

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, CEP 549, 79070-900, Campo Grande, MS, Brasil. Tel/Fax: (67) 3345-7342. E-mail: ananeves@gmail.com

³ Departamento de Botânica, Instituto de Biologia, UNICAMP, CP 6109, 13083-970, Campinas, SP, Brasil.

Resumo

O uso de regressões alométricas é uma alternativa vantajosa para pesquisadores que desejam estimar a biomassa de plantas a partir de suas medidas sem que espécimes sejam coletados ou destruídos. Entretanto, entre organismos que apresentam grande plasticidade morfológica, como a maioria das macrófitas aquáticas, uma única equação, estimada a partir de dados coletados em um intervalo espaço-temporal muito menor que o da coleta dos indivíduos cuja biomassa pretende-se estimar, pode resultar em correlações falsas entre o peso e as medidas das plantas. *Echinodorus paniculatus* (Alismataceae) é uma macrófita emergente sujeita a variações do nível d'água ao longo do tempo e no espaço, que ocorre desde em solos com cerca de 10% de umidade até em locais inundados por 1,5 m d'água, quando fica totalmente submersa, apresentando grande plasticidade em resposta a essas condições. Nesse trabalho analisamos, através de regressões lineares modelo II, como a relação entre a biomassa das plantas e o número de hastes, altura e maior diâmetro das rosetas, varia ao longo do tempo e no espaço. Os coeficientes de correlação diferiram entre altura, diâmetro e número de hastes, entre locais secos e inundados e entre meses. Os coeficientes de correlação foram baixos na maioria dos casos, indicando que, de forma geral, a relação entre as medidas tomadas e a biomassa das plantas não segue um padrão linear. Além disso, utilizamos regressões múltiplas *stepwise* para estimar a biomassa das rosetas, desenvolvidas para cada mês e ambiente (conforme as condições de inundação). Em sua maioria, as equações tiveram valores de r^2 altos, com média de 0,827, sendo todos significativos ($p < 0,05$). Os valores de r^2 variaram entre locais e ao longo do tempo, assim como as equações, com relação às variáveis empregadas, à forma como foram multiplicadas e aos seus coeficientes. Uma qualidade do método que utilizamos, considerando-se a dificuldade de coletar dados sobre várias medidas das plantas em locais

inundados, é que utilizamos apenas três variáveis de fácil coleta. O método mostrou-se satisfatório, para a estimativa da biomassa das rosetas na grande maioria dos casos.

Palavras-chave: Estimativa da Biomassa, Regressões múltiplas, Macrófita Aquática, Emergente, Planície Inundável.

1. Introdução

Estimativas da biomassa de plantas através de sua coleta são caras e inadequadas quando não é desejável destruí-las (Guevara *et al.* 2002). O uso de regressões baseadas em relações alométricas entre medidas das plantas e sua biomassa é uma alternativa vantajosa para a coleta de espécimes, já que a coleta de dados geralmente resulta em menor custo e maior precisão, além de ser mais eficiente e rápida. Dessa forma, maiores áreas podem ser investigadas (Návar *et al.* 2004, Gehring *et al.* 2004).

Regressões que estimam a biomassa de plantas foram desenvolvidas principalmente para florestas tropicais, temperadas e boreais, sendo raros os estudos em outros ecossistemas (Návar *et al.* 2004). Segundo Bonser & Arsen (2001), as relações alométricas têm sido geralmente consideradas como o produto de restrições biomecânicas (e.g. McMahon 1973, Dean & Long 1986, Sposito & Santos 2001a, Costa 2006). Entretanto, vários trabalhos vêm evidenciando que a forma de crescimento das plantas depende do ambiente, devido a restrições oferecidas por vegetação aberta ou densa (Coelho *et al.* 2000, Sposito & Santos 2001b, Costa 2006, Siqueira 2006), diferentes estágios sucessionais, além de competição (Weiner & Thomas 1992) e diferenças filogenéticas (Portela & Santos 2003, Aiba & Kohyama 1996).

A maioria dos trabalhos refere-se a espécies arbóreas, devido ao interesse na exploração de madeira e na regeneração de florestas, além da dificuldade de obter informações sobre o peso das árvores, desde seu corte e pesagem das partes, até questões éticas sobre cortar indivíduos longevos, o que não ocorre com outros grupos de plantas. Além disso, geralmente árvores têm arquitetura melhor determinada e estruturas (como o tronco) menos plásticas que plantas herbáceas. Conseqüentemente, os modelos que estimam a biomassa em árvores têm grande precisão, com altos valores das regressões, podendo ser desenvolvidos até mesmo modelos eficientes interespecíficos, ou para comunidades inteiras, como paisagens em determinado estágio de regeneração (Gehring *et al.* 2004). Modelos também têm sido desenvolvidos para estimar a biomassa de outros grupos de plantas lenhosas, como arbustos (Návar *et al.* 2002, Návar *et al.* 2004) e lianas (Gehring *et al.* 2004).

Entre as plantas herbáceas, trabalhos a esse respeito são escassos. Equações alométricas foram desenvolvidas para estimar a biomassa de gramíneas por Guevara *et al.* (2002) e por Assaeed (1997), entre outros. Ainda mais raros são os trabalhos que tentam estimar a biomassa de macrófitas aquáticas, provavelmente por constituírem um dos grupos com maior plasticidade morfológica, sobretudo as espécies emergentes (Dorken & Barret 2004, Paillisson & Marion 2006). Os poucos trabalhos feitos nesse sentido não investigam ou mesmo ignoram as variações espaciais ou temporais a que as plantas estão sujeitas. Como tais plantas respondem com grande plasticidade às variações no nível d'água, nutrientes e matéria orgânica no solo, luminosidade e densidade populacional, a estimativa da sua biomassa em um determinado intervalo espacial ou temporal, a partir de equações resultantes da coleta em intervalos muito menores, pode resultar em erros acentuados na estimativa da biomassa das plantas. Além disso, os trabalhos não possibilitam a compreensão de como as plantas podem alterar a sua forma devido às variações ambientais drásticas entre estações e entre locais. Fritz *et al.* (2004) desenvolveram equações para estimar a biomassa de *Justicia americana*, macrófita emergente que vive em rios, considerando três variáveis ambientais (sombra, condutividade d'água e instabilidade do substrato) e duas estações (primavera e verão).

Os objetivos deste trabalho são: 1) verificar se a relação entre diferentes medidas (número de hastes, altura e maior diâmetro) e a biomassa de rosetas *Echinodorus paniculatus* (Alismataceae) varia ao longo do tempo e no espaço em diferentes condições de inundação; 2) propor equações que estimem a biomassa das rosetas; 3) checar se diferem entre populações com diferentes níveis de inundação, num mesmo momento e ao longo de um ano.

2. Material e Métodos

2.1 Espécie estudada

Echinodorus paniculatus (Alismataceae) é uma planta herbácea, rosulada (i.e. arrosetada, com forma próxima de roseta), emergente (i.e. enraizada no fundo de corpos d'água, parcialmente submersa e parcialmente fora d'água (*sensu* Irgang *et al.* 1984 *apud* Pott & Pott 2000)). Propaga-se sexuadamente e clonalmente por meio de brotamentos nas inflorescências (pseudoviviparidade) e nos rizomas (Pott & Pott 2000). Ocorre na América tropical e subtropical, da América Central à Argentina, sendo comum em ambientes brejosos e em lagoas rasas do Pantanal Sul-mato-grossense (Pott & Pott 2000). Devido à sazonalidade, ocorre desde em solos secos, com cerca de 10% de umidade, até em locais inundados por 1,5m d'água, apresentando grande plasticidade em resposta a essas condições (Ana Carolina Neves, UFMS, dados não publicados). Em locais inundados,

principalmente quando fica totalmente submersa, torna-se difícil coletar medidas e informações sobre a macrófita.

2.2 Área de estudo

O Pantanal é uma planície de inundação periódica com 147.572 km², situada de 80 a 150 m acima do nível do mar, contida na Bacia do Alto rio Paraguai (Alho & Gonçalves 2005). As inundações ocorrem anualmente no verão (aproximadamente entre fevereiro e maio), embora também ocorram flutuações plurianuais, que produzem períodos prolongados de fortes secas e inundações (Alho & Gonçalves 2005). As inundações têm origem pluvial e fluvial, e decorrem da dificuldade de drenagem pela baixa declividade do terreno, que varia de 3 a 5 cm por km no sentido leste-oeste e de 1 a 30 cm por km no sentido norte-sul (ANA 2004 *apud* Alho & Gonçalves 2005).

As coletas foram realizadas nas sub-regiões do Miranda e Abobral, no Pantanal, (*sensu* Adámoli 1982), município de Corumbá, MS, nas caixas de empréstimo ao longo da Rodovia MS-184 e em lagoas temporárias, próximo à Base de Estudos do Pantanal (BEP) da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, entre as coordenadas 19°38'56.4"S, 057°01'37.6"W e 19°25'30.94"S, 57°02'32.40"W. As caixas de empréstimo são depressões produzidas pela retirada de terra do entorno das rodovias para a construção dos seus aterros, não sendo corpos d'água naturais. Entretanto, são de fácil acesso e acumulam água por mais tempo que o campo, possibilitando que as plantas sejam inspecionadas durante um período mais longo.

A estação climatológica mais próxima da BEP fica a 75km, na Fazenda Nhumirim. A região possui clima tropical, megatérmico. O regime de precipitação se caracteriza por uma divisão nítida ao longo do ano, com período chuvoso de novembro a março, correspondendo a 72% da precipitação total anual (1.183 mm), e outro seco de abril a outubro. A temperatura média anual é de 25,5°C, oscilando entre 20,7°C e 28,0°C. A média anual da temperatura máxima é de 31,5°C, sendo que de setembro a janeiro, as máximas absolutas ultrapassam 40°C. A média anual das mínimas é de 20,3°C, observada de maio a agosto, sendo as mínimas absolutas próximas de 0°C. A umidade relativa média anual é 82%, apresentando variação mensal acima de 80%, nos meses de dezembro a julho, e, no restante dos meses, permanecendo em torno de 75% (Soriano *et al.* 1996).

2.3 Medição do nível da água e umidade do solo

Durante um ano, mensalmente (com exceção de junho, quando não fomos ao campo devido a problemas logísticos) o nível d'água foi medido mensalmente com uma régua em 4 locais fixos na cheia, e em 8 na seca. Nos locais em que o nível d'água baixou para zero, coletamos 10 amostras de solo com um cilindro de 5 cm de diâmetro e 7 cm de profundidade, retomando as medidas com régua quando o nível d'água subiu novamente. As amostras foram acondicionadas em sacos

plásticos e pesadas em balança analítica para a obtenção de seu peso úmido (PU). Em seguida, foram secas em estufa a 80°C, por aproximadamente 5 dias, até atingirem peso constante, e pesadas novamente para a obtenção de seu peso seco (PS). A percentagem de água no solo foi obtida através da seguinte equação:

$$(PU - PS) \times 100 / PU = \% \text{ de umidade no solo}$$

2.4 Coleta das plantas

Foram realizadas coletadas bimestralmente entre agosto de 2005 e setembro de 2006, exceto em junho. As plantas foram colhidas com o auxílio de uma enxada, preservando sua porção aérea. Excluimos o sistema radicular devido à dificuldade de obtê-lo inteiro, já que forma uma rede complexa e profunda, que se fragmenta facilmente (*com. pess.* Edna Scremin Dias, UFMS). As plantas foram sorteadas em locais com as seguintes condições de inundação: 1) Locais secos, onde o nível da água sobre o solo era igual a zero e 2) Locais inundados. Nos meses de agosto de 2005 e setembro de 2006, só havia poças d'água em depressões mais profundas, onde *E. paniculatus* não ocorre. Por isso as plantas da categoria 'locais inundados' foram coletadas em locais não inundados, onde havia lama, enquanto as de locais secos foram coletadas onde o solo encontrava-se solto, com umidade menor que nos anteriores. O número de plantas coletadas a cada mês, em locais secos e inundados, respectivamente, foi 23 e 24 (agosto/05), 31 e 38 (outubro/05), 32 e 27 (dezembro/05), 28 e 24 (fevereiro/06), 34 e 23 (abril/06), 20 e 35 (julho/06) e 30 e 26 (setembro/06).

Após retirar a matéria orgânica morta acumulada em uma roseta basal nas plantas, contamos o número de hastes (folhas, inflorescências e infrutescências) e medimos a altura e maior diâmetro das rosetas. Em seguida, as prensamos, secamos em estufa a 70°C durante 5 dias e pesamos em balança analítica.

2.5 Relação entre as medidas e biomassa das plantas

Relacionamos o número de hastes de cada roseta, a altura e o maior diâmetro com sua biomassa, em sete meses ao longo de um ano, e em locais secos e inundados, através de regressões lineares modelo II. Para isso, utilizamos suplementos estatísticos desenvolvidos para o cálculo dos parâmetros de regressões modelo II em planilhas eletrônicas Excel® (Sawada), pelo tipo de regressão *reduced major axis*, útil quando as escalas dos dois eixos têm unidades de medida diferentes, por padronizá-los, e quando não existe relação de causalidade entre as variáveis, o que constantemente ocorre em modelos alométricos (Sokal & Rohlf 1981).

Regressões modelo II são utilizadas quando se pretende estabelecer ou estimar a dependência de uma variável sobre outra, sendo ambas sujeitas a erro. Isso resulta em uma

regressão tendenciosa de y sobre x, motivo pelo qual o modelo I de regressão não é indicado (Sokal & Rohlf 1981).

2.6 Estimativa da biomassa das plantas

Com o objetivo de estimar a biomassa das rosetas a partir de suas medidas, em locais secos e inundados, ao longo de 7 meses, foram geradas equações através de regressões múltiplas *stepwise* no programa SYSTAT 9.0 para cada um desses ambientes, utilizando as variáveis altura máxima, maior diâmetro e número de hastes por roseta (i.e. folhas, inflorescências e infrutescências) (Wilkinson 1990).

3. Resultados

3.1 Nível d'água e umidade do solo

O nível da água variou ao longo do ano (figs. 1 a 4), podendo-se determinar uma estação cheia, de dezembro a junho, e outra seca, de agosto a novembro (fig. 3). A umidade do solo acompanhou a curva de inundação, exceto pelo retardo de um mês no final do período de cheia, durando de dezembro a julho, com umidade máxima entre janeiro e maio (~ 65%). O período seco foi de agosto a novembro, com umidade mínima em outubro de 2006 (~15%) (fig 6).

3.2 Relação entre as medidas e biomassa das plantas

Os coeficientes de correlação (R) das regressões foram baixos, atingindo valores um pouco mais altos apenas para o número de hastes nos meses de agosto (0,46) e outubro (0,51), em locais inundados, julho, em locais secos (0,52) e setembro em locais secos (-0,4); para altura em fevereiro, em locais secos (0,58); e para diâmetro em julho, em locais secos (0,47) (tabela 1). Isso indica que a relação entre as medidas tomadas e a biomassa das plantas, de forma geral, não segue um padrão linear.

Os coeficientes de correlação variaram entre locais secos e inundados. As diferenças entre os módulos dos valores de R foram de 0 a 0,4, média de $0,08 \pm 0,14$ (desvio padrão) para altura, de 0 a 0,28, média de $0,20 \pm 0,30$ para diâmetro, e de 0,08 a 0,5, média de $0,23 \pm 0,14$ para número de hastes (tabela 1).

Comparando os resultados obtidos entre meses, em locais secos, as diferenças entre os módulos de R foram de 0 a 0,42, média de $0,17 \pm 0,12$ para número de hastes, de 0 a 0,56, média de $0,17 \pm 0,22$ para altura, e 0 a 0,9, média de $0,33 \pm 0,33$ para diâmetro. Em locais inundados, as variações de R foram de 0 a 0,15, média de $0,06 \pm 0,04$ para altura, de 0 a 0,28, média de $0,09 \pm 0,09$ para diâmetro, e de 0 a 0,45, média de $0,21 \pm 0,14$ para número de hastes (tabela 1).

3.3 Estimativa da biomassa das plantas

Em sua maioria, as equações tiveram valores de r^2 altos, com média de 0,827, sendo todos significativos ($p < 0,05$). Os únicos valores baixos obtidos foram de 0,55 em fevereiro, em locais inundados, e de 0,67 em outubro, em locais secos (tabela 2, figura 5).

O grau de dependência entre as variáveis y e x (isto é, o r^2) variou entre locais e ao longo do tempo. Entre locais secos e inundados, num mesmo mês, suas diferenças mínima e máxima foram de 0,01 e 0,28 em fevereiro, média de $0,12 \pm 0,1$. Ao longo do tempo, as diferenças mínimas e máximas foram de 0 e 0,31, média de $0,1 \pm 0,9$ em locais secos, e de 0,02 a 0,43, média de $0,18 \pm 0,12$ em locais inundados (tabela 2, figura 5).

As equações diferiram entre locais e ao longo do tempo com relação às variáveis empregadas, à forma como foram multiplicadas e aos coeficientes. Os únicos meses em que as equações foram semelhantes (exceto pelos coeficientes) foram fevereiro/inundado e outubro/inundado, e fevereiro/seco e julho/seco (tabela 2).

4. Discussão

Esperávamos que a biomassa fosse melhor estimada pela interação de três medidas lineares, como altura * diâmetro * diâmetro, ou diâmetro * altura * altura, resultando em uma medida de volume. Entretanto, isso não ocorreu. As equações que estimaram a biomassa com maior acurácia empregaram de forma mais complexa as medidas das plantas. Esse resultado e a variação nos valores de r^2 e nos coeficientes de regressão (R) entre as medidas das plantas e sua biomassa se devem à forte influência da variação no nível d'água e de outros fatores ambientais na morfologia das rosetas, que são refletidos na forma como suas medidas se relacionam com a biomassa. De fato, em outro trabalho que realizamos (dados não publicados), observamos que as rosetas de *E. paniculatus* apresentam plasticidade morfológica em resposta à variação do nível d'água no tempo e no espaço, com pecíolos mais compridos, folhas maiores e aparentemente mais finas, e maior fração da biomassa total em pecíolos durante a inundaç o. O 'afinamento' das folhas e o maior investimento relativo em pecíolos devem ter influenciado na rela o entre a vari vel 'altura' com a biomassa das rosetas, especialmente se o aumento da percentagem da biomassa em pecíolos for devido ao adensamento dos seus tecidos ou ao aumento do seu di metro, sendo o  ltimo um efeito reconhecido entre plantas aqu ticas durante as cheias (Sorrell *et al.* 2002). Assim, para uma mesma altura, a biomassa dos pecíolos poderia variar.

Outro fator que pode ter influenciado   a produ o de infloresc ncias e, sobretudo, de infrutesc ncias, que contribuem com maior aumento da biomassa do que as folhas, para uma mesma altura da planta. Esse deve ser um importante fator respons vel pela diferen a dos coeficientes de

correlação entre locais secos e inundados, e ao longo dos meses, já que a produção de estruturas reprodutivas varia no espaço e ao longo do tempo. Em outro trabalho realizado por nossa equipe (dados não publicados) observamos que, em *E. paniculatus*, a produção de flores é tardia em locais secos, com relação aos inundados. Sorrel *et al.* (2002) não registraram nenhuma inflorescência de *Eleocharis sphacelata* (Cyperaceae) em locais rasos, e observaram o aumento do seu número com o aumento da profundidade d'água.

Além disso, se o investimento em estruturas reprodutivas aumenta em rosetas maiores, o que é observado em muitas plantas, a relação entre altura e biomassa deve mudar de uma forma linear para exponencial. De qualquer maneira, relações entre altura e biomassa foram as que menos variaram dentre as três medidas, sendo mais influenciadas pelo nível d'água e menos por outros fatores ambientais). Isso indica que, dentre as variáveis estudadas, a altura é a melhor preditora da biomassa.

A relação diâmetro x biomassa mudou mais que as relações com outras variáveis ao longo do tempo, em locais secos. De fato, os pecíolos, que se tornam compridos durante a cheia e que permanecem erguidos pela flutuação possibilitada pela água e pela presença de aerênquima, na vazante descem, acompanhando o nível d'água. Assim, na seca as hastes tombam e o diâmetro da planta aumenta, sem que ocorra aparentemente nenhuma mudança na biomassa. Além disso, no final da estação seca, comitivas de gado são conduzidas às margens das estradas (nas caixas de empréstimo, onde trabalhamos). O gado seleciona locais secos para passar, pisoteando as rosetas de *E. paniculatus*, que têm seu diâmetro forçosamente aumentado, sem que nenhum aumento ocorra na biomassa. Esse 'pisoteamento seletivo' em meses e locais secos pode contribuir para a baixa relação entre diâmetro e biomassa em locais secos, nos meses secos.

A grande variação da relação número de hastes x biomassa entre locais secos e inundados pode se dever à variação na densidade e diâmetro das hastes em diferentes condições de inundações, ou à possibilidade do aumento do número de hastes se dar às custas do seu afinamento.

A maior variação temporal nos valores de R, observada em locais secos, em comparação com os inundados, se deve à maior gama de condições ambientais que experimentam. Enquanto em locais inundados o nível d'água praticamente apenas flutua, os locais secos sofrem variações do nível d'água na cheia e variações da umidade do solo durante vários meses na seca, as quais promovem mudanças nas populações. Observamos que a transição de não-inundados para inundados em locais que consideramos 'secos' causam mudanças no comprimento dos pecíolos, na área foliar, na quantidade de matéria orgânica morta acumulada, nas taxas de germinação de sementes, brotamentos de rizomas e mortalidade das rosetas (Ana Carolina Neves, UFMS, dados não publicados).

Um fator que merece ser ressaltado é a herbivoria, freqüente em *E. paniculatus*, que é utilizada por gado, cavalo, capivara, veado e pacu (Pott & Pott 2000). Várias das rosetas que coletamos haviam sofrido herbivoria severa. Acreditamos que sua influência na relação das medidas das plantas com a biomassa podem se dar da seguinte forma: para o mesmo comprimento que uma haste normal, as hastes que sofreram herbivoria nos limbos foliares têm menor biomassa. Por outro lado, hastes longas que tiveram a porção superior dos pecíolos arrancadas, têm maior biomassa que hastes jovens e intactas da mesma altura que as hastes consumidas, por terem diâmetro maior. Entretanto, não sabemos se a herbivoria é um fator mais importante em locais inundados ou secos, em meses de seca ou de inundação. Além disso, sugerimos que estudos futuros considerem também as diferenças na alometria entre classes etárias, de tamanho ou estágios de desenvolvimento, como foi observado por Bonser & Aarsen (2001), já que nossas coletas contemplaram rosetas com diferentes tamanhos e estágios de vida.

Uma forma de tentar reduzir o número de equações necessárias para estimar a biomassa das rosetas seria aumentar o número de variáveis nas equações, como, por exemplo, diâmetro dos pecíolos, número de inflorescências e infrutescências, percentagem de herbivoria, diâmetro basal, etc. Isso poderia até mesmo levar à necessidade de coletar em uma menor variedade de habitats e em um período mais curto, podendo-se desenvolver um modelo mais geral para vários ambientes e épocas. Entretanto, a obtenção de muitas variáveis é custosa. Algumas são difíceis de obter ou até impossíveis em determinadas condições, como o diâmetro basal em plantas submersas por muitos centímetros d'água. Por isso, consideramos que nossos modelos foram satisfatórios, envolvendo o uso de poucas variáveis e obtendo valores altos de r^2 .

A validade dos modelos aqui propostos para coletas em diferentes anos deve ser avaliada, já que algumas plantas apresentam variações substanciais nas equações alométricas entre anos, indicando a necessidade de desenvolver constantemente novos modelos (Johnson *et al.* 1988 *apud* Guevara *et al.* 2002).

5. Conclusão

Embora as relações alométricas venham sendo muitas vezes tratadas como características geneticamente fixadas das espécies (e.g. alometria espécie-específica de árvores em florestas) (White 1981, Weeler 1987), nossos resultados mostram que entre plantas com elevada plasticidade morfológica, grupo no qual se enquadra a maioria das plantas herbáceas e quase todas as aquáticas, a alometria é diferencial para populações sujeitas a alterações das condições do ambiente, ao longo do tempo e no espaço. Alometria não é uma característica fixa de genótipos, nem os padrões alométricos são simplesmente reflexos de restrições biológicas (embora a restrições biológicas

limitem o nível de alometria observado). São resultados de interações dinâmicas entre organismos e seus ambientes, sendo as causas e efeitos difíceis de determinar (Weiner & Thomas 1992).

Como as plantas herbáceas apresentam grande plasticidade morfológica em intervalos curtos de tempo, raras vezes o pesquisador conseguirá obter uma única equação que represente a biomassa das plantas em diferentes condições espaciais e temporais. Pode-se tentar resolver esse problema utilizando diversas equações que representem a planta em cada local e momento, ou tomar medidas de muitas variáveis, que possam ser utilizadas nas equações. No presente estudo, a utilização de regressões múltiplas *stepwise* baseadas em três variáveis fáceis de coletar resultaram em altos valores de r^2 na maioria dos casos, para diferentes ambientes e meses. A vantagem desta técnica comparada à coleta de dados sobre um número maior de variáveis, desconsiderando-se a variedade de habitats da planta, ainda deve ser avaliada.

Agradecimentos

Agradecemos a Carlos André Zucco, por nos fornecer os dados meteorológicos; a Lara Carneiro Romero pela ajuda no campo; ao Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (IBAMA), pela licença concedida para a coleta de material biológico; à Pró-Reitoria de Pesquisa e Pós-Graduação da UFMS (PROPP), por nos fornecer alimentação e acomodação no campo; e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de mestrado concedida ao primeiro autor (processo: 133545/2005-9).

Referências Bibliográficas

- Adámoli, J. (1982) O Pantanal e suas relações fitogeográficas com os cerrados. Discussão sobre o conceito de “Complexo do Pantanal” Pp: 109-119 *In: Anais do 32º Congresso Nacional de Botânica*. Maceió.
- Aiba, S. & Kohyama, T., 1996. Tree species stratification in relation to allometry and demography in a warm-temperate rain forest. *J. Ecol.* 84, 207-218.
- Alho, C.J.R. & Gonçalves, H.C., 2005. Biodiversidade do Pantanal: Ecologia e Conservação. Ed. Uniderp. Campo Grande.
- Assaeed, A.M., 1997. Estimation of biomass and utilization of three perennial range grasses in Saudi Arabia. *J. Arid Env.* 36, 103–111.
- Bonser, S.P. & Aarsen, L.W., 2001. Allometry and plasticity of meristem allocation throughout development in *Arabidopsis thaliana*. *J. Ecol.* 89, 71-79.
- Coelho, F.F., Lopes, F.L. & Sperber, C.F., 2000. Density-dependent morphological plasticity in *Salvinia auriculata* Aublet. *Aquat. Bot.* 66, 273-280.

- Costa, R.C., 2006. Distribuição espacial e relações alométricas de espécies de Vochysiaceae em fragmentos de cerrado no município de Itirapina, São Paulo. Dissertação defendida no Instituto de Biologia da Unicamp. Orientador: Prof. Dr. Flavio Antonio Maës dos Santos. Campinas.
- Dean, T.J. & Long, J.N., 1986. Validity of constant-stress and elastic-instability principles of stem formation in *Pinus contorta* and *Trifolium pratense*. *Ann.Bot.* 58, 833-840.
- Dorken, M.E., Barret, S.C.H., 2004. Phenotypic plasticity of vegetative and reproductive traits in monoecious and dioecious populations of *Sagittaria latifolia* (Alismataceae): a clonal aquatic plant. *J. Ecol.* 92, 32-44.
- Fritz, K.E., Evans, M.A. & Feminella, J.W., 2004. Factors affecting biomass allocation in the riverine macrophyte *Justicia americana*. *Aquat. Bot.* 78, 279-288.
- Gehring, C., Park, S., Denich, M., 2004. Liana allometric biomass equations for Amazonian primary and secondary forest. *Forest Ecol. Manag.* 195, 69-83.
- Guevara, J.C., Gonnet, J.M. & Estevez, O.R., 2002. Biomass estimation for native perennial grasses in the plain of Mendoza, Argentina. *J. Arid Env.* 50, 613-619.
- McMahon, T.A., 1973. Size and shape in biology. *Science* 179, 1201-1204.
- Návar, J., Nájera, J., Jurado, E., 2002. Biomass estimation equations in the Tamaulipan thornscrub of north-eastern Mexico. *J. Arid Env.* 52, 167-179.
- Návar, J., Méndez, E., Nájera, A., Graciano, J., Dale, V. & Parresol, B., 2004. Biomass equations for shrub species of Tamaulipan thornscrub of North-eastern Mexico. *J. Arid Env.* 59, 657-674.
- Paillisson, J. M. & Marion, P. (2006) Can small water level fluctuations affect biomass of *Nymphaea alba* in large lakes? *Aquatic Botany*, 84, 259-266.
- Portela, R.C.Q. & Santos, F.A.M., 2003. Alometria de plântulas de espécies arbóreas: copa x altura. *Biota Neotropica* v.3, n.2. Disponível em <http://www.biotaneotropica.org.br/v3n2/pt/abstract?article+BN00503022003> [Acesso em 02/2007].
- Pott, A. & Pott, V.J., 2000. Plantas Aquáticas do Pantanal. Embrapa. Brasília.
- Sawada, M. Geometric Mean Regression Add-In For Excel '97. Disponível em http://www.ib.unicamp.br/ensino/pos/cursos/pos_ecologia/soft.html [Acesso em 02/2007].
- Siqueira, A.S., 2006. Alometria de *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae) em diferentes fisionomias do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, GO. *Biota Neotropica* v.6, n.3. Disponível em <http://www.biotaneotropica.org.br/v6n3/pt/abstract?short-communication+bn01806032006> [Acesso em 02/2007].
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J., 1981. *Biometry*, 2ª edição, W.H. Freeman and Company. São Francisco, EUA.

- Soriano, B.M.A., Oliveira, H., Catto, J.B., Comastri-Filho, J.A., Galdino, S., Salis, S.M., 1997. Plano de Utilização da Fazenda Nhumirim (Documento 21). Embrapa-CPAP, Corumbá, 72p.
- Sorrell, B.K., Tanner, C.C. & Sukias, J.P.S., 2002. Effects of water depth and substrate on growth and morphology of *Eleocharis sphacelata*: implications for culm support and internal gas transport. *Aquat. Bot.* 73, 93-106.
- Sposito, T.C. & Santos, F.A.M., 2001a. Scaling of stem and crown in eight *Cecropia* (Cecropiaceae) species of Brazil. *Am. J. Bot.* 88(5), 939-949.
- Sposito, T.C. & Santos, F.A.M., 2001b. Architectural patterns of eight *Cecropia* (Cecropiaceae) species of Brazil. *Flora* 196, 215-226.
- Weeler, D.E., 1987. Self-thinning exponent correlation with allometric measures of plant geometry. *Ecology* 68, 813-821.
- Weiner, J. & Thomas, S.C., 1992. Competition and allometry in three species of annual plants. *Ecology* 73 (2), 648-656.
- White, J., 1981. Allometric interpretation of the self-thinning rule. *J. Theor. Bio.* 89, 475-500.
- Wilkinson, L., 1990. SYSTAT: the system for statistics. SYSTAT, Evanston, Illinois.

8. Figuras

Tabela 1: Equações modelo II para a relação entre o peso seco (g) das rosetas de *Echinodorus paniculatus* Micheli e o número de hastes por roseta, a altura (m) e diâmetro das rosetas (m), coletadas em locais secos e inundados no Pantanal (sub regiões de Miranda e Abobral), em 7 meses. São apresentadas as equações das regressões, os desvios-padrão (SD) de beta e do intercepto, e os coeficientes de correlação (R).

Mês	Condição	x	Equação da Regressão	SD Beta	SD Intercepto	R
Agosto	Seco	No. Hastes	$y = 6,26 \cdot 10^{14}x - 3,85 \cdot 10^{15}$	$1,15 \cdot 10^{14}$	$9,40 \cdot 10^{14}$	0,15
		Altura	$y = -1,15 \cdot 10^{13}x + 2,15 \cdot 10^{15}$	$2,13 \cdot 10^{12}$	$6,18 \cdot 10^{14}$	-0,06
		Diâmetro	$y = -0,99x + 1,06 \cdot 10^{15}$	0,18	$5,52 \cdot 10^{14}$	-0,07
	Inundado	No. Hastes	$y = 2,83 \cdot 10^3x - 1,74 \cdot 10^4$	$5,04 \cdot 10^2$	$4,33 \cdot 10^3$	0,46
		Altura	$y = -4,81 \cdot 10^1x + 1,21 \cdot 10^4$	9,55	$3,23 \cdot 10^3$	-0,12
		Diâmetro	$y = -5,09 \cdot 10^2x + 1,85 \cdot 10^4$	$1,00 \cdot 10^2$	$4,02 \cdot 10^3$	-0,18
Outubro	Seco	No. Hastes	$y = 6,5 \cdot 10^{14}x - 3,7 \cdot 10^{15}$	$1,20 \cdot 10^{14}$	$9,47 \cdot 10^{14}$	0,1
		Altura	$y = 1,3 \cdot 10^{13}x + 2,01 \cdot 10^2$	$2,45 \cdot 10^{14}$	$7,45 \cdot 10$	-0,1
		Diâmetro	$y = -2 \cdot 10^{13}x + 1,79 \cdot 10^2$	$3,80 \cdot 10^{14}$	$7,30 \cdot 10$	-0,07
	Inundado	No. Hastes	$y = 5,84 \cdot 10^1x - 3,35 \cdot 10^2$	8,16	$7,82 \cdot 10$	0,51
		Altura	$y = 2,03 \cdot 10^{13}x + 1,52 \cdot 10^2$	$3,28 \cdot 10^{14}$	$4,05 \cdot 10$	0,1
		Diâmetro	$y = -1,60 \cdot 10^{13}x + 2,12 \cdot 10^2$	$2,61 \cdot 10^{14}$	$4,57 \cdot 10$	-0,15
Dezembro	Seco	No. Hastes	$y = -5,80 \cdot 10^{14}x + 4,59 \cdot 10^{15}$	$1,21 \cdot 10^{14}$	$1,02 \cdot 10^{15}$	-0,2
		Altura	$y = -1,24x + 6,36 \cdot 10^{14}$	0,27	$4,66 \cdot 10^{14}$	-0,05
		Diâmetro	$y = -1,00x + 6,36 \cdot 10^{14}$	4,21	$4,66 \cdot 10^{14}$	-0,05
	Inundado	No. Hastes	$y = -6,70 \cdot 10^{14}x + 7,77 \cdot 10^{15}$	$1,46 \cdot 10^{14}$	$1,70 \cdot 10^{15}$	-0,06
		Altura	$y = -1,84x + 1,20 \cdot 10^{15}$	0,4	$7,27 \cdot 10^{14}$	-0,07
		Diâmetro	$y = -2,80 \cdot 10^{14}x + 6,29 \cdot 10^{15}$	$6,16 \cdot 10^{13}$	$1,41 \cdot 10^{15}$	-0,07
Fevereiro	Seco	No. Hastes	$y = 8,03 \cdot 10^1x - 5,26 \cdot 10^2$	$1,49 \cdot 10^1$	$1,71 \cdot 10^2$	0,27
		Altura	$y = 1,27 \cdot 10^{13}x + 2,39 \cdot 10^2$	$1,99 \cdot 10^{14}$	$5,37 \cdot 10$	0,58
		Diâmetro	$y = 2,42 \cdot 10^1x - 2,05 \cdot 10^2$	4,66	$1,28 \cdot 10^2$	0,05
	Inundado	No. Hastes	$y = -3,77 \cdot 10^3x + 4,55 \cdot 10^4$	$7,80 \cdot 10^2$	$9,45 \cdot 10^3$	-0,12
		Altura	$y = 3,16 \cdot 10^1x - 5,90 \cdot 10^3$	6,47	$3,15 \cdot 10^3$	0,18
		Diâmetro	$y = 6,26 \cdot 10^2x - 1,23 \cdot 10^4$	$1,35 \cdot 10^2$	$4,13 \cdot 10^3$	0,09
Abril	Seco	No. Hastes	$y = -4,50 \cdot 10^{14}x + 5,86 \cdot 10^{15}$	$7,94 \cdot 10^{13}$	$1,10 \cdot 10^{15}$	-0,2
		Altura	$y = -1,50 \cdot 10^{14}x + 4,37 \cdot 10^{15}$	$2,69 \cdot 10^{13}$	$8,77 \cdot 10^{14}$	-0,09
		Diâmetro	$y = -2,20 \cdot 10^{14}x + 6,00 \cdot 10^{15}$	$3,75 \cdot 10^{13}$	$1,11 \cdot 10^{15}$	-0,28
	Inundado	No. Hastes	$y = 8,61 \cdot 10^2x - 8,24 \cdot 10^3$	$1,82 \cdot 10^2$	$2,12 \cdot 10^3$	0,12
		Altura	$y = -1,20 \cdot 10^{12}x + 1,79 \cdot 10^3$	$2,57 \cdot 10^{13}$	$7,55 \cdot 10^2$	-0,07
		Diâmetro	$y = 1,54 \cdot 10^2x - 3,24 \cdot 10^3$	$3,07 \cdot 10$	$1,07 \cdot 10^3$	0,35
Julho	Seco	No. Hastes	$y = 3,69 \cdot 10^2x - 3,00 \cdot 10^3$	$7,20 \cdot 10$	$8,43 \cdot 10^2$	0,52
		Altura	$y = 3,40 \cdot 10^1x - 1,20 \cdot 10^3$	7,8	$6,86 \cdot 10^2$	0,02
		Diâmetro	$y = 1,12 \cdot 10^2x - 2,68 \cdot 10^3$	$2,27 \cdot 10$	$8,12 \cdot 10^2$	0,47
	Inundado	No. Hastes	$y = 1,34 \cdot 10^3x - 1,18 \cdot 10^4$	$2,14 \cdot 10^2$	$2,50 \cdot 10^3$	0,3
		Altura	$y = -3,30 \cdot 10^{12}x + 3,82 \cdot 10^3$	$5,44 \cdot 10^{13}$	$1,43 \cdot 10^3$	-0,03
		Diâmetro	$y = 3,60 \cdot 10^2x - 8,16 \cdot 10^3$	$5,98 \cdot 10$	$2,16 \cdot 10^3$	-0,09

Setembro	Seco	No. Hastes	$y = -8,10 \cdot 10^{14} + 5,00 \cdot 10^{15}$	$1,45 \cdot 10^{14}$	$1,05 \cdot 10^{15}$	-0,4
		Altura	$y = -1,40x + 1,43 \cdot 10^{15}$	0,27	$6,80 \cdot 10^{14}$	-0,09
		Diâmetro	$y = 1,23x + 3,08 \cdot 10^{14}$	0,23	$5,48 \cdot 10^{14}$	0,32
	Inundado	No. Hastes	$y = 3,20 \cdot 10^2 x - 1,54 \cdot 10^3$	$8,21 \cdot 10$	$6,70 \cdot 10^2$	0,28
		Altura	$y = 3,99x - 2,87 \cdot 10^2$	1,06	$4,78 \cdot 10^2$	0,07
		Diâmetro	$y = -5,90 \cdot 10^{-13} + 9,75 \cdot 10^2$	$1,56 \cdot 10^{-13}$	$4,55 \cdot 10^2$	-0,15

Tabela 2: Interação gerada por regressão múltipla *stepwise* para prever o peso seco (g) das rosetas de *Echinodorus paniculatus* Micheli em locais secos e inundados do pantanal (sub regiões de Miranda e Abobral), em 7 meses. São apresentados os valores das regressões lineares entre o peso seco e a interação. As variáveis utilizadas foram o número de hastes por roseta, a altura (m) e diâmetro das rosetas (m). Em todos os casos, $p < 0,05$.

Mês	Condição	Interação (I) gerada por regressão múltipla <i>stepwise</i>	r ²	N
Agosto/05	Seco	$I = 1,370 - 0,426 (\text{total de hastes}) + 1,053 (\text{altura} * \text{total de hastes}) - 17,423 (\text{diâmetro} * \text{altura}) + 2,232 (\text{diâmetro} * \text{altura} * \text{total de hastes})$	0,92	29
	Inundado	$I = - 8,185 + 1,392 (\text{total de hastes}) + 50,540 (\text{diâmetro}) - 9,583 (\text{diâmetro} * \text{total de hastes}) + 6,363 (\text{diâmetro} * \text{altura} * \text{total de hastes})$	0,93	25
Outubro/05	Seco	$I = 0,505 (\text{altura} * \text{total de hastes})$	0,67	29
	Inundado	$I = -0,433 (\text{total de hastes}) + 1,388 (\text{altura} * \text{total de hastes})$	0,87	38
Dezembro/05	Seco	$I = -6,197 (\text{altura}) + 13,924 (\text{diâmetro}) + 1,245 (\text{altura} * \text{total de hastes}) - 1,898 (\text{diâmetro} * \text{total de hastes})$	0,79	22
	Inundado	$I = 40,534 - 3,048 (\text{total de hastes}) - 71,318 (\text{altura}) - 245,832 (\text{diâmetro}) + 4,852 (\text{altura} * \text{total de hastes}) + 17,023 (\text{diâmetro} * \text{total de hastes}) + 458,179 (\text{diâmetro} * \text{altura}) - 26,376 (\text{diâmetro} * \text{altura} * \text{total de hastes})$	0,98	21
Fevereiro/06	Seco	$I = 7,389 - 1,326 (\text{total de hastes}) - 13,046 (\text{altura}) + 3,005 (\text{altura} * \text{total de hastes})$	0,83	27
	Inundado	$I = - 0,506 (\text{total de hastes}) + 1,019 (\text{altura} * \text{total de hastes})$	0,55	23
Abril/06	Seco	$I = - 0,147 (\text{total de hastes}) + 0,411 (\text{diâmetro} * \text{total de hastes}) + 0,549 (\text{altura} * \text{total de hastes})$	0,82	31
	Inundado	$I = -6,378 + 0,933 (\text{altura} * \text{total de hastes}) + 2,386 (\text{diâmetro} * \text{total de hastes}) + 27,704 (\text{diâmetro} * \text{altura}) - 3,903 (\text{diâmetro} * \text{altura} * \text{total de hastes})$	0,75	22
Julho/06	Seco	$I = - 0,653 (\text{total de hastes}) - 7,947 (\text{altura}) + 2,093 (\text{altura} * \text{total de hastes})$	0,92	19
	Inundado	$I = 36,618 - 6,159 (\text{total de hastes}) - 81,412 (\text{altura}) + 11,857 (\text{altura} * \text{total de hastes}) + 5,014 (\text{diâmetro} * \text{total de hastes}) + 100,853 (\text{diâmetro} * \text{altura}) - 14,120 (\text{diâmetro} * \text{altura} * \text{total de hastes})$	0,79	36
Setembro/06	Seco	$I = -0,758 + 10,788 (\text{altura}) - 1,165 (\text{altura} * \text{total de hastes}) - 41,990 (\text{diâmetro} * \text{altura}) + 7,370 (\text{diâmetro} * \text{altura} * \text{total de hastes})$	0,82	26
	Inundado	$I = -29,399 + 3,862 (\text{total de hastes}) + 493,025 (\text{diâmetro}) + 6,811 (\text{altura} * \text{total de hastes}) - 85,959 (\text{diâmetro} * \text{total de hastes}) - 480,333 (\text{diâmetro} * \text{altura}) + 71,613 (\text{diâmetro} * \text{altura} * \text{total de hastes})$	0,96	14



Figura 1 A) e B): Variação temporal do nível d'água no Pantanal (sub-regiões de Miranda e Abobral). As fotos mostram a mesma parcela seca, em agosto de 2005, e inundada, em dezembro de 2005. As setas indicam rosetas de *Echinodorus paniculatus* Micheli.



Figura 2 A) e B): Variação espacial do nível d'água no Pantanal (sub-regiões de Miranda e Abobral). As fotos mostram duas parcelas em novembro de 2005, que apesar de distarem de apenas 3 metros, apresentam diferentes níveis de inundação e populações de *Echinodorus paniculatus* Micheli com diferentes características.

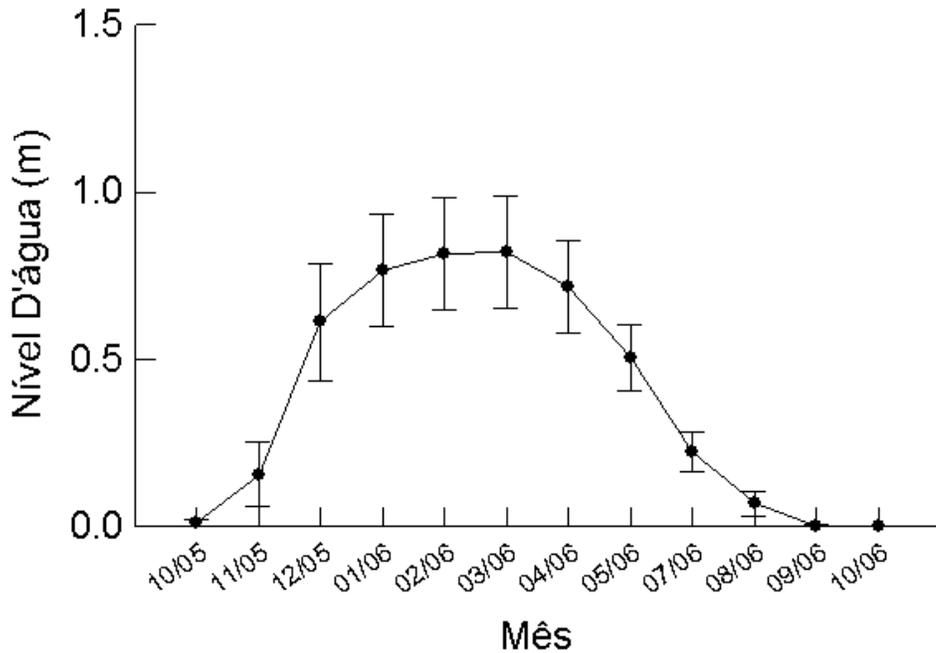


Figura 3: Valores médios e erros-padrão do nível d'água em locais inundados, próximo aos pontos de coleta das rosetas de *Echinodorus paniculatus* Micheli, no Pantanal (sub-regiões de Miranda e de Abobral), no período de um ano.

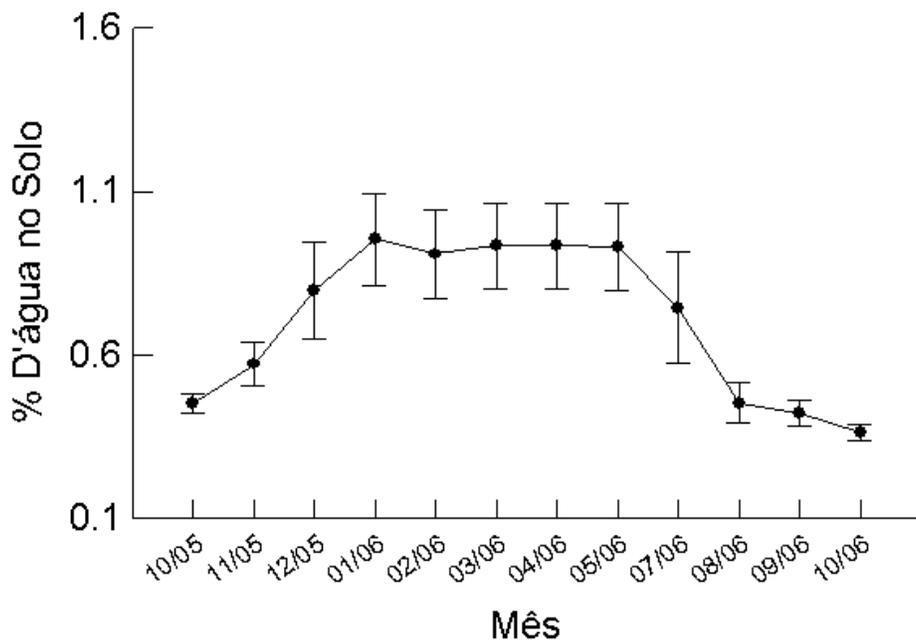


Figura 4: Valores médios e erros-padrão da porcentagem d'água no solo em locais não inundados, próximos de onde foram coletadas rosetas de *Echinodorus paniculatus* Micheli, no Pantanal (sub-regiões de Miranda e Abobral), no período de um ano. Os valores apresentados foram transformados pelo arco seno da raiz quadrada das porcentagens.

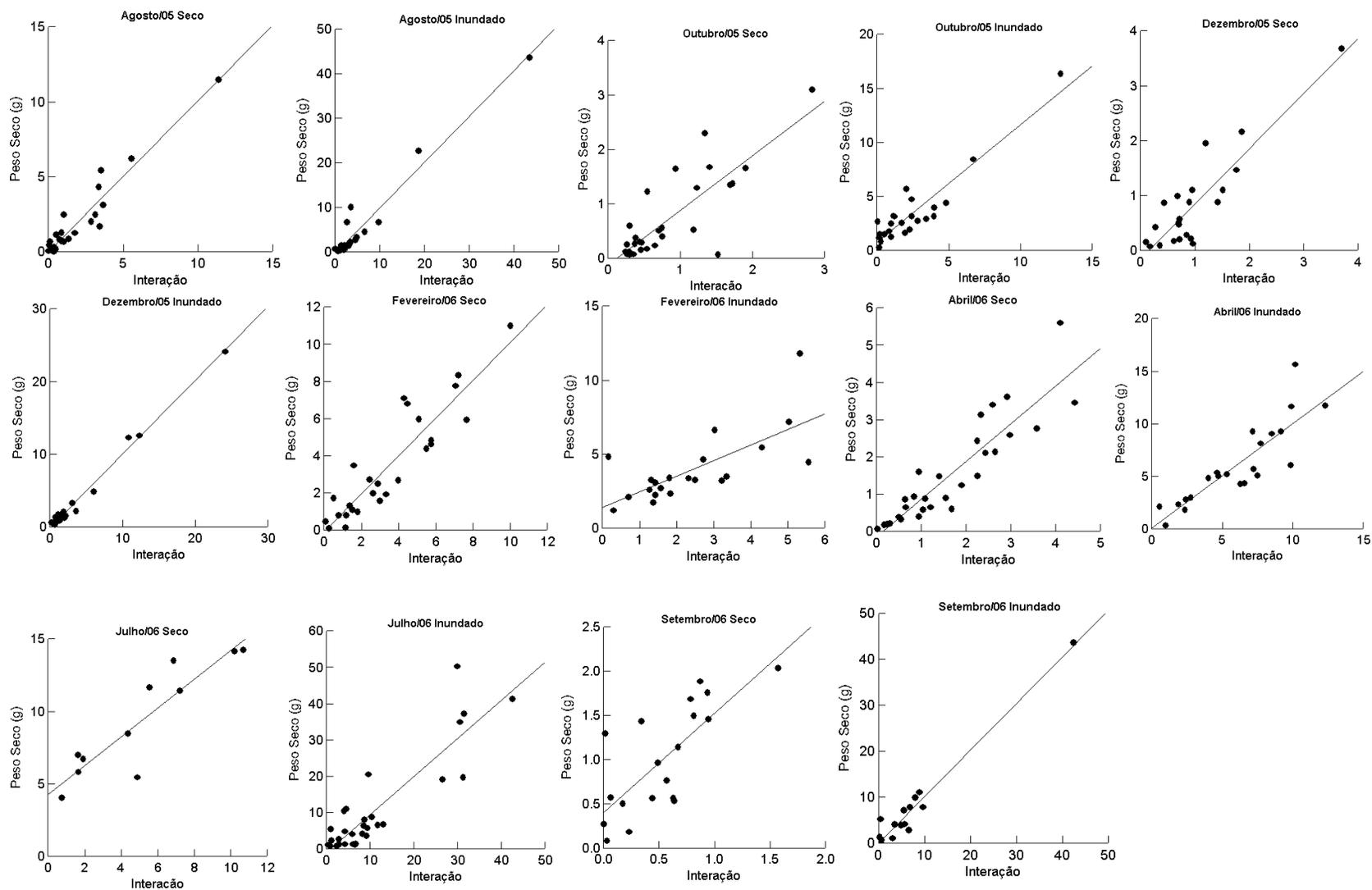


Figura 5: Regressões lineares entre o peso seco das rosetas de *Echinodorus paniculatus* Micheli e a interação gerada por regressão múltipla *stepwise*, em 7 meses e em locais secos e inundados do Pantanal (sub-regiões de Miranda e Abobral). Os valores das regressões e as interações encontram-se na tabela 2

Capítulo 3

Dinâmica de populações de *Echinodorus paniculatus* Micheli (Alismataceae) em resposta à
variação espacial e temporal do nível da água no Pantanal-Sul

Ana Carolina de Oliveira Neves, Frederico Santos Lopes & Flavio Antonio Maës dos Santos

A ser submetido ao periódico Freshwater Biology

Dinâmica de populações de *Echinodorus paniculatus* (Alismataceae) em resposta à variação espacial e temporal do nível da água no Pantanal-Sul

Ana Carolina de Oliveira Neves*¹, Frederico Santos Lopes¹ & Flavio Antonio Maës dos Santos³

Abbreviated title: **Dinâmica de populações de *Echinodorus paniculatus***

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, CEP 549, 79070-900, Campo Grande, MS, Brasil. E-mail: ananeves@gmail.com

³ Departamento de Botânica, Instituto de Biologia, UNICAMP, CP 6109, 13083-970, Campinas, SP, Brasil.

Resumo

Echinodorus paniculatus é uma macrófita emergente que se propaga por brotamentos de rizomas e por pseudo-viviparidade. É comum em ambientes brejosos e em lagoas rasas do Pantanal Sul-matogrossense, onde está sujeita a inundações sazonais. Neste trabalho descrevemos como a densidade, a estrutura de populações baseada na altura das rosetas, e sua distribuição espacial variam ao longo do tempo (durante o período de um ano) e no espaço (entre diferentes populações), em resposta ao nível d'água. Observamos que o padrão espacial não foi determinado pelo nível d'água em pequena escala, embora em uma escala maior, sua ocorrência tenha sido associada a locais temporariamente sujeitos à inundação. Já a densidade e estrutura populacional se relacionaram com as variações no nível d'água. Em locais não inundados, com umidade do solo entre 11 e 30%, foi observada a maior densidade de rosetas, sendo a maioria das menores classes de altura, sugerindo o acréscimo de novas rosetas na população. Já em locais com umidade inferior a 10% ou com inundação superior a 21cm foram observadas as menores densidades. Em locais inundados por 20 a 80cm d'água, as populações tiveram rosetas entre as maiores classes de altura, devido à necessidade dos pecíolos de se alongarem para manter as folhas emersas, evitando a redução nas taxas fotossintéticas, comum em águas estagnadas. Rosetas pseudovivíparas surgiram apenas em locais com alto nível de inundação, indicando que essa forma de propagação é vantajosa em locais inundados. Os resultados indicam que seca e inundação representam grandes restrições para essas plantas, sendo suas diferentes formas de propagação (sexuada, por brotamentos de rizomas e por pseudoviviparidade) e a plasticidade morfológica importantes para que *E. paniculatus* sobreviva nesse ambiente fortemente sazonal.

Palavras-chave: Estrutura Populacional, Padrão Espacial, Correlogramas, Macrófita Aquática, Emergente, Planície Inundável.

1. Introdução

Em locais inundados, o nível d'água geralmente não é constante ao longo do ano e sua variação é um dos mais importantes fatores, se não o principal, influenciando nos padrões de história de vida, composição, zonação e processos das comunidades vegetais (Blom & Voeselek 1996, Camargo & Esteves 1995 *apud* Pompêo *et al.* 2001, Coelho *et al.* 2000, Coelho *et al.* 2005).

O nível d'água afeta as plantas através de mudanças nas características dos sedimentos, absorção de nutrientes, redução da oxigenação, exposição a ventos e ondas, velocidade e transparência da água e competição com outras espécies, que em última instância afetam a taxa de fotossíntese (Lenssen *et al.* 1999, Sorrell *et al.* 2002, Boerger & Poulson 2003, Richards & Ivey 2004, Paillisson & Marion 2006). Para esses fatores, as plantas apresentam respostas fenológicas, fisiológicas, anatômicas, morfológicas, nas estratégias reprodutivas, nos padrões de alocação de biomassa em órgãos subterrâneos e aéreos e nas taxas de dispersão de diásporos (Johansson & Nilsson 1993, Coelho *et al.* 2000, Scremin-Dias 2000, Sorrell *et al.* 2002, Paillisson & Marion 2006,). Essas respostas afetam a estrutura das populações e suas variações ao longo do tempo, ou seja, sua dinâmica populacional.

A maioria dos trabalhos sobre a dinâmica de populações de macrófitas aquáticas em ecossistemas continentais tem como objetivo o controle de populações, e abordam a modelagem de seu crescimento, o aumento em altura, biomassa, cobertura vegetal, produtividade e sua distribuição espacial (Grace & Wetzel 1998, Nagasaka 2004, Wolfer & Straile 2004, Wilson *et al.* 2005). Raros são os trabalhos que descrevem a estrutura das populações, quantificando o número de rametes ou genetes por classe de idade ou tamanho (Dyduch-Falniowska 1983, Johansson & Nilsson 1993). Destes, que sabemos, nenhum foi feito em planícies inundáveis, provavelmente devido à dificuldade de estabelecer parcelas permanentes e de monitorá-las com periodicidade nesses locais sujeitos a variações extremas do nível d'água.

Echinodorus paniculatus Micheli é uma macrófita emergente, comum em ambientes brejosos e em lagoas rasas do Pantanal Sul-mato-grossense, que se propaga por rizomas e pela pseudoviviparidade (Pott & Pott 2000). O Pantanal é maior zona úmida continental do planeta (fonte: WWF), com ciclos de inundação anuais e flutuações plurianuais. Durante a seca, as rosetas de *E. paniculatus* perdem as partes aéreas e mantêm-se na forma de rizomas subterrâneos, que rebrotam com a chegada das chuvas. Na cheia, uma das suas principais estratégias para tolerar o estresse de inundação é alongar os pecíolos, emergindo as folhas e evitando a redução da taxa fotossintética decorrente da hipoxia, competição com plantas submersas e flutuantes ou sombreamento causado por estas, pela cor da água ou pelo acúmulo de perifíton e detritos sobre as folhas (Westlake 1975 *apud* Boerger & Poulson 2003, Madsen & Sondergaard 1983).

A propagação clonal em plantas requer a contínua multiplicação de unidades modulares discretas, os 'rametes' (Harper 1977), que podem gerar, em escala local, padrões espaciais agregados (Cook 1983, de Kroon & Hutchings 1995). Os rametes derivados de um único zigoto constituem o genete (Harper 1977). O recrutamento de novos genetetes pode ser raro entre plantas clonais, sendo a dinâmica de suas populações dominada pelo nascimento e morte dos rametes (Noble *et al.* 1979, Philbrick & Les 1996, Coelho *et al.* 2006). O mesmo ocorre em ambientes aquáticos, onde a propagação clonal predomina sobre os modos sexuais na maioria dos *taxa* de angiospermas (Hutchinson 1975 *apud* Grace 1993).

Os rizomas são as estruturas de propagação clonal mais bem sucedidas entre as plantas emergentes, sendo capazes de significativo aumento numérico e ocorrendo em praticamente todos os ambientes aquáticos (Grace 1993). São freqüentes em ambientes perturbados, onde a proteção que estruturas clonais subterrâneas oferecem contra queimadas, seca, herbivoria e danos mecânicos é vantajosa, e onde é necessário produzir propágulos de rápido crescimento e capazes de se desenvolver prontamente (Grace 1993), como no Pantanal, onde os períodos favoráveis ao estabelecimento de plântulas são de poucos meses entre a seca e a cheia. O mesmo pode ser dito da pseudoviviparidade, uma forma rara de propagação, descrita em apenas 50 espécies de angiospermas (veja Elmqvist & Cox 1996), através da qual são produzidos rametes sobre estruturas reprodutivas, geralmente submersas em ambientes aquáticos (Lee & Harmer 1980, Grace 1993). Por ser um dos meios de propagação clonal com maior potencial de multiplicação e dispersão (Lee & Harmer 1980, Grace 1993), acredita-se que a pseudo-viviparidade tenha evoluído em ambientes sazonais e com curtos períodos favoráveis ao estabelecimento, permitindo que as plantas completem o ciclo de produção e estabelecimento dos propágulos (Elmqvist & Cook 1996).

Nossos objetivos foram descrever como a estrutura de populações de *E. paniculatus*, baseada na altura das rosetas, e sua distribuição espacial variam ao longo do tempo, durante o período de um ano, e no espaço (entre diferentes populações), em resposta ao nível d'água. Nossas hipóteses são as seguintes: a) Em locais não inundados, a percentagem de água no solo é baixa, por isso as populações têm maior número de rosetas nas menores classes de altura (devido à perda das porções aéreas – redução do tamanho); nos locais onde a umidade do solo é alta e o nível d'água é de alguns centímetros acima do solo (no início das chuvas e no final da seca) essa estrutura se mantém mas por outro motivo - devido ao recrutamento de novos indivíduos e brotamento dos rizomas - sendo, entretanto, a densidade populacional maior que em solos muito secos. Finalmente, em locais onde a inundação atinge vários centímetros, as populações têm a maioria das rosetas entre as maiores classes de altura, podendo ocorrer pequenas rosetas pseudovivíparas; b) Em locais com nível d'água alto, a distribuição espacial das populações é concentrada, devido à maior

sobrevivência das rosetas geradas por brotamentos de rizomas, que têm crescimento mais rápido e maiores chances de produzir folhas emersas até o início da cheia.

2. Material e Métodos

2.1 Espécie estudada

Echinodorus paniculatus Micheli (Alismataceae) é uma planta herbácea, rosulada (i.e. arrosetada, com forma próxima de roseta), emergente. Ocorre na América tropical e subtropical, da América Central à Argentina, sendo comum em ambientes brejosos e em lagoas rasas do Pantanal Sul-mato-grossense (Pott & Pott 2000) Propaga-se sexualmente e clonalmente, através de brotamentos nas inflorescências (pseudoviviparidade) e nos rizomas (Pott & Pott 2000).

Seu ciclo de vida se inicia com a germinação das sementes, que *ex situ*, se dá em areia úmida, devendo ser submersas quando atingem de 5 a 9 cm de altura (Rataj & Horeman 1977 *apud* Pott & Pott 2000), ou submersas por poucos centímetros d'água (Edna Scremin Dias, UFMS, com. pess.). Em boas condições de umidade, as plantas crescem em altura e diâmetro e produzem novas folhas e inflorescências, que eventualmente são fecundadas e se tornam infrutescências. Novas rosetas são produzidas através do brotamento de rizomas com 4 a 7 cm de comprimento (Guimarães 1999), que resultam na formação de aglomerados conspícuos. Esta parece ser a forma de propagação que mais contribui para o aumento numérico das rosetas. Na cheia, os pecíolos sofrem alongamento e se mantêm erguidos n'água devido à capacidade de flutuação do aerênquima. Nesta época, podem surgir rametes pseudo-vivíparos de meristemas na axila das brácteas de inflorescências decumbentes (Guimarães 1999, Pott & Pott 2000). Após um período passível de dispersão, na cheia, os rametes pseudovivíparos provavelmente vão se estabelecer na vazante, como observado em outra macrófita aquática pseudovivípara, *Luronium natans* (L.) Raf (Alismataceae), cujos rametes se estabelecem em águas rasas, com menos de 10 cm de profundidade (Nielsen *et al.* 2006). Na seca, as partes hipertrofiadas das plantas morrem, permanecendo como uma roseta basal de matéria orgânica morta em torno de um broto central, ou toda a porção aérea das rosetas morre e as plantas permanecem na forma de rizomas subterrâneos, que rebrotam com a chegada das chuvas.

2.2 Área de estudo

O Pantanal é uma das maiores planícies de inundação do mundo (Harris *et al.* 2005), com 147.572 km², situada de 80 a 150 m acima do nível do mar, contida na Bacia do Alto rio Paraguai (Alho & Gonçalves 2005). As inundações ocorrem anualmente no verão (aproximadamente entre fevereiro e maio), embora também ocorram flutuações plurianuais, que produzem períodos prolongados de fortes secas e inundações (Alho & Gonçalves 2005). As inundações têm origem

pluvial e fluvial, e decorrem da dificuldade de drenagem pela baixa declividade do terreno, que varia de 3 a 5 cm por km no sentido leste-oeste e de 1 a 30cm por km no sentido norte-sul (ANA 2004 *apud* Alho & Gonçalves 2005).

As coletas foram realizadas nas sub-regiões do Miranda e Abobral, no Pantanal, (*sensu* Adámoli 1982), município de Corumbá, MS, nas caixas de empréstimo ao longo da Rodovia MS-184 e em lagoas temporárias, próximo à Base de Estudos do Pantanal (BEP) da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (19° 34'36'' S; 57° 01'06'' W). As caixas de empréstimo são depressões produzidas pela retirada de terra do entorno das rodovias para a construção dos seus aterros, não sendo corpos d'água naturais. Entretanto, são de fácil acesso e acumulam água por mais tempo que o campo, possibilitando que as plantas sejam inspecionadas durante um período mais longo.

A estação climatológica mais próxima da BEP fica há 75 km, na Fazenda Nhumirim. A região possui clima tropical, megatérmico. O regime de precipitação se caracteriza por uma divisão nítida ao longo do ano, com período chuvoso de novembro a março, correspondendo a 72% da precipitação total anual (1.183 mm), e outro seco de abril a outubro. A temperatura média anual é de 25,5°C, oscilando entre 20,7°C e 28,0°C. A média anual da temperatura máxima é de 31,5°C, sendo que de setembro a janeiro, as máximas absolutas ultrapassam 40°C. A média anual das mínimas é de 20,3°C, observada de maio a agosto, sendo as mínimas absolutas próximas de 0°C. A umidade relativa média anual é 82%, apresentando variação mensal acima de 80%, nos meses de dezembro a julho, e, no restante dos meses, permanecendo em torno de 75% (Soriano *et al.* 1996).

2.3 Marcação das parcelas

Foram estabelecidas 7 parcelas fixas de 1,5 m x 4 m, espaçadas de 3 m a 21 km de distância, localizadas nas seguintes coordenadas: 1) 19°38'56.4"S, 057°01'37.6"W; 2) 19°29'01.74"S, 57°02'29.70"W, 3) 19°29'09.91"S, 57°02'24.79"W; 4) 19°28'23.13"S, 57°02'30.82"W, 5) 19°28'17.43"S, 57°02'27.75"W, 6) 19°25'31.95"S, 57°02'37.88"W e 7) 19°25'30.94"S, 57°02'32.40"W (fig. 1). As parcelas foram delimitadas com estacas de arame revestido de pvc, que resistiram à atividade do gado (criado extensivamente no Pantanal), sendo amassadas pelo pisoteamento, mas permanecendo com uma parte fixa no solo, demarcando as parcelas. Além disso, eram resistentes à água e tinham 1m, facilitando seu encontro mesmo em locais inundados. Entretanto, 3 parcelas que ficaram sob cerca de 1,5m d'água na cheia não foram encontradas durante alguns meses, e por isso faltam registros da sua estrutura populacional.

2.4 Medição do nível da água e umidade do solo

Mensalmente, com exceção de junho (quando não fomos ao campo devido a problemas logísticos), o nível da água foi medido com uma régua em um ponto fixo, em cada uma das 7 parcelas. Onde o nível d'água era igual a zero, foram coletadas 10 amostras de solo com um cilindro de 5 cm de diâmetro e 7 cm de profundidade. As amostras foram acondicionadas em sacos plásticos e pesadas em balança analítica para a obtenção de seu peso úmido (PU). Em seguida, foram secas em estufa a 80°C, por aproximadamente 5 dias, até atingirem peso constante, e pesadas novamente para a obtenção de seu peso seco (PS). A percentagem de água no solo foi obtida através da seguinte equação:

$$\frac{(PU-PS) \times 100}{PU} = \% \text{ de umidade no solo}$$

2.5 Estrutura espacial das populações

Nos meses de novembro de 2005, março, agosto e outubro de 2006, as rosetas de *E. paniculatus* foram mapeadas em cada parcela, através de um sistema de coordenadas ortogonais (x,y). Três parcelas que estiveram acessíveis durante os 4 meses foram subdivididas em 96 sub-parcelas contíguas de 25 x 25 cm, e a densidade de plantas em cada uma foi estimada no programa Passage 1.0 (Rosenberg 2001). Consideramos a área de 25 x 25 cm adequada para a detecção de padrões espaciais em *E. paniculatus*, porque os aglomerados podem ser contidos nela, já que os rizomas têm de 4 a 7 cm (Guimarães 1999). A localização das sub-parcelas também obedeceu a um sistema de coordenadas ortogonais.

O padrão espacial das rosetas em cada parcela foi caracterizado através de Z, o índice de autocorrelação *I* de Moran padronizado, calculado pela fórmula:

$$Z_x = I_x - I_{\text{médio}} / S$$

, onde I_x corresponde aos valores de *I* para cada classe de distância, $I_{\text{médio}}$ é a média aritmética dos valores de *I* e *S* é o desvio padrão de *I* médio.

Apresentamos os valores de Z para 16 classes de distância, com amplitude de 25 cm, em correlogramas, que são gráficos em que os valores da autocorrelação são plotados em uma ordenada, contra as classes de distância entre localidades, na abscissa (Legendere & Fortin 1989). Adicionamos envelopes de confiança de 95% aos correlogramas, de forma que apenas os valores de Z maiores que 1,96 ou menores que -1,96 são significativos. Os correlogramas foram calculados

utilizando suplementos estatísticos desenvolvidos para o cálculo de índices de autocorrelação espacial em planilhas eletrônicas Excel® (Doak *et al.* 2006).

Antes de considerar cada valor individual de Z, verificamos a significância global dos correlogramas, observando se possuíam pelo menos um valor de Z significativo no nível $\alpha' = \alpha / v$ de significância (α = nível de significância geral, igual a 0,05 e v = nº de testes individuais, ou classes de distância), de acordo com a correção de Bonferroni para comparações múltiplas (Legendere & Fortin 1989, Rosenberg 2001).

Autocorrelação espacial significa a ausência de aleatoriedade das variáveis medidas devido à estruturação espacial (Rosenberg 2001). Assim, valores de Z significativos indicam relações não-aleatórias, sendo os valores positivos referentes a autocorrelação positiva, denotando agregação numa determinada escala. Valores negativos da autocorrelação podem indicar o espaçamento entre aglomerados, um fenômeno de repulsão ou um efeito indesejado: o fato dos intervalos entre áreas amostradas ser muito grande comparado ao tamanho da mancha (Legendere & Fortin 1989). A alternância de valores de Z positivos e negativos é indicativa de distribuição em manchas (Legendre & Fortin 1989). Os últimos coeficientes de autocorrelação em um correlograma devem ser interpretados com cautela, pois geralmente são baseados em poucos pares de localidades (Legendre & Fortin 1989).

2.6 Estrutura das populações

Para caracterizar a estrutura das populações em locais onde o nível d'água era igual a zero e inundados, e ao longo de um ano, todas as rosetas situadas dentro de cada parcela tiveram, mensalmente, suas alturas medidas. Foram montados histogramas de cada população, baseados em classes de altura de 10 cm. Os histogramas foram agrupados em tipos predominantes de estruturas populacionais, e foram relacionados com o nível d'água, em classes de 10% de umidade do solo e 20 cm de altura. Todos os gráficos foram feitos no programa Systat 9.0 (Wilkinson 1990).

2.7 Densidade populacional

Para caracterizar a densidade das populações em locais secos e inundados e ao longo de um ano, foi contado mensalmente o número de rosetas de *E. paniculatus* em cada parcela. A densidade foi relacionada com o nível d'água, em classes de 10% de umidade do solo e 20 cm de altura.. A análise foi feita visualmente, através da comparação dos intervalos de confiança da mediana em diagramas de caixa (*box plots*) (McGill *et al.* 1978). Se os intervalos em torno de duas medianas não se sobrepõem, podemos confiar ao nível de 95% que as medianas das duas populações são diferentes (McGill *et al.* 1978). Nos gráficos, as medianas correspondem ao ponto de maior

estreitamento das caixas, e os locais onde as caixas retomam sua largura normal correspondem aos limites superior e inferior do intervalo de confiança. Em alguns casos, o intervalo de confiança pode ultrapassar os limites da caixa (quartis).

As análises foram feitas no programa Systat 9.0 (Wilkinson 1990).

3. Resultados

3.1 Nível d'água e umidade do solo

Em locais não inundados, a umidade do solo se comportou como as curvas de inundação, com as médias mensais por parcela variando de 2,04% (1 em setembro) a 33,8% (5 em setembro) (figs. 2 e 3). O nível da água variou no espaço, não havendo relação direta com a proximidade entre parcelas. Por exemplo, a flutuação do nível d'água na parcela 2 foi semelhante na parcela 7, que fica há quilômetros de distância. A diferença do nível d'água entre a parcela 2 e a 3, que distam de cerca de 20m, foi a mesma que entre a parcela 2 e a 4, que distam de quilômetros. Entre as parcelas 3 e 4, separadas por quilômetros, quase não houve diferença. Na parcela 5 a água atingiu os maiores níveis, seguida pelas parcelas 3 e 4, pelas parcelas 2 e 7, pela 6 e finalmente pela 1, que não sofreu inundação durante o ano (figs. 4 e 5). Pudemos determinar uma estação cheia para todas as parcelas, de dezembro a maio (que provavelmente deve ter se prolongado até junho, embora não tenhamos coletado nesse mês), e outra seca, de agosto a novembro.

3.2 Estrutura espacial das populações

O valor de α' estimado como parâmetro para a significância global dos correlogramas foi de 0,003125. Os correlogramas globalmente significativos foram os das parcelas 1 em novembro e março (fig. 6), 6 em agosto (fig. 7) e 7 em outubro de 2006 (fig. 8). Nestes, os valores de Z indicaram correlação espacial positiva em todos os casos, exceto nas classes de distância de 175 cm, 200 cm e 225 cm na parcela 1 em novembro de 2005, em que a correlação espacial foi negativa.

Assim, na parcela 1 em novembro, a 50 cm e 75 cm as rosetas de *E. paniculatus* encontram-se agrupadas. Espaços de 175 a 200 cm separaram grupos de aglomerados, localizados há 400 cm de distância. Já nas parcelas 1 em março, 6 em agosto e 7 em outubro, as rosetas encontravam-se distribuídas aleatoriamente, formando agrupamentos há 50 cm, 200 cm e 300 cm, respectivamente. Nos referidos meses, o nível d'água sobre as parcelas era de 0 cm (1 em novembro e março, 7 em outubro de 2006) e 17 cm (6 em agosto). A distribuição das rosetas não foi determinada pelo nível d'água, visto que em outros locais com nível d'água semelhante, ao longo do ano, as populações não se encontravam agrupadas. Ao longo do tempo, o padrão espacial variou pouco em uma mesma parcela. Na parcela 1, em novembro de 2005, havia vários níveis de agrupamento; em março, só

havia há 50 cm; nos meses seguintes, não havia agrupamentos de rosetas. Já nas parcelas 6 e 7, as mudanças temporais foram menores, sendo os agrupamentos observados em apenas um mês. O padrão espacial das parcelas 6 e 7 diferiu pouco entre si, mas ambas se diferenciaram bastante da parcela 1, que não foi inundada em nenhum momento durante esse estudo. O padrão espacial agrupado não se relacionou com a densidade de rosetas por parcela.

Nos meses em que as parcelas foram mapeadas, nenhum ramete pseudo-vivíparo foi observado.

3.3 Densidade de Rosetas Por Parcela

A variação da densidade dentro de uma mesma parcela, ao longo do tempo, foi maior que entre parcelas no mesmo mês. A maior e a menor variação da densidade numa mesma parcela foi de 28,5 vezes e 1,3 vezes, nas parcelas 1 e 5, respectivamente. A menor e a maior variação entre parcelas foi de 2,4 vezes em outubro de 2005 e de 18 vezes em setembro, nos dois casos entre as parcelas 1 e 5 (tabela 1).

A densidade de rosetas por parcela teve maior variação em locais com nível d'água igual a zero que em locais inundados. As menores densidades nos primeiros locais foram observadas onde a umidade era de 0 a 10%. A densidade aumentou significativamente em locais com 11-20% e 21-30% de umidade, diminuindo nas classes de 31 a 40% e 1 a 20cm. Outra queda foi observada a partir da classe de 21 a 40cm, a partir da qual as densidades não variaram mais (fig. 9).

3.4 Estrutura das populações

Foram observados 5 tipos de estruturas populacionais (fig. 10). No tipo de estrutura populacional que chamamos de *A*, a maioria das rosetas se concentrou nas duas menores classes de altura, diminuindo gradativamente em direção às classes de maior altura. Em *B*, a maioria das rosetas foram agrupadas em classes de pequena altura, diferindo da *A* por não haver predominância de uma ou duas classes de altura, com estrutura geralmente tender à normalidade. Em *C*, as rosetas são agrupadas em classes de altura intermediária. Em *D*, as rosetas foram igualmente distribuídas entre quase todas as classes de altura. Em *E*, as rosetas também foram distribuídas em quase todas as classes, havendo, entretanto, grande número de rosetas na menor classe de altura.

Em locais não inundados, houve grande variação na estrutura das populações, sendo representados os tipos *A*, *B*, *C* e *D* (tabela 2). A maioria das populações, entretanto, tiveram estrutura dos tipos *A* e *B*, não havendo tendência das populações a apresentarem algum tipo particular de estrutura conforme a umidade do solo.

Em locais com o nível d'água de 1 a 20cm, a estrutura mais recorrente das populações foi do tipo *B*, embora poucas populações tenham apresentado o tipo *C* e *D*.

Em locais onde o nível d'água era de 21 a 40cm, as populações apresentaram estruturas do tipo *B*, *C*, *D* e *E*. Nesses locais, em comparação com locais não inundados ou com 1 a 20cm de água sobre o solo, nota-se uma tendência ao deslocamento das estruturas populacionais em direção às classes de maior altura. Isso é observado mais claramente em locais com 41 a 60cm e 61 a 80cm de água, cujas estruturas populacionais observadas foram dos tipos *C* (principalmente), *D* e *E*. Nesses locais, as rosetas se concentraram entre as classes de altura superiores a 41cm e 61 cm, respectivamente, devido ao alongamento necessário para que suas folhas fiquem emersas.

Em populações com estrutura do tipo *E*, todos os rametes nas classes de menor tamanho eram pseudovivíparos. Na parcela 2 em março foram observados 7 rametes, 4 na parcela 2 em maio, 7 na parcela 2 em abril, 6 na parcela 6 em maio e 28 na parcela 7 em janeiro, com média de 5,2 rosetas por escapeo floral com rametes. Os rametes estavam conectados a inflorescências ou infrutescências, emersas ou submersas, ainda conectadas às plantas mãe, exceto na parcela 6 em maio, quando estavam ligados a um fragmento de inflorescência, flutuando livremente sobre a parcela.

4. Discussão

4.1 Estrutura espacial das populações

Nossos resultados não corroboraram a hipótese de que a distribuição espacial das populações é concentrada em locais com nível d'água alto, devido à maior sobrevivência das rosetas geradas por brotamentos de rizomas. Isso pode se dever a alguns rizomas serem maiores que os observados por Guimarães (1999), com 4 a 9 cm de comprimento. Muitas das plantas que coletamos, e que encontravam-se relativamente isoladas no campo, possuíam vestígios de rizomas que foram rompidos pela enxada. Assim, eventualmente os rizomas de *E. paniculatus* podem não formar clones compactos. Além disso, algumas vezes a propagação por rizomas pode resultar na formação de pequenos clones isolados, com duas ou três rosetas. As formas de crescimento clonal compactas a espaçadas podem se intercalar ao longo do ciclo de vida de uma planta, através da plasticidade morfológica. Em locais favoráveis os clones podem se tornar mais compactos, ou se espaçar para atingir microhabitats favoráveis, onde os recursos são distribuídos em manchas (de Kroon & Hutchings 1995). Esses e outros fatores, como a intensidade luminosa e a disponibilidade de nutrientes influenciam no alongamento e ramificação de rizomas e estolões (de Kroon & Hutchings 1995, Wolfer & Straile 2004).

Alguns fatores que podem afetar o padrão espacial, que não relacionados à plasticidade dos rizomas, atuam após o nascimento das rosetas, como a mortalidade dependente de densidade, devido à competição intra ou interespecífica ou a inimigos naturais (Janzen 1970, Phillips & MacMahon 1981), ou à presença de herbívoros, principalmente gado, cavalo, capivara e veado (Pott & Pott 2000), que muitas vezes cortam as rosetas rente ao chão, alterando o padrão espacial acima do solo. De fato, diferentes processos podem resultar nos mesmos padrões espaciais (Perry *et al.* 2002).

Além das populações de *E. paniculatus* apresentarem aglomerados devido ao brotamento de rizomas, elas são agrupadas em pelo menos duas outras escalas: em sua faixa de ocorrência global, da América Central à Argentina e, numa escala regional, em corpos d'água rasos e campos inundáveis, sobre solos argilosos e arenosos (Pott & Pott 2000). Isso pode se dever às restrições fisiológicas da planta e às suas formas de dispersão. Não temos conhecimento da dispersão de frutos de *E. paniculatus* por nenhum vetor. Os brotamentos de rizomas têm dispersão geralmente restrita, especialmente em ambientes lênticos e planícies de inundação, onde não há correnteza para dispersar fragmentos de rizomas, como ocorre em rios (Johansson & Nilsson 1993). A hidrocoria é a principal forma de dispersão dos rametes pseudovivíparos, que têm alguma mobilidade dentro da planície inundada, durante a cheia, mas têm deslocamento restrito entre sistemas aquáticos (Nielsen *et al.* 2006). Para verificar se ocorrem aglomerados de rizomas em escalas maiores do que aquelas com as quais trabalhamos, sugerimos que sejam feitos trabalhos utilizando parcelas maiores que as que usamos, ou contíguas

As macrófitas geralmente ocorrem em manchas (Jeppesen *et al.* 1997 *apud* Wolfer & Straile 2004), como *Potamogeton perfoliatus* L. (Potamogetonaceae), que forma manchas semi-contínuas ou muito espaçadas, em várias escalas (Wolfer & Straile 2004). Essa espécie é bastante dinâmica, com as manchas mudando de local, tamanho, forma e densidade em escalas amplas, e desaparecendo e reaparecendo de um ano ao outro (Schmieder 1997). O mesmo pode ser dito das porções aéreas de *E. paniculatus*, cuja estrutura espacial varia mensalmente dentro da mesma população e entre locais separados por 3m a 21 km.

4.2 Densidade de Rosetas Por Parcela

A variação da densidade dentro de uma mesma parcela, ao longo do tempo, foi maior que entre parcelas no mesmo mês, ao contrário do que Johansson & Nilsson (1993) encontraram para *Ranunculus lingua* L. (Ranunculaceae). Esses autores observaram que as variações interanuais no número de rametes foram grandes entre locais, mas previsível em cada local.

Nossos resultados indicam que locais com 0 a 10% de umidade restringem a densidade de rosetas. Em lagoas costeiras, Santos & Esteves (2004) observaram a mortalidade em massa das porções aéreas de *Eleocharis interstincta* (Vahl) Roem. & Schult. (Cyperaceae) e a redução da densidade das hastes devido à diminuição do nível d'água, assim como Palma-Silva (1998 *apud* Santos & Esteves 2004) observou que *Typha domingensis* Pers. (Typhaceae) teve densidade, biomassa, altura e altura média das hastes reduzidas com a diminuição do nível d'água.

Em locais com 11-20% e 21-30% de umidade, há maior densidade de rosetas, provavelmente devido ao seu nascimento. A partir daí, apesar da umidade ser alta e do solo não estar inundado, não havendo portanto estresse de seca nem de inundação, a densidade de rosetas diminuiu, indicando que outros fatores, que não a umidade do solo, devem controlar as populações de *E. paniculatus*, como a mortalidade dependente de densidade, devido à competição intra ou interespecífica ou a inimigos naturais, ou à atividade de herbívoros, conforme descrito no tópico anterior.

Depois que as populações são inundadas por mais de 21 cm d'água, o nível da inundação interfere da mesma forma, em diferentes níveis d'água, na densidade de rosetas. Johansson & Nilsson (1993) também observaram a redução na densidade de uma macrófita aquática rizomatosa em locais profundos, provavelmente devido à redução da luminosidade e, conseqüentemente, do crescimento e produção de rametes.

4.3 Estrutura das populações

As hipóteses de que as populações têm maior número de rosetas nas menores classes de altura em locais não inundados e onde a percentagem de água no solo é baixa, devido à perda das porções aéreas, e onde a umidade do solo é alta ou o nível d'água é de alguns centímetros acima do solo, devido ao nascimento de rosetas (sendo a densidade populacional maior que em solos secos), foram parcialmente corroboradas.

Apenas em locais com umidade inferior a 10% a densidade de rosetas foi baixa, sendo *A* e *B* os tipos de estrutura populacional mais freqüentes, indicando que a prevalência de rosetas entre as menores classes de altura foi devida à perda das porções aéreas. De fato, embora não tenhamos contabilizado as plântulas, brotamentos de rizomas e as plantas cuja maior parte da porção aérea encontrava-se morta, observamos que a maioria das rosetas em locais com menos de 10% de umidade (a maioria das parcelas em outubro de 2006) encontravam-se com uma roseta basal de matéria orgânica morta e pequenas folhas verdes no centro.

Em locais não inundados, com umidade do solo entre 11 e 30%, as populações tiveram os maiores valores de densidade observados, além de apresentarem estrutura populacional

principalmente dos tipos *A* e *B*. Esses resultados indicam que o nascimento de rosetas foi maior nessas condições de umidade. A presença de rosetas em outras classes de altura, que não as duas menores (tipo *B*), pode se dever ao rápido crescimento das rosetas, principalmente as originadas de rizomas. Talvez, já nessa fase, os rametes tenham necessidade de alongar-se para emergir, evitando o estresse de inundação em suas folhas. Uma consequência do desenvolvimento rápido é que indivíduos que adquirem uma vantagem inicial no crescimento, continuam a ultrapassar o crescimento dos seus vizinhos por algum tempo, apresentando maior investimento absoluto em reprodução (Harper & White 1974 *apud* Grace & Wetzel 1982). Em ambientes sujeitos à inundação como o Pantanal, onde é vantajoso crescer rapidamente para não ser submerso, as rosetas que têm rápido crescimento inicial se sobressairão com relação às demais, com maior sobrevivência na cheia. Entretanto, devemos ter cautela ao fazer outras inferências acerca dos bônus relacionados ao tamanho das rosetas, já que previsões sobre a biomassa a partir da altura não puderam ser feitas com sucesso em todos os meses e parcelas (Ana Carolina Neves, UFMS, dados não publicados).

A grande variação na estrutura das populações encontrada principalmente em locais não inundados indica que o nível d'água e a umidade no solo não são as únicas variáveis que influenciam em sua dinâmica. Como foi dito anteriormente, o tamanho das rosetas e a estrutura das populações podem ser influenciadas pela qualidade dos solos e a forma como os nutrientes estão distribuídos, a atividade de patógenos ou herbívoros, a competição intra ou interespecífica, o sombreamento causado pelas árvores ao redor, o pisoteamento por gado, dentre outros.

Nossa hipótese de que, em locais onde o nível da água atinge vários centímetros sobre o solo, as populações teriam rosetas nas maiores classes de altura, foi corroborada. A menor densidade das populações em locais com mais de 21cm d'água indica que a inundação regula as populações, seja causando a morte das rosetas menores, seja através da restrição ao surgimento de novas rosetas por brotamentos de rizomas ou por sementes, uma vez que todas as rosetas nas menores classes de altura tinham origem pseudo-vivipara, reafirmando a importância dessa forma de propagação em locais inundados. O resultado da hierarquia de crescimento das plantas são estruturas populacionais com distribuição log-normal (Koyama & Jira 1986 *apud* Grace & Wetzel 1982), distribuições normais tendenciosas e até mesmo bi-modais (Ford 1975 *apud* Grace & Wetzel 1982). No presente trabalho, muitas das estruturas populacionais observadas tinham distribuição diferente da normal, e mesmo as que se aproximavam desta, tendiam para o lado esquerdo da abscissa, indicando recrutamento ou redução de tamanho, ou para o lado direito, indicando mortalidade seletiva das rosetas menores e ausência de recrutamento. Alguma tendência à normalidade pode se dever ao alto grau de integração clonal, que reduz a competição por recursos entre rametes conectados (Grace & Wetzel 1982).

A densidade das populações e a distribuição de classes de altura se relacionaram com o nível d'água, enquanto a distribuição espacial em pequena escala não. A variedade de locais com diferentes condições de seca, umidade e inundação no Pantanal, ao longo do tempo e no espaço, cria um mosaico de populações com diferentes características. Em outras palavras, as diferenças espaciais no nível d'água simulam a variação temporal do nível d'água, sendo que a estrutura das populações, baseada na altura das rosetas, e a distribuição espacial, acompanham essa variação.

Ao analisar a estrutura de populações, é importante considerar suas variações e conseqüências. As populações de *E. paniculatus* sofreram influência do nível d'água em sua estrutura. Na cheia, houve diminuição na densidade de rosetas e as sobreviventes tiveram sua altura aumentada. Em locais úmidos, a densidade de rosetas aumentou e sua altura diminuiu. É difícil determinar as causas e conseqüências da estruturação das populações, mas as variações apresentadas podem ter conseqüências importantes, relacionadas à competição por espaço e luz, à mortalidade e reprodução, e na seleção de fenótipos e genótipos, que em última instância influenciarão no crescimento populacional e no sucesso de permanência em um habitat ou na colonização de novos locais.

5. Agradecimentos

Agradecemos a Rafael Carvalho da Costa pela ajuda na análise espacial das plantas; à Lara Carneiro Romero pelo auxílio no campo; a Carlos André Zucco por nos fornecer os dados meteorológicos; ao Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (IBAMA), pela licença concedida para a coleta de material biológico; à Pró-Reitoria de Pesquisa e Pós-Graduação da UFMS (PROPP), por nos fornecer alimentação e acomodação no campo; e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de mestrado concedida ao primeiro autor (processo: 133545/2005-9) e pela bolsa de produtividade em pesquisa (processo 307132/2004-8) concedida ao último autor.

6. Referências Bibliográficas

- Adámoli, J. (1982) O Pantanal e suas relações fitogeográficas com os cerrados. Discussão sobre o conceito de "Complexo do Pantanal" Pp: 109-119 *In: Anais do 32º Congresso Nacional de Botânica*. Maceió.
- Alho, C. J. R. & Gonçalves, H. C. (2005) *Biodiversidade do Pantanal: Ecologia e Conservação*. Ed. Uniderp. Campo Grande.
- Blom, C.W. P.M., Voeselek, L.A.C.J. (1996) Flooding: the survival strategy of plants. *Trends in Ecology and Evolution*, **11**, 290–296.

- Boerger, M. R. T. & Poulson, M. E. (2003). Morphological adaptations and photosynthetic rates of amphibious *Veronica anagallis-aquatica* L. (Scrophulariaceae) under different flow regimes. *Aquatic Botany*, **75**, 123–135.
- de Kroon, H. & Hutchings, M. J. (1995) Morphological Plasticity in Clonal Plants: The Foraging Concept Reconsidered. *The Journal of Ecology*, **83** (1), 143-152.
- Coelho, F. F., Lopes, F. L. & Sperber, C. F. (2000) Density-dependent morphological plasticity in *Salvinia auriculata* Aublet. *Aquatic Botany*, **66**, 273-280.
- Coelho, F. F., Lopes, F. L. & Sperber, C. F. (2005) Persistence strategy of *Salvinia auriculata* Aublet in temporary ponds of Southern Pantanal, Brazil. *Aquatic Botany*, **81**, 343–352.
- Coelho, F. F., Capelo, C., Neves, A. C. O., Martins, R. P. & Figueira, J. E. C. 2006. Seasonal timing of pseudoviviparous reproduction of *Leiosthrix* (Eriocaulaceae) rupestrian species in South-eastern Brazil. *Annals of Botany* 98: 1189–1195.
- Cook, R. E. (1983) Clonal Plant Populations. *American Scientist*, **71**, 244-253.
- Doak, D., Pollock, J., Rose, A., Knowlton, J., Booth, M. & Parker, I. (2006) *Statistical / modeling tools for design and analysis of conservation monitoring data*. Disponível em <<http://bio.research.ucsc.edu/people/doaklab/natconserv/index.html>>. [Acesso em 01/2007].
- Dyduch-Falniowska, A. (1983) Age structure of the populations of *Psidium* species from two localities in southern Poland. *Hydrobiological Bulletin*, **12** (2), 111-117
- Elmqvist, T. & Cox, P. A. (1996) The evolution of vivipary in flowering plants. *Oikos*, **77**, 3-9.
- Grace, J. B. (1993) The adaptive significance of clonal reproduction in angiosperms: an aquatic perspective. *Aquatic Botany*, **44**, 159-180.
- Grace, J. B. & Wetzel, R. G. (1982) Variations in Growth and Reproduction Within Populations of two Rhizomatous Plant Species: *Typha latifolia* and *Typha angustifolia*. *Oecologia*, **53**, 258-263.
- Grace, J. B. & Wetzel, R. G. 1998. Long-term dynamics of *Typha* populations. *Aquatic Botany*, **61**, 137-146
- Guimarães, E. S. (1999) *Alismataceae da Região Sul do Pantanal mato-Grossense*. Dissertação apresentada ao Departamento de Botânica do IB da USP. Orientador: Prof. Dr. Renato de Mello Silva. São Paulo.
- Harris, M. B., Tomas, W., Mourão, G., Silva, C. J., Guimarães, E., Sonoda, F. & Fachim, E. (2005). Safeguarding the Pantanal Wetlands: threats and conservation initiatives. *Biological Conservation* **19** (3): 714-720.
- Harper, J. L. (1977) *Population Biology of Plants*. Academic Press, Nova York.
- Janzen, D.H. (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American*

- Naturalist, **104**, 501-528.
- Johansson, M. E. & Nilsson, C. (1993) Hydrochory, Population Dynamics and Distribution of the Clonal Aquatic Plant *Ranunculus lingua*. *Journal of Ecology*, **81**, 81-91.
- Lee, J. A. & Harmer, R. (1980) Vivipary, a reproductive strategy in response to environmental stress? *Oikos*, **35**, 254-265.
- Legendre, P. & Fortin, M.J. (1989) Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, **80**, 107- 138.
- Lenssen, J. P. M., Menting, F. B. J., van der Putten, W. H. & Blom, C. W. P. M. (1999) Effects of sediment type and water level on biomass production of wetland plant species. *Aquatic Botany*, **64**, 151–165.
- Madsen, T.V., Søndergaard, M. (1983) The effects of current velocity on the photosynthesis of *Callitriche stagnalis* Scop. *Aquatic Botany*. **15**, 187–193.
- McGill, R., Tuckey, J. W. & Larsen, W. A. (1978) Variation of box plots. *The American Statistician*, **32** (1), 12-16.
- Nagasaka, M. (2004) Changes in biomass and spatial distribution of *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John, an invasive submerged plant, in oligomesotrophic Lake Kizaki from 1999 to 2002. *Limnology*, **5**, 129-139.
- Nielsen, U. N., Riis, T. & Brix, H. (2006) The importance of vegetative and sexual dispersal of *Luronium natans*. *Aquatic Botany*, **84**, 165–170.
- Noble, J. C., Bell, A. D. & Harper, J. L. (1979) The population biology of plants with clonal growth: 1. The morphology and structural demography of *Carex arenaria*. *Journal of Ecology*, **67**, 983-1008.
- Paillisson, J. M. & Marion, P. (2006) Can small water level fluctuations affect biomass of *Nymphaea alba* in large lakes? *Aquatic Botany*, **84**, 259–266.
- Perry, J. N., Liebhold, A. M., Rosenberg, M. S., Dungan, J., Miriti, M., Jakomulska, A. and Citron-Pousty, S. (2002) Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data. *Ecography*, **25**, 578–600.
- Philbrick, C. T. & Les, D. H. (1996) Evolution of aquatic angiosperm reproductive systems. *BioScience*, vol. 46, No. 11, Dez.: 813 (14).
- Phillips, D.L & MacMahon, J. A. (1981) Competition and spacing patterns in desert shrubs. *Journal of Ecology* **69**: 97-115.
- Pompêo, M. L. M., Henry, R. & Moschini-Carlos, V. (2001) The water level influence on biomass of *Echinochloa polystachya* (Poaceae) in the Jurumirim reservoir (São Paulo, Brasil). *Revista Brasileira de Biologia* **61** (1): 19-26.
- Pott, A. & Pott, V. J. (2000) *Plantas Aquáticas do Pantanal*. Embrapa. Brasília.

- Richards, J. H. & Ivey, C. T. (2004) Morphological plasticity of *Sagittaria lancifolia* in response to phosphorus. *Aquatic Botany* **80**: 53–67.
- Rosenberg, M.S. (2001) *PASSAGE*. Pattern analysis, spatial statistics, and geographic Exegesis. Version 1.0. Department of Biology, Arizona. State University, Tempe. AZ.
- Santos, A. M. & Esteves, F. A. (2004) Influence of water level fluctuation on the mortality and aboveground biomass of the aquatic macrophyte *Eleocharis interstincta* (VAHL) Roemer et Schults. *Brazilian Archives of Biology and Technology* **47** (2): 281-290.
- Scremin-Dias, E. 2000. *Caracterização morfo-anatômica dos órgãos vegetativos de Echindorus paniculatus Micheli e Echinodorus tenellus (Mart.) Buchenau (família Alismataceae), durante os períodos da cheia e da seca no Pantanal Sul-Mato-Grossense*. Tese defendida no Instituto de Biociências, USP. Orientador: Profa. Dra. Berta Lange de Morretes. São Paulo.
- Soriano, B. M. A., Oliveira, H., Catto, J. B., Comastri-Filho, J. A., Galdino, S., Salis, S. M. (1997) *Plano de Utilização da Fazenda Nhumirim* (Documento 21). Embrapa-CPAP, Corumbá, 72p.
- Sorrell, B. K., Tanner, C. C. & Sukias, J. P. S. (2002) Effects of water depth and substrate on growth and morphology of *Eleocharis sphacelata*: implications for culm support and internal gas transport. *Aquatic Botany* **73**: 93–106.
- Schmieder, K. (1997) Littoral zone-GIS of Lake Constance: a useful tool in lake monitoring and autoecological studies with submersed macrophytes. *Aquatic Botany*. **58**, 333–346.
- Wilkinson, L. (1990) SYSTAT: the system for statistics. *SYSTAT*, Evanston, Illinois.
- Wilson, J. R., Holst, N. & Rees, M. (2005) Determinants and patterns of population growth in water hyacinth. *Aquatic Botany* **81**: 51-67.
- Wolfer, S. R. & Straile, D. (2004) Spatio-temporal dynamics and plasticity of clonal architecture in *Potamogeton perfoliatus*. *Aquatic Botany* **78**: 307-318.
- WWF. Visão Integrada da Bacia Pantaneira. Disponível em <http://www.wwf.org.br/natureza_brasileira/meio_ambiente_brasil/pantanal/pantanal_acoes_resulta_dos/visao_integrada_bacia_pantaneira/index.cfm>. [Acesso em 02/2007].

7. Figuras

Tabela 1: Número de rosetas de *Echinodorus paniculatus* Micheli por parcela (6m²), no período de um ano, no Pantanal (sub-regiões de Miranda e Abobral). Os asteriscos referem-se aos meses em que as parcelas encontravam-se inacessíveis, por estarem submersas.

Parcela	Mês											
	2005						2006					
	Outubro	Novembro	Dezembro	Janeiro	Fevereiro	Março	Abril	Mai	Julho	Agosto	Setembro	Outubro
1	18	57	56	53	51	50	46	49	10	7	2	32
2	32	31	28	21	18	30	33	29	25	26	22	23
3	24	23	23	*	*	*	*	*	*	25	15	25
4	32	33	*	*	*	*	*	28	21	48	26	11
5	42	34	*	*	*	*	*	*	*	*	38	37
6	23	45	31	17	14	14	13	21	8	21	12	20
7	26	17	7	35	5	9	7	9	8	10	18	11

Tabela 2: Percentagens do total de populações de *Echinodorus paniculatus* Micheli observadas em diferentes locais do Pantanal (sub regiões de Miranda e Abobral) durante um ano, apresentando os cinco tipos de estruturas populacionais apresentadas na figura 10.

Tipo da Estrutura Populacional	Percentagem d'água no solo				Nível d'água sobre o solo (cm)			
	0-10	11-20	31-30	31-40	1-20	21-40	41-60	61-80
A	9,70%	5,50%	7,30%					
B	3,60%	5,50%	10,90%	5,50%	3,70%	1,80%		
C	1,80%		1,80%		3,6%	3,60%	5,50%	7,30%
D	1,80%	1,80%		3,6%	1,80%	1,80%		1,80%
E						1,80%	5,50%	1,80%

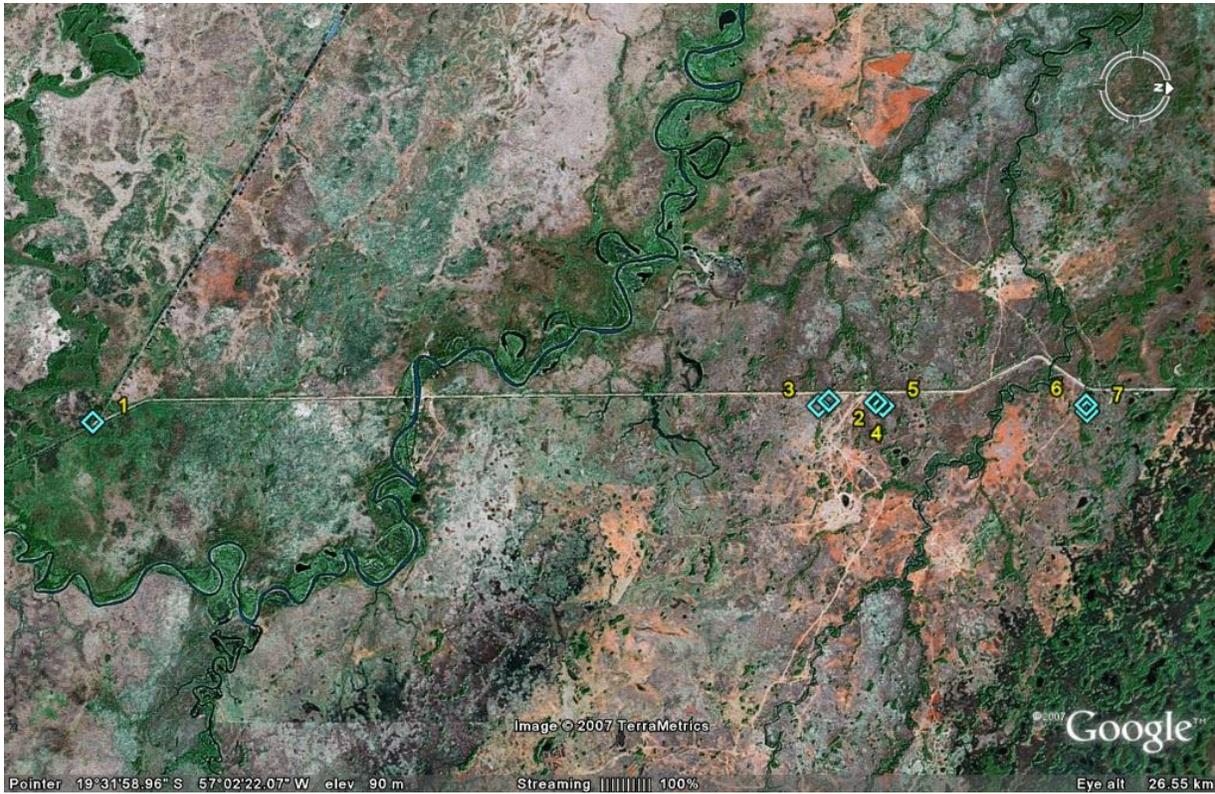


Figura 1. Localização das parcelas no Pantanal, sub-regiões de Miranda e Abobral. A parcela 1 localiza-se próximo à Base de Estudos do Pantanal, da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (19° 34' 36'' S; 57° 01' 06'' W), e as demais, ao longo da Rodovia MS-184. Os rios que cortam a rodovia são o Miranda (à esquerda) e o Abobral (à direita) (Fonte: Google Earth/TerraMetrics - 2007).

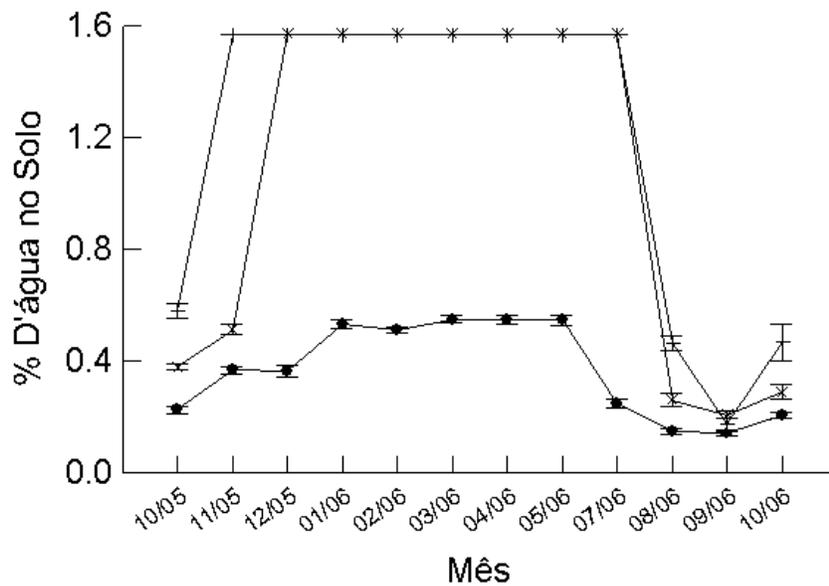


Figura 2: Valores médios e erros-padrão da porcentagem d'água no solo em locais não inundados, próximos de onde foram coletadas rosetas de *Echinodorus paniculatus* Micheli, no Pantanal (sub regiões de Miranda e Abobral), no período de um ano. Os valores apresentados foram transformados pelo arco seno da raiz quadrada das porcentagens. • = parcela 1, × = parcela 2 e + = parcela 3.

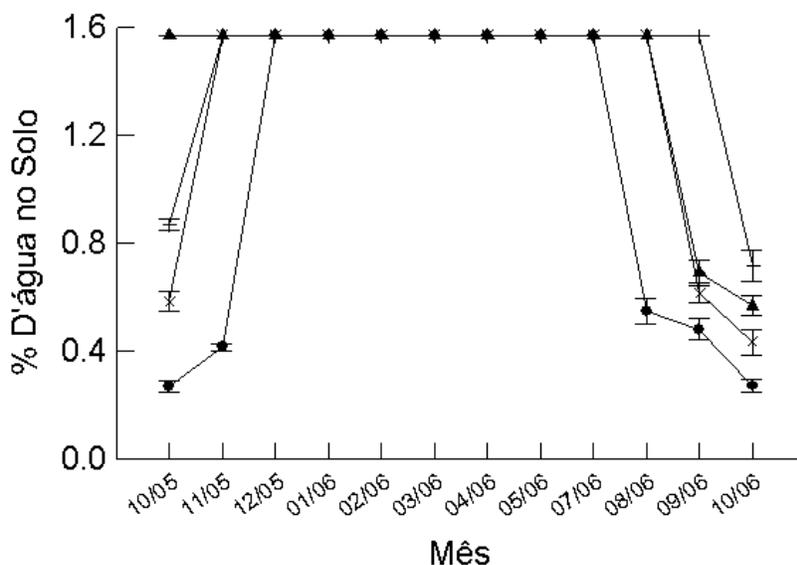


Figura 3: Valores médios e erros-padrão da porcentagem d'água no solo em locais não inundados, próximos de onde foram coletadas rosetas de *Echinodorus paniculatus* Micheli, no Pantanal (sub regiões de Miranda e Abobral), no período de um ano. Os valores apresentados foram transformados pelo arco seno da raiz quadrada das porcentagens. • = parcela 4, × = parcela 5, + = parcela 6 e Δ = parcela 7.

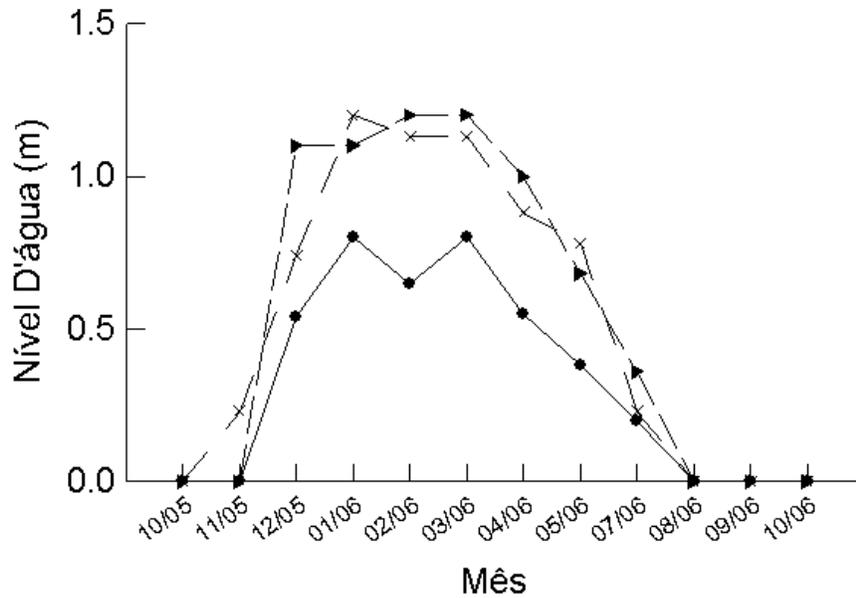


Figura 4: Nível da água medido mensalmente num ponto fixo em cada parcela de *Echinodorus paniculatus* Micheli, no Pantanal (sub-regiões de Miranda e Abobral), no período de um ano. ● = parcela 2, × = parcela 3 e ▽ = parcela 4.

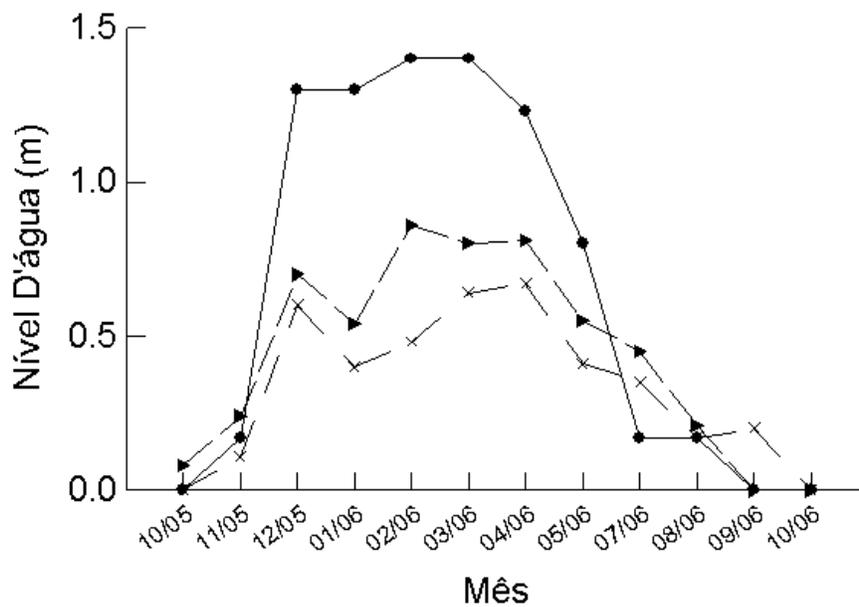


Figura 5: Nível da água medido mensalmente num ponto fixo em cada parcela de *Echinodorus paniculatus* Micheli, no Pantanal (sub-regiões de Miranda e Abobral), no período de um ano. ● = parcela 5, × = parcela 6 e ▽ = parcela 7.

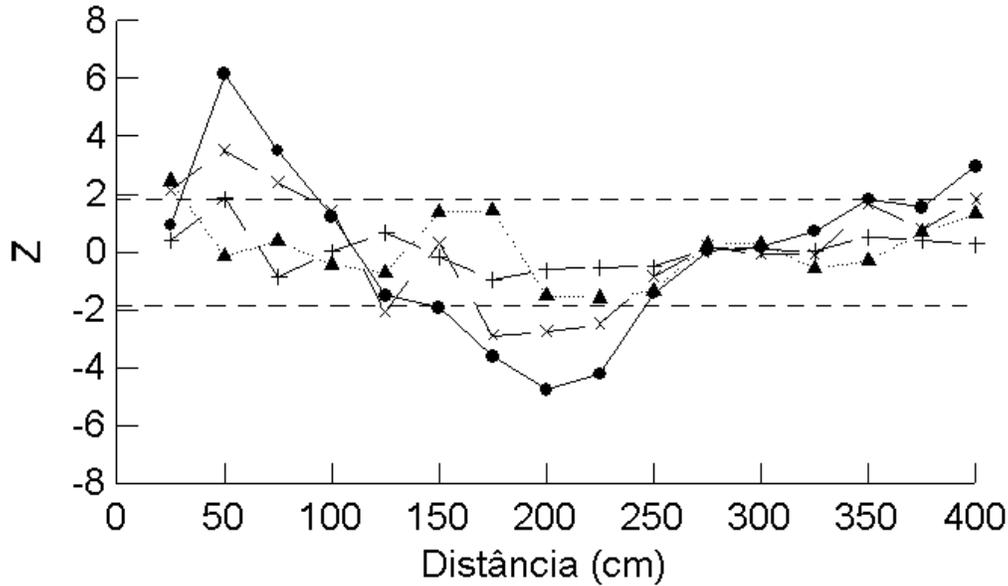


Figura 6: Correlogramas espaciais para as densidades de *Echinodorus paniculatus* Micheli na parcela 1, no Pantanal (sub-regiões de Miranda e Abobral), em quatro meses (● = novembro/2005, × = março/2006, + = agosto/2006, Δ = outubro/2006). O índice *I* de Moran é apresentado na forma padronizada (*Z*). As linhas pontilhadas (1,96 e -1,96) representam o intervalo de confiança de 95%, fora do qual os valores de *Z* são individualmente significativos. Apenas os correlogramas de novembro e março foram globalmente significativos ($\alpha' < 0,003125$).

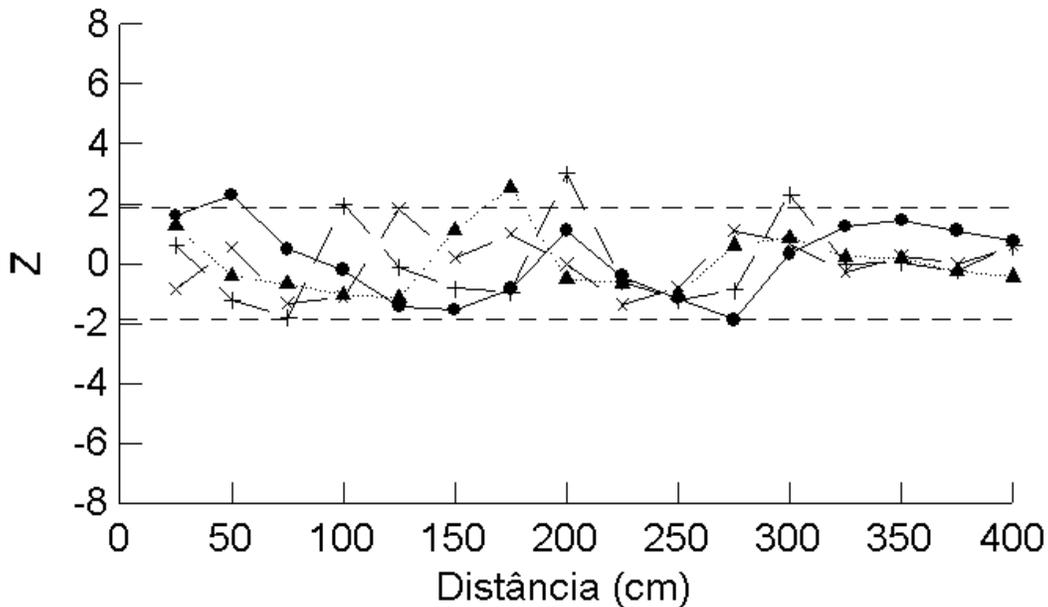


Figura 7: Correlogramas espaciais para as densidades de *E. paniculatus* Micheli na parcela 6, no Pantanal (sub-regiões de Miranda e Abobral), em quatro meses (● = novembro/2005, × = março/2006, + = agosto/2006, Δ = outubro/2006). O índice *I* de Moran é apresentado na forma padronizada (*Z*). As linhas pontilhadas (1,96 e -1,96) representam o intervalo de confiança de 95%, fora do qual os valores de *Z* são individualmente significativos. Apenas o correlograma de agosto foi globalmente significativo ($\alpha' < 0,003125$).

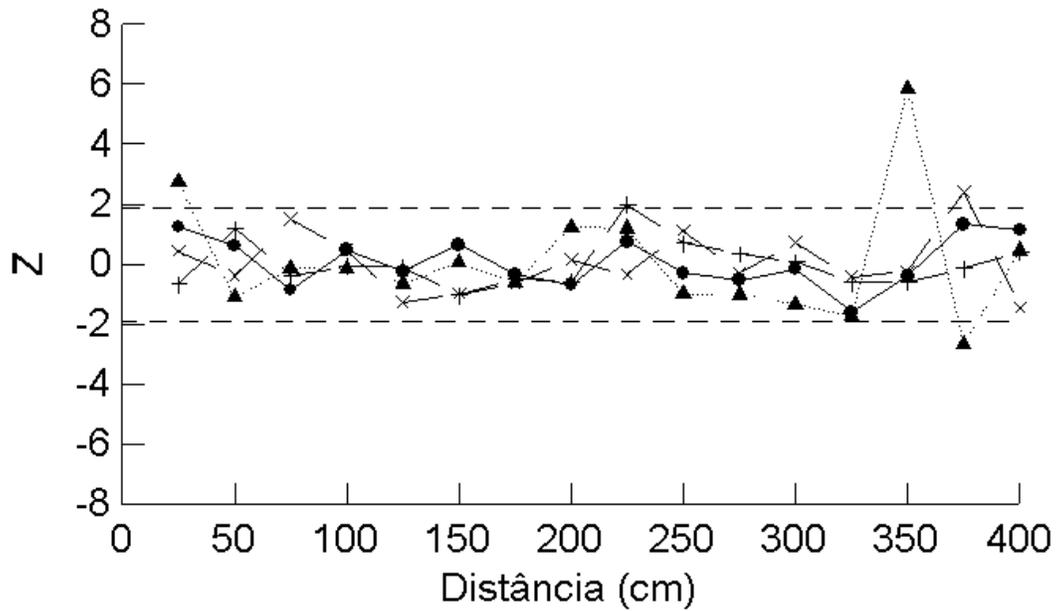


Figura 8: Correlogramas espaciais para as densidades de *E. paniculatus* Micheli na parcela 7, no Pantanal (sub-regiões de Miranda e Abobral), em quatro meses (● = novembro/2005, × = março/2006, + = agosto/2006, Δ = outubro/2006). O índice *I* de Moran é apresentado na forma padronizada (*Z*). As linhas pontilhadas (1,96 e -1,96) representam o intervalo de confiança de 95%, fora do qual os valores de *Z* são individualmente significativos. Apenas o correlograma de outubro foi globalmente significativo ($\alpha' < 0,003125$).

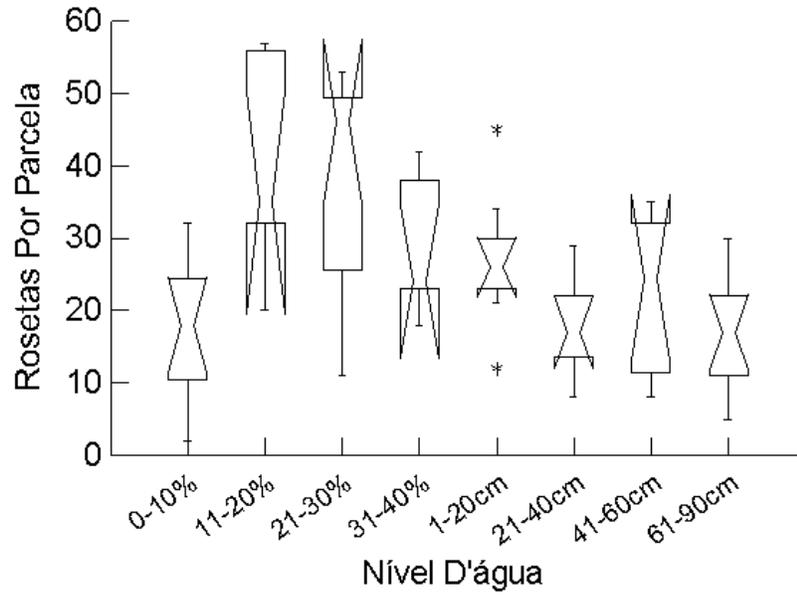


Figura 9: Número de rosetas de *Echinodorus paniculatus* Micheli por parcela (6m²) no Pantanal (sub-regiões de Miranda e Abobral), conforme as categorias de umidade do solo e nível d'água sobre o solo.

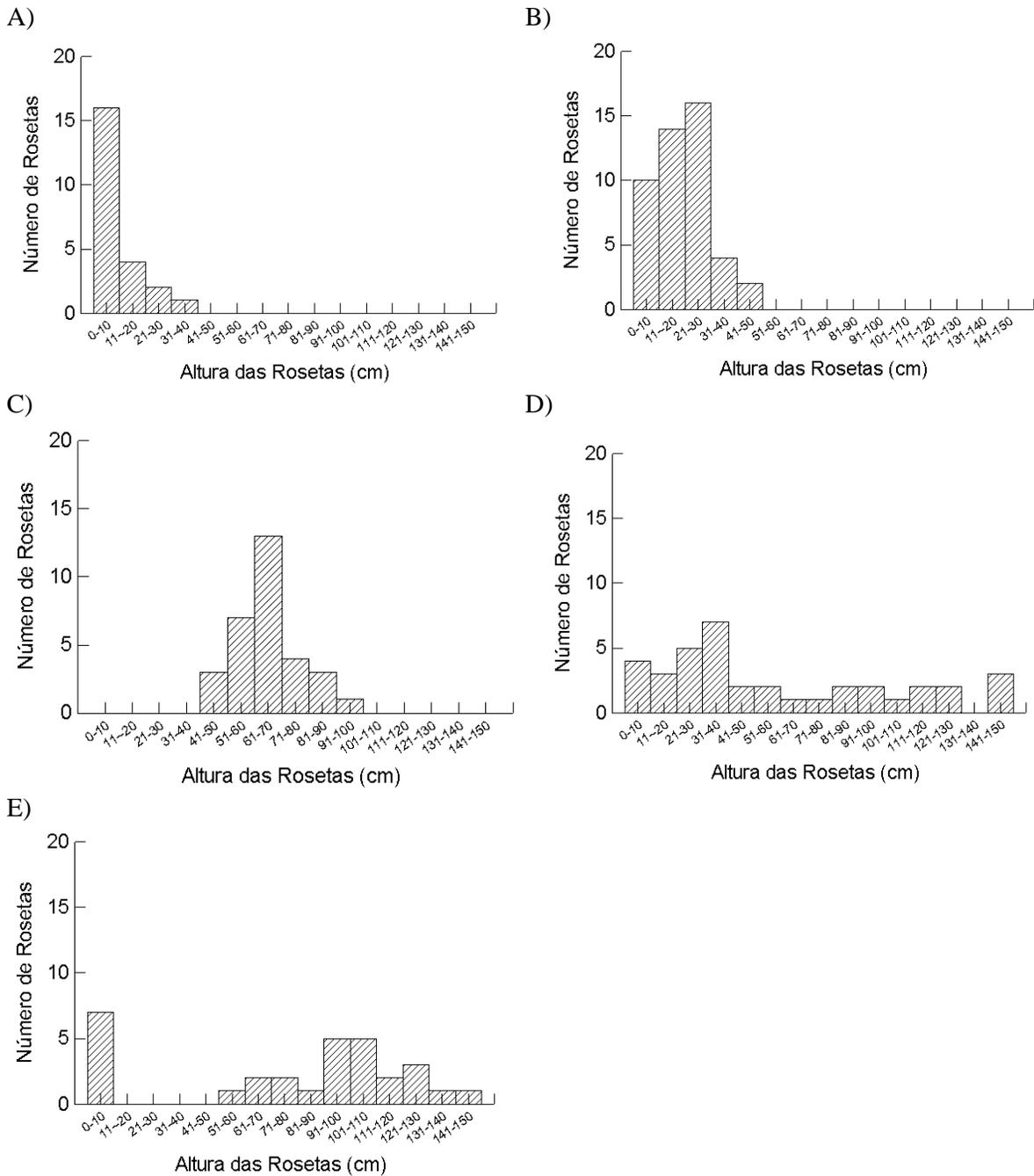


Figura 10: Tipos de estruturas populacionais de *Echinodorus paniculatus* observados ao longo de um ano, entre diferentes populações no Pantanal (sub-regiões de Miranda e Abobral). Em A, a maioria das rosetas se concentra na menor, ou na segunda menor, classes de altura, diminuindo gradativamente em direção às classes de maior altura. Em B, a maioria das rosetas está agrupada em um grupo de classes de menor altura. Em C, as rosetas estão agrupadas em um grupo de classes de altura intermediária. Em D, as rosetas estão igualmente distribuídas entre quase todas as classes de altura. Em E, as rosetas as rosetas estão distribuídas de forma equilibrada entre várias classes de altura, havendo, entretanto, grande número de rosetas na menor classe de altura. Os gráficos correspondem, respectivamente, às populações 2s em outubro de 2006, 2u em outubro de 2006, 1s em abril, 3s em dezembro, 4u em outubro de 2006 e 2s em março.

Considerações Finais

Os resultados obtidos nesse trabalho indicam a importância de diferentes formas de propagação para a espécie. No Pantanal, uma gama de forças seletivas atua, muitas vezes opostas. Devido aos ciclos de cheias e secas, as espécies vegetais aquáticas podem enfrentar curtos períodos favoráveis ao estabelecimento, estresse de cheia e de seca, necessidade de dispersar para evitar a competição intra-específica e, ao mesmo tempo, o risco de dispersar para locais desfavoráveis, além de herbivoria, queimadas e danos mecânicos. A utilização de estratégias reprodutivas mistas pode ser uma solução para lidar com esses fatores. De fato, a maioria das plantas perenes as utiliza, combinando reprodução sexuada com formas de crescimento clonal. Assim, enquanto as sementes introduzem variabilidade genética nas populações e são capazes de dispersão e latência, aguardando o melhor momento para germinar, os rizomas oferecem proteção contra queimadas, ressecamento e herbivoria, e seus brotamentos têm rápido crescimento e maiores chances de permanecer vivos durante a cheia. Já os rametes pseudovivíparos são a principal, e talvez única forma de propagação na cheia, apresentando características das duas formas de propagação descritas anteriormente: o rápido crescimento e a capacidade de dispersão.

Nossos resultados também indicam que *E. paniculatus* é uma espécie extremamente plástica, que responde às variações do nível d'água no espaço e no tempo, dentre outros fatores, em intervalos de um mês ou menos. Variações foram observadas na forma das rosetas, nas relações alométricas e na estrutura de suas populações. Os pesquisadores que forem trabalhar com a espécie devem considerar essa variabilidade, principalmente quando tratarem de sua forma, como em trabalhos de taxonomia baseados em caracteres morfológicos, ou quando desejarem prever a biomassa das plantas a partir de suas medidas. Projetos de manejo e conservação também devem considerar a variedade espaço-temporal de atributos das populações, como estágios reprodutivos, taxas de germinação e brotamento de rosetas, e densidades populacionais.

This document was created with Win2PDF available at <http://www.win2pdf.com>.
The unregistered version of Win2PDF is for evaluation or non-commercial use only.
This page will not be added after purchasing Win2PDF.