

**Universidade de Brasília  
Instituto de Ciências Biológicas  
Programa de Pós-Graduação em Botânica**

**Germinação de sementes de pares conespecíficos de áreas alagáveis no  
Pantanal e não alagáveis no Cerrado**

**Patricia Carla de Oliveira  
Orientador: Dr. Fabian Borghetti**

**Doutorado em Botânica**

**Brasília – DF, 05 de dezembro de 2016**

**Patricia Carla de Oliveira**

**Germinação de sementes de pares conespecíficos de áreas alagáveis no Pantanal e não alagáveis no Cerrado**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica da Universidade de Brasília como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Doutora em Botânica.

**Orientador: Dr. Fabian Borghetti**

**Brasília – DF, 05 de dezembro de 2016**

**Germinação de sementes de pares conespecíficos de áreas alagáveis no Pantanal e não alagáveis no Cerrado**

**Banca examinadora**

---

**Dr. Fabian Borghetti**  
**Orientador**

---

**Dra. Alessandra Tomaselli Fidelis**  
**Examinadora externa**

---

**Dra. Isabel Belloni Schmidt**  
**Examinadora externa**

---

**Dr. José Francisco Montenegro Valls**  
**Examinador interno**

---

**Dr. Marcelo Fragomeni Simon**  
**Examinador interno**

---

**Dr. Leandro Carvalho Ribeiro**  
**Examinador suplente**

Dedicado está, com amor, para Walter de Oliveira e Elza Maria Ranjaki, os pais mais fantásticos do mundo; também à minha avó, Rosa Mazzotti, quem guarda o meu primeiro caderno até hoje.

“Primeiro a paixão, depois os estudos”  
Edward O. Wilson, em Cartas a um Jovem Cientista.

## Agradecimentos

Este processo de conclusão de tese tem-me sido mais emocional do que o esperado e vou me permitir menos formalidade para falar de coisa séria: gratidão, amor e amizade.

Agradeço aos meus pais, por seu bom senso e ilimitado companheirismo. Quando considero o caldo cultural de onde viemos e a nossa história migrante nesse país, mais e mais eu me convenço que Elza e Walter operaram o milagre da quebra de paradigma oferecendo a mim e aos meus irmãos a educação mais amorosa que eu já vi.

Sou grata ao meu Urso, que me proveu de abraços carinhosos, bom humor e muitos chocolates. Jean não se importa se a publicação será qualis A ou C, está nem aí se vai ter publicação. Ele sabe tornar meus dias leves. E faz isso lindamente!

Nesse lance do bom humor, imbatíveis são os meus irmãos Flávia e Jorge (Garça e Zózi) e meu sobrinho Cássio. Flávia acionou o seu radar atômico na busca de erros na planilha de dados: milhares de dados revisados um a um, na companhia feliz da caxulinha.

Bom humor é terapêutico a qualquer tesista. Ah, e se você não conhece o Cássio, não sabe do sorriso de menino arteiro e meigo mais lindo do mundo! Eu queria mesmo era colocar uma foto dele aqui...

Carmen, mana, você me faz falta.

Gratidão ao Fabian, que confirma a minha imensa sorte de sempre ter tido orientadores de excelência: competentes em suas áreas e seres humanos notáveis. Não poderia ter sido melhor a sua orientação! E quem passar os olhos por aqui saiba: Fabian merecia uma tese irretocável.

À turma da Termobiologia (oásis na UnB), gente que sabe fazer daquele um ambiente propício para o convívio e a produção de ciência. Especial abraço grato para Anabele, Leandro, Odete e Eduardo.

Vera e Raquel, do Horto Florestal Municipal de Cuiabá, pelo acolhimento das sementes germinadas e providências para que elas se transformassem em árvores. Pelo o quê elas oportunizaram, milhares de mudas de árvores nativas foram produzidas a partir desta pesquisa e disponibilizadas para doação. Muito obrigada!

Gratidão à turma do estágio: gente brilhante, bem disposta e harmoniosa, responsável por fazer do nosso *lab*. o mais legal e premiado do IB-UFMT em 2014. São eles (“fiotes”): Thayza, Rosiane, Caio, Ellen, Felipe e Fabiane; também os candangos atuando na UnB e na UFMT: Gustavo e Pedro (“fiotão”). Vocês são demais!

Às equipes de coleta: Sr. Hélio, Thayza e Rosiane (grupo visão raio-X!) dominando o Pantanal; Rafael, Pedro e Anabele, com o Cerrado na palma da mão!

À minha gente da UFMT, com quem tive socorros estatísticos, conversas biológicas, torcida sincera e ajuda de prontidão: Temilze, Carmen, Catia, Silvia, Felipe, Rogério e Lúcia. À minha gente da

UEL, Silvano e Jaqueline (quem me deu a melhor explicação que eu poderia encontrar sobre análise de sobrevivência).

Agradeço à Gina, por me ensinar inglês da forma mais agradável: através da amizade. “Together we are dangerous!”. Gina tem as ideias mais sensacionais que eu já vi sobre como comunicar ciência. Ao Fernando, onipresente e “arrasativo”. Brother. E à Eliana, senhora dos pdfs raros, garimpeira dos arquivos impossíveis (não para ela)! Amigos queridos, eu sou grata a vocês.

Aos profissionais que avaliaram e melhoraram este trabalho em suas fases de projeto e qualificação: Cássia, Eduardo, Francisco, Carmen e Augusto; e também ao trabalho dos membros da banca de defesa de tese, a quem agradeço pelo aceite do convite e gentileza na montagem do quebra-cabeças que nos trouxe até aqui: Fabian, Alessandra, Isabel, Valls, Marcelo e Leandro. Léuo me socorrendo aos 44 do segundo tempo!

Agora me ocorre que os agradecimentos deveriam ter sido escritos desde o início do processo, desde a matrícula no programa. Assim, ninguém seria esquecido (medo disso acontecer!). Mas também me ocorre que ainda está pendente o envio desta tese. Então, por ora chega. Depois, tudo terá gosto de chocolate (mais!) e eu hei de abraçar com carinho cada pessoa a quem sou muito grata.

## Lista de Tabelas

### Capítulo 1

**Tabela 1:** Espécies investigadas para a tolerância das suas sementes. Sementes coletadas em 2014 no Pantanal norte, sub-regiões de Poconé e Barão de Melgaço, durante o estado terrestre do ciclo hidrológico. A 'situação na paisagem' está de acordo com a figura 4. Informações sobre síndrome de dispersão extraídas de Silva Júnior 2012, exceto para *Guazuma ulmifolia* (Silva Júnior & Costa e Lima 2010). Informações sobre a ocorrência (domínio fitogeográfico e vegetação) captadas na base Flora do Brasil\*, com adaptação. Neste trabalho assume-se a origem destas espécies em ambientes não alagáveis. ....16

**Tabela 2:** Período de dispersão das espécies investigadas e suas populações no Pantanal norte. Levantamento baseado em coleta e registros de herbário. As cores representam uma aproximação do ciclo hidrológico da referida região: em azul a fase aquática e em laranja a fase terrestre. Os tons mais claros representam a transição entre as fases. Espécies organizadas de acordo com a temporalidade de sua dispersão. ....17

**Tabela 3:** Caracterização das sementes de espécies arbóreas do Pantanal. Em *Curatella americana* e *Guazuma ulmifolia* não é apresentada a medida da espessura da semente em função da dificuldade gerada por seu tamanho diminuto e formato aproximadamente esférico. ....41

### Capítulo 2

**Tabela 1:** Espécies coocorrentes no Cerrado e Pantanal investigadas para a tolerância de suas sementes à inundação, choques térmicos, dessecação e incrementos de temperatura. Os códigos da primeira coluna serão utilizados em gráficos e tabelas posteriores. Sementes coletadas no Pantanal norte e no cerrado do Distrito Federal e entorno. Informações sobre síndrome de dispersão extraídas de Silva Júnior (2012). ....52

**Tabela 2:** Valores para modelagem de sobrevivência (por Regressão de Cox) em sementes de espécies arbóreas provenientes de assembleias conespecíficas de Cerrado e Pantanal submetidas a tratamentos de incremento de temperatura. ....58

**Tabela 3:** Parâmetros de germinação (germinabilidade: G; e tempo médio de germinação: AGT) entre sementes de pares conespecíficos (Cerrado x Pantanal) submetidas a diferentes temperaturas de incubação (T), sendo 30°C considerada controle. nc: teste não conduzido por não haver germinação na condição anterior. ....59

**Tabela 4:** Análise de sensibilidade por comparações de pares das funções de sobrevivência de sementes de espécies arbóreas provenientes de Cerrado e Pantanal submetidas a tratamentos de incremento de temperatura durante incubação. As probabilidades foram geradas pelo estimador



Kaplan-Meier, com comparações de pares por teste log rank (Mantel-Cox). Em negrito estão destacados os pontos diferenciais de sensibilidade para as duas assembleias. ....	60
<b>Tabela 5:</b> Valores para modelagem de função de sobrevivência (por Regressão de Cox) em sementes de espécies arbóreas provenientes de assembleias conespecíficas de Cerrado e Pantanal submetidas a choques térmicos. ....	62
<b>Tabela 6:</b> Parâmetros de germinação (germinabilidade: G; e tempo médio de germinação: AGT) entre sementes de pares conespecíficos (Cerrado x Pantanal) submetidas a diferentes choques térmicos por cinco minutos. nc: teste não conduzido por não haver germinação na condição anterior. ....	63
<b>Tabela 7:</b> Análise de sensibilidade por comparações de pares das funções de sobrevivência de sementes de espécies arbóreas provenientes de Cerrado e Pantanal submetidas a choques térmicos prévios à incubação. As probabilidades foram geradas pelo estimador Kaplan-Meier, com comparações de pares por teste log rank (Mantel-Cox). Em negrito estão destacados os pontos diferenciais de sensibilidade para as duas assembleias. ....	64
<b>Tabela 8:</b> Valores para modelagem de função de sobrevivência (por Regressão de Cox) em sementes de espécies arbóreas provenientes de assembleias conespecíficas de Cerrado e Pantanal submetidas a tratamento de dessecação. ....	66
<b>Tabela 9:</b> Comparação dos parâmetros de germinação (germinabilidade: G; e tempo médio de germinação: AGT) e dos teores de umidade (Cw) entre sementes de pares conespecíficos (Cerrado x Pantanal) submetidas a dessecação (Dess.), exceto controle (Cont.). ....	67
<b>Tabela 10:</b> Valores para modelagem de função de sobrevivência (por Regressão de Cox) em sementes de espécies arbóreas provenientes de assembleias conespecíficas de Cerrado e Pantanal submetidas a testes de inundação (em submersão por 31 dias: uw-I; uw-II; sementes incubadas após submersão por 31 e 61 dias: a-uw-I e a-uw-II, respectivamente). ....	69
<b>Tabela 11:</b> Parâmetros de germinação (germinabilidade: G; e tempo médio de germinação: AGT) e flutuabilidade para sementes de pares conespecíficos (Cerrado x Pantanal) submetidas a testes de inundação, exceto controle. Em submersão por 31 dias: uw-I; em submersão por 61 dias, com monitoramento do 32° ao 61° dia: uw-II; sementes incubadas após submersão por 31 e 61 dias: a-uw-I e a-uw-II, respectivamente; nc: teste não conduzido por esgotamento na condição anterior. ....	70
<b>Tabela 12:</b> Detecção de sensibilidade de sementes de espécies arbóreas do Cerrado e do Pantanal a inundação; comparações de pares geradas pelo estimador Kaplan-Meier, seguido de teste log rank dentro da análise de sobrevivência. Os tratamentos foram: em submersão por 31 dias: uw-I; em submersão por 61 dias, com monitoramento do 32° ao 61° dia: uw-II; sementes incubadas após submersão por 31 e 61 dias: a-uw-I e a-uw-II, respectivamente. ....	72
<b>Tabela 13:</b> Caracterização das sementes de pares conespecíficos de árvores do Cerrado e do	



## Lista de Figuras

### Capítulo 1

- Figura 1:** O Pantanal e suas sub-regiões. Figura de Silva *et al.* 2013, reproduzida aqui com permissão do primeiro autor. Disponível em: <https://confins.revues.org/docannexe/image/8614/img-1.jpg>  
Acesso em 24/11/2015. .....13
- Figura 2:** Precipitação mensal média próximo de Cuiabá (1933 – 1993) e média do nível de água do Rio Cuiabá em Cuiabá (1971 – 1988), Pantanal Norte (de acordo com Zeilhofer, 1996). Figura e legenda (em livre tradução) reproduzida de Junk *et al.* (2006), com permissão de um dos autores (Catia Nunes da Cunha). .....14
- Figura 3:** Flutuação do nível da água (m) do principal rio do Pantanal – Rio Paraguai (1900-2010). Medidas realizadas em Ladário, próximo de Corumbá e dados disponibilizados pela Agência Nacional das Águas ANA-Brasil. Círculos pretos e cinzas representam os níveis máximo e mínimo ao ano, respectivamente. Figura cedida por Fernando Henrique Barbosa da Silva (arquivo pessoal). .....14
- Figura 4:** Distribuição de espécies arbóreas savânicas ao longo do gradiente de inundação do Pantanal. A, B e C representam o nível médio da água de acordo com o ciclo pluri-anual de secas e cheias. A: cheia excepcional; B: normal/padrão; e C: seca excepcional. O setor 4 (permanentemente seco ou eventualmente alagado – ‘permanently dry or eventually flooded’) contém as nove espécies estudadas: *Copaifera langsdorffii*, *Curatella americana*, *Dipteryx alata*, *Guazuma ulmifolia*, *Hymenaea stigonocarpa*, *Magonia pubescens*, *Plathymenia reticulata*, *Qualea grandiflora*, *Tabebuia aurea*; o setor 3 (pouco alagamento mas regular - ‘little flooded but regular’) contém seis: *Copaifera langsdorffii*, *Curatella americana*, *Dipteryx alata*, *Guazuma ulmifolia*, *Hymenaea stigonocarpa*, *Tabebuia aurea*; o setor 2 (alagamento intermediário – ‘intermediate flooded’) contém *Curatella americana* e *Tabebuia aurea*. No setor 1 não são encontradas as espécies estudadas, ali predomina vegetação herbácea-arbustiva. Em caráter excepcional podem ocorrer indivíduos arbóreos isolados ou estandes monodominantes de *Vochysia divergens* no setor 1. ....18
- Figura 5:** Germinação de espécies arbóreas do Pantanal intolerantes à inundação simulada pelos tratamentos: uw-g (em submersão); a-uw-I (mantidas em submersão por 31 dias, sendo retiradas em seguida para incubação em condições terrestres); a-uw-II (difere do anterior apenas no prazo de submersão – 61 dias). Para *C. langsdorffii* e *Q. grandiflora* a germinação foi observada apenas no controle. Para *D. alata* e *M. pubescens* a fração de sementes germinantes sob água é significativamente menor em relação ao controle ( $p < 0.001$ ). As hastes representam o intervalo de

confiança de 95% para a média. ....22

**Figura 6:** Germinação de espécies arbóreas do Pantanal com sementes tolerantes à inundaç o por germinarem em submers o (uw-g), ou ap s a ela (a-uw-I e II). A inundaç o foi simulada pelos tratamentos: uw-g (em submers o por at  31 dias); a-uw-I (mantidas em submers o por 31 dias, sendo retiradas em seguida para incubaç o em condiç es terrestres); a-uw-II (difere do anterior apenas no prazo de submers o – 61 dias). As hastes representam o intervalo de confian a de 95% para a m dia. ....24

**Figura 7:** Tempo de germinaç o (h) de esp cies arb reas do Pantanal com sementes germinantes em submers o (uw-g), mas n o ap s a ela (a-uw-I e II). A inundaç o foi simulada pelos tratamentos: uw-g (em submers o por at  31 dias); a-uw-I (mantidas em submers o por 31 dias, sendo retiradas em seguida para incubaç o em condiç es terrestres); a-uw-II (difere do anterior apenas no prazo de submers o – 61 dias). As hastes representam o intervalo de confian a de 95% para a m dia. A inundaç o altera o tempo de germinaç o: reduç o em *D. alata* e *M. pubescens* e aumento em *T. aurea* (valores de  $p < 0.001$ ). As hastes representam o intervalo de confian a de 95% para a m dia. ....25

**Figura 8:** Tempo de germinaç o (h) de esp cies arb reas do Pantanal com sementes tolerantes   inundaç o por germinarem ap s submers o por 31 e 61 dias (tratamentos a-uw-I e II). Germinaç o ausente durante a submers o (uw-g). As  nicas altera es significativas de tempo s o registradas em: *G. ulmifolia*, 61 dias de inundaç o faz o seu tempo m dio aumentar ( $p = 0.001$ ); e *P. reticulata*, 31 dias de inundaç o reduzem o tempo m dio de germinaç o em rela o ao controle ( $p = 0.003$ ). As hastes representam o intervalo de confian a de 95% para a m dia. ....26

**Fig. 9:** Funç es de sobreviv ncia baseadas em germinaç o sob controle estimadas pelo m todo Kaplan-Meier para cinco esp cies arb reas: *C. americana* (Cu\_am) e *T. aurea* (Ta\_au) com ampla distribui o e *M. pubescens* (Ma\_pu), *P. reticulata* (Pl\_re) e *Q. grandiflora* (Qu\_gr) com distribui o restrita. As esp cies com distribui o intermedi ria no gradiente n o foram consideradas na an lise. As duas  nicas funç es que n o diferiram significativamente foram de *Magonia pubescens* e *Tabebuia aurea* ( $\chi^2 = 0.286$ ;  $p = 0.592$ ), aqui consideradas como de distribui o oposta. ....27

**Fig. 10:** Funç es de sobreviv ncia baseadas em germinaç o sob  gua estimadas pelo m todo Kaplan-Meier para cinco esp cies arb reas: *C. americana* (Cu\_am) e *T. aurea* (Ta\_au) com ampla distribui o e *M. pubescens* (Ma\_pu), *P. reticulata* (Pl\_re) e *Q. grandiflora* (Qu\_gr) com distribui o restrita. As esp cies com distribui o intermedi ria no gradiente n o foram consideradas na an lise. Apenas

*Magonia pubescens* e *Tabebuia aurea* germinaram nesta condição, sendo diferentes suas funções de sobrevivência ( $\chi^2 = 74.562$ ;  $p < 0.001$ ). .....28

**Fig. 11:** Funções de sobrevivência baseadas em germinação após 31 dias de submersão estimadas pelo método Kaplan-Meier para as cinco espécies arbóreas com distribuição oposta no gradiente de inundação: com alcance até as áreas mais baixas - *C. americana* (Cu\_am) e *T. aurea* (Ta\_au); e restritas às áreas mais altas: *M. pubescens* (Ma\_pu), *P. reticulata* (Pl\_re) e *Q. grandiflora* (Qu\_gr). Apenas duas apresentam germinação nesta condição: *C. americana* e *P. reticulata*, não havendo diferenças em suas funções de sobrevivência ( $\chi^2 = 0.839$ ;  $p = 0.36$ ). .....28

**Fig. 12:** Funções de sobrevivência baseadas em germinação após 61 dias de submersão estimadas pelo método Kaplan-Meier para as cinco espécies arbóreas com distribuição oposta no gradiente de inundação: com alcance até as áreas mais baixas - *C. americana* (Cu\_am) e *T. aurea* (Ta\_au); e restritas às áreas mais altas, portanto menos sujeitas à inundação: *M. pubescens* (Ma\_pu), *P. reticulata* (Pl\_re) e *Q. grandiflora* (Qu\_gr). Apenas duas apresentam germinação nesta condição: *C. americana* e *P. reticulata*, sendo diferentes suas funções de sobrevivência ( $\chi^2 = 5.997$ ;  $p = 0.014$ ).  
.....29

## Capítulo 2

**Figura 1:** Localização das áreas de coleta de sementes no Cerrado (elipse à direita) e no Pantanal (elipse à esquerda). No mapa maior está o Brasil e seus biomas, de acordo com a classificação do IBGE (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística). Nos detalhes à direita os biomas contemplados neste estudo. ....51

**Figura 2:** Diagrama para o pulso de inundação na região norte do Pantanal, apontando o início da fase aquática em novembro e o da fase terrestre e maio. Figura adaptada de Castello *et al.* 2015, disponível em: <http://rsos.royalsocietypublishing.org/content/royopensci/2/11/150299.full.pdf> com acesso em nov/2016. ....53

**Figura 3:** Funções de sobrevivência [S(t)] baseadas em germinações a partir do total “1,0” de sementes. Aqui as sementes provieram de assembleias arbóreas conespecíficas de Cerrado e Pantanal e foram submetidas a temperaturas acima da ideal (30°C, controle) durante incubação. As funções foram construídas pelo estimador Kaplan-Meier e as comparações feitas pelo teste log rank (Mantel-Cox). A partir do topo e no sentido horário estão as variáveis ambiente de origem, espécie e temperatura (tratamentos), todas significativas para a função de sobrevivência destas sementes em um cenário de incremento de temperatura. ....57

**Figura 4:** Funções de sobrevivência [S(t)] baseadas em germinações a partir do total “1,0” de

sementes. Aqui as sementes provieram de assembleias arbóreas conespecíficas de Cerrado e Pantanal e foram submetidas a choques térmicos de diferentes temperaturas durante cinco minutos, prévios à incubação. As funções foram construídas pelo estimador Kaplan-Meier e as comparações feitas pelo teste log rank (Mantel-Cox). A partir do topo e no sentido horário estão as variáveis ambiente de origem, espécie e choque térmico, todas significativas para a função de sobrevivência destas sementes. ....61

**Figura 5:** Funções de sobrevivência  $[S(t)]$  baseadas em germinações a partir do total “1,0” de sementes. Aqui as sementes provieram de assembleias arbóreas conespecíficas de Cerrado e Pantanal e foram submetidas à dessecação prévia à incubação. As funções foram construídas pelo estimador Kaplan-Meier e as comparações feitas pelo teste log rank (Mantel-Cox). A partir do topo e no sentido horário estão as variáveis ambiente de origem, espécie e tratamento (dessecação e controle), esta última não afetando significativamente a função de sobrevivência destas sementes. ....65

**Figura 6:** Funções de sobrevivência  $[S(t)]$  baseadas em germinações a partir do total “1,0” de sementes. As sementes provieram de assembleias arbóreas conespecíficas de Cerrado e Pantanal e foram submetidas a tratamentos de inundação (em submersão por 31 dias: uw-I; em submersão por 61 dias, com monitoramento do 32° ao 61° dia: uw-II; sementes incubadas após submersão por 31 e 61 dias: a-uw-I e a-uw-II, respectivamente). As funções foram construídas pelo estimador Kaplan-Meier e as comparações feitas pelo teste log rank (Mantel-Cox). A partir do topo e no sentido horário estão as variáveis ambiente de origem, espécie e tratamentos de inundação, todas significativas para a função de sobrevivência destas sementes. ....68

## Sumário

Introdução geral.....	4
Resumo geral.....	5
Capítulo 1 - A germinação pode explicar a distribuição de espécies arbóreas em uma área úmida?.....	7
Resumo.....	7
Introdução.....	8
Métodos.....	12
Área provedora de matrizes: o Pantanal.....	12
Espécies.....	14
Coleção de sementes e sua caracterização.....	18
Testes de tolerância à inundação.....	19
Incubação.....	20
Análise de dados.....	20
Resultados.....	21
Parte I: As sementes de espécies arbóreas do Pantanal, de origem em ambientes não alagáveis, estão adaptadas à inundação?.....	21
Parte II: Localmente, a germinação explica a distribuição das espécies no gradiente de inundação?.....	26
Discussão.....	29
Agradecimentos.....	33
Referências Bibliográficas.....	33
Silva MHS, Passos MM, Sakamoto AY. 2013. As Lagoas Salitradas do Pantanal da Nhecolândia: um estudo da paisagem baseado no modelo GTP – Geossistema, Território e Paisagem. Revista Franco-Brasileira de Geografia 19: 19p. ....	38
Material Suplementar I.....	40
Material Suplementar II.....	41
Capítulo 2 - Comparação dos comportamentos germinativos sob altas temperaturas, choques térmicos, dessecação e inundação entre pares conespecíficos arbóreas de Cerrado e Pantanal.....	45
Resumo.....	45
Introdução.....	46
Métodos.....	50
Área de estudo.....	50
Escolha das espécies (pares conespecíficos) e coleção de sementes.....	51

Experimentos de germinação .....	53
Incubação e controle .....	55
Análise de dados .....	55
Resultados .....	56
Incremento de temperatura .....	56
Choques térmicos .....	61
Dessecação .....	65
Inundação .....	67
Discussão .....	72
Referências Bibliográficas .....	75
Material Suplementar I .....	83





## Introdução geral

Conhecedores do Cerrado podem fazer uma imagem imediata de como são as árvores deste local: o tronco algo retorcido com súber espesso e folhas coriáceas talvez sejam as características mais frequentes neste exercício de lembrança. Todas elas relacionadas a como esta planta suporta os rigores dos incêndios e da estação seca, fatores ambientais próprios do Cerrado.

Observar as mesmas espécies de árvores no Pantanal, a maior área alagável interiorana do mundo, é algo irresistível à curiosidade. Teriam ali características adaptativas adicionais em relação às coocorrentes do Cerrado ou estas seriam igualmente adaptadas à inundação? Foi um pensamento simples assim que trouxe à existência este trabalho.

O Pantanal como área alagável é bastante recente. Seu pulso de inundação monomodal e previsível teria se estabelecido nos últimos cinco mil anos. Não sabemos se antes disso aquele ambiente era savânico, como uma continuidade do Cerrado, ou, alternativamente, o ingresso de espécies savânicas veio como resultado do “novo filtro” que ali se instalou (a inundação). Estudos dedutivos de vegetação pretérita, baseados em palinologia, não foram encontrados para o Pantanal. Não obstante, o fato é que árvores caracteristicamente de Cerrado ocupam a grande planície de inundação sulamericana.

Ao tratar da ocupação e estabelecimento em um ambiente por uma dada espécie, consideramos o nicho de regeneração como fator determinante neste processo, já refletindo nos estágios jovens da planta as tolerâncias aos principais filtros ambientais. Por isso, aquela curiosidade narrada acima será respondida através de um dos aspectos do nicho de regeneração: comportamento de germinação de espécies arbóreas de Cerrado e Pantanal.

Parecia lógico saber em primeiro lugar se as árvores do Pantanal realmente possuem sementes e germinação adaptadas à inundação e, em segundo lugar, em que medida as assembleias de Cerrado e Pantanal diferem em suas tolerâncias frente aos principais filtros ambientais daqueles biomas.

Assim, no primeiro capítulo desta tese, narramos a investigação da performance de germinação sob condições de inundação de nove espécies com populações no Pantanal. Respondemos às perguntas: as sementes de espécies arbóreas do Pantanal, com coocorrência e origem em savana não alagável, estão adaptadas à inundação?; a germinação pode explicar a distribuição local das espécies arbóreas, ao longo do gradiente de inundação? O capítulo 1 está estruturado sob a forma de artigo científico, dentro das normas da revista pretendida (Planta – an International Journal of Plant Biology).

Em um segundo momento comparamos a performance de germinação de seis pares conespecíficos arbóreos de Cerrado e Pantanal diante dos principais filtros ambientais dos dois

biomas: dessecação, inundação e fogo. Adicionalmente, tomamos incremento de temperatura como filtro ambiental em um contexto de mudanças climáticas, cujos cenários para os dois biomas incluem aumento nas temperaturas média e máxima. O segundo capítulo está estruturado como parte da tese, incluindo tabelas de escores estatísticos, embora siga as normas da mesma revista citada anteriormente.

Temos nesta tese, além da narrativa de um trabalho derivado do gosto pelo tema “estratégias de regeneração”, informações que contribuem tanto com a ciência de base, contribuindo no conhecimento da biologia e ecologia das espécies em suas fases iniciais, quanto com as ciências aplicadas relacionadas à modelagem e previsão de transformações na vegetação e à recuperação de áreas degradadas.

## Resumo geral

Investigar a germinação das sementes de espécies arbóreas é importante para compreender o processo de ocupação e manutenção das populações e comunidades nos mais diversos ambientes. A transição semente – plântula representa o primeiro e mais determinante gargalo no ciclo de vida, estabelecendo o primeiro recorte no nicho ecológico e na amplitude da ocupação geográfica. É no nicho de regeneração, especialmente na germinação, onde se manifestam as primeiras tolerâncias ou sensibilidades aos principais filtros ambientais. A relação entre a germinação e nicho ecológico tem sido investigada por estudos que associam comportamentos de germinação às características ambientais. Neste trabalho o mesmo é feito em dois contextos. No primeiro foi investigada a relação entre a germinação e a ocorrência de árvores em uma área úmida (Pantanal), cuja origem é presumida para a savana vizinha não alagável (Cerrado), esperando encontrar tolerância à inundação pelas sementes das espécies testadas. Pergunta-se se as sementes de espécies arbóreas do Pantanal, com co-ocorrência em savana não alagável, estão adaptadas à inundação; e se a tolerância ao alagamento pelas sementes pode explicar a distribuição local das espécies arbóreas, ao longo do gradiente de inundação. Foram coletadas sementes de *Copaifera langsdorffii*, *Curatella americana*, *Dipteryx alata*, *Guazuma ulmifolia*, *Hymenaea stigonocarpa*, *Magonia pubescens*, *Plathymenia reticulata*, *Qualea grandiflora* e *Tabebuia aurea*, distribuídas em setores com diferentes intensidades de inundação, e seus padrões de germinação foram investigados sob e após inundação simulada. Os resultados mostram que a maioria apresentou sementes tolerantes à inundação, o que ajuda a explicar a presença de espécies arbóreas savânicas em uma área úmida. No entanto, foi detectada semelhança nas funções de sobrevivência baseadas na germinação entre espécies com ampla distribuição no Pantanal (ocupando áreas com inundação de pequena a grande intensidade) e aquelas com distribuição restrita (presentes

apenas nas áreas menos sujeitas à inundação). Tal semelhança não permite explicar a distribuição destas espécies ao longo do gradiente. Sendo assim, a germinação, um dos componentes do nicho de regeneração, foi encontrada como determinante do nicho ecológico em escala regional, de savana para área úmida, mas não em escala local, dentro do gradiente de inundação.

No segundo contexto comparamos a germinação entre assembleias de espécies arbóreas co-ocorrentes no Cerrado e no Pantanal diante de cenários que envolvem seus principais filtros ambientais. As espécies escolhidas estão entre aquelas tratadas no primeiro contexto: *Copaifera langsdorffii*, *Dipteryx alata*, *Hymenaea stigonocarpa*, *Magonia pubescens*, *Qualea grandiflora* e *Tabebuia aurea*. Com base na caracterização climática e ecológica dos dois ambientes, foram determinados como principais filtros a dessecação, o fogo (avaliado por choques térmicos) e a inundação. Avaliou-se também incremento de temperatura em consideração às mudanças climáticas em curso, com previsões de aumento nas temperaturas média e máxima para os dois ambientes, o que pode vir a ser um novo filtro ambiental. Incremento de temperatura e dessecação foram considerados cenários semelhantes entre os dois ambientes; fogo como principal filtro para o Cerrado e inundação como o principal para o Pantanal. Assim, esperava-se: performances de germinação semelhantes sob dessecação e incrementos de temperatura; e diferenciais para fogo e inundação, com melhor desempenho por sementes do Cerrado no primeiro e do Pantanal no segundo. Simulações para esses cenários foram feitas em laboratório para verificar a germinação de pares conespecíficos sob tais condições. O estimador não paramétrico de Kaplan-Meier e a modelagem por regressão de Cox foram as análises de sobrevivência empregadas na comparação. As sementes do Pantanal são aparentemente mais tolerantes aos filtros ambientais, apresentando germinação em situações mais extremas quando comparadas às do Cerrado. A assembleia do Cerrado teve maior germinabilidade, refletindo ambiente mais favorável que o Pantanal. Isto também é confirmado pelo maior tempo de germinação para as sementes do Pantanal sob inundação. Tempos alongados de germinação são compreendidos como indicativos de adaptação a ambientes menos favoráveis. Os comportamentos de germinação observados mostram um ajuste das sementes ao ambiente de maior severidade no conjunto de seus filtros ambientais (Pantanal), o que pode ser compreendido como uma contribuição de um aspecto do nicho de regeneração para o nicho ecológico.

Palavras-chave: filtros ambientais, tolerância de sementes, nicho de regeneração, análise de sobrevivência, tempo de germinação.

# Capítulo 1 - A germinação pode explicar a distribuição de espécies arbóreas em uma área úmida?

**Patricia C. Oliveira**

**patiranjak@yahoo.com.br**

Universidade Federal de Mato Grosso – Instituto de Biociências – Departamento de Botânica e Ecologia

Av. Fernando Correa da Costa, s/n, Bairro Boa Esperança. Cuiabá – MT. Cep 78060-900

55 65 3615 8894

55 65 3615 8870 (fax)

**Pia Parolin**

University of Hamburg

(Convite aceito)

**Fabian Borghetti**

Universidade de Brasília – Instituto de Ciências Biológicas – Departamento de Botânica

Campus Darcy Ribeiro, Asa Norte, Brasília - DF. 70910-970.

## Resumo

Apesar de serem basicamente organismos terrestres as árvores em uma área úmida estão sujeitas ao principal filtro ambiental destes ambientes: a inundação. É esperado que as espécies arbóreas apresentem adaptações à inundação não só nos indivíduos adultos, mas também na semente e no processo germinativo, a despeito do hábito terrestre e origem savânica no caso do Pantanal. Verificamos aqui a relação entre nicho de regeneração e ocorrência destas árvores em uma área úmida (Pantanal) cuja origem é presumida para a savana vizinha não alagável (Cerrado), esperando encontrar tolerância à inundação pelas sementes das espécies testadas. Pergunta-se se as sementes de espécies arbóreas do Pantanal, com coocorrência e origem em savana não alagável, estão adaptadas à inundação; e se a tolerância ao alagamento pelas sementes pode explicar a distribuição local das espécies arbóreas, ao longo do gradiente de inundação. Aqui foram coletadas sementes de espécies distribuídas em três diferentes setores de inundação e seus padrões de germinação foram

investigados sob e após inundações. Os resultados mostram sete de nove espécies com sementes adaptadas à inundações, o que ajuda a explicar de maneira geral a presença de espécies arbóreas savânicas em uma área úmida. No entanto, há espécies de distribuições opostas no gradiente (ampla x restrita) que apresentam semelhança de funções de sobrevivência baseadas em germinação, o que não permite explicar a distribuição destas espécies ao longo do gradiente de inundações. O nicho de regeneração como determinante do nicho ecológico foi verificado em escala regional, de savana para área úmida, mas não em escala local, ou seja, dentro do Pantanal em seus diferentes setores de inundações. *Palavras-chave:* tolerância de sementes, Pantanal, nicho de regeneração, grupo funcional, análise de sobrevivência. *Keywords:* seed tolerance, Pantanal, regeneration niche, functional group, survival analysis.

## Introdução

Áreas úmidas são ecossistemas de transição entre os ambientes terrestre e aquático, divididas entre aquelas com nível de água relativamente estável e as com nível de água flutuante (Nunes da Cunha *et al.* 2014). De acordo com a convenção de Ramsar de 1971, regimes hidrológicos naturais ou artificiais de águas doce, salobra ou salgada compõem diferentes áreas úmidas em todos os continentes, com exemplos que vão de recifes de corais às áreas sob influência lacustre e fluvial, passando também pelos mangues (ten Brink *et al.* 2013). As áreas úmidas com nível de água flutuante, alternantes entre os estados aquático e terrestre promovidos por um pulso de inundações monomodal e previsível (Junk *et al.* 1989), são predominantes nos trópicos e subtropicais (Nunes da Cunha *et al.* 2014). Considerando os regimes hidrológicos de água doce, temos no Pantanal da América do Sul uma das maiores áreas úmidas interiores do mundo (Nunes da Cunha & Junk 2014): dos seus aproximadamente 150.000 km<sup>2</sup> de planície fluvial de alagamento (Bergier & Assine 2016) 138.183 km<sup>2</sup> estão em território brasileiro (Silva & Abdon 1998).

Ao longo de um ano, enchente, cheia, vazante e seca são as fases que compõem a dinâmica hidrológica do Pantanal (Silva, 1990; Alho & Gonçalves, 2005). Quando se inicia o período chuvoso, a água drenada eleva a altura da coluna de água dos rios e estes invadem progressivamente a planície. Trata-se da enchente. Uma vez estabilizado o processo, a grande feição de “pântano” está caracterizada e se tem a fase da cheia. Quando as águas regressam para as calhas dos rios, está posta a vazante e, após esta, segue-se a seca. Nesta última fase, pelas características edafoclimáticas e vegetacionais da região, o Pantanal está sujeito ao fogo frequente (Pott 1982; Cardoso *et al.* 2003; Soriano *et al.* 2015). Há também marcantes oscilações multianuais, com anos excepcionalmente secos, o que agrava o fogo como estresse

adicional neste sistema, e anos excepcionalmente úmidos, ampliando o alcance e duração do alagamento (Junk *et al.* 2006).

O Pantanal pode ser entendido como uma savana alagável (Eiten 1982; Junk & Furch 1993; Silva & Bates 2002), desta forma se aproximando de outras grandes áreas úmidas como o delta do Okavango na África e a região de Kakadu no norte da Austrália. Trata-se de ambientes onde há o predomínio de uma matriz herbáceo-arbustiva, com elementos arbóreos distribuídos em uma zonação de acordo com a intensidade de inundação (duração e altura da coluna de água) a que estão submetidos e suas respectivas tolerâncias e adaptações a esta condição (Cronk & Fennessy 2001; Murray-Hudson *et al.* 2006; Parolin & Wittmann 2010). Nesta zonação, de maneira geral, os elementos arbóreos são mais frequentes onde há menor intensidade de inundação e os herbáceo-arbustivos predominam onde há maior intensidade (Cronk & Fennessy 2001; Parolin *et al.* 2016).

Apesar de serem basicamente organismos terrestres (Larcher 1994), as árvores estão sujeitas ao principal estressor ou filtro ambiental das áreas alagáveis: a inundação (Nunes da Cunha & Junk 2011; Parolin *et al.* 2016). Entre as adaptações, os indivíduos adultos podem apresentar redução do metabolismo durante o período de alagamento (Parolin 2000; Dalmagro *et al.* 2016); hipertrofia lenticelar para melhorar as trocas gasosas nos terrenos alagados (Parolin & Wittmann 2010); modificações na morfologia de suas raízes para melhorar a fixação em terrenos encharcados (Cronk & Fennessy 2001); e, ainda, fenologia sincronizada com o regime das águas, sendo frequentes espécies hidrocóricas ou ictiocóricas que dispersam durante o pico da cheia (Parolin *et al.* 2013). Para Junk & Wantzen (2004) “a biota responde ao alagamento através de adaptações morfológicas, anatômicas, fisiológicas, fenológicas e/ou etológicas”.

Para além das adaptações apresentadas pelos indivíduos adultos, a compreensão da ocupação de um ambiente pelas árvores e manutenção dessa comunidade arbórea passa pelas características das sementes e seus padrões de germinação, incluindo seu grau de tolerância e sensibilidade a fatores bióticos como alagamento. É na transição semente – plântula que está o primeiro e mais determinante gargalo no ciclo de vida das plantas (Jiménez-Alfaro *et al.* 2016), já estabelecendo a amplitude do nicho ecológico e da ocupação geográfica através do nicho de regeneração (Grubb 1977; Donohue *et al.* 2010) e manifestando as tolerâncias aos principais filtros ambientais. Há muitos estudos que verificam esta relação em áreas não alagáveis, confirmando, embora alguns em termos não explícitos, a hipótese do nicho de regeneração (*id est.* a amplitude do nicho ecológico ou da ocupação geográfica é determinada pelo nicho de regeneração *sensu* Grubb, que é a “expressão das necessidades ‘de uma planta’ para uma alta chance de sucesso na substituição de um indivíduo maduro por um novo indivíduo maduro da próxima geração”, contemplando desde a produção de uma semente sadia até o estabelecimento e desenvolvimento da plântula). Exemplos são sementes

tolerantes à seca em savanas (Pritchard *et al.* 2004; Saboya and Borghetti 2012; Ribeiro *et al.* 2013) ao fogo em ecossistemas propensos a este fator (Gashaw & Michelsen 2002; Paula *et al.* 2009; Ribeiro *et al.* 2015; Fichino *et al.* 2016); e sementes com amplitude de temperaturas de germinação correspondentes à amplitude da ocupação geográfica de seus espécimes (Ranieri *et al.* 2012; Marques *et al.* 2014).

Podemos esperar que a hipótese do nicho de regeneração se confirme para árvores em uma área úmida? Parece razoável esperar sementes tolerantes à inundação em ambientes onde este fator é o principal direcionador da vegetação (Junk *et al.* 1989, 2006; Hamilton 2002). Tal hipótese já foi de alguma forma confirmada para a planície de inundação da Amazônia, onde aspectos da regeneração arbórea (*sensu* Grubb 1977) estão alinhados ao ciclo de inundação, seja pela fenologia sincronizada com o pico das águas, com muitas espécies ictiocóricas ou hidrocóricas dispersando no pico da cheia (Parolin *et al.* 2002), seja por sementes e plântulas flutuantes ou tolerantes à submersão (Wittmann *et al.* 2007; Melo *et al.* 2015).

A maior parte do conhecimento até hoje produzido sobre adaptações de espécies arbóreas em áreas úmidas está concentrado na planície de inundação da Amazônia (Parolin & Wittmann 2010), onde há uma flora peculiar, com expressivo número de espécies exclusivas e endêmicas (Wittmann *et al.* 2010). Este não é o cenário das áreas úmidas savânicas (e.g. Pantanal, Okavango e Kakadu) onde não há espécies arbóreas exclusivas ou endêmicas ou o seu número é muito baixo (Pott & Pott 1994; Alho & Gonçalves 2005; Parolin *et al.* 2016). Ao contrário do alto endemismo observado na planície de inundação Amazônica, a maioria da flora lenhosa do Pantanal está sobreposta com a da savana vizinha - o Cerrado (Pott & Pott 1994; Alho & Gonçalves 2005). Ali é o fogo, e não a inundação, que está entre os principais fatores ambientais direcionadores da vegetação (Furley 1999; Walter *et al.* 2008; Silva *et al.* 2013; ver também Verdú & Pausas 2007).

As adaptações observadas nas plantas do Cerrado (Rizzini 1979; Eiten 1982; Oliveira 2008; Ribeiro & Walter 2008) e em suas sementes (Ribeiro *et al.* 2013; Ribeiro & Borghetti 2014; Fichino *et al.* 2016), assim como nas demais savanas, estão relacionadas com a sazonalidade da qual decorrem uma forte estação seca promotora de estresse hídrico e regimes de fogo causadores de temperaturas extremas. Apesar de suas características de adaptação ao fogo e à seca sazonal, muitas espécies arbóreas de Cerrado, inclusive algumas das suas mais frequentes como *Qualea grandiflora* Mart. (Vochysiaceae), *Curatella americana* L. (Dilleniaceae) e *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S. Moore (Bignoniaceae), ocupam o ambiente geomorfologicamente mais jovem<sup>1</sup> do Pantanal (Assine & Soares 2004),

---

<sup>1</sup> A conformação como planície de sedimentação da região onde hoje é o Pantanal teria se estabelecido no Pleistoceno (Ab'Sáber 2006) após subsidência causada pelo último evento compressional dos Andes



estando ali submetidas a diferentes períodos de alagamento de acordo com sua posição no gradiente topográfico.

O ciclo de inundação é o principal filtro ecológico para a biota estabelecida em uma área úmida (Junk *et al.* 1989, 2006), afetando sua estrutura e função (Hamilton, 2002). Trazendo este entendimento para a ideia do nicho de regeneração no Pantanal, poderíamos esperar que as espécies arbóreas apresentassem adaptações à inundação não só nos indivíduos adultos, mas também na semente e no processo germinativo. Verificamos aqui a relação entre nicho de regeneração e ocorrência destas árvores em área úmida (Pantanal) cuja origem é presumida para a savana vizinha não alagável (Cerrado), esperando encontrar tolerância à inundação pelas sementes na maioria das espécies testadas. Respondemos à pergunta “As sementes de espécies arbóreas do Pantanal estão adaptadas à inundação?”.

Um desdobramento deste raciocínio é feito em relação à distribuição local. O gradiente topográfico no Pantanal determina um gradiente de intensidade de inundação (altura da coluna de água e duração da fase aquática), ao longo do qual se distribui a comunidade de plantas (Cronk & Fennessi 2001; Junk *et al.* 2006): maior abundância e riqueza de espécies arbóreas é encontrada nas áreas menos sujeitas à inundação em relação às áreas onde ela é mais intensa (Schessl 1999; Nunes da Cunha *et al.* 2007), produzindo uma zonação para os indivíduos arbóreos (Cronk & Fennessi 2001; Nunes da Cunha *et al.* 2007). Considerando o gradiente de inundação como determinante na distribuição das árvores na paisagem local (Nunes da Cunha & Junk 2001; Nunes da Cunha *et al.* 2007), e as tolerâncias relacionadas à semente e germinação como definidoras do primeiro recorte no nicho ecológico de uma espécie (Donohue *et al.* 2010; Jiménez-Alfaro *et al.* 2016), podemos esperar que as espécies ocupantes dos setores com maior intensidade de inundação sejam mais tolerantes a este fator em relação àquelas restritas às regiões mais altas e menos sujeitas a inundação. Aqui, as espécies são virtualmente distribuídas em setores de inundação com diferentes intensidades de inundação e seus padrões de germinação são confrontados em um teste de hipótese para

---

(há ~2,5 milhões de anos). Mais tarde, durante as glaciações (~100 mil anos), a região passou por profundas mudanças climáticas, alternando amplos períodos úmidos e secos; o atual regime climático e hidrológico, sazonal e com pulso de inundação anual e previsível, data de 1,5 mil anos antes do presente (Assine & Soares, 2004). Tomando o Planalto Central para situar o Cerrado, temos ali uma situação mais complexa, sem um evento unificador que responda pela geomorfologia da região, assim como a subsidência fez pelo Pantanal. Há no Planalto Central terrenos cristalinos antiquíssimos (desde o pré-Cambriano) alternados com terrenos sedimentares do Paleozoico e do Mesozoico (RADAMBRASIL 1982), o que dá a esta conformação, a idade mínima de ~200 milhões de anos. Quanto ao clima sazonal associado com a atual vegetação de Cerrado, este teria se estabelecido há ~4 mil anos (Ledru *et al.* 1998). Em resumo, de qualquer perspectiva que se tomem os ambientes, o Pantanal é mais recente.

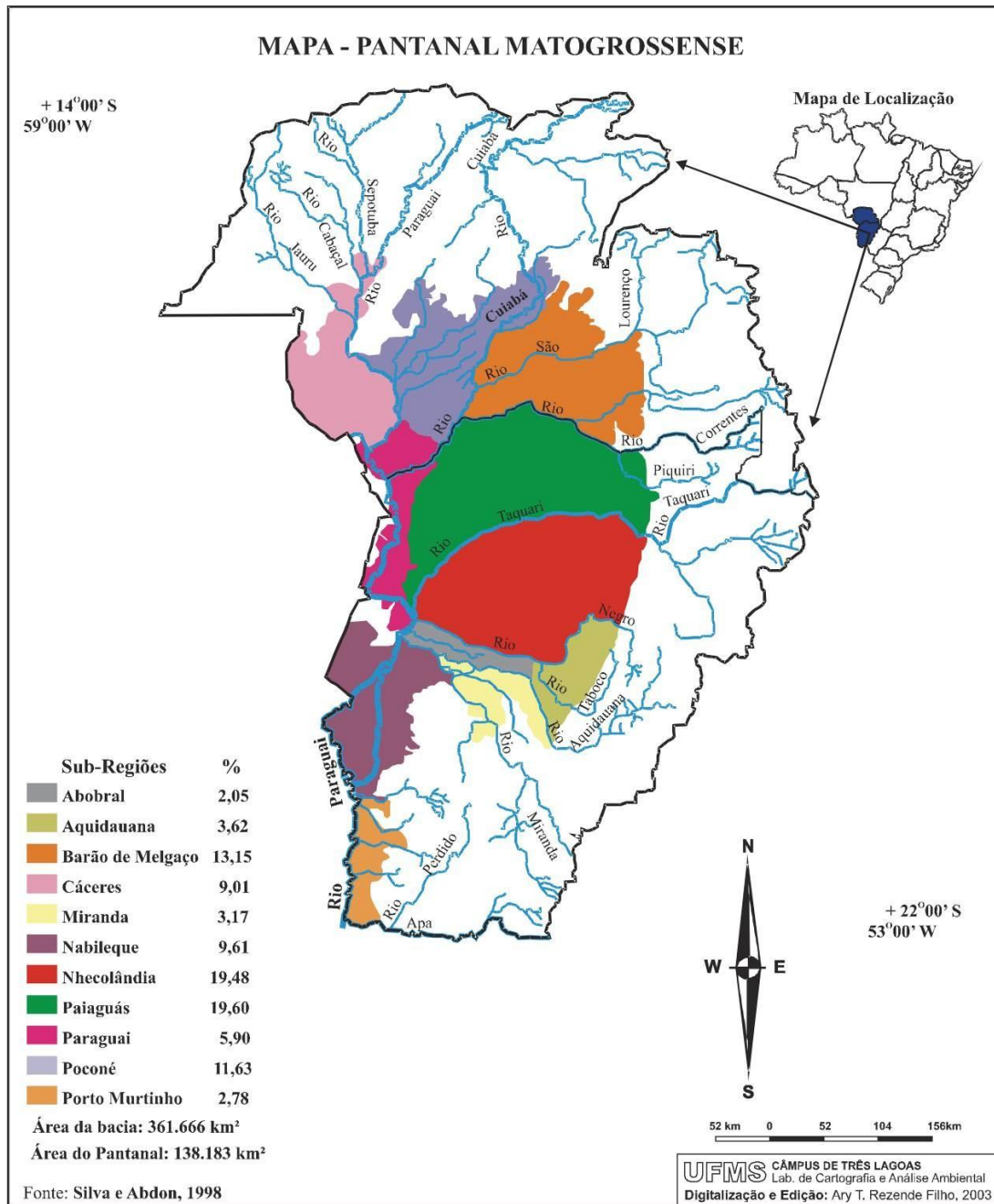
responder à pergunta “A germinação pode explicar a distribuição local das espécies arbóreas?”.

Nosso objetivo é a verificação de germinação durante e após submersão. Manter a capacidade de germinar sob ou após alagamento é a nossa medida de tolerância à inundação. Investigamos a performance de germinação de nove espécies arbóreas do Pantanal cuja origem está em áreas não alavágeis e a discussão dos resultados é feita em termos de grupos funcionais baseados em atributos de germinação (Jiménez-Alfaro *et al.* 2016), com considerações às características do ciclo hidrológico do Pantanal.

## Métodos

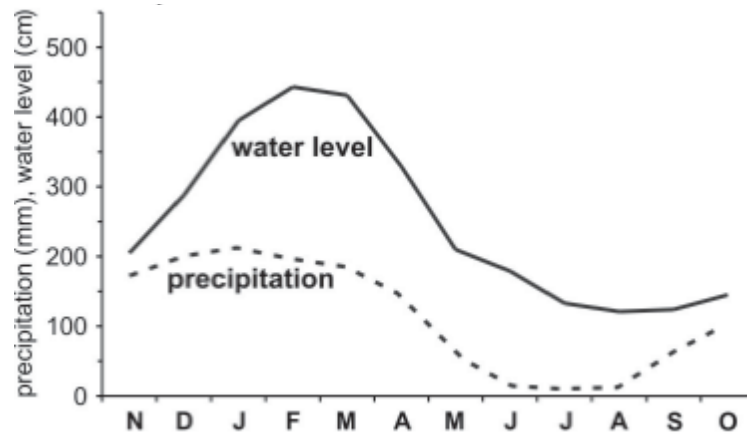
### Área provedora de matrizes: o Pantanal

A porção brasileira do Pantanal está dividida em 11 sub-regiões (fig. 1), duas das quais foram acessadas na porção norte para a localização de matrizes: Poconé e Barão de Melgaço, perfazendo 24,78% da área do Pantanal brasileiro (Silva & Abdon 1998). Ali o clima é sazonal do tipo Aw savânico (Köppen 1948), com invernos secos e verões chuvosos, precipitação anual média de 1300 mm; altitude média de 130 m acima do nível do mar (asl); seca mais pronunciada de Junho a Agosto (inverno), com precipitação mensal menor que 10 mm, e período chuvoso mais intenso de Dezembro a Fevereiro (verão), quando a precipitação máxima mensal fica entre 250-300 mm (Nunes da Cunha *et al.* 2007).

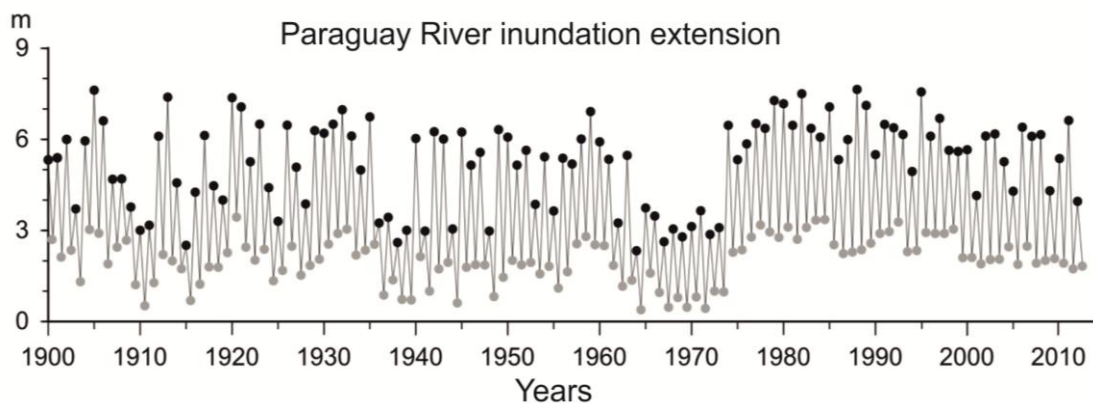


**Figura 1:** O Pantanal e suas sub-regiões. Figura de Silva *et al.* 2013, reproduzida aqui com permissão do primeiro autor. Disponível em: <https://confins.revues.org/docannexe/image/8614/img-1.jpg> Acesso em 24/11/2015.

No Pantanal norte o período chuvoso é praticamente coincidente com o estado aquático do ciclo hidrológico. O alcance e duração da inundação também estão sujeitos aos ciclos plurianuais de seca e cheia (fig.3), havendo intervalos de mais de uma década entre secas e cheias excepcionais, nas quais a área inundada do Pantanal varia drasticamente (Girard 2011).



**Figura 2:** Precipitação mensal média próximo de Cuiabá (1933 – 1993) e média do nível de água do Rio Cuiabá em Cuiabá (1971 – 1988), Pantanal Norte (de acordo com Zeilhofer, 1996). Figura e legenda (em livre tradução) reproduzida de Junk *et al.* (2006), com permissão de um dos autores (Catia Nunes da Cunha).



**Figura 3:** Flutuação do nível da água (m) do principal rio do Pantanal – Rio Paraguai (1900-2010). Medidas realizadas em Ladário, próximo de Corumbá e dados disponibilizados pela Agência Nacional das Águas ANA-Brasil. Círculos pretos e cinzas representam os níveis máximo e mínimo ao ano, respectivamente. Figura cedida por Fernando Henrique Barbosa da Silva (arquivo pessoal).

## Espécies

Não se sabe exatamente que fração da flora do Pantanal sobrepõe-se ou teve sua origem na do Cerrado. Pott & Pott (1994), Schessl (1999) e Alho & Gonçalves (2005) informam que a maioria das 756 espécies lenhosas pantaneiras (Pott & Pott 1996), das quais aproximadamente 200 são árvores (Junk *et al.* 2006), é originária do Cerrado. Dentro deste universo, foram selecionadas nove espécies (tab. 1) mencionadas como “frequente”, “comum” ou com alto valor de importância tanto na flora do Pantanal quanto na do Cerrado (Pott & Pott 1994; Abdon *et al.* 1998; Schessl 1999; Nunes da Cunha & Junk 2001; Arieira & Nunes da Cunha 2006; Ribeiro & Walter 2008; Silva Júnior & Pereira 2009; Silva Júnior 2012).

A distribuição espacial das nove espécies é mostrada em um diagrama (fig. 4) construído com base no trabalho de Nunes da Cunha *et al.* (2007) para classificação dos macrohabitats e nas menções encontradas em literatura para o posicionamento destas espécies no gradiente de inundação (Prance & Schaller 1982; Guarim Neto 1991; Haase 1999; Guarim *et al.* 2000; Nunes da Cunha & Junk 2001; Salis *et al.* 2006; Nunes da Cunha *et al.* 2006, 2007; Costa *et al.* 2010), além de observações pessoais. Note na figura 4 que *Magonia pubescens* A. St.-Hil., *Plathymenia reticulata* Benth. e *Qualea grandiflora* apresentam distribuição mais restrita (setor 4), confinada às áreas menos alagáveis, em contraposição a *Curatella americana* e *Tabebuia aurea* que avançam em direção às áreas mais alagáveis (setor 2), enquanto o grupo composto por *Copaifera langsdorffii* Desf., *Dipteryx alata* Vogel, *Guazuma ulmifolia* Lam. e *Hymenaea stigonocarpa* Mart. ex Hayne alcança uma posição mediana no gradiente de inundação (setor 3). Aqui estão estabelecidos três grupos quanto à distribuição espacial para os quais se espera, ao menos para os grupos dos setores 2 e 4 (distribuições ampla e restrita, respectivamente), tolerâncias diferenciais em sua germinação. Chamaremos “opostas” as espécies em relação a esta distribuição (ampla ou restrita).

Ainda sobre a distribuição espacial de espécies arbóreas no Pantanal, uma exceção deve ser considerada ao esquema apresentado como generalização na figura 4. Embora o setor mais sujeito à inundação seja de predomínio de vegetação herbácea e arbustiva, ali podem ser encontrados indivíduos isolados ou estandes monodominantes de *Vochysia divergens* Pohl (Vochysiaceae) (Arieira & Nunes da Cunha 2006), uma espécie arbórea frequente nas florestas alagáveis amazônicas (Wittmann *et al.* 2010) conhecida no Pantanal como Cambará. Todas as espécies aqui tratadas dispersam no período seco e na fase terrestre (tab. 2).

**Tabela 1:** Espécies investigadas para a tolerância das suas sementes à inundação. Sementes coletadas em 2014 no Pantanal norte, sub-regiões de Poconé e Barão de Melgaço, durante o estado terrestre do ciclo hidrológico. A 'situação na paisagem' está de acordo com a figura 4. Informações sobre síndrome de dispersão extraídas de Silva Júnior 2012, exceto para *Guazuma ulmifolia* (Silva Júnior & Costa e Lima 2010). Informações sobre a ocorrência (domínio fitogeográfico e vegetação) captadas na base Flora do Brasil\*, com adaptação. Neste trabalho assume-se a origem destas espécies em ambientes não alagáveis.

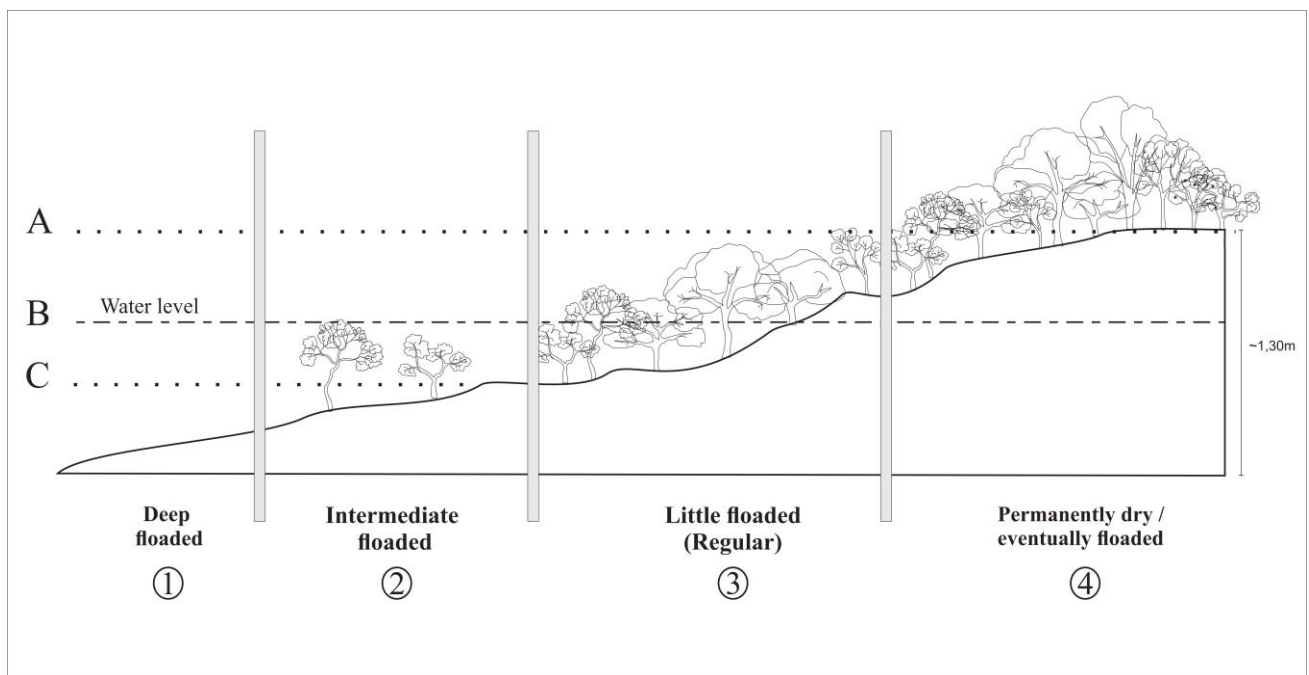
Espécie	Família	Coleta	Síndrome de dispersão	Número de matrizes	Situação na paisagem do Pantanal	Domínio fitogeográfico	Vegetação
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	Fabaceae	Outubro	Zoocórica	6	4;3	Amazonia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica	Campo, Savana, Floresta
<i>Curatella americana</i> L.	Dilleniaceae	Setembro	Zoocórica	10	4;3;2	Amazonia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica	Savana, Floresta
<i>Dipteryx alata</i> Vogel	Fabaceae	Agosto	Zoocórica	10	4;3	Amazonia, Caatinga, Cerrado	Savana, Floresta
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	Malvaceae	Agosto	Zoocórica	10	4;3	Amazonia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica	Savana, Floresta
<i>Hymenaea stigonocarpa</i> Mart. ex Hayne	Fabaceae	Outubro	Zoocórica	9	4;3	Amazonia, Caatinga, Cerrado, Pantanal	Savana, Floresta
<i>Magonia pubescens</i> A. St.-Hil.	Sapindaceae	Outubro	Anemocórica	10	4	Amazonia, Caatinga, Cerrado	Savana, Floresta
<i>Plathymeria reticulata</i>	Fabaceae	Agosto	Anemocórica	6	4	Amazonia, Caatinga, Cerrado, Mata	Savana,

Benth.							Atlântica	Floresta
<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	Vochysiaceae	Outubro	Anemocórica	7	4		Amazonia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica	Savana
<i>Tabebuia aurea</i> (Silva Manso) Benth. & Hook. f. ex S. Moore	Bignoniaceae	Setembro	Anemocórica	8	4;3;2		Amazonia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica, Pantanal	Savana, Floresta

\* (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB114257>), acessado em out/2016.

**Tabela 2:** Período de dispersão das espécies investigadas e suas populações no Pantanal norte. Levantamento baseado em coleta e registros de herbário. As cores representam uma aproximação do ciclo hidrológico da referida região: em azul a fase aquática e em laranja a fase terrestre. Os tons mais claros representam a transição entre as fases. Espécies organizadas de acordo com a temporalidade de sua dispersão.

	jan	fev	mar	abr	mai	jun	jul	ago	set	out	nov	dez
<i>Dipteryx alata</i>						x	x	x				
<i>Hymenaea stigonocarpa</i>						x	x	x	x			
<i>Qualea grandiflora</i>						x	x	x	x			
<i>Plathymenia reticulata</i>							x	x	x			
<i>Tabebuia aurea</i>							x	x	x			
<i>Copaifera langsdorffii</i>							x	x	x	x		
<i>Guazuma ulmifolia</i>							x	x	x	x		
<i>Curatella americana</i>								x	x	x		
<i>Magonia pubescens</i>								x	x	x		



**Figura 4:** Distribuição de espécies arbóreas savânicas ao longo do gradiente de inundação do Pantanal. A, B e C representam o nível médio da água de acordo com o ciclo pluri-anual de secas e cheias. A: cheia excepcional; B: normal/padrão; e C: seca excepcional. O setor 4 (permanente-mente seco ou eventualmente alagado – ‘permanently dry or eventually flooded’) contém as nove espécies estudadas: *Copaifera langsdorffii*, *Curatella americana*, *Dipteryx alata*, *Guazuma ulmifolia*, *Hymenaea stigonocarpa*, *Magonia pubescens*, *Plathymenia reticulata*, *Qualea grandiflora*, *Tabebuia aurea*; o setor 3 (pouco alagamento mas regular - ‘little flooded but regular’) contém seis: *Copaifera langsdorffii*, *Curatella americana*, *Dipteryx alata*, *Guazuma ulmifolia*, *Hymenaea stigonocarpa*, *Tabebuia aurea*; o setor 2 (alagamento intermediário – ‘intermediate flooded’) contém *Curatella americana* e *Tabebuia aurea*. No setor 1 não são encontradas as espécies estudadas, ali predomina vegetação herbácea-arbustiva. Em caráter excepcional podem ocorrer indivíduos arbóreos isolados ou estandes monodominantes de *Vochysia divergens* no setor 1.

### Coleção de sementes e sua caracterização

Para cada espécie foram selecionadas seis a dez matrizes (tab. 1), distribuídas em todo o espectro de ocupação da paisagem (fig. 4), escolhidas de acordo com seu bom estado fitossanitário, porte mínimo (diâmetro a altura do peito  $\geq 18$  cm) e separadas entre si por uma distância linear mínima de dois quilômetros e meio. As coletas aconteceram entre Agosto e Outubro de 2014 (fase terrestre do ciclo hidrológico) quando os frutos já estavam maduros, na copa ou sobre o solo. Uma vez limpas e selecionadas, as sementes ficaram estocadas no laboratório em sacos de papel sob temperatura  $\sim 24^{\circ}\text{C}$ . Os testes de tolerância à inundação



iniciaram em Janeiro de 2015, ao mesmo tempo em que estas sementes em campo estariam sujeitas ao começo do alagamento (fig. 2a).

Os frutos foram processados em duas etapas: uma em campo, para limpeza inicial do material, e outra em laboratório, para conclusão da abertura de alguns frutos deiscentes. Cada espécie requereu procedimento próprio para obtenção das sementes (material suplementar 1). Os lotes foram compostos por sementes uniformemente distribuídas entre o número de matrizes alcançadas por espécie e selecionadas de acordo com seu bom estado (sem injúrias mecânicas, sinais de predação ou mofo).

Para a caracterização do lote de sementes por espécie, 50 sementes tomadas ao acaso foram analisadas morfometricamente, tendo suas medidas de comprimento, largura e espessura aferidas com paquímetro digital, e sua massa fresca e massa seca aferidas em balança de precisão. A massa fresca foi verificada após a chegada das sementes no laboratório e a massa seca após ciclos de 24 horas de secagem em forno ( $100^{\circ}\text{C} \pm 3$ ), repetidos até a estabilização da perda de voláteis. Para estes parâmetros morfométricos são apresentadas as médias acompanhadas de desvio padrão (material suplementar 2). A viabilidade, ou proporção de sementes viáveis, também é apresentada na caracterização dos lotes e foi determinada por teste de tetrazólio (detalhes da técnica em Moore 1973 e Brasil 2009). O desvio padrão (dp), neste caso, é dado por  $dp = \sqrt{(p * (1 - p))/n}$ , onde p é a proporção de sementes viáveis e n é o total de sementes por espécie (n = 50).

### Testes de tolerância à inundação

Aquários foram montados em caixas plásticas transparentes (59,0x39,0x34,0cm) abastecidos com 55 litros de água de poço, sem cloro, dos quais 45 eram renovados a cada dois dias. Este procedimento permitiu que a escassez de oxigênio não fosse um fator limitante à manutenção da capacidade de germinar (sob água ou após a ela). Isto foi feito em função da primeira fase do ciclo de inundação, a enchente, ser configurada por águas em movimento – embora lento (chegada das águas na planície) (Silva, 1990; Alho & Gonçalves, 2005). Assumimos que o oxigênio não é um fator limitante na enchente pelo constante movimento da água.

Nos aquários foram conduzidos os seguintes tratamentos para o monitoramento da germinação das sementes (nomeados com base na abreviação dos termos em inglês “under water germination”, UW-G, e “after under water germination”, AUW):

UW-G-I: 50 sementes/espécie mantidas em submersão por 31 dias;

UW-G-II: 50 sementes/espécie mantidas em submersão por 61 dias para o monitoramento durante o período do 32º ao 61º dia;

AUW-I: 100 sementes/espécie mantidas em submersão por 31 dias e em seguida retiradas da água para incubação de 50 delas em condições terrestres (o N=100 foi requerido em função da perda de sementes por decomposição durante o período sob água).

AUW-II: 100 sementes/espécie mantidas em submersão por 61 dias e em seguida retiradas da água para incubação de 50 delas em condições terrestres (ou menos, para os casos em que não houve essa quantidade de sementes íntegras ao final dos 61 dias).

Os prazos estabelecidos constituem uma aproximação do tempo de alagamento a que está sujeito o setor 3 “little flooded but regular” (fig 4) comumente (31 dias) e excepcionalmente (61 dias) (observação pessoal; Catia Nunes da Cunha, comunicação pessoal), aqui escolhido por ser, em função de sua posição intermediária, o local mais provável de se encontrar a maior quantidade de sementes de todas as espécies do gradiente.

As sementes foram retiradas aleatoriamente dos lotes e colocadas em cinco aquários (1: *D. alata*, *H. stigonocarpa*, *T. aurea*; 2: *M. pubescens*; 3: *C. americana*, *P. reticulata*, *Q. grandiflora*; 4: *G. ulmifolia*; 5: *C. langsdorffii*), monitorados diariamente para a retirada das sementes germinadas ou decompostas.

## Incubação

Em seguida aos testes de submersão AUW I e II as sementes foram distribuídas em placas de Petri forradas com uma folha de papel filtro, umedecidas com água destilada e incubadas em câmaras de germinação (Eletrolab, modelo EL 202/4) a 30°C e fotoperíodo de 12 horas (80W de luz branca providos por quatro lâmpadas fluorescentes). Estas condições de incubação foram adotadas por serem reconhecidas, dentro de um intervalo de condições, como ótimas para espécies arbóreas ocorrentes no Cerrado (Brancaion *et al.* 2010). As placas foram inspecionadas diariamente para registros de germinação e manutenção da umidade, além de terem suas posições alternadas dentro das câmaras a cada inspeção. Uma semente foi considerada germinada quando apresentava prostrusão e curvatura geotrópica positiva da radícula (Labouriau 1983). Os controles (sementes não inundadas) foram incubados da mesma forma. Finalizado o período de observação de cada teste (incluindo os de submersão) as sementes não germinadas tiveram sua viabilidade testada, empregando-se para isto o mesmo teste (tetrazólio, ver acima) usado na determinação de viabilidade inicial do lote.

## Análise de dados

Cada semente foi tratada como unidade amostral e a germinação foi registrada de modo binomial. A germinabilidade (G) foi calculada como uma proporção do número de sementes germinadas em relação ao total e nos gráficos as proporções foram convertidas em porcentagem; os tempos médios de germinação foram calculados pela média aritmética simples dos tempos das sementes germinadas para cada espécie e tratamento (Santana &

Ranal 2004). Considerou-se como tolerante a espécie cuja germinação sob a água (uw) ou após o período de submersão (a-uw) não diferiu estatisticamente do controle.

Para responder à primeira questão (as sementes são adaptadas à inundação?), onde se esperava por uma maioria simples de espécies tolerantes à inundação, foram comparados os parâmetros de germinação obtidos nas simulações de inundação em relação ao controle de cada espécie, usando modelos lineares generalizados de distribuição binomial para a germinação e resposta de escala linear para os tempos de germinação. Para estes, as análises foram executadas com “Bootstrapping” (mil reamostragens). Em ambos os modelos usou-se função de ligação logit e teste de Sidak para comparações múltiplas. A comparação entre as espécies, quando necessário, foi feita da mesma forma, assumindo espécie como preditor e germinação ou tempo de germinação como variável resposta.

Para responder à segunda questão (a germinação explica a distribuição local das espécies?) foram comparadas entre si as funções de sobrevivência das espécies, esperando encontrar pares similares de espécies pertencentes ao mesmo grupo de distribuição (ampla ou restrita). As funções de sobrevivência foram construídas pelo estimador Kaplan-Meier com comparações par a par por testes *a posteriori* log rank, tendo as espécies como fatores e os tratamentos como estratos. O estimador Kaplan-Meier é uma técnica não-paramétrica no conjunto das análises de sobrevivência (Colosimo & Giolo 2007) e descreve um comportamento ou estratégia de sobrevivência que, no caso das sementes, contempla a forma como as sementes distribuem suas germinações no tempo e em que quantidade. Usualmente empregado em estudos médicos, aqui o estimador foi adaptado: os eventos são as germinações; o eixo da ordenada registra o total de sementes, que em proporção é 1,0. Cada evento tem uma associação com o tempo e reduz a quantidade inicial de sementes. Isso permite à técnica estimar uma função de sobrevivência [ $S(t)$ ] e comparar as funções entre os fatores/variáveis. Os dados censurados, típicos de análise de sobrevivência, neste caso foram as sementes não germinadas. O programa IBM SPSS Statistics 21 foi usado para análises e construção de gráficos.

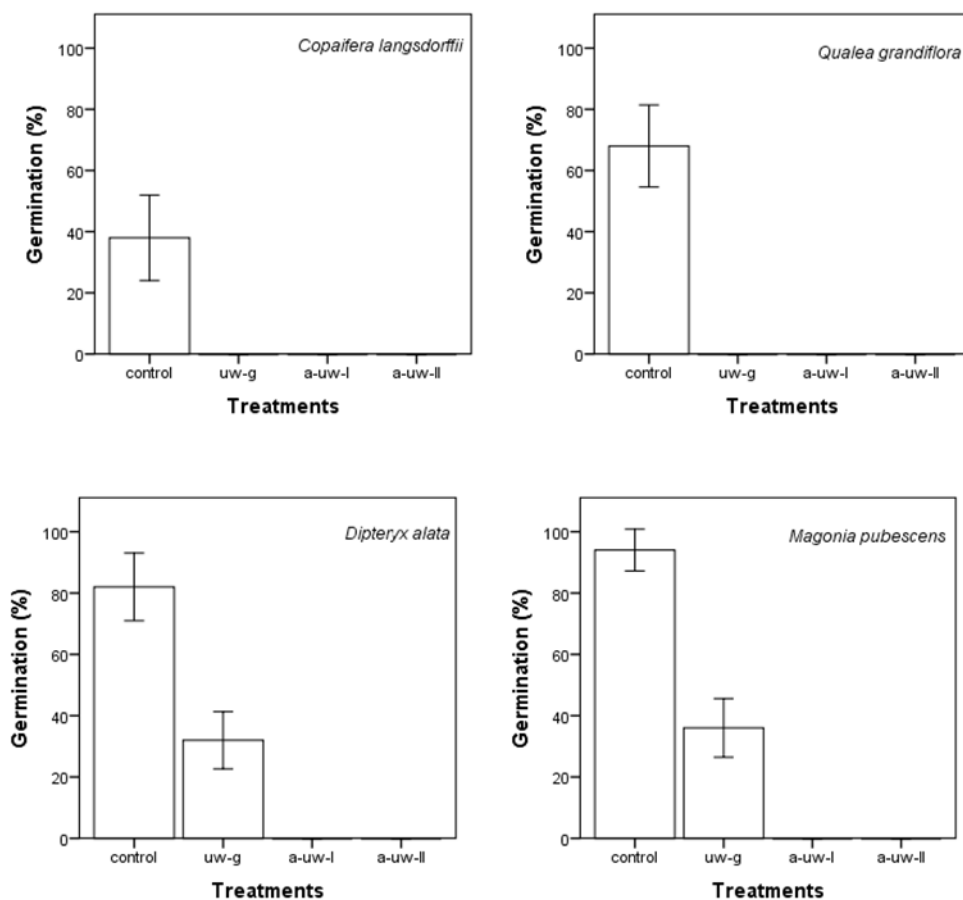
## Resultados

### Parte I: As sementes de espécies arbóreas do Pantanal, de origem em ambientes não alagáveis, estão adaptadas à inundação?

Quatro das nove espécies investigadas tiveram a germinação impactada pela inundação (fig. 5). As demais apresentaram germinação sob tratamento de inundação similar ao controle. Três comportamentos germinativos mutuamente excludentes foram verificados (figs. 5 e 6): i) espécies intolerantes, sem germinação sob ou após inundação; ii) espécies que

podem germinar durante a inundaç o, mas n o ap s a ela; e iii) esp cies germinantes apenas ap s a inundaç o. Sob controle os percentuais de germinaç o variaram de 14% (*H. stigonocarpa*) a 94% (*M. pubescens*). Nenhuma semente vi vel foi encontrada ao final de cada teste.

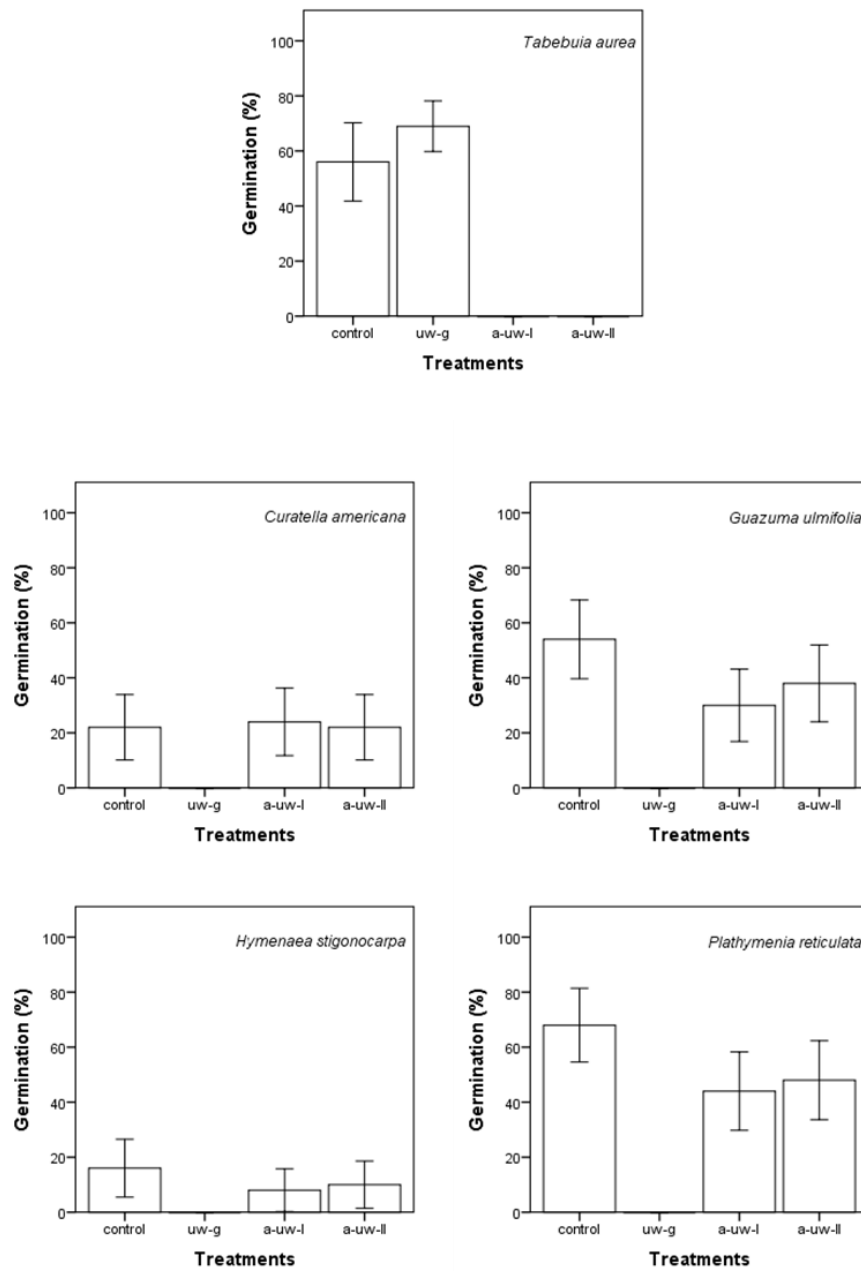
As esp cies intolerantes (fig.5) germinam apenas no controle (*C. langsdorffii* e *Q. grandiflora*) ou apresentam alguma germinaç o enquanto em submers o, embora significativamente menor que o controle (*D. alata* e *M. pubescens*). As primeiras n o alcançam os dois setores mais sujeitos   inundaç o (fig. 4), sendo *Q. grandiflora* e *M. pubescens* de distribuiç o restrita (setor 4).



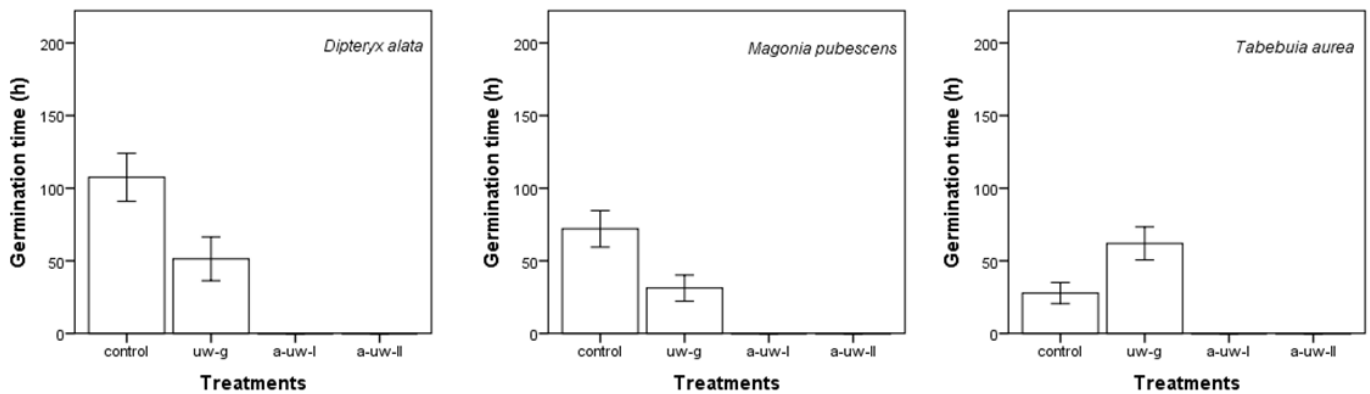
**Figura 5:** Germinaç o de esp cies arb reas do Pantanal intolerantes   inundaç o simulada pelos tratamentos: uw-g (em submers o); a-uw-I (mantidas em submers o por 31 dias, sendo retiradas em seguida para incubaç o em condiç es terrestres); a-uw-II (difere do anterior apenas no prazo de submers o – 61 dias). Para *C. langsdorffii* e *Q. grandiflora* a germinaç o foi observada apenas no controle. Para *D. alata* e *M. pubescens* a fraç o de sementes germinantes sob  gua   significativamente menor em relaç o ao controle ( $p < 0.001$ ). As hastes representam o intervalo de confianç a de 95% para a m dia.

*Dipteryx alata*, *M. pubescens* (fig. 5) e *T. aurea* (fig. 6) germinaram já nos primeiros dias sob água, com *M. pubescens* e *T. aurea* sendo as únicas espécies com sementes flutuantes entre as nove testadas. Embora germinem nesta condição, *D. alata* e *M. pubescens* foram impactadas pela submersão: germinam menos e em menos tempo (fig. 7) em relação ao controle (ambos  $p < 0.001$ ). *T. aurea* não teve sua germinabilidade afetada pela submersão ( $p = 0.542$ ) embora seja mais lenta nesta condição ( $p < 0.001$ ). Quanto à ocorrência na paisagem, as três ocupam locais eventualmente alagáveis com *M. pubescens* estando restrita a tais locais (setor 4, fig. 4). *Dipteryx. alata* avança para áreas com inundação regular de pequena intensidade (setor 3, fig. 4) e *T. aurea* é a que mais avança no gradiente de inundação, ocorrendo em três dos quatro setores de alagamento (fig. 4).

As espécies que germinam em submersão fazem-no rapidamente, na primeira semana sob tal condição. Neste grupo, as que não germinam decompõem-se antes de alcançar o segundo tempo de monitoramento (61 dias), motivo pelo qual iremos nos referir à submersão apenas como UW-G, correspondendo a 31 dias de monitoramento.

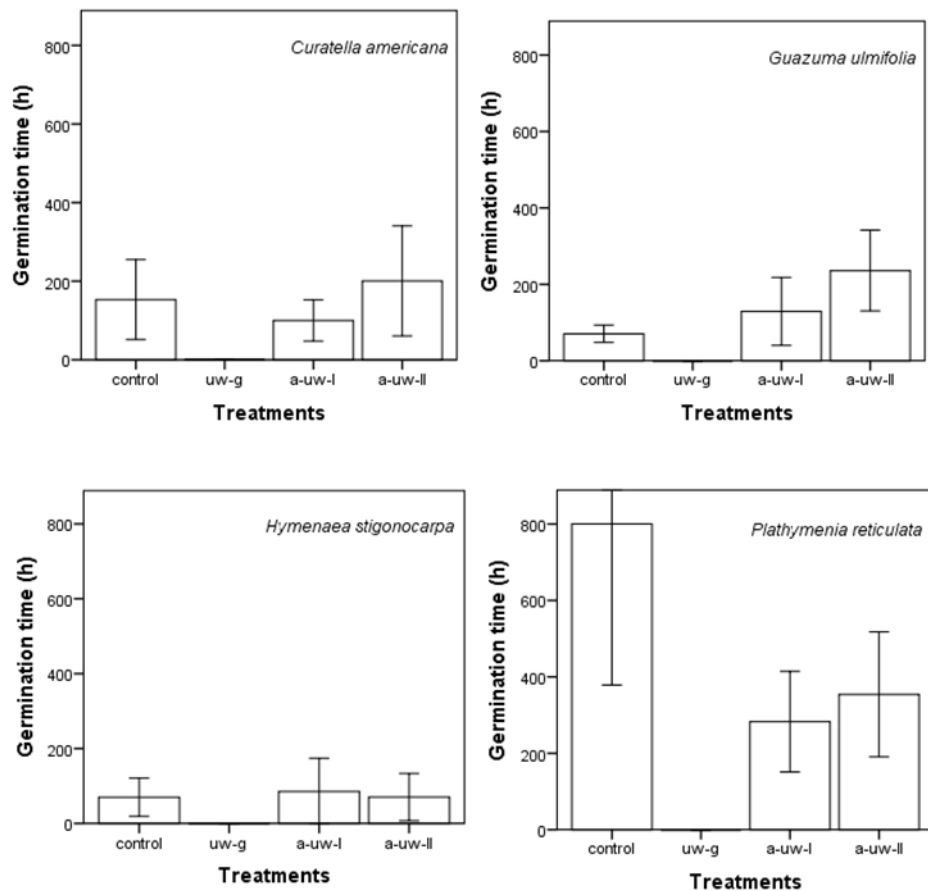


**Figura 6:** Germinação de espécies arbóreas do Pantanal com sementes tolerantes à inundaç o por germinarem em submers o (uw-g), ou ap s a ela (a-uw-I e II). A inundaç o foi simulada pelos tratamentos: uw-g (em submers o por at  31 dias); a-uw-I (mantidas em submers o por 31 dias, sendo retiradas em seguida para incubaç o em condiç es terrestres); a-uw-II (difere do anterior apenas no prazo de submers o – 61 dias). As hastes representam o intervalo de confianç a de 95% para a m dia.



**Figura 7:** Tempo de germinação (h) de espécies arbóreas do Pantanal com sementes germinantes em submersão (uw-g), mas não após a ela (a-uw-I e II). A inundaç o foi simulada pelos tratamentos: uw-g (em submers o por at  31 dias); a-uw-I (mantidas em submers o por 31 dias, sendo retiradas em seguida para incubac o em condiç es terrestres); a-uw-II (difere do anterior apenas no prazo de submers o – 61 dias). As hastes representam o intervalo de confiana de 95% para a m dia. A inundaç o altera o tempo de germinac o: reduç o em *D. alata* e *M. pubescens* e aumento em *T. aurea* (valores de  $p < 0.001$ ). As hastes representam o intervalo de confiana de 95% para a m dia.

Para *Curatella americana*, *G. ulmifolia*, *H. stigonocarpa* e *P. reticulata* n o houve germinac o durante a submers o, mas ap s este tratamento (fig. 6). Para tais esp cies a germinabilidade n o diferiu estatisticamente entre os dois per odos de submers o e entre cada um destes e o controle. Tamb m o tempo m dio de germinac o n o difere entre os tempos de submers o (fig. 8). Em relao ao controle, sementes de *P. reticulata* submetidas a 31 dias de submers o germinaram mais r pido que o controle ( $p = 0.003$ ) e as de *G. ulmifolia* submetidas a 61 dias de submers o germinaram mais lentamente que o controle ( $p = 0.001$ ). *P. reticulata* apresentou o maior tempo m dio de germinac o e maior variabilidade entre as nove esp cies testadas:  $1176.7 \pm 1677.6$  horas.

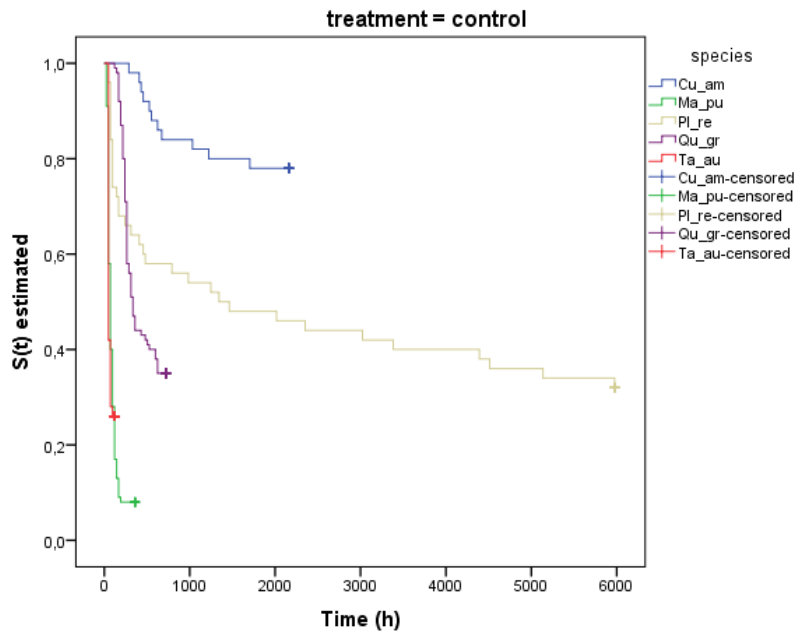


**Figura 8:** Tempo de germinação (h) de espécies arbóreas do Pantanal com sementes tolerantes à inundaç o por germinarem ap s submers o por 31 e 61 dias (tratamentos a-uw-I e II). Germina o ausente durante a submers o (uw-g). As  nicas altera es significativas de tempo s o registradas em: *G. ulmifolia*, 61 dias de inunda o faz o seu tempo m dio aumentar ( $p = 0.001$ ); e *P. reticulata*, 31 dias de inunda o reduzem o tempo m dio de germina o em rela o ao controle ( $p = 0.003$ ). As hastes representam o intervalo de confian a de 95% para a m dia.

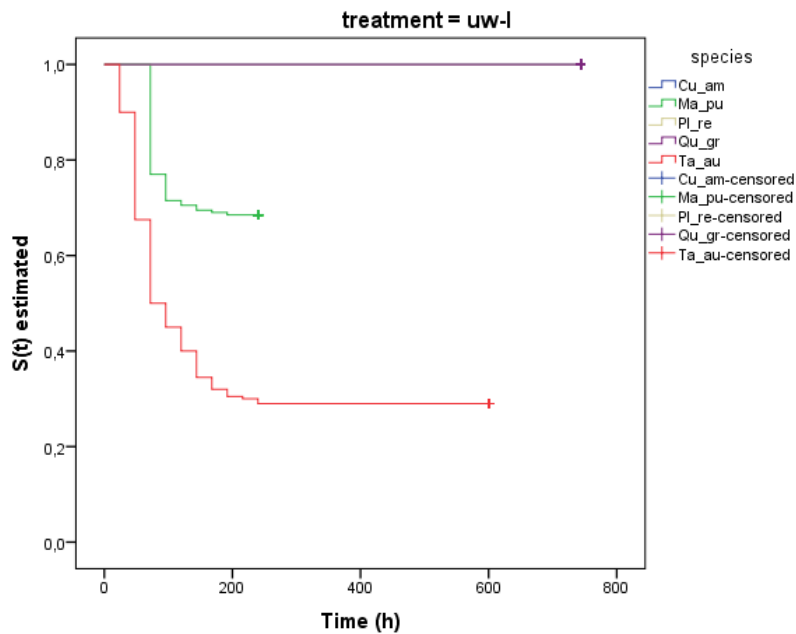
## Parte II: Localmente, a germina o explica a distribui o das esp cies no gradiente de inunda o?

A distribui o das esp cies arb reas no gradiente de inunda o n o   completamente explicada pelo comportamento germinativo de suas sementes sob controle (fig. 9) ou sob inunda o (figs. 10-12). H  esp cies opostas no gradiente que apresentam semelhan a de fun es de sobreviv ncia, enquanto h  esp cies de um mesmo grupo (eg. distribui o restrita), exibindo diferentes comportamentos de germina o.



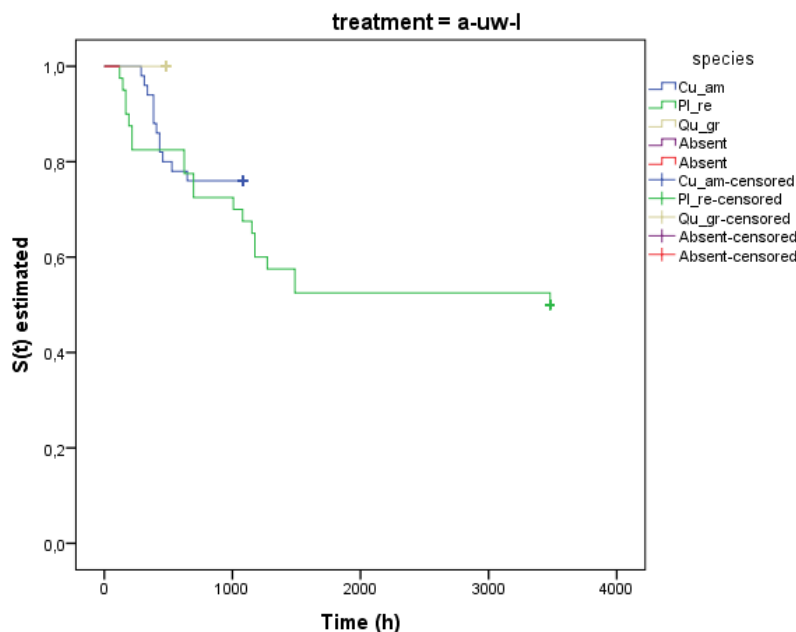


**Fig. 9:** Funções de sobrevivência baseadas em germinação sob controle estimadas pelo método Kaplan-Meier para cinco espécies arbóreas: *C. americana* (Cu\_am) e *T. aurea* (Ta\_au) com ampla distribuição e *M. pubescens* (Ma\_pu), *P. reticulata* (PI\_re) e *Q. grandiflora* (Qu\_gr) com distribuição restrita. As espécies com distribuição intermediária no gradiente não foram consideradas na análise. As duas únicas funções que não diferiram significativamente foram de *Magonia pubescens* e *Tabebuia aurea* ( $X^2 = 0.286$ ;  $p = 0.592$ ), aqui consideradas como de distribuição oposta.

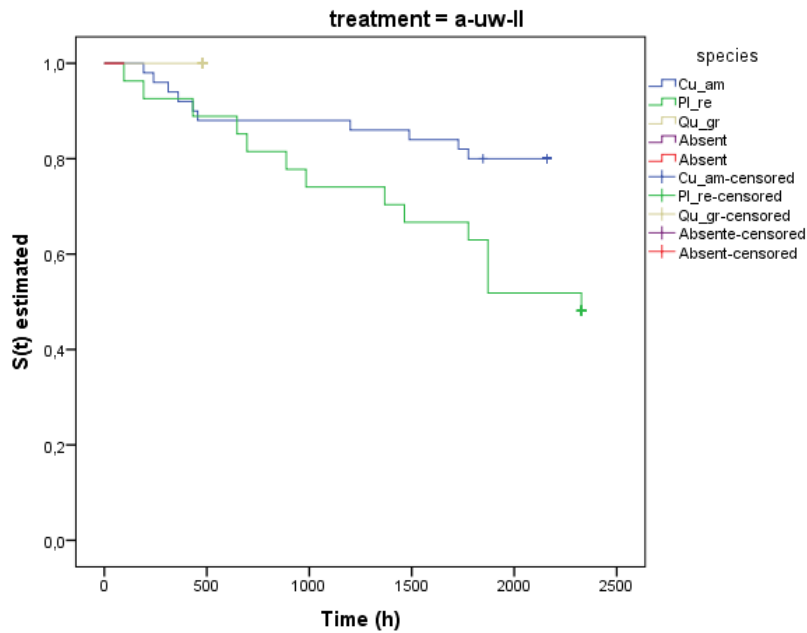


**Fig. 10:** Funções de sobrevivência baseadas em germinação sob água estimadas pelo método Kaplan-Meier para cinco espécies arbóreas: *C. americana* (Cu\_am) e *T. aurea* (Ta\_au) com ampla distribuição e *M. pubescens* (Ma\_pu), *P. reticulata* (Pl\_re) e *Q. grandiflora* (Qu\_gr) com distribuição restrita. As espécies com distribuição intermediária no gradiente não foram consideradas na análise. Apenas *Magonia pubescens* e *Tabebuia aurea* germinaram nesta condição, sendo diferentes suas funções de sobrevivência ( $\chi^2 = 74.562$ ;  $p < 0.001$ ).

Nesta comparação de opostos, *M. pubescens* e *T. aurea* são as únicas espécies com sementes germinantes sob água. Suas funções de sobrevivência não diferem sob controle, mas a inundação impõe diferenças em tais funções, com *T. aurea* convertendo mais sementes em plântulas por unidade de tempo.



**Fig. 11:** Funções de sobrevivência baseadas em germinação após 31 dias de submersão estimadas pelo método Kaplan-Meier para as cinco espécies arbóreas com distribuição oposta no gradiente de inundação: com alcance até as áreas mais baixas - *C. americana* (Cu\_am) e *T. aurea* (Ta\_au); e restritas às áreas mais altas: *M. pubescens* (Ma\_pu), *P. reticulata* (Pl\_re) e *Q. grandiflora* (Qu\_gr). Apenas duas apresentam germinação nesta condição: *C. americana* e *P. reticulata*, não havendo diferenças em suas funções de sobrevivência ( $\chi^2 = 0.839$ ;  $p = 0.36$ ).



**Fig. 12:** Funções de sobrevivência baseadas em germinação após 61 dias de submersão estimadas pelo método Kaplan-Meier para as cinco espécies arbóreas com distribuição oposta no gradiente de inundação: com alcance até as áreas mais baixas - *C. americana* (Cu\_am) e *T. aurea* (Ta\_au); e restritas às áreas mais altas, portanto menos sujeitas à inundação: *M. pubescens* (Ma\_pu), *P. reticulata* (Pl\_re) e *Q. grandiflora* (Qu\_gr). Apenas duas apresentam germinação nesta condição: *C. americana* e *P. reticulata*, sendo diferentes suas funções de sobrevivência ( $\chi^2 = 5.997$ ;  $p = 0.014$ ).

Nesta comparação de opostos, *C. americana* e *P. reticulata* são as únicas espécies com germinação após alagamento. Suas funções de sobrevivência são semelhantes quando verificadas após 31 dias de alagamento. No entanto, a ampliação deste período para 61 dias fez suas funções diferirem, com *P. reticulata* convertendo mais sementes em plântulas que *C. americana* em tempo similar.

## Discussão

Considerando as análises propostas, baseadas em comparação de performance de germinação sob tratamento em relação ao controle, temos cinco de nove espécies consideradas tolerantes à inundação. Extrapolando este achado para a assembleia das espécies arbóreas do Pantanal, teríamos pelo menos 55% das espécies com sementes tolerantes à inundação podendo germinar durante o alagamento ou após o restabelecimento da fase terrestre. Este valor (55%) é tratado como “mínimo”, pois, para além do que revela a estatística, mais espécies podem germinar nas condições de alagamento. É o que acontece

com *D. alata* e *M. pubescens* (fig. 5): apesar de germinarem significativamente menos sob alagamento, este “menos” representa descendentes que poderão ocupar a paisagem, diferentemente do que ocorre com *C. langsdorffii* e *Q. grandiflora*, cuja germinação já representaria a impossibilidade de ocupar a paisagem sob tal condição. Consideração deve ser feita ao significado biológico das germinações de *D. alata* e *M. pubescens*, e por isso discute-se aqui os comportamentos de germinação e os grupos funcionais que deles podem resultar, apesar dos testes de probabilidade.

Ao se considerar as características que afetam a eficácia biológica da espécie como traço funcional (Violle *et al.* 2007), podemos tratar a tolerância da semente a uma dada condição ambiental como tal (Jiménez-Alfaro *et al.* 2016), e, com base nisto, compor grupos funcionais. Levando em conta o ciclo hidrológico do Pantanal, com seus estados alternantes (aquático e terrestre), fases de enchente, cheia, vazante e seca (Nunes da Cunha *et al.*, 2014), e dada a não sobreposição de comportamentos germinativos, estabelecemos aqui três grupos funcionais de acordo com o registro de germinações frente às condições de inundação e o significado biológico disto:

- I. **Germinantes rápidas** (*D. alata*, *M. pubescens* e *T. aurea*): neste grupo o processo germinativo é rápido sob água e também no controle (figs. 7 e 9 para comparar tempos) e as sementes não germinadas decompõem-se antes de alcançar os 31 dias de inundação. Para estas espécies savânicas a inundação não impede a germinação, e isto pode contribuir na explicação de como elas ocuparam o Pantanal. No entanto, apenas uma das espécies deste grupo é de ampla distribuição avançando em direção à porção do gradiente com maior intensidade de inundação: *T. aurea*, cuja função de sobrevivência mostra acentuada conversão de sementes em plântulas por unidade de tempo (fig. 11). Por que as outras não avançam na paisagem? Em um contexto de área que se alaga de forma quase sincrônica com o início da estação chuvosa (fig. 2a), as sementes formam plântulas no começo da inundação que pode durar meses. Preservar a capacidade de germinar em submersão desloca um possível gargalo para fases subsequentes do desenvolvimento da planta: um gargalo está eliminado, mas talvez não todos. Torna-se necessário investigar o desenvolvimento e a tolerância das plântulas à submersão, a exemplo do que foi feito por Melo (2015), bem como a flutuabilidade das mesmas. Baseados nestes resultados, podemos aventar a hipótese do próximo estudo, de que a tolerância das plântulas de *T. aurea* à inundação responde por sua ocupação mais avançada no gradiente de inundação, enquanto as demais espécies do grupo “tolerantes rápidas” teriam plântulas intolerantes.
- II. **Germinantes lentas** (*C. americana*, *G. ulmifolia*, *H. stigonocarpa* e *P. reticulata*): espécies que não germinam sob água, mas preservam parcial (*H. stigonocarpa* e *P. reticulata*) ou integralmente (*C. americana*, *G. ulmifolia*) seu potencial germinativo para

depois da retração das águas no Pantanal, quando então é restabelecido o estado terrestre (veja comparações na figura 9). Este grupo funcional também reforça a ideia de uma germinação tolerante à inundação ajudando a explicar a presença destas espécies savânicas no Pantanal, embora sua estratégia seja distinta da do grupo anterior. No entanto, como no grupo anterior, tem-se aqui apenas uma espécie que avança na paisagem em direção às áreas mais alagáveis: *C. americana*. O intrigante é que, quando comparada a função de sobrevivência com as espécies opostas, *C. americana* converte menos sementes em plântulas por unidade de tempo que *P. reticulata* (figs. 12 e 13) de distribuição restrita. Se de maneira geral podemos explicar a presença destas espécies no Pantanal por suas germinações preservadas ante a inundação, com este mesmo traço funcional não podemos explicar o ajuste local delas na paisagem, ao longo do gradiente. Isto conduz, outra vez, a uma investigação dos gargalos em fases posteriores do desenvolvimento da planta, como sugerido pelo próprio Grubb (1977) em sua explicação para a riqueza de espécies em comunidades.

- III. **Intolerantes** (*C. langsdorffii* e *Q. grandiflora*): Entre as nove espécies testadas, apenas estas não apresentam germinação tolerante à inundação. Suas sementes decompõem-se durante ou logo após a inundação. *Copaifera langsdorffii* e *Q. grandiflora* não apresentam a ampla distribuição de *T. aurea* e *C. americana* (fig. 4) e aqui este fato é atribuído à intolerância de suas sementes ao alagamento. Falhar na germinação frente a um estressor representa o gargalo mais determinante na expansão e manutenção de uma dada população de planta em ambientes onde aquele estressor ocorre. Seguindo a argumentação de Otte (2001) para o quê pode ser considerado estresse para uma planta de área alagável, apenas neste grupo a inundação seria um estressor verdadeiro, excedendo ao rol de condições normais para as sementes intolerantes. A ocorrência de *C. langsdorffii* em áreas com intensidade intermediária de inundação (setor 3, fig. 4) deve estar ligada à dinâmica plurianual do Pantanal e às modificações morfo-fisiológicas durante o desenvolvimento da planta (Larcher 1994; Talukdar 2013), onde a tolerância pode surgir em estágios além da semente germinante. Em anos de seca excepcional, parte das áreas alagáveis do Pantanal deixam de sê-lo (Junk *et al.* 2006; 2010). Comparando aos anos de inundação “normal”, uma maior proporção de áreas fica livre do alagamento, apresentando uma continuidade do estado terrestre e oportunizando a germinação e estabelecimento das espécies arbóreas que não suportam a inundação. Ainda neste padrão atípico de inundação, as plantas terrestres teriam seu estabelecimento favorecido pela curta duração das inundações (Casanova & Brock 2001). Com a retomada do padrão normal de cheias, a área onde tais plantas se estabeleceram volta a apresentar a alternância dos estados terrestre e aquático. No entanto, os indivíduos ali estabelecidos já apresentariam adaptações morfo-fisiológicas

à inundaç o que n o estariam presentes na semente ou em sua fase mais precoce de pl ntula. Haveria sido cumprido um tempo de escape, a partir do qual o indiv duo j  estaria apto a tolerar as condi oes de alagamento, aptid o n o devida a um atributo da semente (Parolin 2002). Isso pode explicar, inclusive, a ocupa o destes ambientes por aquelas esp cies que, embora tolerem as condi oes de alagamento, apresentam germinabilidade menor em rela o  s condi oes de controle (*H. stigonocarpa* e *P. reticulata*).

Estrat gias de toler ncia   inunda o s o encontradas nos grupos I e II, que compreendem sete das nove esp cies testadas (~78%). Supomos ent o tratar-se de um padr o em  reas sav nicas alag veis a adapta o das sementes   inunda o, mantendo a possibilidade de germinar seja durante ou ap s o alagamento. Este padr o tamb m tem sido observado na "Amazonian wetland" (Parolin 2002; Melo *et al.* 2015). O nicho de regenera o, em seu aspecto de germina o, ajuda a explicar porqu  esp cies arb reas sav nicas ocupam  reas alag veis, uma vez que est  sujeita   sele o natural antes de outros atributos (Donohue *et al.* 2010). Em uma macro-escala, partindo da savana para a  rea  mida, do Cerrado para o Pantanal, temos a associa o entre nicho de regenera o e nicho ecol gico: ali, no Pantanal, apesar da flora arb rea ser caracteristicamente sav nica, as esp cies apresentam adapta oes ao ciclo de alagamento desde suas fases iniciais.

No entanto, quando a escala passa a ser local, os atributos de germina o mostraram-se insuficientes para explicar o ajuste destas esp cies na paisagem alag vel, ou seja, sua distribui o ao longo do gradiente de inunda o. Para resolver esta quest o, propomos que as pl ntulas sejam investigadas em suas toler ncias   inunda o, uma vez que a  podem estar atributos importantes para explicar a distribui o de esp cies (Paula *et al.* 2009; Saboya & Borghetti 2012; Melo *et al.* 2015). Caracter sticas de pl ntulas contemplam o pr ximo aspecto a ser abordado dentro da hip tese do nicho de regenera o, que come a na produ o da semente e termina quando a planta da gera o seguinte inicia sua reprodu o (Grubb 1977).

Podemos sugerir que a ocupa o de uma  rea  mida por esp cies arb reas sav nicas   dirigida tanto pela adapta o de suas sementes   inunda o, quanto, tamb m, pelas oportunidades de ambientes terrestres que esta  rea  mida oferece  s esp cies colonizadoras atrav s de seus ciclos multianuais de seca e cheia. No caso do Pantanal, o nicho de regenera o explica a presen a de esp cies sav nicas l , mas n o o ajuste local destas esp cies ao longo do gradiente de inunda o.

## Agradecimentos

À Jaqueline Raminelli e Lúcia Mateus pelas ajudas em Estatística; às equipes dos Laboratórios de Ecologia de Plantas (UFMT) e Termobiologia (UnB), pelo trabalho na execução dos experimentos e constantes debates científicos; à Temilze Gomes Duarte, por ajudar a compreender o funcionamento do Pantanal. Às agências de fomento e capacitação FAPEMAT e FAP-DF por prover parcialmente este projeto e CAPES-Prodoutoral pelo suporte à primeira autora.

## Referências Bibliográficas

- Ab'Sáber A. 2006. Brasil: Paisagens de Exceção – o Litoral e o Pantanal mato-grossense. Cotia: Ateliê Editorial. 182p.
- Abdon MM, Silva JS, Pott VJ, Pott A, Silva MP. 1998. Utilização de dados analógicos do Landsat-TM na discriminação da vegetação de parte da sub-região da Nhecolândia no Pantanal. Pesquisa Agropecuária Brasileira 33 (número especial): 1799-1813.
- Alho CJR, Gonçalves HC. 2005. Biodiversidade do Pantanal: ecologia & conservação. Campo Grande: Editora Uniderp. 135p.
- Arieira J, Nunes da Cunha C. 2006. Fitossociologia de uma floresta inundável monodominante de *Vochysia divergens* Pohl (Vochysiaceae), no Pantanal Norte, MT, Brasil. Acta Botanica Brasilica. 20(3): 569-580.
- Assine ML, Soares PC. 2004. Quaternary of the Pantanal, west-central Brazil. Quaternary International 114: 23–34.
- Brancaion PHS, Novembre ADLC, Rodrigues RR. 2010. Temperatura ótima de germinação de sementes de espécies arbóreas brasileiras. Revista Brasileira de Sementes 32: 15-21.
- Cardoso EL, Crispim SMA, Rodrigues CAG, Barioni Júnior W. 2003. Efeitos da queima na dinâmica da biomassa aérea de um campo nativo no Pantanal. Pesquisa Agropecuária Brasileira 38 (6): 747-752.
- Casanova MT, Brock MA. 2001. How do depth, duration and frequency of flooding influence the establishment of wetland plant communities? Plant Ecology 147 (2): 237–250.
- Colosimo EA, Giolo SR. 2006. Análise de Sobrevivência Aplicada. São Paulo: Blucher. 370p.
- Costa CP, Nunes da Cunha C, Costa SC. 2010. Caracterização da flora e estrutura do estrato arbustivo-arbóreo de um cerrado no Pantanal de Poconé, MT. Biota Neotropica 10: 61-73.
- Cronk JK, Fennessy MS. 2001. Wetland Plants: biology and ecology. Lewis Publishers, Boca Raton, 462 p.

- Dalmagro HJ, Lathuillière MJ, Voullitis GL, Campos RC, Pinto Junior OB, Johnson MS, Ortiz CER, Lobo FA, Couto EG. Physiological responses to extreme hydrological events in the Pantanalwetland: heterogeneity of a plant community containing super-dominant species. *Journal of Vegetation Science* Doi:10.1111/jvs.12379
- Donohue K, Casas KK, Burghart L, Kovach LK, Willis CG. 2010. Germination, post germination adaptation, and species ecological ranges. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 41: 293–319.
- Eiten G. 1982. Brazilian savannas. In BJ Huntley, BH Walker (eds). *Ecology of tropical savannas*. Berlin: Springer-Verlag.
- Fichino BS, Dombroski JRG, Pivello VR, Fidelis A. 2016. Does Fire Trigger Seed Germination in the Neotropical Savannas? Experimental Tests with Six Cerrado Species. *Biotropica* 48(2): 181-187.
- Flora do Brasil 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>>. Acesso em: 23 Out. 2016
- Furley PA. 1999. The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerrados. *Global Ecology and Biogeography* 8: 223–241.
- Gashaw M, Michelsen A. 2002. Influence of heat shock on seed germination of plants from regularly burnt savanna woodlands and grasslands in Ethiopia. *Plant Ecology* 159: 83-93.
- Girard P. 2011. Hydrology of surface and ground waters in the Pantanal floodplains. In Junk WJ, da Silva CJ, Nunes da Cunha C, Wantzen KM (orgs). *The Pantanal: ecology, biodiversity and sustainable management of a large neotropical seasonal wetland*. Sofia: Pensoft Publishers: 103-126.
- Grubb PJ. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52: 107–145.
- Guarim VLMS, Moraes ECC, Prance GT, Ratter JA. 2000. Inventory of a mesotrophic Callisthene cerradão in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *Edinburgh Journal Of Botany* 57(3): 429-436.
- Guarim Neto G. 1991. Plantas do Brasil: angiospermas do estado de Mato Grosso – Pantanal. *Acta Botanica Brasilica* 5(1): 25 – 47.
- Haase R. 1999. Litterfall and nutrient return in seasonally flooded and non-flooded forest of the Pantanal, Mato Grosso, Brazil. *Forest Ecology and Management* 117(1–3): 129–147.
- Hamilton SK. 2002. Hydrological controls of ecological structure and function in the Pantanal wetland (Brazil). In McClain ME (ed). *The ecohydrology of South American rivers and wetlands*. Oxfordshire UK: IAHS Special Publication no. 6.



- Jiménez-Alfaro B, Silveira FAO, Fidelis A, Poschlod P, Commander LE. 2016. Seed germination traits can contribute better to plant community ecology. *Journal of Vegetation Science* Doi:10.1111/jvs.12375.
- Junk WJ, Bayley PB, Sparks RE. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Journal of Fishers and Aquatic*, 106: 110-127.
- Junk WJ, Furch K. 1993. A general review of tropical South American floodplains. *Wetlands Ecology and Management* vol. 2 no. 4 pp. 231-238.
- Junk WJ, *et alli*. 2006. Biodiversity and its conservation in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *Aquat. Sci.* (68): 278–309.
- Junk W, Wantzen KM. 2004. The flood pulse concept: new aspects, approaches and applications – an update. In: *Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries*, vol. 2, pp. 117–140.
- Junk WJ, Piedade MTF, Wittmann F, Schöngart J, Parolin P (eds.). 2010. *Amazonian floodplain forests: ecophysiology, biodiversity and sustainable management*. Springer Science + Business Media B.V.
- Köppen GW. 1948. *Climatologia*. México, Buenos Aires, Ed. Fundo de Cultura Econômica.
- Kurzatkowski D, Leuschner C, Homeier J. 2015. Effects of flooding on trees in the semi-deciduous transition forests of the Araguaia floodplain, Brazil. *Acta Oecologica* 69: 21-30.
- Laboriau LG. 1983. *A germinação das sementes*. Washington: Secretaria Geral da OEA. 174p.
- Larcher W. 1994. *Ecofisiologia vegetal*. São Carlos, Rima, 531p.
- Ledru MP, Salgado-Labouriau ML, Lorscheitter ML. 1998. Vegetation dynamics in southern and central Brazil during the last 10,000 yr B.P. *Review of Paleobotany and Palynology* 99 (2): 131-142.
- Brasil. 2009. *Regras para Análise de Sementes*. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. Secretaria de Defesa Agropecuária. Brasília: MAPA.
- Marques ARM, Atman APF, Silveira FAO, Lemos-Filho JP. 2014. Are seed germination and ecological breadth associated? Testing the regeneration niche hypothesis with bromeliads in a heterogeneous neotropical montane vegetation. *Plant Ecology* 215: 517–529.
- Melo RB, Franco AC, Silva CO, Piedade MTF, Ferreira CS. 2015. Seed germination and seedling development in response to submergence in tree species of the Central Amazonian floodplains. *AoB PLANTS* 7: plv041; doi:10.1093/aobpla/plv041
- Moore RP. 1973. Tetrazolium staining for assessing seed quality. In Heydecker W (ed). *Seed ecology*. Butter-worths, London,UK. pp. 347–366.

- Murray-Hudson M, Wolski P, Ringrose S. 2006. Scenarios of the impact of local and upstream changes in climate and water use on hydro-ecology in the Okavango Delta, Botswana. *Journal of Hydrology* 331: 73–84
- Nunes da Cunha C, Junk WJ. 2001. Distribution of woody plant communities along the flood gradient in the Pantanal of Poconé, Mato Grosso, Brasil. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences* 27: 63-70.
- Nunes da Cunha C, Rawiel P, Wantzen KM, Junk WJ, Lemes do Prado A. 2006. Mapping and characterization of vegetation units by means of Landsat imagery and management recommendations for the Pantanal of Mato Grosso (Brazil), north of Poconé. *Amazoniana* XIX: 1-32.
- Nunes da Cunha C, Junk WJ, Leitão Filho HF. 2007. Woody vegetation in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil: a preliminary typology. *Amazoniana*, XIX: 159-184.
- Nunes da Cunha C, Junk WJ. 2011. A preliminary classification of habitats of the Pantanal of Mato Grosso and Mato Grosso do Sul, and its relation to the national and international wetland classification systems. In: Junk W J, da Silva CJ, Nunes da Cunha C, Wantzen KM (Orgs.). *The Pantanal: ecology, biodiversity and sustainable management of a large neotropical seasonal wetland*. 1ed. Sofia-Moscou: Pensoft Publishers: 127-141.
- Nunes da Cunha C, Junk WJ. 2014. A classificação dos macrohabitats do Pantanal mato-grossense. In: Nunes da Cunha C, Piedade MTF, Junk WJ (orgs.). 2014. *Classificação e delineamento das áreas úmidas brasileiras e de seus macrohabitats*. 1ed. Cuiabá: INCT-INAU – EdUFMT.
- Nunes da Cunha C, Piedade MTF, Junk WJ (orgs.). 2014. *Classificação e delineamento das áreas úmidas brasileiras e de seus macrohabitats*. 1ed. Cuiabá: INCT-INAU – EdUFMT.
- Oliveira PEAM. 2008. Fenologia e biologia reprodutiva das espécies de Cerrado (cap. 9). In: Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF (eds.). *Cerrado: ecologia e flora*. Volume 2. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica.
- Otte ML. 2001. What is stress to a wetland plant? *Environmental and Experimental Botany* 46:195–202.
- Parolin P. 2000. Phenology and CO<sub>2</sub>-assimilation of trees in Central Amazonian floodplains. *Journal of Tropical Ecology* 16: 465–473.
- Parolin P, Armbruester N, Wittmann F, Ferreira L, Piedade MTF; Junk WJ. 2002. A review of tree phenology in Central Amazonian Floodplains. *Pesquisas Botânicas* 52: 195-222.
- Parolin P, Wittmann F. 2010. Struggle in the flood: Tree responses to flooding stress in four tropical floodplain systems. *AOB Plants* 2010: plq003, doi:10.1093/aobpla/plq003

- Parolin P, Wittmann F, Ferreira LV. 2013. Fruit and seed dispersal in Amazonian floodplain trees – a review. *Ecotropica* 19: 19–36.
- Parolin P, Ferreira LV, Piedade MTF, Nunes da Cunha C, Wittmann F, Arias ME. 2016. Flood Tolerant Trees in Seasonally Inundated Lowland Tropical Floodplains. In: Goldstein G, Santiago LS. (Orgs.). *Tree Physiology*. 1ed.: Springer International Publishing v. 6: 127-147.
- Paula S, *et alli*. 2009. Fire-related traits for plant species of the Mediterranean Basin. *Ecology* 90(5): 1420-40.
- Por FD. 1995. *The Pantanal of Mato Grosso: World's Largest Wetlands*. Springer Sciences + Business Media, B.V. 133p.
- Pott A. 1982. Pastagens das sub-regiões dos Paiaguás e da Nhecolândia do Pantanal Mato-grossense. *Circular Técnica*. Corumbá: Embrapa (10): 1-49.
- Pott A, Pott VJ. 1994. *Plantas do Pantanal*. Brasília: Embrapa. 320p.
- Pott A, Pott VJ. 1996. Flora do Pantanal – Listagem atual de Fanerógamas. In EMBRAPA – Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (ed.). *Anais II Simpósio sobre Recursos Naturais e Sócio-econômicos do Pantanal. Manejo e Conservação*, Corumbá: EMBRAPA – Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Pantanal: 297–325.
- Prance G, Schaller GB. 1982. Preliminary study of some vegetation types of the Pantanal, Mato Grosso, Brazil. *Brittonia* 34(2): 228-251
- Pritchard HW, Daws MI, Fletcher BJ, Gaméné CS, Msanga HP, Omondi W. 2004. Ecological correlates of seed desiccation tolerance in tropical african dryland trees. *American Journal of Botany* 91(6): 863–870.
- RADAMBRASIL. 1982. Projeto RADAMBRASIL: Programa de Integração Nacional - Levantamentos dos Recursos Naturais. Rio de Janeiro: Ministério das Minas de Energia. Secretaria Geral. Projeto RADAMBRASIL. Folhas SD 22 e SD 23.
- Ranieri BD, Pezzini FF, Garcia QS, Chautems A, França MGC. 2012. Testing the regeneration niche hypothesis with Gesneriaceae (tribe Sinningiae) in Brazil: Implications for the conservation of rare species. *Austral Ecology* 37: 125–133.
- Ribeiro JF, Walter, BMT. 2008. As principais fitofisionomias do bioma Cerrado (cap. 6). In: Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF (eds.). *Cerrado: ecologia e flora*. Volume 2. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica.
- Ribeiro LC, Pedrosa M, Borghetti F. 2013. Heat shock effects on seed germination of five Brazilian savanna species. *Plant Biology* 15:152-157.

- Ribeiro LC, Borghetti F. 2014. Comparative effects of desiccation, heat shock and high temperatures on seed germination of savanna and forest tree species. *Austral Ecology* (39): 267-278.
- Ribeiro LC, Barbosa ERM, van Langevelde F, Borghetti F. 2015. The importance of seedmass for the tolerance to heat shocks of savanna and forest tree species. *Journal of Vegetation Science* Doi:10.1111/jvs.12314
- Rizzini CT. 1979. *Tratado de Fitogeografia do Brasil: aspectos sociológicos e florísticos*. 2 ed. São Paulo: Hucitec/EDUSP. 375p.
- Saboya P, Borghetti F. 2012. Germination, initial growth, and biomass allocation in three native Cerrado species. *Brazilian Journal of Botany* (35): 129-135.
- Salis SM, Assis MA, Crispim SMA, Casagrande JC. 2006. Distribuição e abundância de espécies arbóreas em cerradões no Pantanal, Estado do Mato Grosso do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 29: 339-352.
- Santana DG, Ranal MA. 2004. *Análise da Germinação: um enfoque estatístico*. Brasília: Editora Universidade de Brasília. 248p.
- Schessl M. 1999. Floristic composition and structure of floodplain vegetation in northern Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *Phyton* (39): 303-336.
- Silva CJ. 1990. *Influência da variação do nível d'água sobre a estrutura e funcionamento de uma área alagável do Pantanal Mato-Grossense (Pantanal de Barão de Melgaço, município de Santo Antonio de Leverger e Barão de Melgaço - MT)*. São Carlos, SP: UFScar. 215p. Tese de Doutorado - Ciências Biológicas.
- Silva JSV, Abdon MM. 1998. Delimitação do Pantanal Brasileiro e suas sub-regiões. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 33: 1703-1711.
- Silva JMC, Bates, JM. 2002. Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: a tropical savanna hotspot. *BioScience* 52 (3): 225-234.
- Silva LCR, Hoffmann WA, Rossatto DR, Haridasan M, Franco AC, Horwath WR. 2013. Can savannas become forests? A coupled analysis of nutrient stocks and fire thresholds in central Brazil. *Plant Soil* 373: 829–842.
- Silva MHS, Passos MM, Sakamoto AY. 2013. As Lagoas Salitradas do Pantanal da Nhecolândia: um estudo da paisagem baseado no modelo GTP – Geossistema, Território e Paisagem. *Revista Franco-Brasileira de Geografia* 19: 19p.
- Silva Junior MC, Costa e Lima RM. 2010. *100 árvores urbanas de Brasília*. Brasília: Ed. Rede de Sementes do Cerrado. 280p.

- Silva Junior MC. 2012. 100 árvores do Cerrado: sentido restrito. Brasília: Ed. Rede de Sementes do Cerrado. 304p.
- Silva Junior MC, Pereira BAS. 2009. +100 árvores do Cerrado – Matas de Galeria: guia de campo. Brasília: Ed. Rede de Sementes do Cerrado. 288p.
- Soriano BMA, Daniel O, Santos AS. 2015. Efficiency of fire risk indices for Pantanal sul-mato-grossense. *Ciência Florestal*, Santa Maria, v. 25, n. 4, p. 809-816, out.-dez., 2015.
- Talukdar D. 2013. Comparative morpho-physiological and biochemical responses of lentil and grass pea genotypes under water stress. *Journal of Natural Science, Biology and Medicine* 4(2): 396-402. doi: 10.4103/0976-9668.116983.
- ten Brink P *et alli*. 2013. La economía de los ecosistemas y la biodiversidad relativa al agua y los humedales: Resumen ejecutivo. Instituto de Política Medioambiental Europea & Ramsar Convention on Wetlands.
- Verdú M, Pausas JG. 2007. Fire drives phylogenetic clustering in Mediterranean Basin woody plant communities. *Journal of Ecology* 95:1316–1323.
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional. *Oikos*, 116: 882-892, <http://dx.doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Walter BMT, Carvalho, AM, Ribeiro, JF. 2008. O conceito de Savana e de seu componente Cerrado (cap. 1). In: Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF (eds.). *Cerrado: ecologia e flora*. Volume 2. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica.
- Wittmann AO, Piedade MTF, Parolin P, Wittmann F. 2007. Germination in four low-varzea tree species of Central Amazonia. *Aquatic Botany* 86:197–203.
- Wittmann F, Junk WJ, Schöngart J. 2010. Phytogeography, species diversity, community structure and dynamics of central Amazonian floodplain forests. In: Junk WJ, Piedade MTF, Parolin P, Wittmann F, Schöngart J (eds). *Central Amazonian Floodplain forests: ecophysiology, biodiversity and sustainable management*. Ecological Studies. Heidelberg: Springer.

## Material Suplementar I

Processamento dos frutos para obtenção dos lotes:

- *Copaifera langsdorffii*: frutos expostos ao sol até a sua abertura espontânea. As sementes foram desagregadas manualmente do arilo ceríceo.
- *Curatella americana*: frutos desagregados dos ramos e passados por uma peneira, para redução da cobertura pilosa. Em seguida, foram pressionados manualmente dentro de um saco de tecido (algodão cru) para ruptura de suas paredes e liberação das sementes.
- *Dipteryx alata*: um a um, os frutos foram presos em morsa e abertos com serra-arco (cegueta), com cortes em cinco ângulos diferentes para evitar injúrias às sementes.
- *Guazuma ulmifolia*: os frutos que não abriram espontaneamente foram pressionados com alicate para a sua ruptura e liberação das sementes.
- *Hymenaea stigonocarpa*: frutos abertos com martelo e sementes desagregadas do arilo fibroso-farináceo com auxílio de peneira. Em seguida, as sementes foram submersas em água por 20 minutos, lavadas em seguida em água corrente (visando a redução do arilo aderido à testa), e postas para secar à sombra.
- *Magonia pubescens*: frutos expostos ao sol até sua abertura espontânea e liberação das sementes.
- *Plathymeria reticulata*: frutos com abertura espontânea e liberação de diásporos com endocarpos alados que foram manualmente rasgados para obtenção das sementes.
- *Qualea grandiflora*: os frutos foram expostos ao sol até sua abertura e liberação das sementes aladas. As alas foram manualmente removidas.
- *Tabebuia aurea*: frutos com abertura espontânea. As sementes tiveram suas alas recortadas com tesoura, sendo preservada a parte central.

## Material Suplementar II

**Tabela 3:** Caracterização das sementes de espécies arbóreas do Pantanal. Em *Curatella americana* e *Guazuma ulmifolia* não é apresentada a medida da espessura da semente em função da dificuldade gerada por seu tamanho diminuto e formato aproximadamente esférico.

	Comprimento (mm)	Largura (mm)	Espessura (mm)	Massa fresca (g)	Massa seca (g)	Viabilidade (proporção)
<i>Copaifera langsdorffii</i>	14.488 ± 1.358	9.666 ± 0.958	7.412 ± 0.911	0.769 ± 0.222	0.638 ± 0.184	0.42 ± 0.07
<i>Curatella americana</i>	3.363 ± 0.304	2.770 ± 0.264		0.009 ± 0.003	0.008 ± 0.003	0.26 ± 0.06
<i>Dipteryx alata</i>	22.152 ± 1.623	9.738 ± 0.889	7.777 ± 0.625	0.982 ± 0.132	0.914 ± 0.120	0.86 ± 0.05
<i>Guazuma ulmifolia</i>	2.657 ± 0.278	2.028 ± 0.279		0.0043 ± 0.0011	0.0039 ± 0.0010	0.5 ± 0.07
<i>Hymenaea stigonocarpa</i>	19.507 ± 2.124	16.377 ± 1.850	10.636 ± 1.612	2.496 ± 0.428	2.338 ± 0.465	0.26 ± 0.06
<i>Magonia pubescens</i>	94.120 ± 12.872	52.792 ± 7.490	6.698 ± 1.849	3.204 ± 1.348	2.836 ± 1.193	0.98 ± 0.01
<i>Plathymenia reticulata</i>	7.135 ± 1.466	5.434 ± 1.238	1.376 ± 0.304	0.037 ± 0.014	0.032 ± 0.013	0.6 ± 0.07
<i>Qualea grandiflora</i>	15.843 ± 1.489	7.980 ± 1.094	3.341 ± 0.485	0.160 ± 0.051	0.143 ± 0.045	0.74 ± 0.06
<i>Tabebuia aurea</i>	15.499 ± 1.394	21.883 ± 1.663	3.383 ± 0.473	0.182 ± 0.038	0.166 ± 0.034	0.62 ± 0.07

## Capítulo 2 - Comparação dos comportamentos germinativos sob altas temperaturas, choques térmicos, dessecação e inundação entre pares conespecíficos arbóreos de Cerrado e Pantanal

**Patricia C. Oliveira**

**patiranjak@yahoo.com.br**

Universidade Federal de Mato Grosso – Instituto de Biociências – Departamento de Botânica e Ecologia

Av. Fernando Correa da Costa, s/n, Bairro Boa Esperança. Cuiabá – MT. Cep 78060-900

55 65 3615 8894

55 65 3615 8870 (fax)

**Fabian Borghetti**

Universidade de Brasília – Instituto de Ciências Biológicas – Departamento de Botânica

Campus Darcy Ribeiro, Asa Norte, Brasília - DF. 70910-970.

### Resumo

O comportamento de germinação das sementes de árvores é importante para compreender o processo de ocupação e manutenção de suas populações e comunidades em um ambiente. A transição semente – plântula contém o primeiro e mais determinante gargalo no ciclo de vida, estabelecendo a amplitude do nicho ecológico e da ocupação geográfica através do nicho de regeneração, onde se manifestam as primeiras tolerâncias ou sensibilidades aos principais filtros ambientais. A relação entre nicho de regeneração e nicho ecológico tem sido confirmada através de estudos que relacionam características ambientais e comportamentos de germinação. Neste trabalho verificamos tal relação comparativamente entre assembleias de espécies arbóreas coocorrentes no Cerrado e no Pantanal diante de cenários que envolvem seus principais filtros ambientais. Com base na caracterização climática e ecológica dos dois ambientes, foram determinados como principais filtros dessecação, fogo (choques térmicos) e inundação. Adicionalmente avaliou-se incremento de temperatura considerando as mudanças climáticas em curso, com previsões de aumento nas temperaturas média e máxima para os dois ambientes, o que pode vir a ser um novo filtro ambiental. Incremento de temperatura e dessecação foram considerados cenários semelhantes entre os



dois ambientes; fogo como principal filtro para o Cerrado e inundação como o principal para o Pantanal. Assim, esperava-se: performances de germinação semelhantes sob dessecação e incrementos de temperatura; e diferenciais para fogo e inundação, com melhor desempenho por sementes do Cerrado no primeiro e do Pantanal no segundo. Simulações para esses cenários foram feitas em laboratório, para verificar a germinação sob tais condições de seis pares conespecíficos. O estimador não paramétrico de Kaplan-Meier e a modelagem por regressão de Cox foram as análises de sobrevivência empregadas. Sementes do Pantanal são mais tolerantes aos filtros ambientais. Sob temperaturas altas modificam sua performance de sobrevivência na passagem de 35 para 40°, enquanto as do Cerrado o fazem entre 30 e 35°C; sob choques térmicos, embora sensíveis como as do Cerrado já na primeira simulação de fogo sob 80°C, sua função de sobrevivência não é alterada quando a intensidade do choque passa de 110 para 140°C; idem para inundação, com manutenção da função de sobrevivência após o aumento do prazo de submersão. Dessecação foi o único filtro ambiental sob o qual ambas as assembleias mantiveram sua performance de sobrevivência semelhante ao controle. Apesar dos comportamentos não coincidentes com o esperado, uma generalização requereu consideração: a assembleia do Cerrado teve maior germinabilidade, refletindo ambiente mais favorável que o Pantanal. Isto também é confirmado pelo maior tempo de germinação para as sementes do Pantanal sob cenário de inundação. Tempos prolongados de germinação são compreendidos como indicativos de adaptação a ambientes menos favoráveis. O nicho de regeneração está explicando a presença de árvores em um ambiente com maior severidade no conjunto de seus filtros ambientais através de um nicho de regeneração diferente daquele considerado original, com sementes de tolerância ampliada e distinta estratégia de distribuição no tempo de uma menor quantidade de sementes. Por este panorama geral podemos associar o nicho de regeneração ao nicho ecológico para espécies arbóreas de Cerrado e Pantanal. *Palavras-chave:* filtros ambientais, tolerância de sementes, nicho de regeneração, tempo de germinação. *Keywords:* environmental filters, seed tolerance, regeneration niche, germination time.

## Introdução

A ocorrência de árvores em ambientes alagáveis é um fato ecológico intrigante, pois estes organismos são essencialmente terrestres (Larcher 1994) e a anóxia ou hipóxia imposta ao sistema radicular pela inundação interfere no transporte de substâncias, causando um déficit hídrico e de nutrientes em toda a planta (Larcher 1994; Schöngart *et al.* 2002), alterando o seu metabolismo primário. Diferentemente da comunidade herbácea, que pode ser substituída na alternância da fase terrestre para a fase aquática (Por 1995; Cronk & Fennessy

2001; Rebellato & Nunes da Cunha 2005), ou ainda perder sua parte aérea mantendo no solo as gemas para rebrotamento na próxima fase terrestre (Raunkiaer 1934), as árvores em áreas alagáveis requerem adaptações morfo-fisiológicas e fenológicas para permanecer no ambiente e lidar com o estresse causado pela inundação (Cronk & Fennessy 2001; Dalmagro *et al.* 2016; Parolin *et al.* 2016).

Seria esperado encontrar expressivo número de espécies arbóreas exclusivas ou endêmicas em áreas alagáveis face às adaptações requeridas para superar tal condição. De fato, alto endemismo tem sido observado nas planícies de inundação da Amazônia (Wittmann *et al.* 2010). Isso torna ainda mais intrigante o fato de árvores tipicamente savânicas, do Cerrado, serem encontradas em área anualmente alagável – o Pantanal. E mais, as espécies arbóreas do Cerrado compõe a maior parte da flora arbórea do Pantanal (Pott & Pott 1994, 1996; Alho & Gonçalves 2005). E não se trata aqui de equivalentes ecológicos (ecotipos) ou equivalentes funcionais. Trata-se de nenhuma distância filogenética: mesmas espécies em ambientes diferentes (pares conespecíficos).

A expansão das populações de espécies arbóreas depende da reprodução por sementes mais do que por rebrotamento, especialmente quando comparadas ao hábito herbáceo (Raunkiaer 1934; Kruger *et al.* 1997), conferindo importância ao comportamento de germinação de suas sementes para compreender o processo de ocupação e manutenção de suas populações e comunidades em um ambiente. Para Grubb (1977), são as características exibidas nas fases iniciais, da semente à plântula, que determinam a riqueza de espécies em comunidades. A transição semente – plântula contém o primeiro e mais determinante gargalo no ciclo de vida (Jiménez-Alfaro *et al.* 2016), estabelecendo a amplitude do nicho ecológico e da ocupação geográfica através do nicho de regeneração (Grubb 1977; Donohue *et al.* 2010), onde se manifestam as primeiras tolerâncias ou sensibilidades aos principais filtros ambientais (*sensu* Venn *et al.* 2011).

Quais são os filtros ambientais e como eles delimitam as dimensões do nicho ecológico tem sido tema recorrente na ciência de vegetação embora, para a maioria dos estudos, o foco esteja nas adaptações ou tolerâncias manifestas pela planta na fase adulta. Isto nos parece insuficiente, uma vez que as exigências e tolerâncias das plantas mudam de acordo com a ontogenia (Eriksson 2002), sendo os estágios iniciais, da germinação ao estabelecimento da plântula, os mais sensíveis (Harper 1977). O primeiro “recorte” do nicho ecológico é dado pelo nicho de regeneração. Neste contexto, são encontradas sementes tolerantes à dessecação em savanas (Pritchard *et al.* 2004; Ribeiro *et al.* 2013), tolerantes ao fogo em ecossistemas propensos a incêndios (Gashaw & Michelsen 2002; Paula *et al.* 2009; Ribeiro *et al.* 2013, 2015; Fichino *et al.* 2016); tolerantes à inundação em florestas alagáveis (Wittmann *et al.* 2007; Melo *et al.* 2015); e sementes com amplitude de temperaturas de germinação correspondentes

àquelas encontradas na área de sua distribuição geográfica (Ranieri *et al.* 2012; Marques *et al.* 2014).

Para verificar se a germinação é fator determinante no nicho ecológico ou na amplitude da ocupação geográfica de uma dada espécie, é necessário considerar as características dos ambientes que dizem respeito aos requisitos para a semente germinar e às condições que podem atuar sobre este processo como estressor ou filtro ambiental, requerendo da semente tolerância para avançar no ciclo de vida.

Cerrado e Pantanal guardam entre si similaridades e diferenças. Da perspectiva climática, uma só descrição (baseada em Hasenack *et al.* 2003, Silva *et al.* 2008; Bergier & Assine 2016, INMET 2016) pode ser feita para ambos: clima Aw de Köppen (1948) com sazonalidade acentuada, inverno seco de abril a setembro e verão chuvoso de outubro a março; os menores índices de umidade relativa do ar alcançam, entre agosto e setembro marcas extremas de 8 a 15%; a precipitação anual média é o parâmetro climático mais variável intrabiomas<sup>2</sup>, decrescendo no Cerrado de 1800 a 1000 mm de oeste para leste e do sudoeste para o nordeste e no Pantanal de 1500 a 1000 mm do norte para o sul e de nordeste para sudeste; a temperatura média anual de ambos está entre 22 e 25°C.

Quanto à paisagem, as fitofisionomias ou macrohábitas com estrato herbáceo predominante são as que melhor caracterizam tanto Cerrado quanto Pantanal (IBGE 2004, 2004b; Nunes da Cunha *et al.*, 2006, 2007; Ribeiro & Walter 2008). Da perspectiva ecológica, há diferenças marcantes no que é considerado o principal filtro ecológico para cada um.

A inundação é o principal filtro ecológico para a comunidade do Pantanal (Hamilton 2002; Alho & Gonçalves 2005; Junk *et al.* 2006; Nunes da Cunha *et al.* 2007). A dinâmica hidrológica anual da planície pantaneira é composta pelas fases de enchente, cheia, vazante e seca (Silva 1990; Alho & Gonçalves 2005). Quando se inicia o período chuvoso, a água drenada eleva a altura da coluna de água dos rios e estes invadem progressivamente a planície. Trata-se da enchente. Uma vez estabilizado o processo, a grande feição de “pântano” está caracterizada e se tem a cheia. Quando as águas iniciam seu regresso para as calhas dos

---

<sup>2</sup> Há controvérsia em definir Cerrado e Pantanal como biomas (Ab’Sáber 2006; Batalha 2011) e, para o Pantanal, isto parece ser ainda maior: o termo bioma é sequer acatado em obras de referência, cuja intenção era definir ou caracterizar aquele ambiente (Pott & Pott 1994, Alho & Gonçalves 2005; Ab’Sáber 2006; Nunes da Cunha & Junk 2014). No entanto, o Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE), além de autores como Ribeiro & Walter (2008) e Bergier & Assine (2016) tratam Cerrado e Pantanal como biomas. Estando a discussão conceitual fora do escopo deste trabalho, adotaremos os termos “bioma” ou “ambiente” para ambos, savana para o Cerrado e área úmida/alagável para o Pantanal, os dois últimos visando um entendimento dentro da literatura de alcance mundial.

rios, está posta a fase de vazante e, após esta, segue-se a seca. O ciclo composto por estas fases constitui o pulso de inundação (Junk *et al.* 1989) do Pantanal fazendo-o, ano após ano, alternar entre os estados terrestre e aquático. A intensidade da inundação, aferida pela duração do alagamento e altura da coluna de água, estrutura as paisagens como mais campestres nos locais mais sujeitos à inundação, restringindo fortemente o estabelecimento de uma comunidade rica em espécies arbóreas (Nunes da Cunha & Junk 2001; Hamilton 2002; Nunes da Cunha *et al.*, 2006, 2007). Inundação em tal magnitude, anual e previsível, de alcance em nível de bioma, é filtro ambiental exclusivo do Pantanal.

Para o Cerrado, restrição de água e ocorrência de fogo associadas à sazonalidade (Coutinho 1990) e o solo com sua baixa fertilidade (Goodland & Ferri 1979) figuram como filtros ecológicos, respondendo por paisagens mais abertas (Furley 1999; Ribeiro & Walter 2008). O solo seria um fator a ser aqui considerado caso esta investigação de nicho de regeneração tivesse foco no estabelecimento e desenvolvimento da plântula. Quanto à dessecação trataremos estes filtros como semelhantes entre os dois biomas, uma vez que há entre eles sobreposição de curvas anuais de umidade relativa do ar (INMET 2016). Além disso, as sementes de espécies arbóreas geralmente não ocorrem em profundidade nos bancos de sementes do solo (Bao *et al.* 2014; Oliveira *et al.* 2015), situação em que o Pantanal poderia apresentar um panorama menos agudo. Sob a superfície, as sementes de ambos ambientes enfrentam altas temperaturas e dessecação. Neste contexto resta, então, o fogo como fator diferencial em relação ao Pantanal.

O fogo é o principal filtro ambiental das savanas do mundo (Bond *et al.* 2005) das quais o Cerrado faz parte (Walter *et al.* 2008). Nelas, a alta frequência deste agente modela a paisagem, mantém o predomínio de vegetação herbáceo-arbustiva e impede o avanço de florestas sobre as savanas (Bond *et al.* 2005; Bond 2008; Silva *et al.* 2013). Embora também exista fogo no Pantanal (Soriano *et al.* 2015), supõe-se que ali os solos úmidos por mais tempo diminuem a intensidade deste fator, assim como ocorre nos campos úmidos do Cerrado (Schmidt *et al.* 2016).

Por último, em um contexto de mudanças climáticas, é possível que ainda neste século tenhamos uma dissimilaridade na temperatura média aqui considerada semelhante para os biomas em questão: as previsões mais pessimistas apontam para o Pantanal um incremento na temperatura média de até 7°C, enquanto na região central do Brasil, onde está a maior parte do Cerrado, este aumento está entre 2 e 4°C (Marengo 2006; Marengo *et al.* 2016).

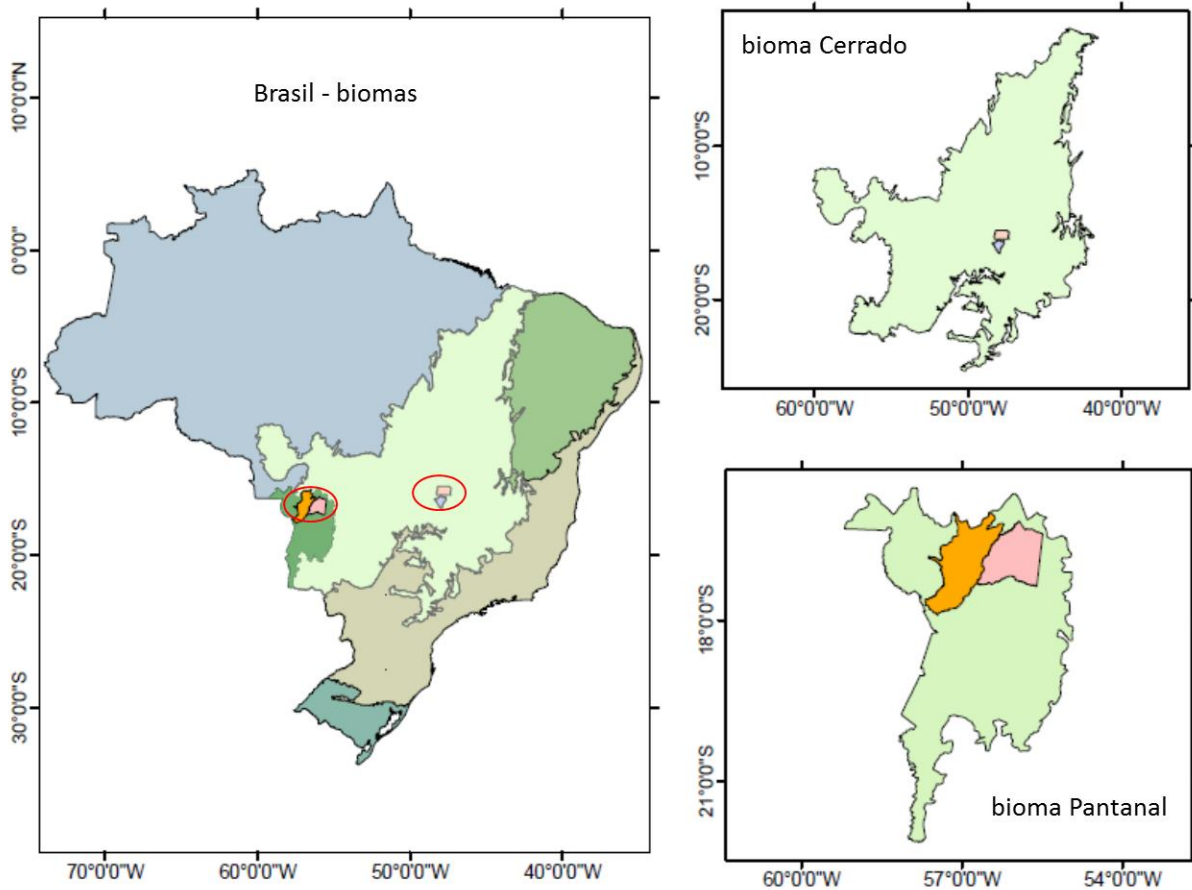
Estariam as sementes de assembleias conespecíficas adaptadas de modo diferencial a cada um desses ambientes? A conespecificidade responderia por semelhanças nos comportamentos germinativos ou as diferenças entre os ambientes estariam refletidas em tais comportamentos? Alguma assembleia enfrentaria melhor as adversidades causadas por

mudanças climáticas? Tomando a germinação como fator determinante no nicho ecológico e na distribuição geográfica de uma espécie e considerando as numerosas associações confirmadas entre filtros ambientais e comportamento germinativo de tolerância, nós esperamos que as semelhanças e diferenças entre os ambientes sejam refletidas no comportamento germinativo de suas assembleias arbóreas. Esperamos que Cerrado e Pantanal sejam igualmente tolerantes a dessecação e incremento de temperatura e difiram em sua tolerância à inundação e fogo.

## **Métodos**

### **Área de estudo**

As sementes do Pantanal foram coletadas em sua porção norte, subunidades de Poconé e Barão de Melgaço de acordo com a classificação de Silva & Abdon (1998) (16°-18°S; 55 – 58°W, elevação média ~ 130 m); as do Cerrado foram coletadas no Distrito Federal e municípios de Valparaíso de Goiás e Luziânia, estado de Goiás (16° - 18°S, 47 – 48°W, elevação média ~1100m), ambos localizados no Brasil (fig. 1). Nestes locais, complementando a caracterização climática e de fatores ambientais (ver introdução), temos temperatura média anual de ~24°C e precipitação média anual entre 1200 – 1400mm ao ano (INMET 2016).



**Figura 1:** Localização das áreas de coleta de sementes no Cerrado (elipse à direita) e no Pantanal (elipse à esquerda). No mapa maior está o Brasil e seus biomas, de acordo com a classificação do IBGE (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística). Nos detalhes à direita os biomas contemplados neste estudo.

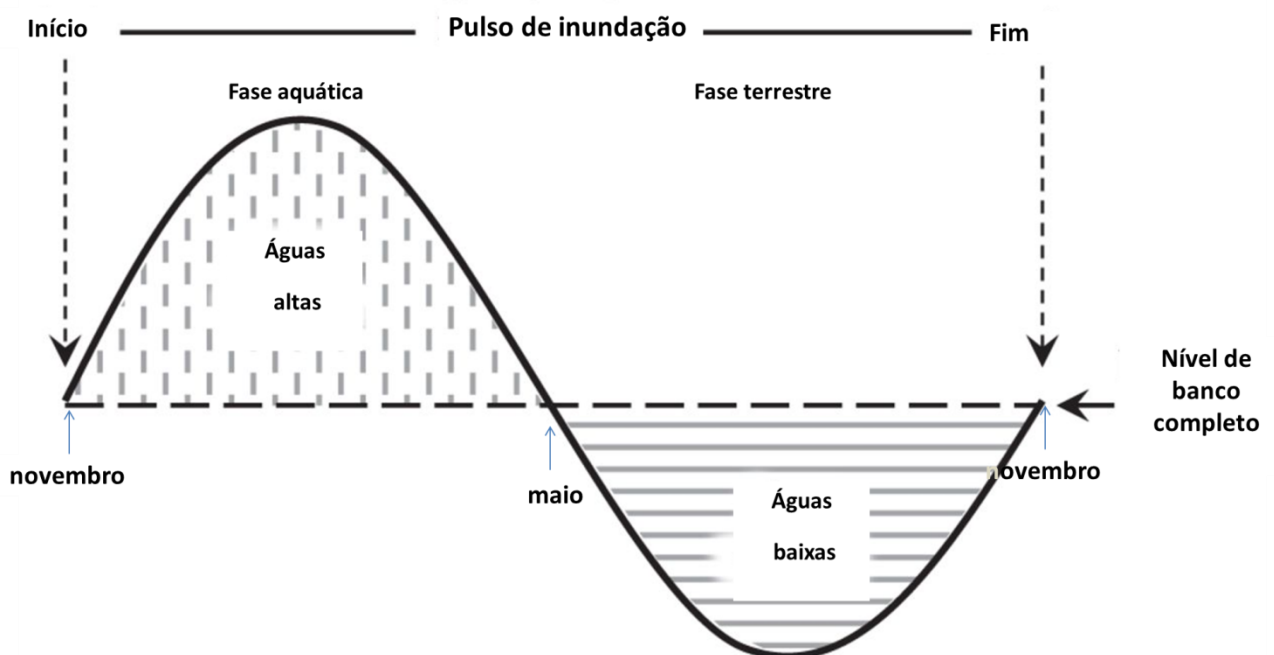
### Escolha das espécies (pares conespecíficos) e coleção de sementes

Foram selecionadas seis espécies (tab. 1) atendendo aos seguintes critérios: coexistência de populações de indivíduos arbóreos em áreas livres de inundação no Cerrado e em áreas sujeitas a inundação no Pantanal; representatividade nestes ambientes, sendo mencionadas como “preferencial”, “frequente”, “comum” ou com relativo alto valor de importância (situado na metade superior das tabelas fitossociológicas consultadas) tanto na flora do Pantanal quanto na do Cerrado (Rizzini 1979; Prance & Schaller 1982; Pott & Pott 1994; Abdon *et al.* 1998; Schessl 1999; Guarim *et al.* 2000; Nunes da Cunha & Junk 2001; Arieira & Nunes da Cunha 2006; Felfili *et al.* 2008; Ribeiro & Walter 2008; Silva Júnior & Pereira 2009; Costa *et al.* 2010; Silva Júnior 2012); e disponibilidade de sementes maduras em indivíduos sadios.

**Tabela 1:** Espécies coocorrentes no Cerrado e Pantanal investigadas para a tolerância de suas sementes à inundaç o, choques t ermicos, desseca o e incrementos de temperatura. Os c odigos da primeira coluna ser o utilizados em gr aficos e tabelas posteriores. Sementes coletadas no Pantanal norte e no cerrado do Distrito Federal e entorno. Informa es sobre s ndrome de dispers o extra das de Silva J unior (2012).

C�odigo	Esp�ecie	Fam�lia	Coleta	S�ndrome de dispers�o
Co_la	<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	Fabaceae	Outubro	Zooc�rica
Di_al	<i>Dipteryx alata</i> Vogel	Fabaceae	Agosto	Zooc�rica
Hy_st	<i>Hymenaea stigonocarpa</i> Mart. ex Hayne	Fabaceae	Outubro	Zooc�rica
Ma_pu	<i>Magonia pubescens</i> A. St.-Hil.	Sapindaceae	Outubro	Anemoc�rica
Qu_gr	<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	Vochysiaceae	Outubro	Anemoc�rica
Ta_au	<i>Tabebuia aurea</i> (Silva Manso) Benth. & Hook. f. ex S. Moore	Bignoniaceae	Setembro	Anemoc�rica

Para cada esp ecie, seis a dez matrizes foram alcan adas por ambiente, separadas entre si por uma dist ncia linear m nima de dois quil metros e meio. O n mero de matrizes e o distanciamento entre elas foi assim determinado para diminuir a probabilidade de efeitos maternos (Roach & Wulff 1987). As coletas aconteceram entre julho e outubro de 2014 no Pantanal (fase terrestre do ciclo hidrol gico, fig. 2) e entre agosto a novembro de 2014 e 2015 no Cerrado.



**Figura 2:** Diagrama para o pulso de inundação na região norte do Pantanal, apontando o início da fase aquática em novembro e o da fase terrestre e maio. Figura adaptada de Castello *et al.* 2015, disponível em: <http://rsos.royalsocietypublishing.org/content/royopensci/2/11/150299.full.pdf> com acesso em nov/2016.

Os frutos foram coletados quando já estavam maduros, na copa ou sobre o solo. Os lotes de cada ambiente foram compostos por sementes sadias (sem injúrias mecânicas, sinais de predação ou mofo) uniformemente distribuídas entre o número de matrizes alcançadas para cada espécie. Também como providência para reduzir efeitos maternos, as sementes do lote eram misturadas antes da retirada de material para cada experimento. A viabilidade dos lotes de sementes, por espécie e ambiente, foi determinada assim que o beneficiamento das sementes foi concluído. Empregou-se para isto o teste de tetrazólio (Moore 1973; ISTA 2003), com os valores da proporção de sementes viáveis acompanhados dos desvios-padrão para distribuição binomial. O desvio padrão (dp) nesse caso é dado por  $dp = \sqrt{(p * (1 - p))/n}$ , onde p é a proporção de sementes viáveis e n é o total de sementes por espécie (n = 50).

A caracterização morfométrica dos lotes de sementes foi determinada pela média aritmética simples das medidas obtidas em 50 sementes tomadas ao acaso. Comprimento, largura e espessura (mm) foram aferidos com paquímetro digital e sua massa fresca e massa seca em balança de precisão. A massa fresca foi verificada após a chegada das sementes no laboratório e a massa seca após ciclos de 24 horas de secagem em forno (100°C ± 3), repetidos até a estabilização da perda de voláteis. Os parâmetros morfométricos e a viabilidade são apresentados no material suplementar 1.

### Experimentos de germinação<sup>3</sup>

Cada teste de tolerância foi conduzido com 50 sementes (exceto o teste de submersão, com n=100), aleatoriamente selecionadas a partir dos lotes. Os experimentos foram agrupados em cenários, de acordo com a natureza do estressor ou filtro ambiental. Foram:

**Incremento de temperatura:** tomando 30°C como a temperatura adequada para a germinação de sementes de árvores tropicais (Brancaion *et al.* 2010), e empregando tal temperatura no teste controle, as sementes foram incubadas em temperaturas superiores a esta e em intervalos de cinco graus, iniciando em 35°C até ser determinado o limite superior (temperatura cardinal superior) no qual ainda ocorreu germinação.

**Choques térmicos:** em forno a 80°C as sementes receberam o primeiro choque térmico por cinco minutos. Após a estabilização de sua temperatura com a do ambiente (laboratório), procedeu-se à incubação em temperatura ideal (30°C). Se pelo menos uma semente germinou

<sup>3</sup> Há sobreposição de experimentos (controle e inundação) para seis espécies em relação a aqueles relatados no capítulo 1: neste caso eles foram realizados uma única vez.



após o tratamento térmico a 80°C, outra amostra de sementes da mesma espécie e ambiente foi submetida a choque térmico de 110°C, também por cinco minutos. Registrando-se germinação, os testes prosseguiram aumentando 30°C no choque térmico até ser encontrado o limite de tolerância da semente ou ser alcançada a temperatura de 200°C. Estas temperaturas e duração então dentro da extensão de condições registradas em campo para incêndios em ambientes savânicos no Brasil (Miranda *et al.* 1993).

**Dessecação:** para simular extrema seca ambiental, as sementes foram postas em recipientes de vidro (dessecadores), hermeticamente fechados e contendo sílica granulada em seu interior, até que seu teor de umidade atingisse aproximadamente 4%. Este teor desejado foi calculado pela equação proposta por Cromarty *et al.* (1985):  $Md = [(100 - Cai)(100 - Cad) - 1] Mi$ , onde Md é a massa desejada (g) para o conteúdo de água pretendido; Mi é a massa inicial (g); Cai é o conteúdo de água inicial (% de umidade determinado a priori); e Cad é o conteúdo de água desejado (%). Uma vez alcançada a massa desejada, as sementes foram incubadas para a verificação de germinação. O conteúdo de água inicial foi determinado pela diferença entre a massa a massa fresca e massa seca aferidas em balança de precisão. A massa fresca foi verificada após a chegada das sementes no laboratório e a massa seca após ciclos de 24 horas de secagem em forno (100°C ± 3), repetidos até a estabilização da perda de voláteis.

**Inundação:** Aquários foram montados em caixas plásticas transparentes (59,0x39,0x34,0cm) abastecidos com 55 litros de água de poço sem cloro dos quais 45 eram renovados a cada dois dias. Este procedimento ocorreu em função de assumirmos que o oxigênio não é um fator limitante na enchente, em função do constante movimento da água, embora lento (chegada das águas na planície) (Silva, 1990; Alho & Gonçalves, 2005). Nos aquários foram conduzidos os seguintes tratamentos<sup>4</sup>:

UW-G-I: 50 sementes/espécie mantidas em submersão por 31 dias;

UW-G-II: 50 sementes/espécie mantidas em submersão por 61 dias para o monitoramento durante o período do 32º ao 61º dia;

AUW-I: 100 sementes/espécie mantidas em submersão por 31 dias e em seguida retiradas da água para incubação de 50 delas em condições terrestres (o N=100 foi requerido em função da perda de sementes por decomposição durante o período sob água).

AUW-II: 100 sementes/espécie mantidas em submersão por 61 dias e em seguida retiradas da água para incubação de 50 delas em condições terrestres (ou menos, para os casos em que não houve essa quantidade de sementes íntegras ao final dos 61 dias).

---

<sup>4</sup> Estes experimentos foram nomeados com base na tradução do inglês: under water (uw), para submersão; e after under water (a-uw), para pós-submersão.

Os prazos estabelecidos nas simulações de inundação constituem uma aproximação do tempo de alagamento a que está sujeita a maior parte do Pantanal onde ocorrem espécies arbóreas (observação pessoal; Nunes da Cunha, comunicação pessoal). As sementes foram retiradas aleatoriamente dos lotes e colocadas em quatro aquários (1: *D. alata*, *H. stigonocarpa*, *T. aurea*; 2: *M. pubescens*; 3: *Q. grandiflora*; 4: *C. langsdorffii*), monitorados diariamente para a retirada das sementes germinadas ou decompostas.

Controles foram conduzidos com sementes não submetidas a testes de tolerância, incubadas em condições idênticas aos demais experimentos (exceto incremento de temperatura), assumindo a temperatura de 30°C para a incubação como a ideal para a germinação dessas espécies (também adotada nos testes controle). Cada semente foi tratada como unidade amostral, tendo sua germinação registrada de modo binomial (0;1). Neste caso, a germinabilidade (proporção de sementes germinadas por experimento) corresponde à média obtida nos delineamentos por réplicas. O desvio padrão (dp) foi obtido por  $dp = \sqrt{(p * (1 - p))/n}$ , onde p é a proporção de sementes germinadas e n é o total de sementes naquele experimento. Também foi determinado o tempo médio de germinação, calculado como média aritmética simples dos tempos das sementes germinadas por espécie, ambiente e tratamento. As sementes não germinadas em cada teste tiveram sua viabilidade verificada por teste de tetrazólio, seguindo o mesmo procedimento para a determinação de viabilidade inicial dos lotes.

### Incubação e controle

As sementes foram incubadas em placas de Petri forradas com uma folha de papel filtro, umedecidas com água destilada, colocadas em câmaras de germinação (Eletrolab, modelo EL 202/4) a 30°C e fotoperíodo de 12 horas (80W de luz branca providos por quatro lâmpadas fluorescentes). Esta temperatura foi adotada por ser reconhecida como ótima para espécies arbóreas ocorrentes no Cerrado (Brancaion *et al.* 2010). Exceção é feita aos testes de tolerância para temperaturas elevadas, nos quais a temperatura de incubação representava o próprio teste de tolerância (a 35°C, 40 e 45°C).

As placas foram inspecionadas a cada 24 horas para manutenção de umidade, registros de germinação, quando as sementes apresentavam protrusão e curvatura geotrópica positiva da radícula (Labouriau 1983), e para a eliminação de sementes em decomposição.

### Análise de dados

Utilizou-se a análise de sobrevivência para comparar o comportamento ou performance de germinação (sua eficiência e distribuição ao longo do tempo) dentro de cenários que agrupam os experimentos de acordo com a natureza do estressor/filtro ambiental a que se referem. São eles: incremento de temperatura (temperaturas altas), choques térmicos,

dessecação e inundação. Dentro de cada cenário, com as sementes sendo submetidas a condições limítrofes para sua tolerância, o comportamento de germinação poderia ser afetado pelos fatores ambiente de origem das sementes, a espécie a que pertencem e aos tratamentos próprios daquele cenário. A análise de sobrevivência realizada dentro de cada assembleia e cada cenário de tratamentos permitiu identificar os pontos de sensibilidade a aqueles tratamentos por ambiente.

Nós utilizamos o estimador não paramétrico de Kaplan-Meier para responder se tais fatores (ambiente, espécie ou tratamento) modificam a performance de germinação.

O estimador Kaplan-Meier é uma técnica não-paramétrica no conjunto das análises de sobrevivência (Colosimo & Giolo 2007). Usualmente empregado em estudos médicos, aqui o estimador foi adaptado: os eventos são as germinações; o eixo da ordenada registra o total de sementes, que em proporção é 1,0. Cada evento tem uma associação com o tempo e reduz a quantidade inicial de sementes. Isso permite à técnica estimar uma função de sobrevivência  $[S(t)]$  e comparar as funções entre os fatores/variáveis. Os dados censurados, típicos de análise de sobrevivência, neste caso são as sementes não germinadas. Julgamos promissor o uso dessa análise na ciência de sementes por permitir a comparação de performances constituídas pela germinação e sua distribuição no tempo e não apenas de parâmetros isolados como germinabilidade e tempo médio de germinação.

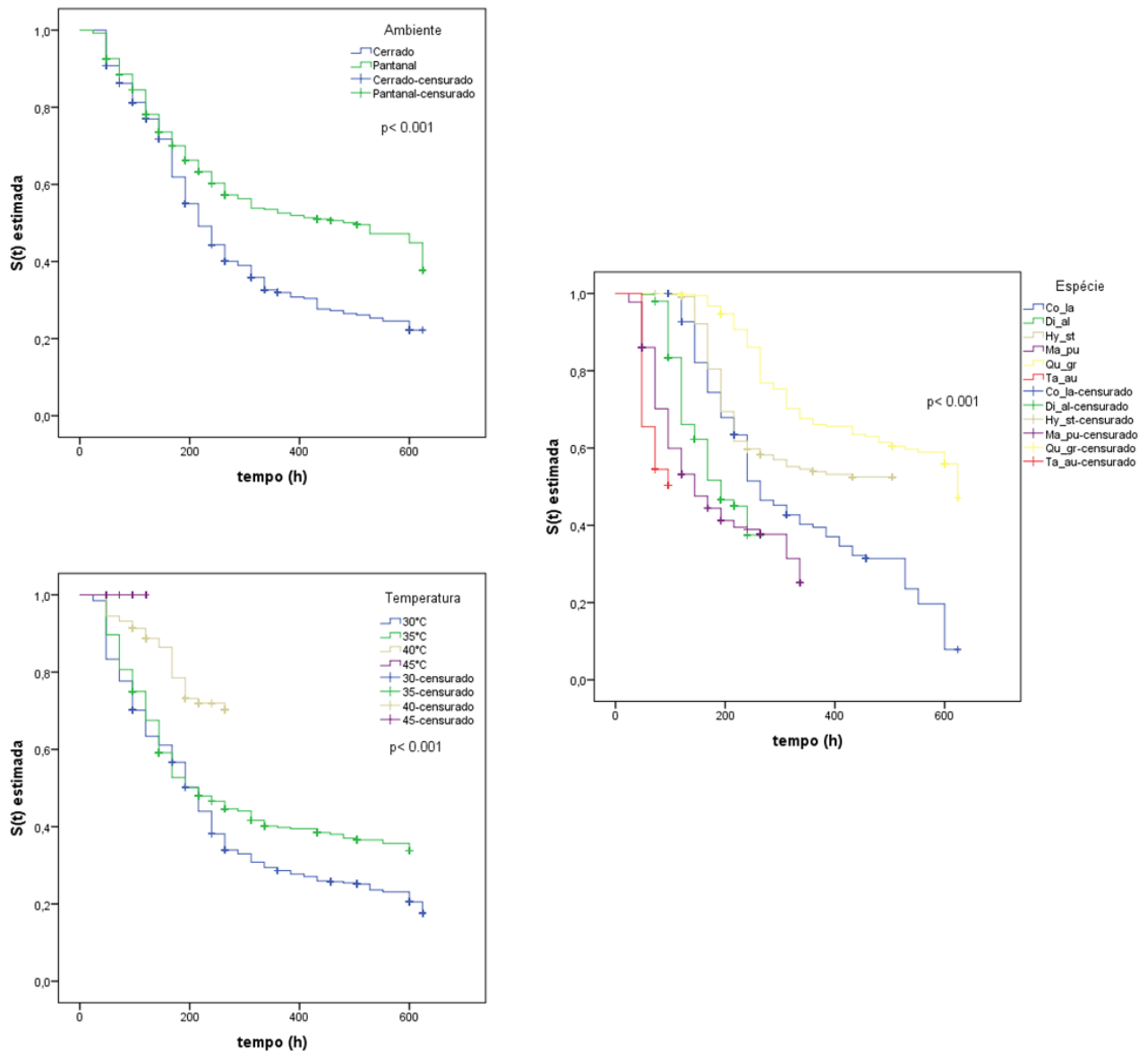
Os três fatores (ambiente, espécie e tratamentos) estão presentes em todos os cenários. Se eles e suas interações podem prever a performance de sobrevivência das sementes em cada cenário, isso foi acessado por modelagem para análise de sobrevivência, por modelo de Regressão de Cox (Colosimo & Giolo 2007). Este modelo foi abastecido com os fatores tidos como significativos pelo estimador de Kaplan-Meier, gerado pelo método “encaminhar Wald”, com probabilidades de entrada e saída por etapa de 0.05 e 0.1 respectivamente e máximo de 20 iterações. Do conjunto de dados para a modelagem foram excluídos os testes/tratamentos que não produziram qualquer germinação para o conjunto de espécies e ambientes naquele cenário. As interações dos fatores, expressas por asterisco (\*), de interesse ao propósito desta investigação são as que ocorrem com o ambiente (ambiente\*espécie; ambiente\*tratamento). Um modelo completo nesta situação seria:  $S(t) = A + E + T + AE + AT + e$ , onde  $A$  = ambiente;  $E$  = espécie;  $T$  = tratamento; e  $e$  = erro.

## Resultados

### Incremento de temperatura

Neste cenário, as sementes testadas apresentam performances de sobrevivência significativamente diferentes de acordo com o ambiente a que pertencem, a espécie e

temperaturas a que foram submetidas durante incubação (fig. 3). Não houve germinação sob 45°C. Sementes não germinadas não apresentaram viabilidade ao final dos testes.



**Figura 3:** Funções de sobrevivência  $[S(t)]$  baseadas em germinações a partir do total “1,0” de sementes. Aqui as sementes provieram de assembleias arbóreas conespecíficas de Cerrado e Pantanal e foram submetidas a temperaturas acima da ideal (30°C, controle) durante incubação. As funções foram construídas pelo estimador Kaplan-Meier e as comparações feitas pelo teste log rank (Mantel-Cox). A partir do topo e no sentido horário estão as variáveis ambiente de origem, espécie e temperatura (tratamentos), todas significativas para a função de sobrevivência destas sementes em um cenário de incremento de temperatura.

Aumentos de temperatura para além da considerada ideal (30°C) prejudicam a germinação das sementes de espécies arbóreas de Cerrado e Pantanal (fig. 3). Cada incremento de 5°C modificou significativamente a função de sobrevivência (todas as comparações geraram  $p < 0.001$ ), reduzindo o número de plântulas formadas e o tempo dessas

ocorrências. Os maiores valores de germinação foram observados para o Cerrado e para as espécies *C. langsdorffii* e *M. pubescens* (fig. 3). O aumento na temperatura de incubação reduz progressivamente o número de sementes germinadas.

Tratamento (temperaturas), espécie e ambiente de origem são variáveis significativas na predição da sobrevivência das sementes testadas dentro do cenário de temperaturas elevadas (tab. 2), assim como os termos de interação ambiente\*tratamento e ambiente\*espécie.

**Tabela 2:** Valores para modelagem de sobrevivência (por Regressão de Cox) em sementes de espécies arbóreas provenientes de assembleias conespecíficas de Cerrado e Pantanal submetidas a tratamentos de incremento de temperatura.

Testes de coeficientes de modelo Omnibus <sup>a</sup>							
Etapa	Verossimilhança de log -2	Geral (pontuação)			Mudança do bloco anterior		
		Qui-quadrado	df	Sig.	Qui-quadrado	df	Sig.
5	11537.292	1051.267	15	.000	949.325	15	.000

a. Iniciando bloco número 1. Método = Forward Stepwise (Wald)

Variáveis na equação							
		B	SE	Wald	df	Sig.	Exp(B)
Etapa 5	species			440.411	5	.000	
	sp1: Co_la	-2.545	.184	191.650	1	.000	.078
	sp2: Di_al	-1.566	.170	85.004	1	.000	.209
	sp3: Hy_st	-3.658	.225	264.246	1	.000	.026
	sp4: Ma_pu	-.893	.160	31.170	1	.000	.409
	sp5: Qu_gr	-3.373	.206	268.080	1	.000	.034
	environment (env)	.957	.221	18.800	1	.000	2.604
	treatment (ttm)			121.843	2	.000	
	ttm1: control	1.658	.158	109.690	1	.000	5.247
	ttm2: 35°C	1.599	.158	102.793	1	.000	4.950
	env*spp			68.871	5	.000	
	env*sp1	-.122	.225	.292	1	.589	.886
	env*sp2	-.218	.218	1.005	1	.316	.804

env*sp3	1.337	.253	27.880	1	.000	3.809
env*sp4	-.758	.213	12.673	1	.000	.468
env*sp5	-.417	.258	2.604	1	.107	.659
env*ttm			17.116	2	.000	
env*ttm1	-.486	.208	5.431	1	.020	.615
envi*ttm2	-.854	.212	16.184	1	.000	.426

*Copaifera langsdorffii* e *T. aurea* do Pantanal foram as únicas cuja germinabilidade não foi reduzida com o primeiro incremento de temperatura (tab. 3). Enquanto mais germinações são registradas na assembleia do Cerrado, as sementes do Pantanal tomam mais tempo para germinar sob estresse (termo de interação ambiente\*tratamento com  $p < 0.001$ ; ver também: fig. 3, tab. 3). *Q. grandiflora* do Pantanal e *C. langsdorffii* do Cerrado não germinaram sob 40°C.

**Tabela 3:** Parâmetros de germinação (germinabilidade: G; e tempo médio de germinação: AGT) entre sementes de pares conespecíficos (Cerrado x Pantanal) submetidas a diferentes temperaturas de incubação (T), sendo 30°C considerada controle.

nc: teste não conduzido por não haver germinação na condição anterior.

	T	<i>Copaifera langsdorffii</i>	<i>Dipteryx alata</i>	<i>Hymenaea stigonocarpa</i>	<i>Magonia pubescens</i>	<i>Qualea grandiflora</i>	<i>Tabebuia aurea</i>	Assembleia
<b>G (%)</b>								
Pantanal	30°C	38 ± 7	82 ± 5	30 ± 7	94 ± 3	68 ± 7	56 ± 7	61.3 ± 2.8
	35°C	62 ± 7	38 ± 7	28 ± 6	88 ± 5	24 ± 6	66 ± 7	51 ± 2.8
	40°C	28 ± 6	24 ± 6	6 ± 3	16 ± 5	0	48 ± 7	20.3 ± 2.3
	45°C	0	0	0	0	nc	0	0
Cerrado	30°C	96 ± 3	88 ± 5	70 ± 7	90 ± 4	62 ± 7	92 ± 4	83 ± 2.2
	35°C	70 ± 7	48 ± 7	62 ± 7	76 ± 6	28 ± 6	76 ± 6	60 ± 2.8
	40°C	0	32 ± 7	70 ± 7	4 ± 3	2 ± 2	44 ± 7	25.3 ± 2.5
	45°C	nc	0	0	0	0	0	0
<b>AGT (h)</b>								
Pantanal	30°C	242 ± 69	131 ± 31	259 ± 70	77 ± 42	296 ± 145	50 ± 6	157.3 ± 118.7
	35°C	142 ± 20	105 ± 16	231 ± 64	93 ± 36	304 ± 99	57 ± 13	125.8 ± 81
	40°C	142 ± 27	142 ± 45	160 ± 28	180 ± 44	-	55 ± 15	113.7 ± 57.4

	45°C	-	-	-	-	nc	-	-
	30°C	319 ± 120	125 ± 45	205 ± 30	76 ± 38	285 ± 95	56 ± 14	172 ± 122.8
Cerrado	35°C	175 ± 42	109 ± 26	154 ± 28	134 ± 101	411 ± 124	57 ± 13	147.3 ± 106.7
	40°C	-	153 ± 28	178 ± 16	120	192	60 ± 18	137.4 ± 54.7
	45°C	nc	-	-	-	-	-	-

As sementes de *H. stigonocarpa* sofreram escafrificação mecânica imediatamente antes da incubação.

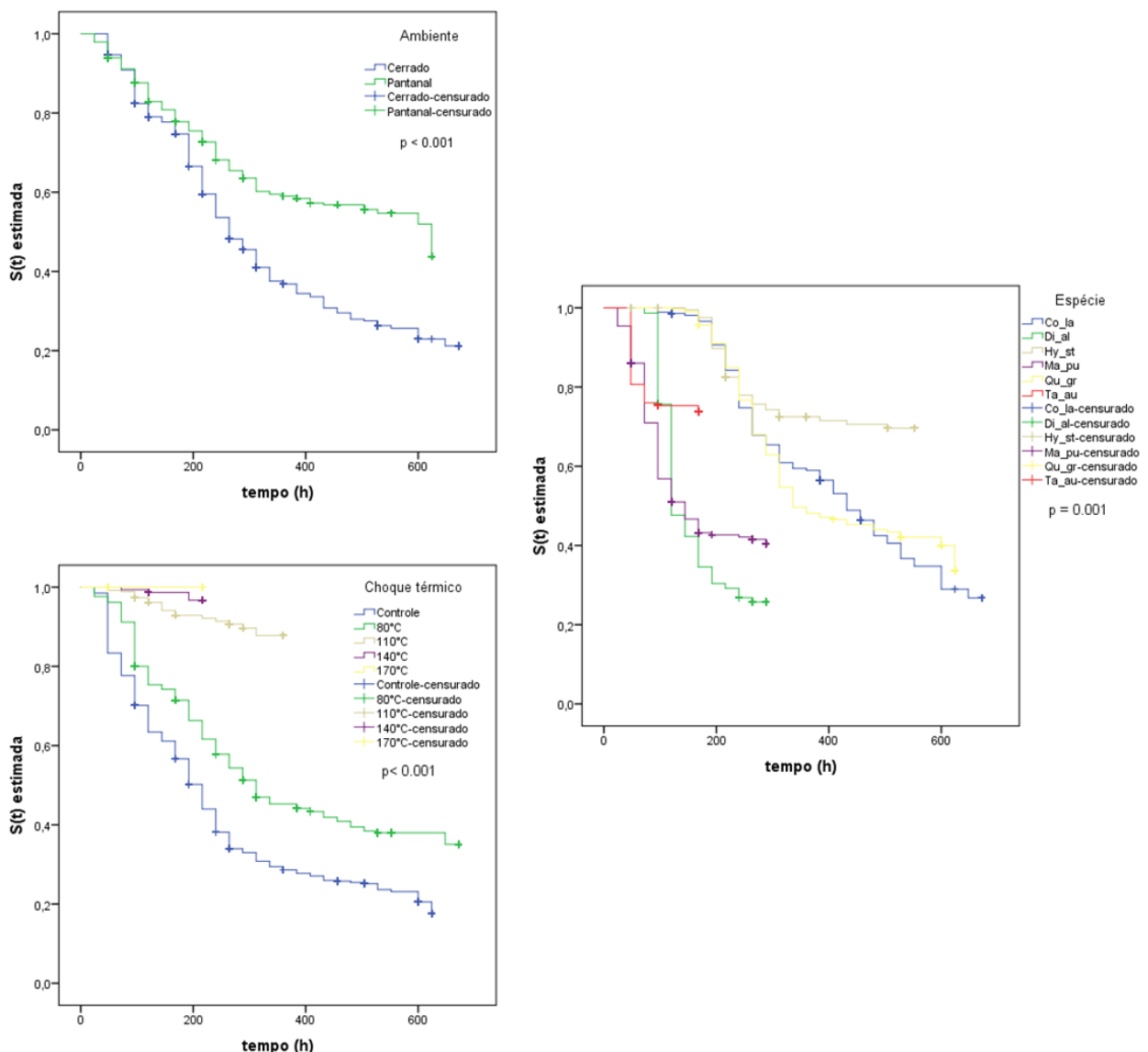
Conduzindo a análise de sobrevivência dentro de cada assembleia, foram revelados seus pontos de sensibilidade, ou seja, a partir de qual temperatura aquele grupo de sementes mostra performance de sobrevivência significativamente inferior. Neste cenário, a assembleia Cerrado já é sensível na passagem de 30°C para 35°C, enquanto o limiar da assembleia Pantanal está entre 35°C e 40°C (tab. 4).

**Tabela 4:** Análise de sensibilidade por comparações de pares das funções de sobrevivência de sementes de espécies arbóreas provenientes de Cerrado e Pantanal submetidas a tratamentos de incremento de temperatura durante incubação. As probabilidades foram geradas pelo estimador Kaplan-Meier, com comparações de pares por teste log rank (Mantel-Cox). Em negrito estão destacados os pontos diferenciais de sensibilidade para as duas assembleias.

		30°C		35°C		40°C	
		Qui-quadrado	Sig.	Qui-quadrado	Sig.	Qui-quadrado	Sig.
Cerrado	30°C			13.824	.000	35.971	.000
	35°C	13.824	<b>.000</b>			24.768	.000
	40°C	35.971	.000	24.768	.000		
	45°C	79.189	.000	57.099	.000	16.789	.000
Pantanal	30°C			.826	.364	62.224	.000
	35°C	.826	<b>.364</b>			50.612	.000
	40°C	62.224	.000	50.612	.000		
	45°C	85.355	.000	86.821	.000	30.248	.000

## Choques térmicos

Assim como no cenário anterior, aqui a sobrevivência das sementes é significativamente afetada pela espécie a que pertencem, seu ambiente de origem e tratamento, ou seja, intensidade do choque térmico quanto à temperatura (fig. 4). Não houve germinação sob choque a 170°C. Cada incremento de 30°C permitiu menos sobreviventes, sendo drástica a mudança de performance entre 80°C e 110°C. O Cerrado registrou o maior número de germinações, com *C. langsdorffii* e *D. alata* sendo as espécies que mais contribuíram neste cenário. Sementes não germinadas não apresentaram viabilidade ao final dos testes.



**Figura 4:** Funções de sobrevivência [ $S(t)$ ] baseadas em germinações a partir do total “1,0” de sementes. Aqui as sementes provieram de assembleias arbóreas conespecíficas de Cerrado e Pantanal e foram submetidas a choques térmicos de diferentes temperaturas durante cinco minutos, prévios à incubação. As funções foram construídas pelo estimador Kaplan-Meier e as comparações feitas pelo teste log rank



(Mantel-Cox). A partir do topo e no sentido horário estão as variáveis ambiente de origem, espécie e choque térmico, todas significativas para a função de sobrevivência destas sementes.

Tratamento (choque térmico), espécie e ambiente de origem são variáveis significativas na predição da sobrevivência das sementes aqui testadas (tab. 5), assim como o termo de interação ambiente\*espécie. A interação ambiente\*tratamento não foi significativa para o modelo de Cox ( $p= 0.3$ ).

**Tabela 5:** Valores para modelagem de função de sobrevivência (por Regressão de Cox) em sementes de espécies arbóreas provenientes de assembleias conespecíficas de Cerrado e Pantanal submetidas a choques térmicos.

Testes de coeficientes de modelo Omnibus <sup>a</sup>							
Etapa	Verossimilhança de log -2	Geral (pontuação)			Mudança do bloco anterior		
		Qui-quadrado	df	Sig.	Qui-quadrado	df	Sig.
4	9438.881	951.487	14	.000	1112.231	14	.000

a. Iniciando bloco número 1. Método = Forward Stepwise (Wald)

Variáveis na equação							
		B	SE	Wald	df	Sig.	Exp(B)
Etapa 4	species			438.455	5	.000	
	sp1: Co_la	-2.297	.294	60.998	1	.000	.101
	sp2: Di_al	.421	.220	3.649	1	.056	1.524
	sp3: Hy_st	-2.173	.276	61.923	1	.000	.114
	sp4: Ma_pu	1.516	.214	50.081	1	.000	4.553
	sp5: Qu_gr	-1.122	.237	22.473	1	.000	.326
	environment (env)	1.058	.240	19.424	1	.000	2.880
	treatment (ttm)			345.232	3	.000	
	ttm 1: 110°C	-2.725	.196	194.278	1	.000	.066
	ttm 2: 140°C	-3.350	.585	32.771	1	.000	.035
	ttm 3: Controle	.565	.077	53.970	1	.000	1.760
	env*spp			92.422	5	.000	
	env*sp1	.493	.339	2.117	1	.146	1.637
	env*sp2	-1.279	.290	19.490	1	.000	.278

env*sp3	.475	.330	2.067	1	.151	1.608
env*sp4	-1.102	.278	15.770	1	.000	.332
env*sp5	-1.341	.302	19.697	1	.000	.262

Não houve espécie, de qualquer ambiente, cuja germinação fosse favorecida pelo choque térmico (tab. 6) e, de forma geral, mais germinações são registradas na assembleia do Cerrado. Provém do Pantanal os casos excepcionais de germinações após choque de 140°C.

**Tabela 6:** Parâmetros de germinação (germinabilidade: G; e tempo médio de germinação: AGT) entre sementes de pares conespecíficos (Cerrado x Pantanal) submetidas a diferentes choques térmicos por cinco minutos. nc: teste não conduzido por não haver germinação na condição anterior.

	Choque térmico	<i>Copaifera langsdorffii</i>	<i>Dipteryx alata</i>	<i>Hymenaea stigonocarpa</i>	<i>Magonia pubescens</i>	<i>Qualea grandiflora</i>	<i>Tabebuia aurea</i>	Assembleia
G (%)								
Pantanal	Controle	38 ± 7	82 ± 5	30 ± 7	94 ± 3	68 ± 7	56 ± 7	61.3 ± 2.8
	80°C	6 ± 3	78 ± 6	22 ± 6	78 ± 6	64 ± 7	2 ± 2	41.7 ± 2.8
	110°C	0	0	4 ± 3	24 ± 6	0	0	4.6 ± 1.2
	140°C	nc	nc	2 ± 2	4 ± 3	nc	nc	3 ± 1.4
	170°C	nc	nc	0	0	nc	nc	0
Cerrado	Controle	96 ± 3	88 ± 5	70 ± 7	90 ± 4	62 ± 7	92 ± 4	83 ± 2.2
	80°C	76 ± 6	64 ± 7	62 ± 7	92 ± 4	48 ± 7	0	57 ± 2.9
	110°C	8 ± 4	0	0	30 ± 6	0	nc	6.3 ± 2.6
	140°C	0	nc	nc	0	nc	nc	0
	170°C	nc	nc	nc	nc	nc	nc	nc
AGT (h)								
Pantanal	Controle	242 ± 69	131 ± 31	259 ± 70	77 ± 42	296 ± 145	50 ± 6	157.3 ± 118.7
	80°C	288 ± 24	114 ± 20	251 ± 96	54 ± 28	275 ± 59	168	191.7 ± 95.2
	110°C	-	-	264 ± 68	136 ± 63	-	-	200 ± 90.5
	140°C	nc	nc	192	96 ± 34	nc	nc	144 ± 67.9
	170°C	nc	nc	-	-	nc	nc	-

Cerrado	Controle	319 ± 120	125 ± 45	205 ± 30	76 ± 38	285 ± 95	56 ± 14	172 ± 122.8
	80°C	304 ± 116	116 ± 46	208 ± 29	90 ± 20	290 ± 96	-	201.7 ± 97.8
	110°C	96	-	-	115 ± 65	-	nc	105.6 ± 13.6
	140°C	-	nc	nc	-	nc	nc	-
	170°C	nc	nc	nc	nc	nc	nc	nc

As sementes de *H. stigonocarpa* sofreram escarificação mecânica imediatamente antes da incubação.

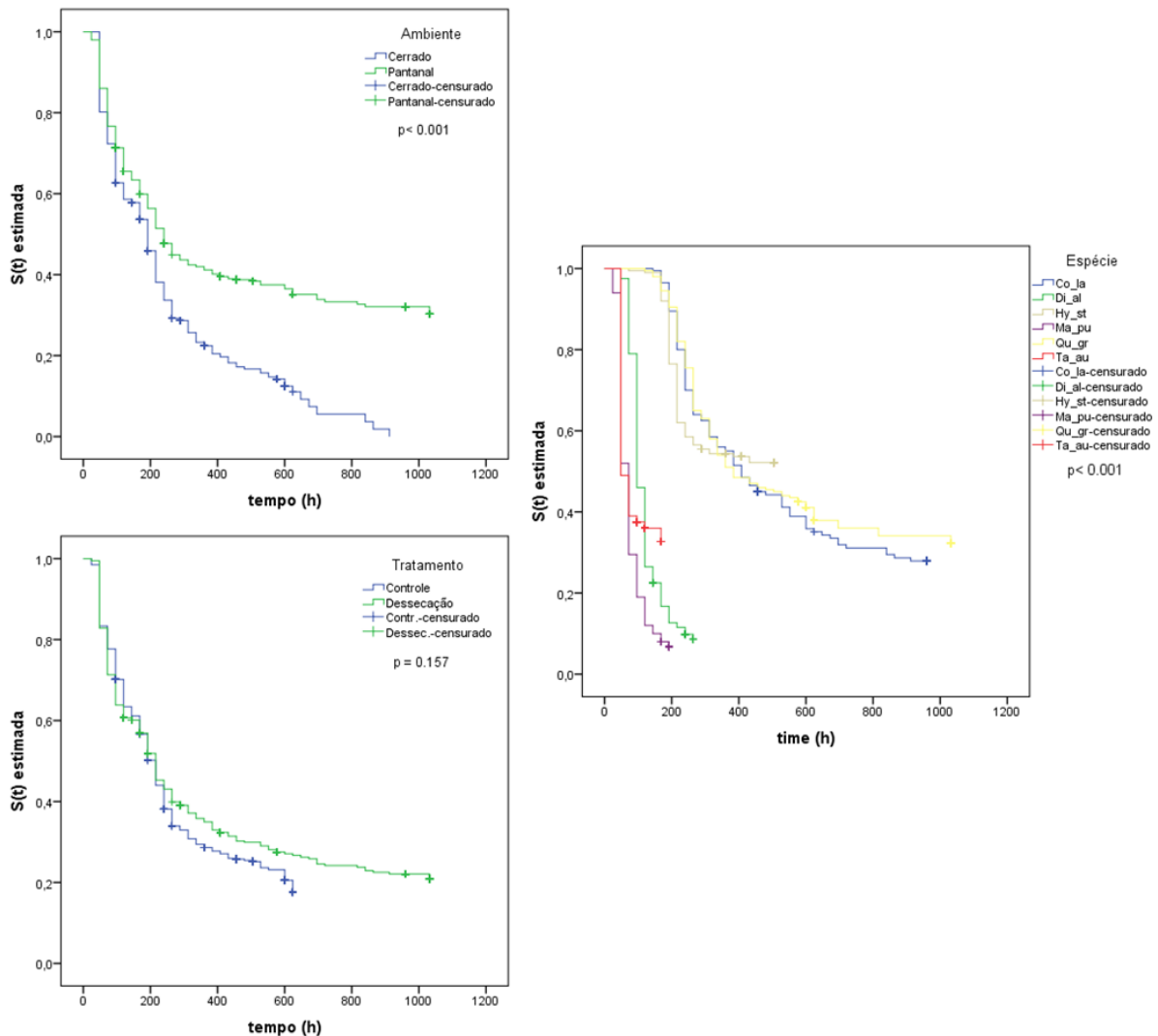
Na identificação dos pontos de sensibilidade, Cerrado e Pantanal são semelhantes na sensibilidade já ao primeiro estágio de choque térmico (80°C), apresentando performance inferior ao controle (tab. 7). O aumento de intensidade de 110 para 140°C não modifica significativamente a função de sobrevivência de sementes do Pantanal.

**Tabela 7:** Análise de sensibilidade por comparações de pares das funções de sobrevivência de sementes de espécies arbóreas provenientes de Cerrado e Pantanal submetidas a choques térmicos prévios à incubação. As probabilidades foram geradas pelo estimador Kaplan-Meier, com comparações de pares por teste log rank (Mantel-Cox). Em negrito estão destacados os pontos diferenciais de sensibilidade para as duas assembleias.

Cerrado									
		Controle		80°C		110°C		140°C	
tratamentos		Qui-quadrado	Sig.	Qui-quadrado	Sig.	Qui-quadrado	Sig.	Qui-quadrado	Sig.
Log Rank test	Controle			29.030	.000	119.724	.000	46.862	.000
	80°C	29.030	.000			51.695	.000	15.384	.000
	110°C	119.724	.000	51.695	.000			4.445	.035
	140°C	46.862	.000	15.384	.000	4.445	<b>.035</b>		
	170°C	58.715	.000	31.862	.000	4.907	.027		
Pantanal									
Log Rank test	Controle			17.366	.000	123.466	.000	49.070	.000
	80°C	17.366	.000			66.607	.000	25.333	.000
	110°C	123.466	.000	66.607	.000			.474	.491
	140°C	49.070	.000	25.333	.000	.474	<b>.491</b>		
	170°C	44.706	.000	21.923	.000	3.743	.053	1.965	.161

## Dessecação

Aqui as sementes testadas apresentam performances de sobrevivência significativamente afetadas pela espécie a que pertencem e seu ambiente de origem, mas não pelo tratamento de dessecação (fig. 5), o que já aponta para tolerância a este fator. Assim como nos cenários anteriores, mais germinações são observadas no Cerrado. Sementes não germinadas não apresentaram viabilidade ao final dos testes.



**Figura 5:** Funções de sobrevivência  $[S(t)]$  baseadas em germinações a partir do total “1,0” de sementes. Aqui as sementes provieram de assembleias arbóreas conespecíficas de Cerrado e Pantanal e foram submetidas à dessecação prévia à incubação. As funções foram construídas pelo estimador Kaplan-Meier e as comparações feitas pelo teste log rank (Mantel-Cox). A partir do topo e no sentido horário estão as variáveis ambiente de origem, espécie e tratamento (dessecação e controle), esta última não afetando significativamente a função de sobrevivência destas sementes.

Espécie e procedência são variáveis significativas na predição da sobrevivência das sementes testadas no contexto da dessecação (tab. 8), assim como o termo de interação ambiente\*espécie.

**Tabela 8:** Valores para modelagem de função de sobrevivência (por Regressão de Cox) em sementes de espécies arbóreas provenientes de assembleias conespecíficas de Cerrado e Pantanal submetidas a tratamento de dessecação.

<b>Testes de coeficientes de modelo Omnibus<sup>a</sup></b>							
Etapa	Verossimilhança de log -2	Geral (pontuação)			Mudança do bloco anterior		
		Qui-quadrado	df	Sig.	Qui-quadrado	df	Sig.
3	9934.088	1057.005	11	.000	950.249	11	.000
a. Iniciando bloco número 1. Método = Forward Stepwise (Wald)							
<b>Variáveis na equação</b>							
		B	SE	Wald	df	Sig.	Exp(B)
Etapa 3	Espécie (sp)			539.003	5	.000	
	sp1: Co_la	-2.973	.253	138.511	1	.000	.051
	sp2: Di_al	.064	.190	.113	1	.737	1.066
	sp3: Hy_st	-3.097	.275	126.587	1	.000	.045
	sp4: Ma_pu	1.143	.186	37.764	1	.000	3.136
	sp5: Qu_gr	-2.104	.219	91.922	1	.000	.122
	Ambiente (env)	1.206	.190	40.235	1	.000	3.339
	env*spp			128.738	5	.000	
	env*sp1	.346	.278	1.546	1	.214	1.413
	env*sp2	-1.147	.242	22.422	1	.000	.318
	env*sp3	.671	.309	4.705	1	.030	1.956
	env*sp4	-1.606	.241	44.327	1	.000	.201
	env*sp5	-1.332	.265	25.296	1	.000	.264

*Copaifera langsdorffii* do Cerrado e *M. pubescens* do Pantanal foram as únicas a alcançar 100% de germinação (tab. 9): sob quaisquer cenários e tratamentos, o máximo de germinação foi alcançado após dessecação.

**Tabela 9:** Comparação dos parâmetros de germinação (germinabilidade: G; e tempo médio de germinação: AGT) e dos teores de umidade (Cw) entre sementes de pares conespecíficos (Cerrado x Pantanal) submetidas a dessecação (Dess.), exceto controle (Cont.).

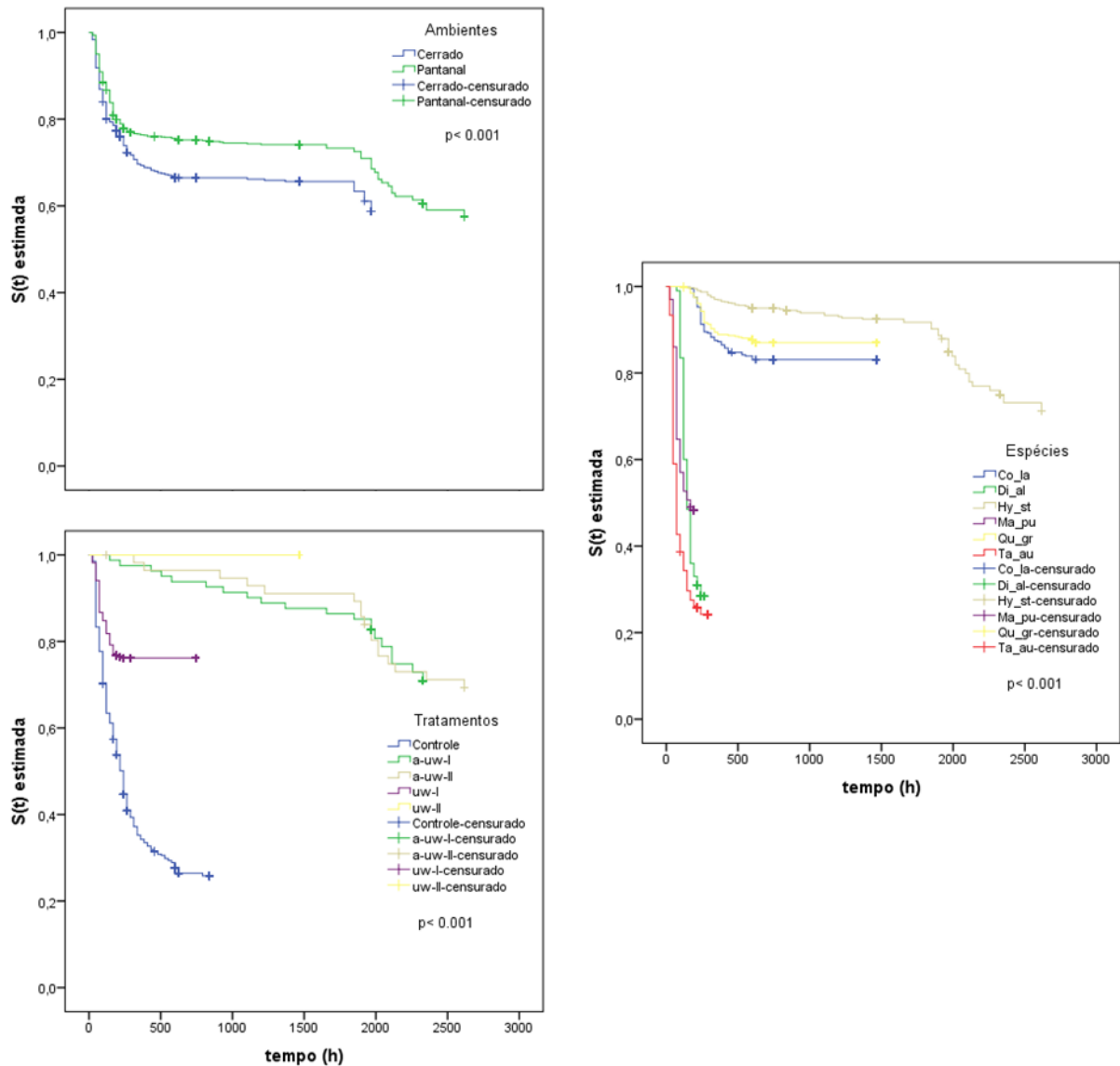
Ambiente	Tratamento	<i>Copaifera langsdorffii</i>	<i>Dipteryx alata</i>	<i>Hymenaea stigonocarpa</i>	<i>Magonia obovata</i>	<i>Qualea grandiflora</i>	<i>Tabebuia aurea</i>	Assembleia
G (%)								
Pantanal	Cont.	38 ± 7	82 ± 5	30 ± 7	94 ± 3	68 ± 7	56 ± 7	61.3 ± 2.8
	Dess.	30 ± 7	98 ± 2	16 ± 5	100	66 ± 7	28 ± 6	56.3 ± 2.8
Cerrado	Cont.	96 ± 3	88 ± 5	70 ± 7	90 ± 4	62 ± 7	92 ± 4	83 ± 2.2
	Dess.	100	88 ± 5	70 ± 7	88 ± 5	50 ± 7	80 ± 6	79.3 ± 2.8
AGT (h)								
Pantanal	Cont.	242 ± 69	131 ± 31	259 ± 70	77 ± 42	296 ± 145	50 ± 6	157.3 ± 118.7
	Dess.	389 ± 217	96 ± 40	204 ± 34	61 ± 18	340 ± 190	55 ± 20	190.8 ± 145.5
Cerrado	Cont.	319 ± 120	125 ± 45	205 ± 30	76 ± 38	285 ± 95	56 ± 14	172 ± 122.8
	Dess.	366 ± 195	90 ± 20	195 ± 34	64 ± 30	324 ± 119	57 ± 24	182.6 ± 135.7
Cw (%)								
Pantanal	Cont.	17.3 ± 0.7	6.9 ± 0.4	10.9 ± 0.8	11.5 ± 3.4	10.6 ± 0.9	8.7 ± 0.4	11 ± 3.5
	Dess.	4.9 ± 0.8	3.2 ± 1.4	4.1 ± 0.3	1.1 ± 0.6	3.7 ± 0.4	1.5 ± 1.8	3.1 ± 1.5
Cerrado	Cont.	11 ± 0.6	8.1 ± 0.2	10.7 ± 0.4	7.4 ± 0.2	9 ± 0.3	8 ± 0.3	9 ± 1.5
	Dess.	4.7 ± 0.5	3 ± 1.6	4.3 ± 0.6	0.7 ± 0.4	3.5 ± 1.9	2 ± 1.7	3 ± 1.5

As sementes de *H. stigonocarpa* sofreram escarificação mecânica após dessecação e antes da incubação nas câmaras germinadoras.

## Inundação

A sobrevivência das sementes sob inundação é significativamente afetada pela espécie a que pertencem, seu ambiente de origem e tratamentos de inundação (fig. 6). Não houve germinação no segundo período de submersão (uw-II, do 32° ao 61° dia) e não estavam

viáveis as sementes não germinadas até o final dos experimentos. Na predição de sobrevivência, além dos três fatores já citados, são também determinantes as interações ambiente\*espécie e ambiente\*tratamento (tab. 10)



**Figura 6:** Funções de sobrevivência [ $S(t)$ ] baseadas em germinações a partir do total “1,0” de sementes. As sementes provieram de assembleias arbóreas conespecíficas de Cerrado e Pantanal e foram submetidas a tratamentos de inundação (em submersão por 31 dias: uw-I; em submersão por 61 dias, com monitoramento do 32° ao 61° dia: uw-II; sementes incubadas após submersão por 31 e 61 dias: a-uw-I e a-uw-II, respectivamente). As funções foram construídas pelo estimador Kaplan-Meier e as comparações feitas pelo teste log rank (Mantel-Cox). A partir do topo e no sentido horário estão as variáveis ambiente de origem, espécie e tratamentos de inundação, todas significativas para a função de sobrevivência destas sementes.

**Tabela 10:** Valores para modelagem de função de sobrevivência (por Regressão de Cox) em sementes de espécies arbóreas provenientes de assembleias conespecíficas de Cerrado e Pantanal submetidas a testes de inundação (em submersão por 31 dias: uw-I; uw-II; sementes incubadas após submersão por 31 e 61 dias: a-uw-I e a-uw-II, respectivamente).

<b>Testes de coeficientes de modelo Omnibus<sup>a</sup></b>							
Etapa	Verossimilhança de log -2	Geral (pontuação)			Mudança do bloco anterior		
		Qui-quadrado	df	Sig.	Qui-quadrado	df	Sig.
5	9188.722	2178.185	17	0.000	1746.973	17	0.000
a. Iniciando bloco número 1. Método = Forward Stepwise (Wald)							
<b>Variáveis na equação</b>							
		B	SE	Wald	df	Sig.	Exp(B)
Etapa 5	Espécie (sp)			414.165	5	.000	
	sp1: Co_la	-3.610	.265	185.846	1	.000	.027
	sp2: Di_al	-.783	.164	22.801	1	.000	.457
	sp3: Hy_st	-4.960	.343	209.584	1	.000	.007
	sp4: Ma_pu	-.234	.153	2.352	1	.125	.791
	sp5: Qu_gr	-3.080	.218	200.364	1	.000	.046
	Ambiente (env)	.457	.162	7.913	1	.005	1.579
	Tratamento (ttm)			173.253	3	.000	
	ttm1: controle	1.585	.123	166.423	1	.000	4.879
	ttm2: a-uw-I	.307	.411	.558	1	.455	1.359
	ttm3: a-uw-II	-.069	.432	.026	1	.873	.933
	env*spp			37.789	5	.000	
	env*sp1	.342	.306	1.251	1	.263	1.408
	env*sp2	-.779	.226	11.892	1	.001	.459
	env*sp3	.379	.392	.936	1	.333	1.461
	env*sp4	-.878	.213	16.951	1	.000	.415
	env*sp5	-.877	.289	9.224	1	.002	.416
	env*ttm			21.393	3	.000	



env*ttm1	.404	.166	5.931	1	.015	1.497
env*ttm2	-.564	.511	1.217	1	.270	.569
env*ttm3	1.532	.534	8.241	1	.004	4.628

A inundaç o promove maior variabilidade nos par metros que os estressores anteriores (incremento de temperatura, choque t rmico e desseca o) (tab. 11).

**Tabela 11:** Par metros de germina o (germinabilidade: G; e tempo m dio de germina o: AGT) e flutuabilidade para sementes de pares conespecíficos (Cerrado x Pantanal) submetidas a testes de inunda o, exceto controle. Em submers o por 31 dias: uw-I; em submers o por 61 dias, com monitoramento do 32  ao 61  dia: uw-II; sementes incubadas ap s submers o por 31 e 61 dias: a-uw-I e a-uw-II, respectivamente; nc: teste n o conduzido por esgotamento na condi o anterior.

	Teste	<i>Copaifera</i>	<i>Dipteryx</i>	<i>Hymenaea</i>	<i>Magonia</i>	<i>Qualea</i>	<i>Tabebuia</i>	Assembleia
		<i>langsdorffii</i>	<i>alata</i>	<i>stigonocarpa</i>	<i>pubescens</i>	<i>grandiflora</i>	<i>aurea</i>	
G (%)								
Pantanal	Controle	38 ± 7	82 ± 5	14 ± 5	94 ± 3	68 ± 7	56 ± 7	58.7 ± 3.1
	uw-I	0	64 ± 5	0	36 ± 5	0	69 ± 5	28.2 ± 1.9
	a-uw-I	0	nc	28 ± 6	nc	0	nc	5 ± 1.2
	uw-II	0	nc	0	nc	0	nc	0
	a-uw-II	nc	nc	24 ± 6	nc	0	nc	4 ± 1.1
Cerrado	Controle	96 ± 3	88 ± 5	38 ± 7	90 ± 4	62 ± 7	92 ± 4	77.7 ± 2.4
	uw-I	0	48 ± 5	0	27	0	73	24.7 ± 1.8
	a-uw-I	nc	nc	<u>20 ± 7</u>	nc	0	nc	3.3 ± 0.7
	uw-II	nc	nc	0	nc	0	nc	0
	a-uw-II	nc	nc	<u>83.3 ± 15</u>	nc	0	nc	1.6 ± 0.7
AGT (h)								
Pantanal	Controle	242 ± 69	131 ± 31	415 ± 204	77 ± 42	296 ± 145	50 ± 6	201.9 ± 141.3
	uw-I	-	161 ± 43	-	87 ± 29	-	90 ± 47	112.6 ± 42.2
	a-uw-I	-	nc	1639 ± 590	nc	-	nc	
	uw-II	-	nc	-	nc	-	nc	
	a-uw-II	nc	nc	1854 ± 610	nc	-	nc	

Cerrado	Controle	319 ± 120	125 ± 45	342 ± 117	76 ± 38	285 ± 95	56 ± 14	200.5 ± 129.1
	uw-I	-	125 ± 16	-	79 ± 16	-	66 ± 45	102 ± 32.4
	a-uw-I	-	-	772 ± 732	nc	-	-	
	uw-II	nc	nc	-	nc	-	nc	
	a-uw-II	nc	nc	1282 ± 653	nc	-	nc	
Flutuação								
Pantanal	semana 1	ausente	ausente	ausente	100	80	100	
	semana 2	ausente	ausente	ausente	0	0	0	
	semana 3	ausente	ausente	ausente	0	0	0	
	semana 4	ausente	ausente	ausente	0	0	0	
Cerrado	semana 1	ausente	ausente	ausente	100	22	100	
	semana 2	ausente	ausente	ausente	0	0	0	
	semana 3	ausente	ausente	ausente	0	0	0	
	semana 4	ausente	ausente	ausente	0	0	0	

AGT sem desvio padrão significa germinação de uma única semente ou de mais sementes em um único momento de observação; As alas de *T. aurea* e *Q. grandiflora* foram removidas para os testes de inundação. Em *H. stigonocarpa* apenas 30 e 6 sementes chegaram ao final dos períodos de alagamento para os testes a-uw-I e II, respectivamente.

As assembleias apresentam sementes sensíveis neste cenário (tab. 12), com diferenças estabelecidas entre o controle e quaisquer das simulações de inundação.

**Tabela 12:** Detecção de sensibilidade de sementes de espécies arbóreas do Cerrado e do Pantanal a inundação; comparações de pares geradas pelo estimador Kaplan-Meier, seguido de teste log rank dentro da análise de sobrevivência. Os tratamentos foram: em submersão por 31 dias: uw-I; em submersão por 61 dias, com monitoramento do 32° ao 61° dia: uw-II; sementes incubadas após submersão por 31 e 61 dias: a-uw-I e a-uw-II, respectivamente.

<b>Cerrado</b>									
Tratamento	Controle		a-uw-I		a-uw-II		uw-I		Sig.
	Qui-quadrado	Sig.	Qui-quadrado	Sig.	Qui-quadrado	Sig.	Qui-quadrado		
Controle			66.330	.000	33.925	.000	214.414	.000	
Log Rank (Mantel-Cox)	a-uw-I	66.330	.000		11.388	.001	11.820	.001	
	a-uw-II	33.925	.000	11.388	.001		11.330	.001	
	uw-I	214.414	.000	11.820	.001	11.330	.001		
	uw-II	301.511	.000	34.502	.000	120.154	.000	51.672	.000
<b>Pantanal</b>									
Controle			74.764	.000	70.563	.000	99.905	.000	
Log Rank (Mantel-Cox)	a-uw-I	74.764	.000		.878	.349	23.461	.000	
	a-uw-II	70.563	.000	.878	.349		20.988	.000	
	uw-I	99.905	.000	23.461	.000	20.988	.000		
	uw-II	291.268	.000	31.257	.000	12.122	.000	86.846	.000

## Discussão

Sementes do Pantanal são mais tolerantes aos filtros ambientais. Sob temperaturas altas modificam sua performance de sobrevivência na passagem de 35 para 40°, enquanto as do Cerrado o fazem entre 30 e 35°C (tab. 4); sob choques térmicos, embora sensíveis como as do Cerrado já na primeira simulação de fogo sob 80°C (tab. 7), sua função de sobrevivência não é alterada quando a intensidade do choque passa de 110 para 140°C; idem para inundação, com manutenção da função de sobrevivência após o aumento do prazo de submersão de 31 para 61 dias (tab. 12). Dessecação foi o único filtro ambiental sob o qual ambas as assembleias mantiveram sua performance de sobrevivência semelhante ao controle (tab. 11).

Para as tolerâncias mapeadas, temos a confirmação da hipótese da germinação como determinante do nicho ecológico nos cenários de dessecação, para o qual não se esperava

tolerâncias diferenciais entre assembleias; e inundação, no qual se esperava tolerância maior pelas sementes do Pantanal. A análise estatística não aponta para a associação investigada nos cenários de altas temperaturas e fogo, onde se esperava semelhança no primeiro e melhor desempenho do Cerrado no segundo. Antes de refutar a hipótese nestas circunstâncias, precisamos tomar em conta o comportamento geral de germinação.

Uma generalização pode ser feita: para quase todos os cenários (exceto inundação) sementes do Cerrado apresentam maior germinabilidade (figs. 3 a 6). Germinabilidade maior sinaliza “fatores ambientais mais favoráveis operando durante o desenvolvimento e maturação da sementes” (Gutterman 2000) e fatores ambientais são componentes dos efeitos maternos a que a semente está sujeita (Roach & Wulff 1987). Isto pode ser entendido como mais severidade no filtro ambiental (ou no conjunto de filtros) do Pantanal em relação ao Cerrado, o que correspondeu a um comportamento germinativo distinto.

Se considerarmos a dinâmica hidrológica dos dois biomas, percebemos que a janela favorável ao desenvolvimento de uma planta, e conseqüentemente de suas sementes, é menor no Pantanal. Na planície de inundação, além de enfrentarem a estação seca tal qual o fazem as plantas do Cerrado, com possibilidades de estresse hídrico, temperaturas elevadas e possíveis choques térmicos causados por queimadas, as árvores do Pantanal também estão sujeitas ao estresse adicional causado pela inundação. Em um dado período, as plantas do Cerrado estão em franca estação favorável, chuvosa, enquanto as do Pantanal passam por inundação, durante a qual a disponibilidade de oxigênio é drasticamente reduzida e as árvores param seu crescimento (Schöngart *et al.* 2002; Parolin & Wittmann 2010). Nesta parada de desenvolvimento, menos recursos ficam disponíveis à formação de sementes. É neste momento que incide o efeito materno (Roach & Wulff 1987; Gutterman 2000), em que tanto o estado fisiológico/fitossanitário da planta matriz quanto as influências do ambiente interferem na formação das sementes.

Nosso desenho amostral tentou evitar o efeito materno de uma ou poucas matrizes sobre o lote de sementes que representa cada assembleia, mas não evitaria um efeito sobre todas as matrizes: é o que aqui chamamos de “ambiente”, trazido à comparação. Por conta de uma menor janela favorável ao desenvolvimento, a assembleia de árvores do Pantanal teria prejudicada a sua formação de sementes em comparação à do Cerrado, cuja maior germinabilidade foi confirmada em praticamente todos os experimentos e cenários.

O único cenário no qual a maior germinabilidade não é observada no Cerrado é o de inundação. Ali as germinabilidades são semelhantes mas os tempos de germinação são diferentes (fig. 6; tab. 11), sendo mais lentas as sementes do Pantanal. Tempo de germinação é um dos parâmetros que pode descrever estratégias de adaptação das sementes (Kos & Poschlod 2010), com valores maiores, provenientes de germinação mais lenta ou espaçada no

tempo, associados a ambientes de maior imprevisibilidade ou menos favoráveis (Leck *et al.* 1989). Em tais ambientes, este tempo prolongado é uma “aposta” da espécie para acertar um momento adequado de germinação (bet-hedging strategy) em um cenário imprevisível (Ooi *et al.* 2009). Germinações mais lentas em espécies de ambientes mais imprevisíveis foram observadas por Ribeiro *et al.* 2014, em uma comparação savana x floresta. Aqui, podemos associar o aumento do tempo de germinação não à imprevisibilidade do ambiente, uma vez que o pulso de inundação é previsível (Junk *et al.* 1989), mas sim a um ambiente menos favorável, com uma janela de oportunidade comparativamente menor.

A con especificidade das assembleias comparadas reforça a relação de dependência entre o comportamento germinativo e o local de procedência da semente. Os modelos comprovam a relação ambiente x comportamento germinativo registrando, em todos os cenários, o ambiente e sua interação com a espécie como determinantes na função de sobrevivência. Uma dada espécie apresenta desempenho germinativo diferente de acordo com a origem de suas sementes.

Sendo as sementes do Pantanal mais tolerantes aos filtros do que as de Cerrado, e sendo a inundação o filtro diferencial naquele ambiente, poderíamos supor que o mecanismo que levou as sementes a tolerarem inundação também conduz a uma tolerância aos demais filtros. Ou ainda, todas as tolerâncias seriam o produto secundário de um mecanismo que está protegendo a semente de um fator ainda não identificado. Como for, é mais provável estarmos diante de um caso de exaptação (Gould & Vrba 1982). Supostas exaptações ao fogo, resultantes de uma adaptação anterior à dessecação, tem sido observadas ou assim interpretadas em diferentes savanas do mundo (Bradshaw *et al.* 2011; Keeley *et al.* 2011; Ramos *et al.* 2016 in press).

Se nossos resultados mostram sementes mais tolerantes a um ambiente mais estressante, então temos a confirmação, para o caso de assembleias arbóreas de Pantanal e Cerrado, da relação entre nicho ecológico e um dos aspectos do nicho de regeneração (a germinação). Isto vai na direção oposta do que afirma Fenner & Thompson (2005), para os quais já teríamos muitos exemplos para discordar de Grubb. Para tratar a questão em termos evolutivos seria necessário, como recomenda Roach & Wulff (1987), submeter as matrizes do Pantanal às condições de formação de sementes pelas quais passa as matrizes do Cerrado, e também o inverso, para sabermos se o comportamento germinativo aqui demonstrado é resultado da plasticidade das sementes ou se trata já da seleção do mais apto ao ambiente alagável. Tanto o termo adaptação quanto exaptação podem ser usados apenas como produto de seleção pelo ambiente (Gould & Vrba 1982; Bradshaw *et al.* 2011). Embora de difícil, senão impossível execução com espécimes arbóreos, a nova hipótese pode vir a ser testada com plantas herbáceas ou arbustivas de rápido crescimento em jardim controlado.

Se o Pantanal pode ser entendido como um sistema savânico alagável (Eiten 1982; Silva & Bates 2002) a inundaç o precisa ser compreendida como uma novidade neste sistema, que vem filtrando as esp cies (Junk et al. 2006) h  apenas alguns mil nios, desde quando o regime de inundaç o estabeleceu-se na regi o (Bergier & Assine 2016). N o ter amos ali tempo suficiente para processos de especiaç o virem a termo, mas   fato que algumas diferenç as j  se estabeleceram entre pares conespec fico. Se o fogo vem dirigindo arranjos filogen ticos no Mediterr neo (Verdu & Pausas 2007), especulamos aqui que a inundaç o pode fazer o mesmo no futuro do Pantanal.

A germinaç o como um dos aspectos do nicho de regeneraç o est  explicando a presenç a de  rvores em um ambiente com maior severidade no conjunto de seus filtros ambientais atrav s de um nicho de regeneraç o diferente daquele considerado original, com sementes de toler ncia ampliada e distinta estrat gia de distribuiç o no tempo de uma menor quantidade de sementes. Por este resultado geral, e por especialmente terem menor sensibilidade ao incremento de temperatura, podemos apontar as populaç es de  rvores do Pantanal como mais prov veis em deixar descendentes dentro em um cen rio de mudanç as clim ticas.

## Refer ncias Bibliogr ficas

Ab’S ber A. 2006. Brasil: Paisagens de Exceç o – o Litoral e o Pantanal mato-grossense. Cotia: Ateli  Editorial. 182p.

Abdon MM, Silva JS, Pott VJ, Pott A, Silva MP. 1998. Utilizaç o de dados anal gicos do Landsat-TM na discriminaç o da vegetaç o de parte da sub-regi o da Nhecol ndia no Pantanal. Pesquisa Agropecu ria Brasileira 33 (n mero especial): 1799-1813.

Alho CJR, Gonç lves HC. 2005. Biodiversidade do Pantanal: ecologia & conservaç o. Campo Grande: Editora Uniderp. 135p.

Arieira J, Nunes da Cunha C. 2006. Fitossociologia de uma floresta inund vel monodominante de *Vochysia divergens* Pohl (Vochysiaceae), no Pantanal Norte, MT, Brasil. Acta Botanica Bras lica. 20(3): 569-580.

Bao F, Pott A, Ferreira FA, Arruda R. 2014. Soil seed bank of floodable native and cultivated grassland in the Pantanal wetland: effects of flood gradient, season and species invasion. Brazilian Journal of Botany 7: 239-250.

Batalha M. O cerrado n o   um bioma. Biota Neotropica 11(1): 21-24.

Bergier I, Assine ML (eds). 2016. Dynamics of the Pantanal Wetland in South America. Switzerland: Springer. 216p.

- Bond WJ, Woodward FI, Midgley GF. 2005. The global distribution of ecosystems in a world without fire. *New Phytologist* 165: 525–537.
- Bond WJ. 2008. What limits trees in C4 grasslands and savannas? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39: 641–659.
- Bradshaw SD, Dixon KW, Hopper SD, Lambers H, Turner SR. 2011. Little evidence for fire-adapted plant traits in Mediterranean climate regions. *Trends in Plant Science* 16: 69–76. doi:10.1016/J.TPLANTS.2010.10.007
- Brançalion PHS, Novembre ADLC, Rodrigues RR. 2010. Temperatura ótima de germinação de sementes de espécies arbóreas brasileiras. *Revista Brasileira de Sementes* 32: 15-21.
- Castello L, Isaac VJ, Thapa R. 2015. Flood pulse effects on multispecies fishery yields in the Lower Amazon. *Royal Society Open Science*. <http://dx.doi.org/10.1098/rsos.150299>
- Colosimo EA, Giolo SR. 2006. *Análise de Sobrevivência Aplicada*. São Paulo: Blucher. 370p.
- Costa CP, Nunes da Cunha C, Costa SC. 2010. Caracterização da flora e estrutura do estrato arbustivo-arbóreo de um cerrado no Pantanal de Poconé, MT. *Biota Neotropica* 10: 61-73.
- Coutinho LM. 1990. Fire in the Ecology of Brazilian Cerrado. In Goldammer JG(Ed.). *Fire in the tropical biota: Ecological processes and global challenges*. Ecological Studies. Berlin: Springer-Verlag: 82- 10.
- Cromarty AS, Ellis RH, Roberts EH. 1985. *Designing of seed storage facilities for genetic conservation*. Roma: IPGRI.
- Cronk JK, Fennessy MS. 2001. *Wetland Plants: biology and ecology*. Lewis Publishers, Boca Raton, 462 p.
- Dalmagro HJ, Lathuillière MJ, Vourlitis GL, Campos RC, Pinto Junior OB, Johnson MS, Ortiz CER, Lobo FA, Couto EG. Physiological responses to extreme hydrological events in the Pantanalwetland: heterogeneity of a plant community containing super-dominant species. *Journal of Vegetation Science* Doi:10.1111/jvs.12379
- Donohue K, Casas KK, Burghart L, Kovach LK, Willis CG. 2010. Germination, post germination adaptation, and species ecological ranges. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 41: 293–319.
- Eiten G. 1982. Brazilian savannas. In: B.J. Huntley; B.H. Walker (eds). *Ecology of tropical savannas*. Berlin: Springer-Verlag.
- Eriksson O. 2002. Ontogenetic niche shifts and their implications for recruitment in three clonal *Vaccinium* shrubs: *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea*, and *Vaccinium oxycoccos*. *Canadian Journal of Botany* 80: 635-641.

- Felfili JM *et alli*. 2008. Padrões fitogeográficos e sua relação com sistemas de terra no bioma Cerrado (cap. 7). In: Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF (eds.). Cerrado: ecologia e flora. Volume 2. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica.
- Fenner M, Thompson K. 2005. The ecology of seeds. Cambridge: University Press. 250p.
- Fichino BS, Dombroski JRG, Pivello VR, Fidelis A. 2016. Does Fire Trigger Seed Germination in the Neotropical Savannas? Experimental Tests with Six Cerrado Species. *Biotropica* 48(2): 181-187.
- Flora do Brasil 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>>. Acesso em: 23 Out. 2016
- Furley PA. 1999. The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerrados. *Global Ecology and Biogeography* 8: 223–241.
- Gashaw M, Michelsen A. 2002. Influence of heat shock on seed germination of plants from regularly burnt savanna woodlands and grasslands in Ethiopia. *Plant Ecology* 159: 83-93.
- Gould SJ, Vrba ES. 1982. Exaptation - A Missing Term in the Science of Form. *Paleobiology* 8(1): 4-15.
- Goodland RJ, Ferri MG. 1979. *Ecologia do Cerrado*. São Paulo: EDUSP. 193p.
- Grubb PJ. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52: 107–145.
- Guarim VLMS, Moraes ECC, Prance GT, Ratter JA. 2000. Inventory of a mesotrophic *Callisthene* cerradão in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *Edinburgh Journal Of Botany* 57(3): 429-436.
- Guttermann Y. 2000. Maternal effects on seeds during development (chap. 3). In Fenner M (ed). *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities* 2<sup>nd</sup> ed. CABI Publishing.
- Hamilton SK. 2002. Hydrological controls of ecological structure and function in the Pantanal wetland (Brazil). In: McClain ME (ed). *The ecohydrology of South American rivers and wetlands*. Oxfordshire UK: IAHS Special Publication 6.
- Harper JL. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London.
- Hasenack H, Cordeiro JLP, Hofmann GS. 2003. *O clima da RPPN SESC Pantanal: relatório técnico*. Porto Alegre, UFRGS.
- IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2004. *Mapas Murais: Mapa de Biomas*. Disponível em: <[http://www.ibge.gov.br/home/geociencias/default\\_prod.shtm](http://www.ibge.gov.br/home/geociencias/default_prod.shtm)>. Acesso em: 30 mar. 2013.



- IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2004 b. Comunicação Social de 21/05/2004. Disponível em :  
<<http://saladeimprensa.ibge.gov.br/noticias?view=noticia&id=1&busca=1&idnoticia=169>>.  
Acesso em 30 mar. 2013.
- INMET - Instituto Nacional de Meteorologia. 2016. Normais climatológicas: 1961-1990. Disponível em: <<http://www.inmet.gov.br/portal/index.php?r=clima/normaisClimatologicas>>  
Acesso em: nov. 2015.
- ISTA – Internacional Rules for Seed Testing. 2003. Working sheets on tetrazolium testing. Zurich, Switzerland: ISTA.
- Jiménez-Alfaro B, Silveira FAO, Fidelis A, Poschlod P, Commander LE. 2016. Seed germination traits can contribute better to plant community ecology. *Journal of Vegetation Science* Doi:10.1111/jvs.12375.
- Junk WJ, Bayley PB, Sparks RE. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Journal of Fishers and Aquatic*, 106: 110-127.
- Junk WJ, *et alli*. 2006. Biodiversity and its conservation in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *Aquat. Sci.* (68): 278–309.
- Keeley JE, Pausas JG, Rundel PW, Bond WJ, Bradstock RA. 2011. Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. *Trends in Plant Science* 16: 406–411.  
doi:10.1016/J.TPLANTS.2011.04.002
- Köppen GW. 1948. *Climatologia*. México, Buenos Aires, Ed. Fundo de Cultura Econômica.
- Kos M, Poschlod P. 2010. Why wait? Trait and habitat correlates of variation in germination among Kalahari annuals. *Oecologia* 162: 549–59.
- Kruger LM, Midgley JJ, Cowling RM. 1997. Resprouters vs reseederers in South African forest trees; a model based on forest canopy height. *Functional Ecology* 11(1): 101-105.
- Laboriau LG. 1983. *A germinação das sementes*. Washington: Secretaria Geral da OEA. 174p.
- Larcher W. 1994. *Ecofisiologia vegetal*. São Carlos, Rima, 531p.
- Leck MA. 1989. Wetland seed banks. In Leck MA, Parker VT, Simpson RL (eds.). *Ecology of Soil Seed Bank*. San Diego, Academy Press, Inc. p. 283-308.
- Marengo JA. 2006. Mudanças climáticas globais e seus efeitos sobre a biodiversidade – caracterização do clima atual e definição das alterações climáticas para o território brasileiro ao longo do século XXI. 2ed. Brasília: Ministério do Meio Ambiente.

- Marengo JA, Oliveira GS, Alves LM. 2016. Climate change scenarios in the Pantanal. In: Bergier I, Assine ML. Dynamics of the Pantanal Wetland in South America. Switzerland: Springer. 216p.
- Marques ARM, Atman APF, Silveira FAO, Lemos-Filho JP. 2014. Are seed germination and ecological breadth associated? Testing the regeneration niche hypothesis with bromeliads in a heterogeneous neotropical montane vegetation. *Plant Ecology* 215: 517–529.
- Melo RB, Franco AC, Silva CO, Piedade MTF, Ferreira CS. 2015. Seed germination and seedling development in response to submergence in tree species of the Central Amazonian floodplains. *AoB PLANTS* 7: plv041; doi:10.1093/aobpla/plv041
- Miranda AC, Miranda HS, Dias IFO, Dias BFS. 1993. Soil and air temperatures during prescribed Cerrado fires in Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 9: 313–20.
- Moore RP. 1973. Tetrazolium staining for assessing seed quality. In: Heydecker W (ed). *Seed ecology*. London: Butterworths. 347-366.
- Nunes da Cunha C, Junk WJ. 2001. Distribution of woody plant communities along the flood gradient in the Pantanal of Poconé, Mato Grosso, Brasil. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences* 27: 63-70.
- Nunes da Cunha C, Rawiel P, Wantzen KM, Junk WJ, Lemes do Prado A. 2006. Mapping and characterization of vegetation units by means of Landsat imagery and management recommendations for the Pantanal of Mato Grosso (Brazil), north of Poconé. *Amazoniana* XIX: 1-32.
- Nunes da Cunha C, Junk WJ, Leitão Filho HF. 2007. Woody vegetation in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil: a preliminary typology. *Amazoniana*, XIX: 159-184.
- Nunes da Cunha C, Junk WJ. 2014. A classificação dos macrohabitats do Pantanal mato-grossense. In: Nunes da Cunha C, Piedade MTF, Junk WJ (orgs.). 2014. *Classificação e delineamento das áreas úmidas brasileiras e de seus macrohabitats*. 1ed. Cuiabá: INCT-INAU – EdUFMT.
- Oliveira PC, Torezan JMD, Nunes da Cunha C. 2015. Effects of flooding on the spatial distribution of soil seed and spore banks of native grasslands of the Pantanal wetland. *Acta Botanica Brasilica* 29(3): 400-407.
- Ooi MK, Auld TD, Denham AJ. 2009. Climate change and bet-hedging: interactions between increased soil temperatures and seed bank persistence. *Global Change Biology* 15: 2375–86.
- Parolin P, Wittmann F, Schöngart J, Piedade MTF. 2004. Amazonian varzea forests: adaptive strategies of trees as tools for forest management. *Ecologia Aplicada* 3: 180-184.

- Parolin P, Wittmann F. 2010. Struggle in the flood: Tree responses to flooding stress in four tropical floodplain systems. *AOB Plants* 2010: plq003, doi:10.1093/aobpla/plq003
- Parolin P, Ferreira, LV, Piedade MTF, Nunes da Cunha C, Wittmann F, Arias ME. 2016. Flood Tolerant Trees in Seasonally Inundated Lowland Tropical Floodplains. In: Goldstein G, Santiago LS. (Orgs.). *Tree Physiology*. 1ed.: Springer International Publishing v. 6: 127-147.
- Paula S, *et alli*. 2009. Fire-related traits for plant species of the Mediterranean Basin. *Ecology* 90(5): 1420-40.
- Pott A, Pott VJ. 1994. *Plantas do Pantanal*. Brasília: Embrapa. 320p.
- Pott A, Pott VJ. 1996. Flora do Pantanal – Listagem atual de Fanerógamas. In EMBRAPA – Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (ed.). *Anais II Simpósio sobre Recursos Naturais e Sócio-econômicos do Pantanal. Manejo e Conservação*, Corumbá: EMBRAPA – Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Pantanal: 297–325.
- Por FD. 1995. *The Pantanal of Mato Grossos: World's Largest Wetlands*. Springer Sciences + Business Media, B.V. 133p.
- Prance G, Schaller GB. 1982. Preliminary study of some vegetation types of the Pantanal, Mato Grosso, Brazil. *Brittonia* 34(2): 228-251
- Pritchard HW, Daws MI, Fletcher BJ, Gaméné CS, Msanga HP, Omondi W. 2004. Ecological correlates of seed desiccation tolerance in tropical african dryland trees. *American Journal of Botany* 91(6): 863–870.
- Ramos DM, Liaffa ABS, Diniz P, Munhoz CBR, Ooi MKJ, Borghetti F, Valls JFM. 2016 in press. Seed tolerance to heating is better predicted by seed dormancy than by habitat type in Neotropical savanna grasses. *International Journal of Wildland Fire*.  
<http://dx.doi.org/10.1071/WF16085>
- Ranieri BD, Pezzini FF, Garcia QS, Chautems A, França MGC. 2012. Testing the regeneration niche hypothesis with Gesneriaceae (tribe Sinningiae) in Brazil: Implications for the conservation of rare species. *Austral Ecology* 37: 125–133.
- Raunkiaer C. 1934. *The life forms of plants and statistical plant geography: the collected papers of C. Raunkiaer*. Oxford: Clarendon Press.
- Rebellato L, Nunes da Cunha C. 2005. Efeito do “fluxo sazonal mínimo da inundação” sobre a composição e estrutura de um campo inundável no Pantanal de Poconé, MT, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 19: 789-799.
- Ribeiro JF, Walter, BMT. 2008. As principais fitofisionomias do bioma Cerrado (cap. 6). In: Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF (eds.). *Cerrado: ecologia e flora*. Volume 2. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica.

- Ribeiro LC, Pedrosa M, Borghetti F. 2013. Heat shock effects on seed germination of five Brazilian savanna species. *Plant Biology* 15:152-157.
- Ribeiro LC, Borghetti F. 2014. Comparative effects of desiccation, heat shock and high temperatures on seed germination of savanna and forest tree species. *Austral Ecology* (39): 267-278.
- Ribeiro LC, Barbosa ERM, van Langevelde F, Borghetti F. 2015. The importance of seed mass for the tolerance to heat shocks of savanna and forest tree species. *Journal of Vegetation Science* Doi:10.1111/jvs.12314
- Rizzini CT. 1979. *Tratado de Fitogeografia do Brasil: aspectos sociológicos e florísticos*. 2 ed. São Paulo: Hucitec/EDUSP. 375p.
- Roach DA, Wulff RD. 1987. Maternal effects in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18(1): 209-235.
- Schessl M. 1999. Floristic composition and structure of floodplain vegetation in northern Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *Phyton* (39): 303-336.
- Schmidt IB, Fidelis AT, Miranda HS, Ticktin T. 2016. How do the wets burn? Fire behavior and intensity in wet grasslands in the Brazilian savanna. *Revista Brasileira de Botânica* DOI 10.1007/s40415-016-0330-7
- Schöngart J, Piedade MTF, Ludwigshausen S, Horna V, Worbes, M. 2002. Phenology and stem-growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forests. In: 15. Jahrestagung der Deutschen Gesellschaft für Tropenökologie, 2002, Göttingen. Tagungsband der 15. Jahrestagung der Deutschen Gesellschaft für Tropenökologie.
- Silva CJ. 1990. Influência da variação do nível d'água sobre a estrutura e funcionamento de uma área alagável do Pantanal Mato-Grossense (Pantanal de Barão de Melgaço, município de Santo Antonio de Leverger e Barão de Melgaço - MT). São Carlos, SP: UFScar. 215p. Tese de Doutorado - Ciências Biológicas.
- Silva JSV, Abdon MM. 1998. Delimitação do Pantanal Brasileiro e suas sub-regiões. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 33: 1703-1711.
- Silva JMC, Bates, JM. 2002. Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: a tropical savanna hotspot. *BioScience* 52 (3): 225-234.
- Silva FAM, Assad ED, Evangelista BA. 2008. Caracterização climática do bioma Cerrado (cap. 3). In: Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF (eds.). *Cerrado: ecologia e flora*. Volume 2. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica.

- Silva LCR, Hoffmann WA, Rossatto DR, Haridasan M, Franco AC, Horwath WR. 2013. Can savannas become forests? A coupled analysis of nutrient stocks and fire thresholds in central Brazil. *Plant Soil* 373: 829–842.
- Silva Junior MC. 2012. 100 árvores do Cerrado: sentido restrito. Brasília: Ed. Rede de Sementes do Cerrado. 304p.
- Silva Junior MC, Pereira BAS. 2009. +100 árvores do Cerrado – Matas de Galeria: guia de campo. Brasília: Ed. Rede de Sementes do Cerrado. 288p.
- Soriano BMA, Daniel O, Santos AS. 2015. Efficiency of fire risk indices for Pantanal sul-mato-grossense. *Ciência Florestal*, Santa Maria, v. 25, n. 4, p. 809-816, out.-dez., 2015.
- Venn SE, Green K, Pickering CM, Morgan JW. 2011. Using plant functional traits to explain community composition across a strong environmental filter in Australian alpine snowpatches. *Plant Ecology* 212:1491-1499
- Verdú M, Pausas JG. 2007. Fire drives phylogenetic clustering in Mediterranean Basin woody plant communities. *Journal of Ecology* 95:1316–1323.
- Walter BMT, Carvalho, AM, Ribeiro, JF. 2008. O conceito de Savana e de seu componente Cerrado (cap. 1). In: Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF (eds.). *Cerrado: ecologia e flora*. Volume 2. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica.
- Wittmann AO, Piedade MTF, Parolin P, Wittmann F. 2007. Germination in four low-varzea tree species of Central Amazonia. *Aquatic Botany* 86:197–203.
- Wittmann F, Junk WJ, Schöngart J. 2010. Phytogeography, species diversity, community structure and dynamics of central Amazonian floodplain forests. In: Junk WJ, Piedade MTF, Parolin P, Wittmann F, Schöngart J (eds). *Central Amazonian Floodplain forests: ecophysiology, biodiversity and sustainable management*. Ecological Studies. Heidelberg: Springer.

## Material Suplementar I

**Tabela 13:** Caracterização das sementes de pares conespecíficos de árvores do Cerrado e do Pantanal.

	Comprimento (mm)	Largura (mm)	Espessura (mm)	Massa fresca (g)	Massa seca (g)	Viabilidade (proporção)
Cerrado						
<i>Copaifera langsdorffii</i>	14.167 ± 10.180	8.927 ± 2.114	8.445 ± 2.100	0.855 ± 0.118	0.761 ± 0.105	0.98 ± 0.02
<i>Dipteryx alata</i>	27.169 ± 2.412	10.810 ± 0.608	7.953 ± 0.791	1.379 ± 0.227	1.268 ± 0.209	0.94 ± 0.03
<i>Hymenaea stigonocarpa</i>	20.456 ± 1.485	17.971 ± 1.364	14.155 ± 1.763	3.450 ± 0.585	3.081 ± 0.532	0.74 ± 0.06
<i>Magonia pubescens</i>	46.648 ± 4.747	85.190 ± 5.465	3.914 ± 1.206	1.923 ± 0.408	1.781 ± 0.378	0.99 ± 0.01
<i>Qualea grandiflora</i>	17.028 ± 2.113	9.369 ± 1.492	2.683 ± 0.437	0.156 ± 0.032	0.142 ± 0.029	0.64 ± 0.07
<i>Tabebuia aurea</i>	17.998 ± 1.303	23.156 ± 1.605	3.881 ± 0.697	0.228 ± 0.036	0.210 ± 0.032	0.96 ± 0.03
Pantanal						
<i>Copaifera langsdorffii</i>	14.488 ± 1.358	9.666 ± 0.958	7.412 ± 0.911	0.769 ± 0.222	0.638 ± 0.184	0.42 ± 0.07
<i>Dipteryx alata</i>	22.152 ± 1.623	9.738 ± 0.889	7.777 ± 0.625	0.982 ± 0.132	0.914 ± 0.120	0.86 ± 0.05
<i>Hymenaea stigonocarpa</i>	19.507 ± 2.124	16.377 ± 1.850	10.636 ± 1.612	2.496 ± 0.428	2.338 ± 0.465	0.26 ± 0.06
<i>Magonia pubescens</i>	94.120 ± 12.872	52.792 ± 7.490	6.698 ± 1.849	3.204 ± 1.348	2.836 ± 1.193	0.98 ± 0.01
<i>Qualea grandiflora</i>	15.843 ± 1.489	7.980 ± 1.094	3.341 ± 0.485	0.160 ± 0.051	0.143 ± 0.045	0.74 ± 0.06
<i>Tabebuia aurea</i>	15.499 ± 1.394	21.883 ± 1.663	3.383 ± 0.473	0.182 ± 0.038	0.166 ± 0.034	0.62 ± 0.07