

ESTRUTURA POPULACIONAL DO CAMBARÁ (*VOCHYSIA DIVERGENS* POHL, VOCHYSIACEAE), ESPÉCIE MONODOMINANTE EM FLORESTA INUNDÁVEL NO PANTANAL MATO-GROSSENSE

Julia Arieira^{1*} & Cátia Nunes da Cunha²

¹Universidade de Cuiabá, Grupo de Pesquisa em Ciências Ambientais, Avenida Beira Rio, 3100, Jardim Europa, Cuiabá-MT, Brasil, CEP:78065-900.

² Universidade Federal de Mato Grosso, Dept°. Botânica e Ecologia -IB/UFMT, Av. Fernando Correa s/n, Coxipo, Cuiabá, MT, Brazil, CEP:78060-900.

E-mail: juarieira@gmail.com, catianc@ufmt.br

RESUMO

Vochysia divergens Pohl (cambará) ocorre em densos estandes monodominantes no Pantanal, denominadas cambarazais. O presente estudo, realizado na Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) SESC Pantanal, Barão de Melgaço, Mato Grosso (Brasil), visou caracterizar uma população de *V. divergens*, ao longo de um gradiente hidro-topográfico quanto à sua estrutura de tamanho (diâmetro e altura) e idade e ainda verificar as relações entre sua densidade e área basal com variáveis edáficas (pH, Al, carbono orgânico e teor de argila). O estudo foi realizado em quatro parcelas de 1ha (100m x 100m) (P1 a P4). Todos os indivíduos de cambará com CAP \geq 5cm foram amostrados, seus perímetros medidos e alturas estimadas para obtenção dos parâmetros estruturais. Um total de 656 indivíduos de *V. divergens* foi contado nas quatro parcelas amostradas. Valores acima de 50% de dominância do cambará foram encontrados nas parcelas P2, P3 e P4, caracterizando a monodominância do cambará. O estande com a população mais velha de cambará (156 anos), localizado no centro do cambarazal (P3), parece funcionar como área central de espalhamento do cambará em direção às áreas adjacentes, P1 (48 anos), P2 (100 anos) e P4 (102 anos). O desenvolvimento sucessional desta floresta monodominante está associado ao aumento da concentração de indivíduos com maior altura ($>$ 20m) e com diâmetro de tamanho intermediário (43,8 a 51,1cm). A verificação da influência dos fatores edáficos sobre a população foi feita no estande mais velho de cambará. Observou-se que solos mais ácidos foram encontrados sob áreas com maior dominância e densidade do cambará. O exemplo do cambará ilustrado neste trabalho mostrou que formações florestais sazonalmente inundáveis no Pantanal estão sujeitas a uma dinâmica populacional intensa associada a processos de expansão e retração de suas populações.

Palavras-chave: espalhamento; gradiente hidro-topográfico; parâmetros estruturais; planície de inundação; solo.

ABSTRACT

POPULATION STRUCTURE OF CAMBARÁ (*VOCHYSIA DIVERGENS* POHL, VOCHYSIACEAE), MONODOMINANT SPECIES IN FLOODABLE FOREST IN THE PANTANAL MATO-GROSSENSE). *Vochysia divergens* Pohl (cambará) occurs in dense monodominant stands in the Pantanal, called *cambarazal*. The present study, carried out in the RPPN SESC Pantanal (Nature Patrimony Private Reserve-NPPR), Barão de Melgaço, Mato Grosso (Brazil) aimed mainly at characterizing the population of *V. divergens* along a hydro-topographical gradient with respect to its size (diameter and height) and age structure and still verifying the relations between population density and basal area with edaphic variables (pH, Al, organic carbon and clay content). The study was carried out in four plots (P1 to P4) of one hectare each (100m x 100m) established within a *cambarazal*. For this, all individuals of *cambará* with CBH (Circumference at Breast Height) \geq 5 cm were sampled, their perimeter measured and height estimated to derive structural parameters. In total, 656 individuals of *V. divergens* were sampled in the four plots. Dominance values greater than 50% were found in the plots P2, P3 and P4, characterizing the monodominance of *cambará*. The plot with the oldest

population of *cambará* (156 years), located in the center of the *cambarazal* (P3), seems to function as “core” area of spreading of *cambará* towards adjacent areas, P1 (48 years), P2 (100 years) and P4 (102 years). The successional development of this monodominant forest seems to be associated with the increased number of tall individuals of *cambará* (> 20m) and of intermediate-size diameter (43,8cm a 51,1cm). A study case assessing the relation between population parameters and edaphic variables was conducted in the oldest plot of *cambará* (P3). This study showed that the more acid the soils are, the higher the density and dominance of the *cambará* become. The example of *cambará*, illustrated in this work, showed that seasonally flooded forest formations in the Pantanal are subjected to intense population dynamics, related to expansion/retraction processes of population.

Keywords: spreading; hydro-topographical gradient; structural parameters; floodplain; soil.

RESUMEN

ESTRUCTURA POBLACIONAL DEL CAMBARÁ (*VOCHYSIA DIVERGENS* POHL, VOCHYSIACEAE), ESPECIE MONODOMINANTE EN LA SELVA INUNDABLE EN EL PANTANAL MATO GROSSO. *Vochysia divergens* Pohl (*cambará*) ocurre en densos rodales mono-dominantes en el Pantanal, llamadas *cambarazal*. El presente estudio fue realizado en la Reserva Particular del Patrimonio Natural (RPPN) SESC Pantanal, Barão de Melgaço, Mato Grosso (Brasil), con el objetivo de caracterizar una población de *V. divergens*, a lo largo de un gradiente hidro-topográfico en cuanto a su estructura de tamaño (diámetro y altura) y edad, además examinar las relaciones entre la densidad y área basal con las variables edáficas (pH, Al, carbono orgánico y el contenido de arcilla). El estudio fue realizado en cuatro parcelas de 1ha (100m x 100m) (P1 a P4). Todos los individuos de *cambará* con CAP \geq 5cm fueron muestreados, sus alturas estimadas y los perímetros medidos, para la obtención de los parámetros estructurales. Un total de 656 individuos de *V. divergens* fueron contados en las cuatro parcelas muestreadas. Valores por encima del 50% de dominancia de *cambará* fueron encontrados en las parcelas P2, P3 e P4, caracterizando la mono-dominancia del *cambará*. El rodal con la población más vieja de *cambará* (156 años), localizado en el centro del *cambarazal* (P3), parece funcionar como área central de dispersión del *cambará* en dirección a las áreas adyacentes, P1 (48 años), P2 (100 años) e P4 (102 años). El desarrollo sucesional de esta selva mono-dominante está asociado al aumento de la concentración de individuos con mayor altura (> 20m) y con diámetro de tamaños intermedios (43,8 a 51,1cm). La verificación de la influencia de los factores edáficos sobre la población, fue hecha en el rodal más viejo de *cambará*. Se observó que los suelos más ácidos fueron encontrados sobre áreas con mayor dominancia y densidad de *cambará*. El ejemplo del *cambará* ilustrado en este trabajo mostró que las formaciones forestales estacionalmente inundables en el Pantanal están sujetas a una dinámica poblacional intensa asociada a procesos de expansión y retracción de sus poblaciones.

Palabras clave: dispersión; gradiente hidro-topográfico; parámetros estructurales; planicie de inundación; suelo.

INTRODUÇÃO

Em diferentes partes do mundo, são encontradas espécies lenhosas capazes de dominar mais de 50% de uma determinada área, formando o que chamamos de florestas monodominantes (Connell & Lowman 1989). Este é o caso presente em algumas regiões tropicais, como na África Central, com dominância de *Gilbertiodendron dewevrei* (Hart *et al.* 1989), na Guiana, com dominância de *Dicymbe altsonii* (Isaacs *et al.* 1996) e no Brasil, com dominância de *Peltogyne gracilipes* (Nascimento & Proctor 1997) e *Tabebuia aurea* (So-

ares & Oliveira 2009). Segundo Hart *et al.* (1989) a origem e a manutenção da monodominância podem ser explicadas através do conhecimento da dinâmica populacional da espécie dominante, em função das condições bióticas e abióticas do habitat.

Durante a última década, proprietários de fazendas de gado do Pantanal de Mato Grosso têm chamado a atenção para a acelerada proliferação de algumas espécies arbóreas que se espalham sobre campos naturais e artificiais, entre elas *Vochysia divergens* Pohl, uma espécie que forma extensas faixas de floresta monodominante em áreas sazonalmente alagáveis

(Nunes da Cunha & Junk 2004). *Vochysia divergens* é pioneira, nativa e naturalmente abundante na região (Pott & Pott 1994), indicando ser este espalhamento o reflexo da dinâmica natural desta espécie no Pantanal, antes que o efeito do manejo de pastagens, como mostraram experimentos de exclusão do gado no Pantanal (Nascimento & Nunes da Cunha 1989, Nunes da Cunha & Junk 2004).

Vochysia divergens é um exemplo claro da força reguladora exercida pelo pulso de inundação no Pantanal (Nunes da Cunha & Junk 2004). Tolerante a prolongados períodos de inundação (Stafleu 1948, Prance & Schaller 1982), o cambará exerce um papel chave na região, indicando mudanças no regime hidrológico (Arieira & Nunes da Cunha 2006), quando do espalhamento e retração de suas populações ao longo do tempo (Nascimento & Nunes da Cunha 1989, Nunes da Cunha *et al.* 2000, Nunes da Cunha & Junk 2001, Nunes da Cunha & Junk 2004). Testemunhos de avanço e retração das populações do cambará podem ser encontrados observando alterações na estrutura populacional em diferentes locais (Nunes da Cunha & Junk 2004, Arieira & Nunes da Cunha 2006). A despeito disto, diferenças em estrutura de suas populações podem estar relacionadas não apenas à inundação (Arieira & Nunes da Cunha 2006), mas ao impacto de fogo durante a seca (Nunes da Cunha & Junk 2004) e a fatores edáficos. Estes últimos são apontados como uma das possíveis causas de ocorrência de monodominância (Hart *et al.* 1989).

Nascimento & José (1986) determinaram altos teores de alumínio nas folhas do cambará, indicando ser esta uma espécie aluminófila. Além disso, eles verificaram que solos dentro de cambarazais apresentam altos teores de alumínio, o que poderia estar levando a diminuição da riqueza de espécies arbóreas e à dominância do cambará (Nascimento & José 1986). Apesar destes fortes indícios da relação alumínio e dominância do cambará, nenhum estudo foi realizado até então atestando esta relação.

O objetivo do presente estudo foi examinar variações na estrutura populacional de *V. divergens* ao longo do gradiente de inundação, numa planície de inundação do rio Cuiabá, Pantanal, verificando ainda as relações existentes entre parâmetros populacionais e variáveis edáficas.

MATERIAL E MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDO

A localização da área de estudo é mostrada na Figura 1A. O estudo foi realizado na parte norte do Pantanal, estado de Mato Grosso, Brasil (entre 16° e 18° S e 56° e 58° W). Localizada na RPPN Estância Ecológica SESC Pantanal, o cambarazal estudado forma uma faixa contínua, com cerca de 25Km de extensão e 4Km de largura, paralela ao rio Cuiabá e a uma distância deste de, aproximadamente, 10Km (Figura 1B). Espinhaireal (sistemas transicionais, arbustal com presença de *Mimosa pellita* H. *et* B., Mimosaceae) e Savana gramíneo-lenhosa sazonalmente inundável (Nunes da Cunha *et al.* 2006) são comunidades vegetais encontradas nas adjacências deste cambarazal.

A região apresenta precipitação média anual que varia entre 1100mm e 1200mm e clima com sazonalidade bem marcada como resultado de uma estação de chuvas de Outubro a Abril e outra de seca de Maio a Setembro, com temperatura média anual entre 23°C e 26°C (Hasenack *et al.* 2003). Na estação seca a pluviosidade pode vir abaixo de 10 mm por mês indicando um período de alto estresse hídrico (Junk & da Silva 1999). Na RPPN, a temperatura oscila entre 21°C e 32° C, sendo que as áreas com temperaturas mais amenas apresentam-se associadas às áreas de cambarazal e mata ripária (Hasenack *et al.* 2003).

Na área de estudo, são encontradas diferentes feições morfológicas associadas às súbitas mudanças na elevação do terreno. O desnível topográfico é de cerca de 3,82m (Girard *et al.* 2010). Estas feições geralmente estão associadas a diferentes tipos de solo afetados por processos redoximórficos, tais como Planossolo, Plintossolo, Gleissolo, Cambissolo Flúvico, Luvisolo, Neossolo Flúvico e Quartzarênico (Beirigo *et al.* 2010).

A inundação que ocorre na área de estudo é resultado do transbordamento do rio Cuiabá e é influenciada pela precipitação local (Girard *et al.* 2010), gerando um padrão de inundação do tipo monomodal, com pequena amplitude (Hamilton *et al.* 1996) (Figura 1B). A duração da inundação na área de estudo varia de dois a oito meses ao ano (Arieira

et al. 2011). Além dos ciclos anuais de inundação, também ocorrem os ciclos plurianuais, com períodos de grandes cheias e grandes secas (Collischonn *et al.* 2001, Nunes da Cunha & Junk 2004).

DESCRIÇÃO DA ESPÉCIE

Vochysia divergens Pohl pertence à família Vochysiaceae, uma família com seis gêneros e cerca de 200 espécies tropicais (Barroso 1991). Localmente denominada de cambará, é uma espécie de porte arbóreo, chegando a alcançar 25m de altura, dotada de copa frondosa e pouco densa (Lorenzi 2002). Distribuída nos Estados de Goiás, Mato Grosso e Mato Grosso do Sul, particularmente no Pantanal Mato-grossense (Faßenacht 1998), a espécie ocupa áreas sujeitas a alagamento sazonal como: campos de murundu, florestas de *landis* (*Calophyllum brasiliense* Cambess.), florestas ribeirinhas e campos sujos; nestes últimos, tornando-se extremamente abundante, até formar extensos estandes monodominantes chamados de cambarazais (Nascimento & Nunes da Cunha 1989). Em habitats não alagados, geralmente, não ocorre ou ocorre em baixa densidade.

COLETA E ANÁLISE DE DADOS

A coleta de dados foi realizada no ano de 2005. Dados estruturais da vegetação foram coletados em quatro parcelas (P1, P2, P3 e P4) de 1ha cada (100m x 100m) (Figura 1C), subdivididas em sub-parcelas de 10m x 10m. As parcelas foram distribuídas ao longo do gradiente de inundação, transversal ao leito do rio Cuiabá, procurando contemplar diferentes condições hidrotopográficas dentro do cambarazal. De todos os indivíduos, vivos e mortos (em pé), com CAP (Circunferência à Altura do Peito) ≥ 5 cm foram tomadas medidas de circunferência (C) e estimativas visuais de altura, aferindo com valores obtidos com uma trena digital.

Os parâmetros densidade absoluta (DA) e dominância absoluta (DoA) do cambará foram calculados segundo Mueller-Dombois & Ellenberg (1974). Dados sobre dominância relativa (DoR) podem ser vistos em Arieira & Nunes da Cunha (2006). Foram construídos histogramas de frequência de indivíduos de *V. divergens* por classes de altura e diâmetro para cada parcela estudada. A determinação

das classes foi realizada de acordo com Spiegel (1976). Também foram elaborados diagramas de distribuição dos indivíduos de cambará por classes de idade, em intervalos de 10 anos. A definição das classes de idade levou em consideração apenas a amplitude de valores de idade encontrada nas amostras. Testes de probabilidade normal (Shapiro-Wilk) foram utilizados para verificação da normalidade das curvas de distribuição diamétrica.

A idade de cada estande estudado baseou-se na idade dos indivíduos mais velhos encontrados. O cálculo da idade de cada indivíduo de cambará foi realizado com base na taxa de crescimento anual desta espécie, analisada no laboratório de dendrocronologia do Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia (INPA, Manaus), resultando num modelo relacionando idade ao diâmetro de *V. divergens* (Fortes 2006). O cambará possui uma taxa de crescimento em diâmetro de cerca de 0,79cm ano⁻¹, sendo que nos primeiros anos de vida há uma alta taxa de crescimento, que diminui com o passar dos anos, até tornar-se baixa, na maturidade.

As análises de solo e de sua relação com a estrutura populacional do cambará foram centradas no estande de cambarazal considerado em estágio maduro (P3) (Arieira & Nunes da Cunha 2006). Em cada uma das 100 sub-parcelas de 10m x 10m deste estande foram determinadas suas cotas e coletadas quatro amostras de solo na profundidade de 0 a 20cm (profundidade 1) e quatro na de 20cm a 40cm (profundidade 2). Teor de alumínio, conteúdo de carbono orgânico, pH em solução de CaCl₂ e conteúdo de argila foram analisados em cada profundidade, a fim de representar as variáveis que afetam e determinam a acidez do solo (Conyers *et al.* 1997, Anjos *et al.* 1999) e caracterizar sua textura. Os valores de cada sub-parcela em cada profundidade foram considerados como o valor médio das quatro amostras. Os solos foram coletados no período de seca (julho); as amostras, após secas ao ar e peneiradas foram analisadas de acordo com os procedimentos apresentados pela EMBRAPA (1999) no laboratório de Agroanálise, em Cuiabá, Mato Grosso.

Uma descrição da elevação do terreno e de altura máxima da lâmina de água da inundação também foi realizada. Cotas altimétricas foram determinadas por levantamento planialtimétrico convencional utilizando o nível topográfico. Os níveis de inundação (altura da lâmina de água) foram medidos mensalmente

durante o período de cheia (ver Arieira & Nunes da Cunha 2006). O nível da inundaç o de cada plot foi considerado a altura m xima da lâmina de  gua alcançada durante os meses de amostragem. An lise de correla o de Pearson foi utilizada para verificar correla es entre as vari veis de solo e destas com a cota altim trica. An lise de regress o linear foi realizada para estimar as respostas da popula o de camar 

(vari vel dependente), denotada por Y como fun o das vari veis (independentes) do solo, denotadas por \tilde{X} , atrav s do programa SPSS, vers o 16.0. Como esta an lise requer que amostras sejam independentes, n s testamos a exist ncia de autocorrela o espacial dos dados de densidade e domin ncia ( rea basal) do camar  usando An lise Simples de Mantel (Mantel 1967) antes de realizar a regress o.

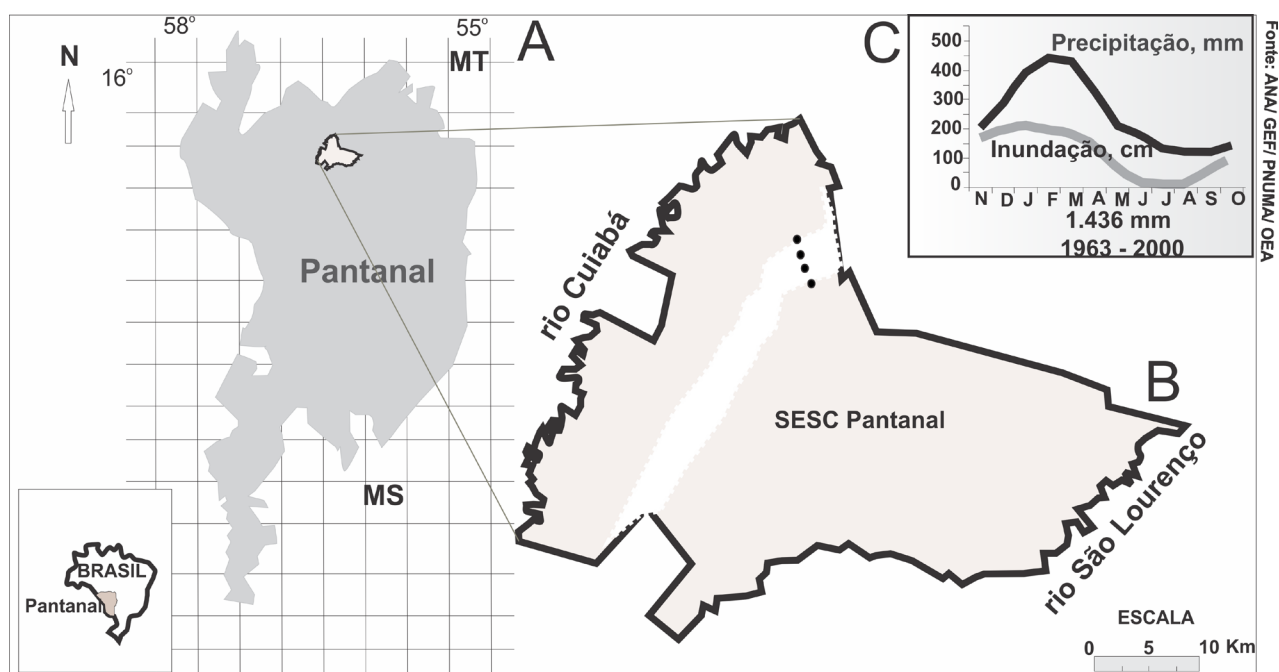


Figura 1.  rea de estudo. A. Pantanal Mato-grossense; B. Reserva Particular do Patrim nio Natural (RPPN) SESC Pantanal, Mato Grosso (Brasil) e localiza o das parcelas amostrais (c rculos pretos) estabelecidas na floresta monodominante de *Vochysia divergens* Pohl (cambarazal); C. Inunda o que ocorre sobre a plan cie estudada segue um padr o monomodal, que acompanha a varia o temporal em precipita o e n vel do rio Cuiab .

Figure 1. Study area. A. Pantanal Mato-grossense; B. Private Reserve of Nature Patrimony (RPPN) SESC Pantanal, Mato Grosso (Brazil) and locations of the sample plots (black dots) established in the monodominant forest of *Vochysia divergens* Pohl (cambarazal). C. Flooding in the studied floodplain has a monomodal pattern that occurs in response to temporal variation in precipitation and water level of the Cuiab  river.

RESULTADOS

De acordo com a Tabela 1, em rela o  s quatro parcelas amostradas, a P1 apresentou menor n vel de inunda o (0,64m), seguida por P2 (0,90m), P4 (1,26m) e P3 (1,37m), respectivamente. A diferen a em n vel do terreno entre os plots foi de apenas 3m. Todos os plots, independentemente da profundidade do solo, foram considerados  cidos, com teor de alum nio elevado. O carbono org nico do solo

apresentou valores abaixo de 45% e o conte do de argila acima de 60%, indicando a predomin ncia de solos argilosos.

A correla o entre as vari veis de solo pode ser vista na Tabela 2. Observou-se um aumento nos conte dos de argila, carbono org nico e de alum nio troc vel em dire o  s partes mais baixas do terreno. Como esperado, alum nio e pH do solo foram negativamente correlacionados nas duas profundidades do solo ($r > -0,70$).

Tabela 1. Condições abióticas dentro de uma floresta monodominante de *Vochysia divergens* Pohl, Pantanal Mato-grossense, representadas pela Elevação do terreno, nível (altura) da lâmina de água da inundação, pH em água e em CaCl₂, conteúdo de alumínio (Al), carbono orgânico (CO) e textura (conteúdo de argila) nas profundidades de 0-20cm e de 20-40cm. Média ± Desvio Padrão.

Table 1. Abiotic conditions within the monodominant forest of *Vochysia divergens* Pohl, Pantanal Mato-grossense, represented by terrain elevation, flooding level (depth), pH in water and in CaCl₂ solution, aluminium content (Al), organic carbon (CO) and texture (clay content) at the 0-20cm and 20-40cm depths. Mean ± Standard Deviation.

Parcelas	Profundidade	Elevação (m)	Nível de Inundação (m)	pH H ₂ O	pH CaCl ₂	Al (cmolc dm ⁻³)	CO (%)	Argila (%)
P1	20cm	107	0,64	4,79 ± 0,08	3,83 ± 0,03	1,63 ± 0,10	7,19 ± 1,28	75,29 ± 5,09
	40cm			4,86 ± 0,04	3,78 ± 0,006	2,35 ± 0,45	5,54 ± 1,27	73,62 ± 3,47
P2	20cm	106	0,90	4,93 ± 0,05	3,99 ± 0,06	1,72 ± 0,42	23,10 ± 3,50	65,36 ± 5,03
	40cm			4,78 ± 0,04	3,77 ± 0,04	3,97 ± 0,63	8,69 ± 0,77	62,03 ± 4,07
P3	20cm	106	1,37	4,80 ± 0,006	3,98 ± 0,02	2,08 ± 0,27	29,39 ± 1,52	64,02 ± 2,89
	40cm			4,53 ± 0,01	3,068 ± 0,006	4,8 ± 0,39	9,94 ± 1,81	61,24 ± 6,73
P4	20cm	105	1,26	5,12 ± 0,15	4,34 ± 0,08	0,80 ± 0,23	43,44 ± 1,82	61,24 ± 0,96
	40cm			4,86 ± 0,03	4,07 ± 0,03	1,63 ± 0,03	22,12 ± 4,70	63,46 ± 0,96

Tabela 2. Correlação entre as variáveis do solo, pH em água e em CaCl₂, conteúdo de alumínio (Al), carbono orgânico (CO) e textura (conteúdo de argila) nas profundidades de 0-20cm e de 20-40cm e a elevação do terreno (cota).

Table 2. Correlation among the following soil variables: pH in water and CaCl₂, aluminum content (Al), organic carbon (OC) and texture (clay content) at the 0-20cm and 20-40cm depths, and elevation (cota).

Variável	Profundidade	pH H ₂ O		pH CaCl ₂		Al		CO		Argila	
		20cm	40cm	20cm	40cm	20cm	40cm	20cm	40cm	20cm	40cm
pH CaCl ₂	20cm	0,88**	0,74**								
	40cm	0,81**	0,94**	0,74**							
Al	20cm	-0,80**	-0,76**	-0,78**	-0,72**						
	40cm	-0,76**	-0,86**	-0,70**	-0,87**	0,82**					
CO	20cm	-0,08	-0,01	-0,09	-0,03	0,11	0,05				
	40cm	-0,08	0,07	-0,12	0,002	0,17	0,05	0,34**			
Argila	20cm	-0,18	-0,06	-0,16	-0,05	0,23*	0,07	0,50**	0,43**		
	40cm	-0,16	-0,04	-0,16	-0,03	0,22	0,05	0,55**	0,41**	0,97**	
Cota		0,16	0,13	0,14	0,06	-0,11	0	-0,06	-0,06	-0,73**	-0,65**

** P < 0,01

* P < 0,05

Nas partes mais inundadas do gradiente (P3 e P4), o cambará apresentou maior dominância. Valores acima de 50% de dominância, encontrados nas parcelas P2, P3 e P4 caracterizaram a sua monodominância (77,1%, 86,2% e 87,3%, respectivamente). Os valores abaixo de 50% de dominância relativa (DoR = 4,75%), assim como de dominância absoluta (DoA = 0,33m² ha⁻¹) e densidade (N = 23) encontrados na parcela P1, indicaram que este estande é formado por um número pequeno de, principalmente, indivíduos jovens de cambará. A parcela P2 apresentou dominância absoluta de 19,9m² ha⁻¹.

Um total de 655 indivíduos de *V. divergens* foi registrado nas quatro parcelas (N = 23, 117, 136 e 379, em ordem crescente das parcelas). A despeito de ter sido encontrado maior número de cambarás na parcela P4 (N = 379), o maior valor de área basal desta espécie foi encontrado na parcela P3 (DoA = 32,46m² ha⁻¹), mostrando que P3 é composta, predominantemente, por indivíduos com diâmetros maiores do que P4 (DoA = 25,82m² ha⁻¹). As distribuições de frequência diamétrica, de altura e idade de indivíduos são mostradas na Figura 2 A-C.

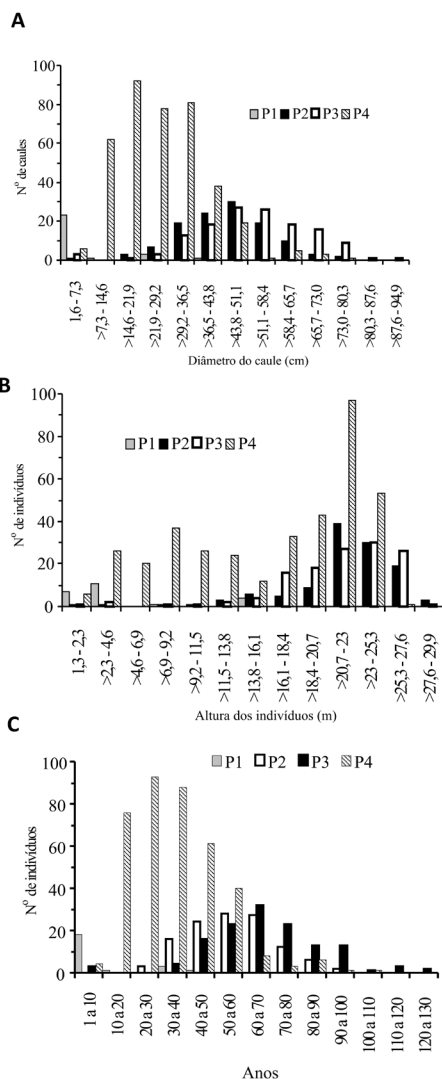


Figura 2. Distribuição do número de caules de *Vochysia divergens* Pohl: A. em classes de diâmetro (cm); B. altura (m); e C. idade (anos), nas quatro parcelas amostrais (P1-P4).

Figure 2. Number of stems of *Vochysia divergens* Pohl: A. in diameter classes (cm); B. height (m); and C. age (year), in the four sampling plots (P1-P4).

A distribuição de frequência diamétrica variou entre parcelas (Figura 2A). As parcelas centrais, P2 e P3, apresentaram distribuições normais. Esta distribuição indica a concentração de indivíduos em classes intermediárias de diâmetro. As demais parcelas, P1 e P4, obtiveram distribuições desbalanceadas, apresentando maior acúmulo de indivíduos nas classes inferiores e intermediárias de diâmetro. P1 apresentou indivíduos concentrados na primeira classe de diâmetro. Apenas um indivíduo foi encontrado na classe diamétrica de 36,5cm a 43,8cm. A parcela P4 apresentou concentração de indivíduos nas classes inferiores e intermediárias, apesar de já

notar-se nessa parcela a diminuição da frequência de indivíduos jovens. Nesta, a classe diamétrica com maior número de troncos foi a de 14,6cm a 21,9cm (24%).

Com relação à distribuição dos indivíduos por classe de altura (Figura 2B), na parcela P1 a maior concentração dos indivíduos ocorreu nas duas primeiras classes de altura, de 1,3m a 4,6m (78%), não havendo indivíduos a partir desta classe. As parcelas P2 e P3 apresentaram distribuição de frequência em classes de altura semelhantes entre si. Na P2 a maior frequência de indivíduos ocorreu na classe de 20,7m a 23m, e na P3, de 23m a 25,3m. Na parcela P4, o maior número de indivíduos concentrou-se entre 6,9m a 9,2m e entre 20,7m a 23m de altura.

A estrutura populacional do camarará em cada parcela indicou a existência de estádios de desenvolvimento distintos dentro do camarazal. Os indivíduos mais velhos de camarará ocorreram na parcela P3 (156 anos), seguida pela P4 (102 anos), P2 (100 anos), e P1 (48 anos). No entanto, considerando a média daqueles indivíduos concentrados nas classes de diâmetro mais frequentes em cada parcela, o estande mais velho seria a P3 (73 anos), seguida pela P2 (63 anos), P4 (36 anos) e P1 (4 anos), o que nos parece representar melhor a idade das parcelas, considerando a distribuição dos indivíduos nas classes de altura e diâmetro.

Na parcela P1, 18 indivíduos (78% do total) apresentaram entre 2 a 10 anos de idade (Figura 2C). Na parcela P2, 79 indivíduos (67%) ocorreram nas classes de 40 a 70 anos de idade. A classe máxima ocupada pelos indivíduos neste estande foi a de 90 a 100 anos (N = 2). Na parcela P3, 78 indivíduos (58%) ocuparam as classes entre 50 a 80 anos e foram registrados apenas sete indivíduos com até 40 anos de idade. Na parcela P4, 242 indivíduos (67%), foram distribuídos nas classes de idade de 20 a 50 anos. A classe de idade máxima ocupada pelo camarará foi a de 100 a 110 anos (N = 1). Nos estandes centrais (P2 e P3) houve poucos indivíduos com menos de 20 anos, (N = 0 e 3, respectivamente), o contrario do verificado nos estandes de borda (P1 e P4), onde grande parte dos indivíduos apresentou idade inferior a 20 anos (N = 19 e 80, respectivamente).

O teste de Mantel mostrou não haver autocorrelação espacial dos dados de planta ($p \geq 0.05$;

one-tail). O pH em CaCl_2 , na profundidade 20cm a 40cm do solo, foi a única variável a apresentar relação significativa ($p = 0,001$), tanto com densidade, quanto com dominância do cambará (Figura 3). Esta relação é mostrada na Figura 3. A despeito disto,

esta relação foi fraca com ambos parâmetros ($R^2=0,11$). As áreas com maior densidade e dominância de cambará foram encontradas sobre locais com menores valores de pH no solo (mais ácidos) e sujeitas a maior alagamento.

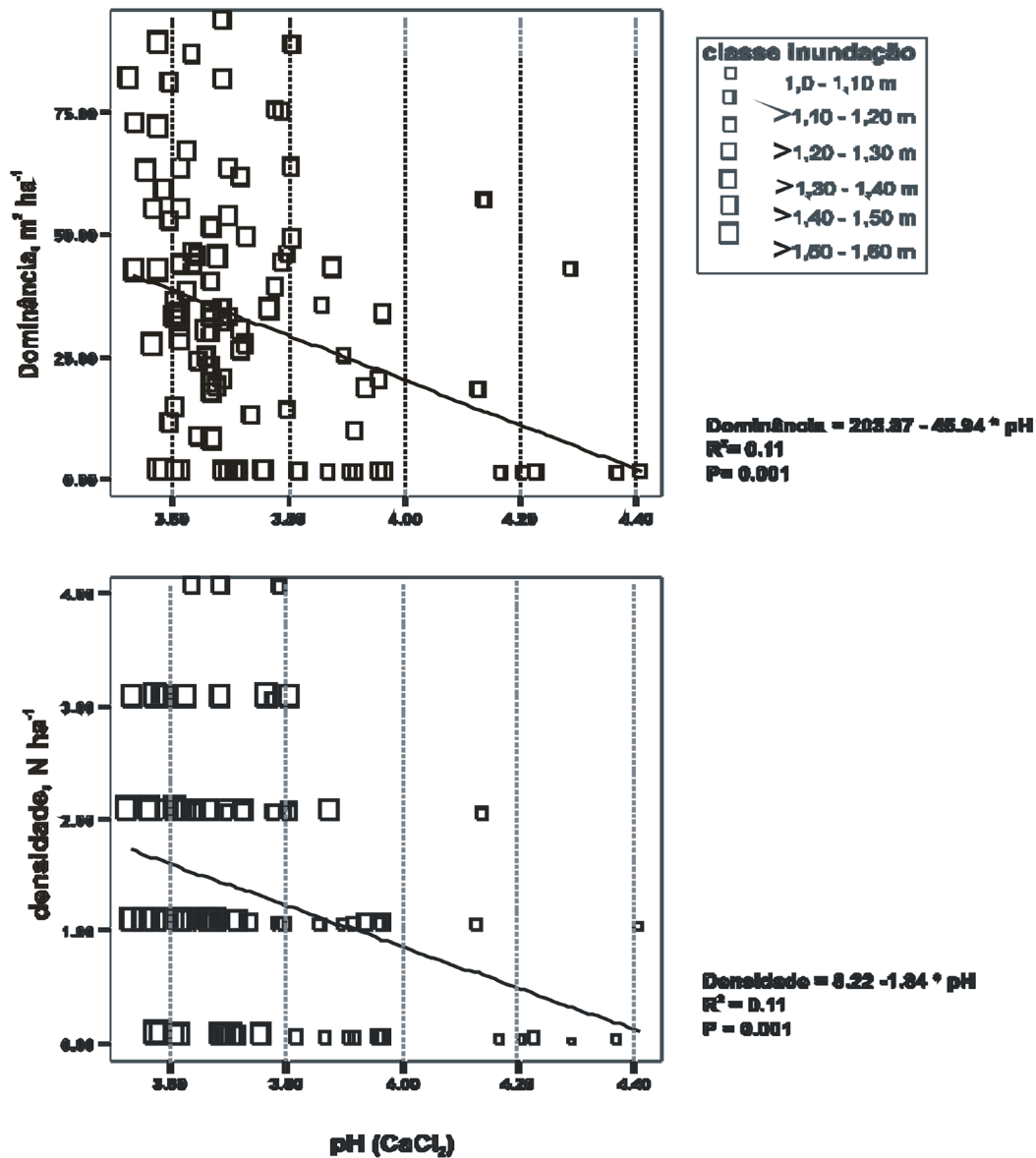


Figura 3. Relação entre densidade e dominância do cambará *V. divergens* com o pH CaCl_2 no solo. Quanto maior o nível da inundação, maiores são acidez do solo, dominância e densidade do cambará.

Figure 3. Relationship between density and dominance of cambará *V. divergens* and pH CaCl_2 in soil, in a mature stand of cambarazal (P3). Higher levels of flooding are associated with greater soil acidity, dominance and density of cambará.

DISCUSSÃO

O presente estudo mostrou como é a estrutura de tamanho e idade de uma população de *V. divergens* encontrada em uma Floresta inundável monodominante no Pantanal norte e como esta

estrutura varia ao longo de um gradiente hidrotopográfico e em função de condições edáficas.

Uma comparação entre a dominância de *V. divergens* no Pantanal com demais espécies que formam estandes monodominantes pode ser vista na Tabela 3. Em relação às espécies mostradas na tabela

3, verifica-se que *V. divergens* apresenta dominância superior às demais, podendo chegar a ocupar 100% de uma área (Nascimento & Nunes da Cunha 1989). Formações monodominantes, como de *Brosimum rubescens* (Marimon & Felfili 2000) e *Dicymbe altsonii* (Isaacs *et al.* 1996), tendem ao rápido estabelecimento da população dominante e a concentração de seus indivíduos nas classes mais elevadas de altura em estandes maduros, como foi visto em *V. divergens*.

No Pantanal, a inundação é um fator preponderante para a distribuição de plantas, favorecendo a manutenção e a dispersão de certas espécies adaptadas ao alagamento do solo, como é o caso do camarará (Junk & Wantzen 2004). A influência das diferentes condições de alagamento sobre a estrutura de populações de árvores foi apontada em diferentes trabalhos científicos. Este é o caso do estudo desenvolvido por De Oliveira & Piedade (2000), mostrando que a estrutura de uma população de *Salix martiana* na Amazônia varia em função de sua posição sobre as margens dos rios, declinando das partes mais altas para as mais baixas e alagadas. Contrariamente, no presente estudo, a dominância do camarará diminuiu das partes menos inundadas para as mais inundadas, porém é importante ressaltar que *V. divergens* ocupa partes intermediárias do gradiente de inundação rio-interior da planície (Arieira *et al.* 2011), enquanto *Salix martiana* coloniza as partes mais baixas próximo à margem de rios, inundadas de 4 a 8 meses ao ano, formando estandes monodominantes em planície inundável Amazônica (De Oliveira & Piedade 2000).

A monodominância do camarará nas três áreas mais alagadas neste estudo indica sua tolerância a suportar condições adversas. Esta habilidade é limitada àquelas espécies que toleram o alto estresse da inundação (Lüttge 1997). O camarará é considerado uma espécie invasora, devido sua capacidade de dispersar-se e desenvolver-se rapidamente, sobrepondo-se àquelas comunidades mais freqüentes em períodos passados, como os extensos campos inundáveis do Pantanal (Nunes da Cunha & Junk 2004). No entanto, este comportamento é comum às espécies que ocupam estandes em estádios sucessionais iniciais e/ou de habitats frequentemente sob estresse, que possuem amplas respostas aos diferentes gradientes ambientais, possibilitando-as tornarem-se monodominantes (Bazzaz & Wayne 1994).

Por outro lado, aspectos relacionados às respostas de plantas que vivem em áreas úmidas a condições edáficas são deficientes. *Peltogyne gracilipes* é espécie monodominante em floresta de terra firme na Amazônia. Inicialmente acreditava-se que a monodominância destas florestas pudesse ser comandada por condições edáficas, mas esta tese não foi comprovada (Nascimento & Proctor 1997). No nosso estudo, nós vimos que a acidez do solo teve um papel significativo sobre a estrutura da população de *V. divergens*. O acúmulo de material orgânico no solo, que ocorre durante o período de seca (Nogueira *et al.* 2002), somado a umidade mantida por maior período de tempo nas partes mais baixas do terreno, influenciam o pH do solo (Troxler & Childers 2006), atuando nos processos de decomposição e aumentando a sua acidez, em função da ionização de grupos COOH (Anjos *et al.* 1999).

Tabela 3. Comparações das densidades e dominância de diferentes espécies que formam estandes monodominantes.

Table 3. Comparison of density and dominance of different species that create monodominant stands.

Espécie dominante	Localidade	Densidade (ind ha ⁻¹)	Dominância (%)	Nível de Inclusão (cm)	Autor
<i>Peltogyne gracilipes</i> Ducke	Amazônia	138 a 200	49,38	DAP ≥ 3	Nascimento & Proctor 1997
<i>Brosimum rubescens</i> Taub.	Amazônia	140	63,62	DAP ≥ 5	Marimon & Felfili 2000
<i>Salix martiana</i> Willd.	Amazônia	98		DAP ≥ 5	De Oliveira & Piedade 2000
<i>Dicymbe altsonii</i> Sandwith	Floresta Neotropical - Guiana	1,432	57	DAP ≥ 1	Isaacs <i>et al.</i> 1996
<i>V. divergens</i> Pohl	Pantanal Matogrossense	380	85,7 - 100	DAP ≥ 3,18	Nascimento & Nunes da Cunha 1989
<i>V. divergens</i> Pohl	Pantanal Matogrossense	117-379	63,8 - 83,8	DAP ≥ 1,6	Este estudo

Segundo Tiner (1999), o processo de redução que se verifica frequentemente em áreas úmidas, influenciada pela condição anóxica estabelecida pelo alagamento do solo, influencia tanto a composição de plantas, quanto os processos químicos e morfológicos do solo, alterando a sua acidez e a concentração de elementos como Al, Fe e Mn (Ponnamperuma 1972; Cunha 1981). A resposta em dominância e densidade do cambará ao pH pode estar refletindo sua capacidade de sobrevivência em condições adversas geradas pela anoxia sazonal e a acidez do solo. Esta última, apesar de não ter tido um papel preponderante na determinação da estrutura de sua população, pode ser preponderante indiretamente, quando da seleção de outras espécies presentes na comunidade, como apontado por Tiner (1999). Somado a isto, a capacidade desta espécie

de acumular alumínio nas folhas (Nascimento & José 1986) em solos onde a acidez e a toxicidade por alumínio são elevadas (Beirigo *et al.* 2010) indica ser um fator que aumenta sua competitividade na comunidade.

A Figura 4 ilustra a dinâmica de dispersão do cambará na área estudada. Diferenças na estrutura de idade de cada estande revelaram que as parcelas periféricas do gradiente de inundação apresentam uma população estabelecida mais recentemente do que as partes centrais. Diante disto pode-se presumir que a dispersão do cambará ocorreu a partir de uma área central (P3) com estandes mais velhos, para as laterais, em direção às manchas abertas inundáveis. Nascimento e Nunes da Cunha (1989) observaram um padrão de estabelecimento similar do cambará, no Pantanal de Poconé.

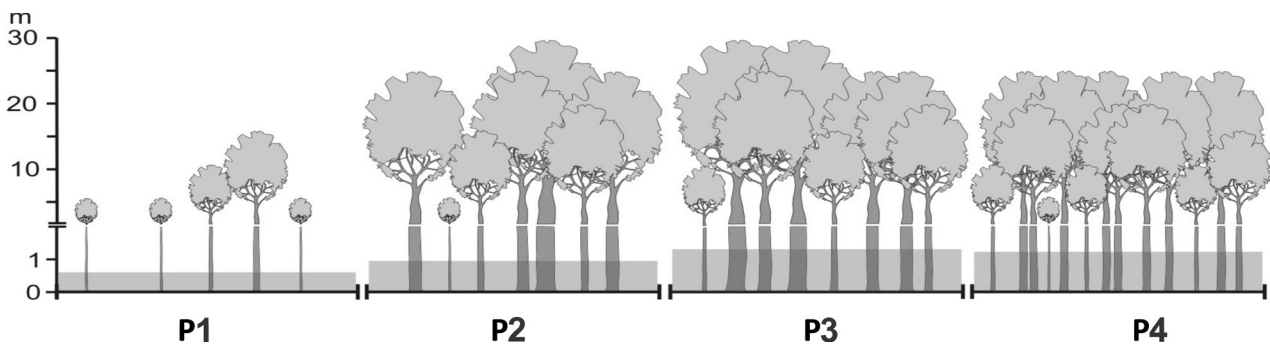


Figura 4. Diagrama ilustrativo do perfil da população de *Vochysia divergens* Pohl, ao longo do gradiente de inundação. São apresentadas as diferenças em tamanho dos indivíduos e o adensamento do cambará entre estandes de cambarazal (parcelas). O estande mais velho com cambará (P3) parece ser a área core de seu espalhamento, em direção às áreas adjacentes inundáveis (P1, P2 e P4).

Figure 4. Diagram illustrating the profile of *Vochysia divergens* Pohl population along the flooding gradient. Differences in size and density of individuals of cambará among stands of cambarazal (plots) are shown. The oldest stand with cambará (P3) seems to be the core area of spreading of the cambará towards adjacent flooded areas (P1, P2 and P4).

Com base nos dados de idade, o início da ocupação de *V. divergens* na área de estudo ocorreu em torno de 1905, período marcado por um período plurianual de grandes cheias no Pantanal (Nunes da Cunha & Junk 2004). A despeito da falta de dados que detalhem a relação de períodos pluri- anuais de inundação com a dinâmica das populações de cambará, é reconhecido que durante os períodos de grandes cheias no Pantanal, como este que ocorre desde 1974, a água funciona tanto como um agente dispersor de sementes de cambará ao longo dos campos naturais e plantados, como um seletor de espécies tolerantes à inundação (Nunes da Cunha & Junk 2004).

A pequena quantidade de indivíduos jovens de cambará nos estandes maduros aponta às chances de persistência da monodominância no tempo, como sugerido por Connell & Lowman (1989). O pequeno poder regenerativo da espécie monodominante indica o seu alto requerimento luminoso (Hart *et al.* 1989) e o aspecto temporário da monodominância, como já sugerido por Nascimento & Nunes da Cunha (1989). No entanto, distúrbios maiores causados por diferentes fatores, e.g., formação de clareiras pelo vento, queda de árvores velhas, fogo e inundação prolongada, podem gerar padrões bem distintos de dinâmica vegetal (Keogh *et al.* 1999), que poderão acarretar na permanência da monodominância. Estudos de

longa duração sobre padrões de regeneração florestal de espécies que habitam áreas úmidas, como de abundância e mortalidade de plântulas da espécie monodominante, do grau de dificuldade de germinação das sementes sob diferentes regimes de inundação e grau de distúrbio sofrido pela população (Van der Valk 1981, Connell & Lowman 1989, Gurnell 1997, Parolin *et al.* 2002) são necessários para identificar a dinâmica dessa população sob condições ambientais flutuantes.

Fatores hidrogeomorfológicos são considerados importantes forças dirigentes de mudanças espaciais no estabelecimento e desenvolvimento de populações de plantas que formam estandes monodominantes (Connell & Lowman 1989, Hart *et al.* 1989, Nascimento & Proctor 1997). O exemplo do cambará mostra que formações florestais no Pantanal estão sujeitas a uma intensa dinâmica populacional associada ao processo de espalhamento/retração de estandes monodominantes sobre esta extensa planície de inundação. Espécies de planta tolerantes a prolongados períodos de inundação e a solos com elevada acidez devem apresentar vantagens competitivas na ocupação destas áreas úmidas.

AGRADECIMENTOS: O presente estudo está inserido no âmbito do Projeto de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração (PELD – site 12). Foram fundamentais para a realização deste estudo: a bolsa de estudos cedida pelo CNPq e o apoio financeiro da Organização Não Governamental *The Nature Conservancy* do Brasil à primeira autora e o apoio logístico do SESC Pantanal. Enriqueceram este trabalho os comentários e orientações dos pesquisadores: Pierre Girard (UFMT), Marcelo Trindade Nascimento (UENF) e Fernando Pedroni (UFMT). Foram também relevantes os esforços do técnico Hélio Ferreira, de todos os guarda-parques da RPPN SESC Pantanal e dos colegas do laboratório de Ecologia Vegetal da Universidade Federal de Mato Grosso.

REFERÊNCIAS

- ANJOS, L.H.C.; PEREIRA, M.G. & RAMOS, D.P. 1999. Matéria orgânica e pedogênese. Pp.92-115. *In:* G.A. Santos & F.A.O. Camargo (eds.). Fundamentos da matéria orgânica do solo: ecossistemas tropicais e subtropicais. Gênese, Porto Alegre, 636p.
- 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 Brasílica*, 20: 568-580. <http://dx.doi.org/10.1590/S0102-33062006000300007>
- ARIEIRA, J.; KARSSSENBERG, D.; DE JONG, S.M.; ADDINK, E.A.; COUTO, E.G.; NUNES DA CUNHA, C. & SKØIEN, J.O. 2011. Integrating field sampling, geostatistics and remote sensing to map wetland vegetation in the Pantanal, Brazil. *Biogeosciences*, 8: 667–686. <http://dx.doi.org/10.5194/bg-8-667-2011>
- BARROSO, G.M. 1991. Sistemática de angiospermas do Brasil. Segunda edição. Universidade Federal de Viçosa, Imprensa Universitária, Viçosa, 309p.
- BAZZAZ, F.A. & WAYNE, P.M. 1994. Coping with environmental heterogeneity: the physiological ecology of tree seedling regeneration across the gap-understory continuum. Pp.349-385. *In:* M. Caldwell & R.W. Pearcy (eds.). Exploitation of environmental heterogeneity by plants: ecophysiological process above- and below ground, Academic Press. 429p.
- BEIRIGO, R.M.; TORRADO, P.V.; STAPE, J.L. & ANDRADE, G.R.P. 2010. Solos da Reserva Particular do Patrimônio Natural SESC Pantanal. Pp. 9-45. *In:* Conhecendo o Pantanal, SESC, Departamento Nacional, Rio de Janeiro, 144p.
- COLLISCHONN, W.; TUCCI, C.E.M. & CLARKE, R.T. 2001. Further evidence of changes in the hydrological regime of the river Paraguay: part of a wider phenomenon of climate change? *Journal of Hydrology*, 245: 218-238. [http://dx.doi.org/10.1016/S0022-1694\(01\)00348-1](http://dx.doi.org/10.1016/S0022-1694(01)00348-1)
- CONNELL, J.H. & LOWMAN, M.D. 1989. Low-density tropical rain forests: some possible mechanism for their existence. *The American Naturalist*, 134: 88-119. <http://dx.doi.org/10.1086/284967>
- CONYERS, M.K.; UREN, N.C.; HELYAR, K.R.; POILE, G.J. & CULLIS, B.R. 1997. Temporal variation in soil acidity. *Australian Journal of Soil Research*, 35: 1115-1129. <http://dx.doi.org/10.1071/S97022>
- CUNHA, N.G. 1981. Classificação e fertilidade de solos da planície sedimentar do Rio Taquari, Pantanal Matogrossense. *In:* Circular Técnica 4, Embrapa – UEPAE, Corumbá, 56p.
- DE OLIVEIRA, A.C. & PIEDADE, M.T.F. 2000. Population Structure of *Salix martiana* Willd. (Salicaceae) in whitewater floodplain areas of Central Amazonia, Brazil. Pp.917-921. *In:* Lieberei, R., Bianchi, H-K., Boehm, V., Reisdorff, C., (eds.). Neotropical Ecosystems, Proceedings of the German-Brazilian Workshop, Hamburg 2000. GKSS-Geesthacht, 1019p.
- EMBRAPA 1999. *Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes*. Brasília: EMBRAPA SOLOS/EMBRAPA-ECTT, 370p.

- FABENACHT, N. 1998. *Vochysia divergens* Pohl III – 4. *Enzyklopadie der Holzgewachse* 12(6): 1-4.
- FORTES, C.F. 2006. Estudo dendrocronológicos da espécie arbórea *Vochysia divergens* Pohl (Vochysiaceae) no Pantanal Norte Mato-grossense, Brasil. *Dissertação de Mestrado*. Universidade Federal de Mato Grosso - UFMT, Cuiabá, 24p.
- GIRARD, P.; FANTIN-CRUZ, I.; OLIVEIRA, S.M.L. & HAMILTON, S.K. 2010. Small-scale spatial variation of inundation dynamics in a floodplain of the Pantanal (Brazil). *Hydrobiologia*, 638: 223-233. <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-009-0046-9>
- GURNELL, A. 1997. The Hydrological and Geomorphological Significance of Forested Floodplains. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 6: 219-229. <http://dx.doi.org/10.2307/2997735>
- HAMILTON, S.K.; SIPPEL, S.J. & MELACK, J.M. 1996. Inundation patterns in the Pantanal wetland of South America determined from passive microwave remote sensing. *Archiv für Hydrobiologie*, 137: 1-23.
- HART, T.B.; HART, J.A. & MURPHY, P.G. 1989. Monodominant and species-rich forests of the humid tropics: causes for their co-occurrence. *The American Naturalist*, 133: 613-633. <http://dx.doi.org/10.1086/284941>
- HASENACK, H.; CORDEIRO, J.L.P. & HOFMANN, G.S. 2003. *O clima da RPPN SESC Pantanal*. Porto Alegre/RS: UFRGS, 26p.
- ISAACS, R.; GILLMAN, M.P.; JOHNSTON, M.; MARSH, F. & WOOD, B.C. 1996. Size structure of a dominant Neotropical forest tree species, *Dicymbe altsonii*, in Guyana and factors reducing seedling leaf area. *Journal of Tropical Ecology*, 12: 599-606. <http://dx.doi.org/10.1017/S0266467400009810>
- JUNK, W.J. & DA SILVA, C.J. 1999. O conceito de pulso de inundação e suas implicações para o Pantanal de Mato Grosso. Pp. 17-28. *In: Simpósio sobre recursos naturais e sócio-econômicos do Pantanal: manejo e conservação, II, 1996*. Anais, Corumbá-MS. Brasília, EMBRAPA- CPAP, 535p.
- JUNK, W.J. & WANTZEN, K.M. 2004. The flood pulse concept: new aspects, approaches and applications - un update. Pp. 117-140. *In: T.P. Robin & L.Welcomme (eds.)*. Second international symposium on the management of large rivers for fisheries. Proceedings, FAO Regional Office for Asia and the Pacific, Bangkok, Thailand. RAP Publication 2004/17, 310p.
- KEOGH, T.M.; KEDDY, P.A. & FRASER, L.H. 1999. Patterns of tree species richness in forested wetlands. *Wetlands*, 19: 639-647. <http://dx.doi.org/10.1007/BF03161701>
- LORENZI, H. 2002. *Árvores Brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil*, segunda edição. Nova Odessa, São Paulo: Instituto Plantarum, 384p.
- LÜTTGE, U. 1997. *Physiological Ecology of Tropical Plants*. Springer. 474p.
- MANTEL, N.A. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*, 27: 209-220.
- MARIMON, B.S. & FELFILI, J.M. 2000. Distribuição de diâmetros e alturas na floresta monodominante de *Brosimum rubescens* Taub. na Reserva Indígena Areões, Água Boa-MT, Brasil. Viçosa- MG. *Revista Árvore*, 24: 143-150.
- MUELLER-DOMBOIS, D. & ELLENBERG, H. 1974. *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. John Wiley & Sons, New York, 547p.
- NASCIMENTO, M.T. & JOSÉ, D.V. 1986. O cambarazal no Pantanal de Mato Grosso. *Boletim FBCN*, p.116-123.
- NASCIMENTO, M.T. & NUNES da CUNHA, C. 1989. Estrutura e composição florística de um cambarazal no Pantanal de Poconé -MT. *Acta Botanica Brasilica*, 3: 3-11.
- NASCIMENTO, M.T. & PROCTOR, J. 1997. Soil and plant changes across a monodominant rain forest boundary on Maracá island, Roraima, Brazil. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 6: 387-395. <http://dx.doi.org/10.2307/2997339>
- NOGUEIRA, F.; COUTO, E.G. & BERNARDI, C.J. 2002. Geostatistical as a tool to improve sampling and statistical analysis in wetlands: a case on dynamics of organic matter distribution in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *Journal of Biology*, 62: 861-870.
- NUNES DA CUNHA, C.; JUNK, W.J.; FALESSA, O.; COSTA, C.P. & ALMEIDA, L. 2000. Influences of dry and flooding periods on phenology and the dynamic of seedlings and saplings of *Vochysia divergens* Pohl, in the Pantanal of Poconé. Pp. 871-874. *In: German-Brazilian workshop on neotropical ecosystems - Achievements and Prospects of Cooperative Research*, Hamburg, Germany, 1019p.
- NUNES DA CUNHA, C. & JUNK, W.J. 2001. Distribution of wood plant communities along the flood gradient in the Pantanal of Poconé, Mato Grosso, Brazil. *International Journal of Ecology and Environmental*, 27: 63-70.
- NUNES DA CUNHA, C. & JUNK, W.J. 2004. Year-to-year changes in water level drive the invasion of *Vochysia divergens* in Pantanal grasslands. *Applied Vegetation Science*, 7: 103-110.
- NUNES DA CUNHA, C.; RAWIEL, P.; WANTZEN, K.M.; JUNK, W.J. & PRADO, A.L. 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.

PAROLIN, P.; OLIVEIRA, A.C.; PIEDADE, M.T.F.; WITTMANN, F. & JUNK, W.J. 2002. Pioneer trees in Amazonian floodplains: three key species form monospecific stand in different habitats. *Folia Geobotanica*, 37: 225-238.

PONNAMPERUMA, F.N. 1972. The chemistry of submerged soils. *Advances in Agronomy*, 24: 29-96.

POTT, A. & POTT, V.J. 1994. *Plantas do Pantanal*. Primeira edição. Corumbá, MS. EMBRAPA – CPAP, 320p.

PRANCE, G. & SCHALLER, G.B. 1982. Preliminary study of some vegetation types of the Pantanal, Mato Grosso, Brazil. *Brittonia*, 34: 228-251.

SOARES, J.J. & OLIVEIRA, A.K.M. 2009. O paratidal do Pantanal de Miranda, Corumbá-MS, Brasil *Revista Árvore*, 33: 339-347.

SPIEGEL, M.P. 1976. *Estatística*. São Paulo: Mc Graw-Hill, 580p.

SPSS – Statistical Package for the Social Sciences. Programa de computador, ambiente Windows, versão 16.0, Chicago.

STAFLEU, F.A. 1948. A monograph of the Vochysiaceae. I. *Salvertia* and *Vochysia*. *Mededelingen van het Botanisch Museum em Herbarium van de Rijksuniversiteit te Utrecht*, 95: 398-540.

TINER, R.W. 1999. *Wetland indicators: a guide to wetland identification, delineation, classification, and mapping*. Lewis Publishers. 424p.

TROXLER, G.T. & CHILDERS, D.L. 2006. Relationships between hydrology and soils describe vegetation patterns in seasonally flooded tree islands of southern Everglades, Florida. *Plant and Soil*, 279: 271-286.

VAN DER VALK, A.G. 1981. Sucession in wetlands: a Gleasonian approach. *Ecology*, 62: 689-696.

VELOSO, H.P. 1972. Aspectos fitoecologicos da bacia do alto Paraguai. *Biogeografica*, 7: 1-31.

Submetido em 08/03/2012

Aceito em 20/11/2012