

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA
ÊNFASE EM ECOLOGIA VEGETAL**

FERNANDO HENRIQUE BARBOSA DA SILVA

**FLORÍSTICA E BIOMASSA DA VEGETAÇÃO DE CAMPOS
SAZONALMENTE INUNDÁVEIS DO PANTANAL DE MATO GROSSO**

Porto Alegre

2020

FERNANDO HENRIQUE BARBOSA DA SILVA

**FLORÍSTICA E BIOMASSA DA VEGETAÇÃO DE CAMPOS
SAZONALMENTE INUNDÁVEIS DO PANTANAL DE MATO GROSSO**

Tese de doutorado apresentada ao Programa de
Pós-Graduação em Botânica da Universidade
Federal do Rio Grande do Sul como requisito parcial
para obtenção do título de Doutor em Ciências em
Botânica com ênfase em Ecologia Vegetal.

Orientador(a): Prof. Dr. Gerhard Ernst Overbeck

Co-orientador(a): Prof. Dra. Cátia Nunes da Cunha

Porto Alegre

2020

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos proprietários de terra que permitiram que a pesquisa fosse desenvolvida em suas propriedades. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001. Agradeço ao Conselho Nacional de Pesquisas e Desenvolvimento Tecnológico (CNPq) pelo financiamento através do Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia em Áreas Úmidas (INCT-INAU) e do PPGBOT-UFRGS. Agradeço a todos os colegas do Laboratório de Estudos em Vegetação Campestre (LEVCamp-IB-UFRGS) e do Laboratório de Ecologia de Plantas (IB-UFMT). Agradeço ao Dr. Mário Luis Assine e ao Dr. Fabiano do Nascimento Pupim por compartilharem o *shapefile* com as características geomorfológicas da região de estudo. Agradeço à Luis B. Epele, do *Centro de Investigación Esquel de Montaña y Estepa Patagónica* (CONICET-UNPSJB-Argentina) por compartilhar sua experiência em análise de diversidade beta. Agradeço aos professores, Dra. Ilsi Iob Boldrini, Dr. Leonardo Maltchik, e Dr. Valério De Patta Pillar pelas contribuições durante a Qualificação. Agradeço aos professores, discentes e coordenação do Programa de Pós-Graduação em Botânica – UFRGS, especialmente ao meu orientador Dr. Gerhard Ernst Overbeck pela rica convivência. Agradeço ao Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia em Áreas Úmidas (INCT-INAU), ao Dr. Wolfgang Johannes Junk e, especialmente, à minha co-orientadora Dra. Cátia Nunes da Cunha pela interação carinhosa e motivadora. Agradeço à toda a minha família, especialmente minha mãe e irmão que são os laços que foram permanentes durante toda a minha jornada.

RESUMO

As comunidades campestres sazonalmente inundadas no Pantanal ainda são pouco conhecidos em termos da distribuição da sua biodiversidade e processos ecológicos que as determinam. Para contribuir com o conhecimento destas comunidades que são parte do principal tipo de vegetação na região, quantificamos a estrutura, diversidade, composição de espécies, biomassa vegetal e a influência de preditores geomorfológicos, hidrológicos, edáficos e espaciais em comunidades campestres. Nossos objetivos foram: (1) compreender a dinâmica da estrutura da comunidade herbácea e dos tipos funcionais das plantas em diferentes períodos hidrológicos, (2) entender a influência de preditores ambientais e espaciais na composição de espécies e componentes de diversidade beta, e, (3) entender os padrões de alocação de biomassa em compartimentos de vegetação em grande escala espacial. A região de estudo constitui os limites do megaleque do rio Cuiabá, ao norte do Pantanal. Distribuímos 37 áreas amostrais nos 3 principais tipos de campos na região: (a) campo de murundu com inundações de algumas semanas até 1 mês, (b) campo rabo-de-burro com inundações de até 3 meses, e (c) campo limpo com inundações de até 6 meses. Quantificamos a estrutura das comunidades herbácea e lenhosa em, respectivamente, parcelas de 1m² e 400m². Quantificamos a biomassa herbácea aérea e o acúmulo de serapilheira por meio de, respectivamente, corte e remoção superficial. Utilizamos um modelo alométrico para quantificar a biomassa lenhosa aérea e coletores de aço inoxidável para obter amostras de solo e quantificar a matéria total abaixo do solo. Quantificamos a profundidade de inundações e a textura do solo em campo e utilizamos a ocorrência dos sítios de amostragem nos compartimentos geomorfológicos do megaleque do Rio Cuiabá como preditores ambientais e as coordenadas geográficas gerou preditores espaciais. Identificamos a influência do pulso de inundações (*i.e.*, macrohabitats, períodos hidrológicos ou profundidade de inundações) na: (1) dinâmica dos tipos funcionais (ou seja, tipo de banco de gemas, via fotossintética, ciclo de vida) entre a fase terrestre e aquática; (2) estrutura das comunidades devido à relevância da substituição (*i.e.*, *turnover*) das espécies para a diversidade beta em ambos os hidroperíodos e à importância do aninhamento (*i.e.*, *nestedness*) durante a fase aquática; e (3) alocação de

biomassa, que tende a ser maior no compartimento subterrâneo e acumulada na superfície do solo, até 5 cm de profundidade. Nossos resultados contribuem para a lacuna de dados que existe para sistemas de campos e áreas úmidas quando comparados às florestas. Reforçamos a vulnerabilidade desses campos a distúrbios que impactam o solo, pois estes abrigam grande diversidade de órgãos de bancos de gemas e um grande estoque de biomassa subterrânea, seja matéria orgânica ou raízes.

Palavras-chave: Pastagem natural, Tipos funcionais de plantas, Diversidade alfa, Diversidade beta, Biomassa vegetal, Ecologia de comunidades, Ecologia de ecossistemas, Planície de inundação sedimentar, Campo, Pantanal

ABSTRACT

The seasonally flooded grassland communities in the Pantanal are still little known in terms of the distribution of their biodiversity and the ecological processes that determine them. To contribute to the knowledge of these communities that are the main type of vegetation in the region, we quantified the structure, diversity, species composition, plant biomass and the influence of spatial and edapho-hydro-geomorphological predictors in seasonally flooded grasslands in the Pantanal. Our objectives were: (1) to understand the dynamics of the structure of the herbaceous community and the functional types of plants in different hydrological periods, (2) to understand the influence of environmental and spatial predictors on the composition of species and components of beta diversity, and (3) to understand the patterns of biomass allocation in vegetation compartments on a large spatial scale. The study region constitutes the boundaries of the Cuiabá river megafan, in the northern Pantanal. We distributed 37 sample areas in the 3 main grassland types in the region: (a) tall tussock grassland with flooding up to 3 months, (b) shortgrass floodplain with flooding up to 6 months, and (c) small tussock grassland with flooding from a few weeks up to 1 month. We quantified the structure of the herbaceous and woody communities using plots of 1m² and 400m² respectively. We quantified aboveground herbaceous biomass and accumulated plant litter through, respectively, cutting and superficial removal. We used an allometric model to quantify the aboveground woody biomass and soil-cores to quantify belowground total organic matter. We quantified the flooding depth and the soil texture with field samples, respectively, hydrological and edaphic predictors. We used the occurrence of the sampling areas in the geomorphological compartments of the Cuiabá River megafan as a geomorphological predictor and the geographic coordinates as a spatial predictor in order to analyze differences in species composition and beta-diversity in relation to these environmental and spatial predictors. We identified the influence of the flood pulse (*i.e.*, macrohabitats, hydrological periods or flood depth) on the (1) dynamics of functional types (*i.e.*, bud-bank type, photosynthetic pathway, life cycle) between the terrestrial and aquatic phase; (2) structure of communities, due to the relevance of both species turnover for beta diversity in both hydroperiods and of nestedness during the

aquatic phase; and (3) biomass allocation, which tends to be greater in the belowground compartment and accumulated on the soil surface, up to 5 cm depth. Our results contribute to the data gap that exists for grassland and wetland systems when compared to forests. We reinforce the vulnerability of these grasslands to disturbances that impact the soil due the relevance of bud-banks for vegetation recovery and the high stock of belowground biomass, be it organic matter or roots.

Key-words: Natural pasture, Plant functional types, Alpha diversity, Beta diversity, Biomass, Community ecology, Ecosystems ecology, Sedimentary floodplain; Grassland; Pantanal

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS	II
RESUMO	III
ABSTRACT	V
1 INTRODUÇÃO GERAL	9
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	15
2 CAPÍTULO I: SEASONAL DYNAMICS OF FLOODED TROPICAL GRASSLAND COMMUNITIES IN THE PANTANAL WETLAND	24
ABSTRACT	24
2.1 INTRODUCTION	25
2.2 METHODS	27
2.2.1 STUDY AREA	27
2.2.2 SAMPLING PERIODS AND COMMUNITY TYPES	30
2.2.3 VEGETATION SAMPLING AND FUNCTIONAL TRAITS	31
2.2.4 STATISTICAL ANALYSIS	32
2.3 RESULTS	33
2.3.1 SEASONAL DYNAMICS OF VEGETATION STRUCTURE AND FUNCTIONAL TRAITS IN PANTANAL GRASSLANDS	33
2.3.2 SPECIFIC DYNAMICS AND INDICATORS SPECIES OF GRASSLAND TYPES	37
2.4 DISCUSSION	39
REFERENCES	45
SUPPLEMENTARY MATERIAL	53
3 CAPÍTULO II: INFLUÊNCIA DE PREDITORES AMBIENTAIS ESPECIALMENTE ESTRUTURADOS EM COMUNIDADES HERBÁCEAS DO PANTANAL	54
RESUMO	54
3.1 INTRODUÇÃO	55
3.2 MÉTODOS	57
3.2.1 REGIÃO DE ESTUDO	57
3.2.2 DESENHO AMOSTRAL	59

3.2.3 ANÁLISES ESTATÍSTICAS	61
3.3 RESULTADOS.....	62
3.3.1 PREDITORES AMBIENTAIS E ESPACIAIS DA COMPOSIÇÃO DE ESPÉCIES	63
3.3.2 DIVERSIDADE BETA	66
3.3.3 PREDITORES AMBIENTAIS E ESPACIAIS DA DIVERSIDADE BETA	67
3.4 DISCUSSÃO	70
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	76
4 CAPÍTULO III: ALOCAÇÃO DE BIOMASSA NA VEGETAÇÃO COMO INDICADORA DA ESTOCAGEM DE CARBONO EM SAVANAS HIPERSAZONAIS DO PANTANAL	83
RESUMO.....	83
4.1 INTRODUÇÃO	84
4.2 MÉTODOS	86
4.2.1 REGIÃO DE ESTUDO	86
4.2.2 DESENHO AMOSTRAL	87
4.2.3 BIOMASSA DA VEGETAÇÃO	88
4.2.4 ANÁLISES ESTATÍSTICAS	90
4.3 RESULTADOS.....	90
4.4 DISCUSSÃO	92
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	97
5 CONSIDERAÇÕES FINAIS	106
APÊNDICES	109

1 INTRODUÇÃO GERAL

O conhecimento de comunidades vegetais e dos processos ecossistêmicos em savanas e áreas úmidas é menor do que em florestas, principalmente na região Neotropical (Erwin 2009; Overbeck et al. 2015; Veldman et al. 2015). Dados ecológicos são importantes para responder questões fundamentais e aplicadas sobre o manejo e conservação da biodiversidade (Archer et al. 2011; Maestre et al. 2016), especialmente sobre as comunidades vegetais pois estas constituem a principal fonte de entrada de energia e benefícios dos ecossistemas (Scurlock et al. 2002; Meyer et al. 2015). Nesta pesquisa, avaliamos a relação entre variáveis geomorfológicas, hidrológicas, e edáficas e características da comunidade de plantas e da biomassa da vegetação para fornecer uma perspectiva holística dos padrões da diversidade de plantas, das mudanças na estrutura da vegetação ao longo do tempo (*i.e.*, *woody encroachment*), da produtividade e do ciclo de carbono (Archer et al. 2011; Maestre et al. 2016). Também, discutimos o papel dos regimes de fogo e pastejo, importantes direcionadores de processos ecológicos, com consequências econômicas, sociais e para a conservação de espécies em campos sazonalmente inundáveis do Pantanal (Junk & Nunes da Cunha 2012; Nunes da Cunha & Junk 2015).

Alterações nas condições hidrológicas são apontadas como importantes para a transformação de ecossistemas de áreas úmidas e savanas em cenários globais atuais de mudanças climáticas (Erwin 2009; Hirota et al. 2010). Nestes cenários, as dinâmicas de fatores e distúrbios ambientais, fluxos de energia e matéria e da diversidade de plantas nos ecossistemas Neotropicais são tidas como incógnitas e desafios para o futuro próximo (Scurlock et al. 2002; Veldman et al. 2015; Soininen et al. 2017). Uma proposta para minimizar esta lacuna é mensurar a magnitude da influência de variáveis ambientais pela possibilidade de detecção de tendências espaço-temporais na distribuição de características ecológicas (Jombart 2009; Archer et al. 2011). Ou seja, simplificar a complexidade da vegetação ao identificar os principais direcionadores ambientais, sejam fatores ou distúrbios, responsáveis pela estruturação de comunidades (Pinder & Rosso 1998; Zeilhofer & Schessl 2000; Heinl et al. 2008), padrões de diversidade alfa (Oliveira et al. 2015; Souza et al. 2016), beta (Epele

et al. 2019), atributos funcionais de plantas (Suzuki & Stuefer 1999; Ripley et al. 2015) e produtividade da vegetação (Haase 1999; Pozer & Nogueira 2005) é uma etapa fundamental para entender processos ecológicos da vegetação e promover esforços futuros de conservação da biodiversidade que sejam eficientes.

Para obtermos dados que representem processos ecossistêmicos e possam ser utilizados em ampla escala, optamos por escolhas metodológicas de baixo custo, fácil uso e repetição (i.e., *Rapid Ecosystem Function Assessment*; Meyer et al. 2015). A menor disponibilidade de dados em ecossistemas tropicais é vinculada aos altos custos de pesquisa em países com baixo financiamento público, falta de mão de obra qualificada, dificuldade para acesso a áreas naturais (Scurlock et al. 2002; Meyer et al. 2015; Eldridge et al. 2020). Por exemplo, a natureza ecológica do Pantanal torna regiões distantes de estradas construídas em grandes elevações de terra virtualmente inacessíveis durante a estação de inundação (Allem & Valls 1987; Heckman 1998; Nunes da Cunha & Junk 2015). O Pantanal é um complexo e extenso (ca. 150 000 km²) ecossistema de área úmida na América do Sul, em região de clima tropical de savana (Junk et al. 2015). É uma bacia de deposição aluvial onde há a interação de megaleques e planícies fluviais que transportam sedimentos até a planície do rio Paraguai (Assine 2010, 2015). Os megaleques são sistemas fluviais em que o padrão dos canais é predominantemente distributário, caracterizado por grande mobilidade lateral (i.e., leitos instáveis e alterações no curso são comuns após grandes enchentes), o que os distingue de sistemas fluviais onde o padrão de drenagem é mais tributário (Assine 2008).

Estes rios distributários formam-se em relevos altos adjacentes e a redução do gradiente de elevação ao adentrarem depressões, planícies ou vales favorece o extravasamento lateral do fluxo de água e sedimentos (Assine 2008). Este transbordamento dos rios caracteriza as áreas úmidas de nível flutuante (*sensu* Junk et al. 2015), ou seja, áreas úmidas sujeitas ao pulso de inundação (Junk et al. 1989). Em combinação ao extravasamento lateral dos rios, o excesso de água das precipitações e/ou a oscilação do lençol freático superficial nas planícies determinam as características do pulso de inundação, que é citado como o principal direcionador de processos ecológicos em áreas úmidas que

ocorrem em terras baixas (*i.e.*, *lowlands*, van der Valk 2012). No Pantanal, o pulso de inundação foi classificado como do tipo previsível (*i.e.*, ocorre durante a estação de chuvas), monomodal (*i.e.*, frequência de uma vez ao ano) e de baixa amplitude (*i.e.*, profundidades de até 3m; Junk et al. 2015). Entretanto, as condições físicas, hidrológicas e bióticas ao longo de toda a região possuem diferenças que são suficientes para dar identidade própria a cada um dos megaleques e planícies fluviais que compõem o Pantanal (Hamilton 2002; Nunes da Cunha & Junk 2015).

A sazonalidade causada pela alternância entre clima seco e úmido das savanas é reforçada por um extenso período (*i.e.*, até 6 meses) onde o solo permanece saturado com água ou inundado. Isto é devido à concentração das chuvas no verão combinada à declividade desprezível do relevo e a pouca permeabilidade dos solos, distinguindo o Pantanal como uma savana hipersazonal (Sarmiento et al. 2004; Nunes da Cunha & Junk 2015). De forma geral, o relevo majoritariamente plano permite a distinção de grupos gerais de vegetação em larga escala no Pantanal: (1) elevações livres de inundação com vegetação lenhosa, (2) planícies sazonalmente inundáveis com savanas lenhosas e herbáceas, e (3) depressões com corpos d'água permanentes dominados por macrófitas (Pott & Pott 2004; Pott et al. 2011). As savanas predominam no relevo plano majoritário do Pantanal (Pott et al. 2011), e entre os tipos maiores desta vegetação, predominam comunidades herbáceas denominadas *campos* que ocupam cerca 31% de sua área (Silva et al. 2000). Nas planícies sujeitas à inundação sazonal (*i.e.*, zona de transição aquático-terrestre, *aquatic-terrestrial transition zone*, *ATTZ*; Nunes da Cunha & Junk 2015), os campos apresentam fases de enchente/cheia e de vazante/seca que são integradas e dinâmicas (Junk et al. 2015; Nunes da Cunha & Junk et al. 2015). Há uma grande diversidade de tipos de comunidades campestres no Pantanal, como por exemplo: campo de caronal, dominado por *Elionurus muticus* (Spreng.) Kuntze, campo de rabo-de-burro com *Axonopus leptostachyus* (Flüggé) Hitchc., campo de capim vermelho com *Andropogon hypogynus* Hack., campo de mimoso com *Axonopus purpusii* (Mez) Chase, campo de murundu, campo sujo de *Byrsonima cydoniifolia* A.Juss. e *Curatella americana* L., campo sujo de *Combretum lanceolatum* Pohl ex Eichler, *C. laxum* Jacq., entre outros

(Allem & Valls 1987; Schessl 1999; Santos et al. 2009; Nunes da Cunha & Junk 2015; Barbosa da Silva et al. 2020).

A variabilidade espacial e temporal de comunidades campestres no Pantanal é associada principalmente ao regime hidrológico (Pinder & Rosso 1998), e então a variáveis edáficas (Zeilhofer & Schessl 2000) e aos regimes de distúrbios de pastejo (Santos et al. 2009; Desbiez et al. 2011) e de incêndios (Cardoso et al. 2000a, 2000b, 2003). Características da vegetação como a produtividade de biomassa aérea (Haase 1999; Pozer & Nogueira 2005), a estocagem de carbono no solo (Vega et al. 2014), a estrutura e composição de comunidades (Prado et al. 1994; Pinder & Rosso 1998; Schessl 1999; Zeilhofer & Schessl 2000; Crispim et al. 2002; Scremin-Dias et al. 2011; Damasceno-Junior et al. 2016; Barbosa da Silva et al. 2020), a distribuição espacial de árvores (Ferreira-Júnior et al. 2016), o uso forrageiro preferencial (Desbiez et al. 2011), a abundância do banco de sementes do solo (Pagotto et al. 2011; Oliveira et al. 2015, 2019), o *woody encroachment* (Nunes da Cunha & Junk 2004), a fenologia (Nunes da Cunha et al. 2000) e também propriedades ecossistêmicas como a acumulação de serapilheira (Haase 1999), e o ciclo do nitrogênio (Liengaard et al. 2011) foram significativamente vinculados à alguma característica do regime hidrológico, sejam os períodos hidrológicos (*i.e.*, fase terrestre e fase aquática), e/ou duração, profundidade, ou frequência do pulso de inundação (Heckman 1998; Junk et al. 2006, 2015; Alho 2008; Alho & Silva 2012; Pott & Silva 2015).

Entre os padrões resultantes da interação da vegetação com o pulso de inundação no Pantanal foram identificados que: comunidades herbáceas sob maior profundidade de inundação apresentam maior abundância no banco de sementes, e de matéria orgânica do solo (Pagotto et al. 2011; Vega et al. 2014; Oliveira et al. 2015, 2019) e são dominados majoritariamente por campos e brejos (Zeilhofer & Schessl 2000); há dois picos de produtividade de biomassa na vegetação que coincidem com os fins dos períodos de seca e de inundação (Pozer & Nogueira 2005); e que a alternância entre fase aquática e terrestre implica em alterações da composição de espécies (Prado et al. 1994; Schessl 1999; Crispim et al. 2002; Damasceno-Junior et al. 2016) e atributos funcionais de plantas nos campos (Barbosa da Silva et al. 2020). As principais

características do regime hidrológico (*e.g.*, origem da água, duração e profundidade da inundação) são definidas pelas configurações climáticas e geomorfológicas locais (Assine 2010, 2015; van der Valk 2012). Além das diferenças entre as regiões do Pantanal, em uma mesma unidade geomorfológica, também há diferenças consideráveis quanto à origem e tipos de regime hidrológico e de sedimentos, que variam na proporção de areia, silte, argila, componentes orgânicos e inorgânicos (Couto & Oliveira 2010; Pupim et al. 2017).

Junto ao pulso de inundação, a textura do solo é o fator ambiental de maior importância para determinação da composição de espécies de campos e florestas, assim como para distinguir os diferentes tipos de comunidades campestres no Pantanal (Couto & Oliveira 2010). Por exemplo, os campos não ocorrem em solos solonetz, e quando comparados aos solos de florestas inundáveis apresentam propriedades hidromórficas mais acentuadas e menor capacidade de drenagem (Zeilhofer & Schessl 2000). Ao considerarmos os regimes de distúrbios, os incêndios embora datem à tempos pré-Colombianos, pois savanas são propensas à incêndios durante a fase seca (Pott & Pott 2004), atualmente são majoritariamente derivados de atividades antrópicas e têm sido associados à grandes prejuízos econômicos e ecológicos (Junk & Nunes da Cunha 2012; Junk et al. 2015). Por exemplo, o incêndio que ocorreu no ano de 2020 atingiu cerca de 22% da área da planície de inundação (Mega 2020). Experimentos com queima prescrita demonstraram que incêndios podem reduzir praticamente toda a biomassa aérea acumulada em campos inundáveis do Pantanal. Após um mês, a regeneração da cobertura variou entre 30% e 50%. Estes campos levaram entre 4 e 11 meses para recuperarem cobertura similar à dos estandes sem incêndios (Cardoso et al. 2000a, 2000b, 2003). Ao considerar períodos de anos secos, os incêndios tendem a estendem sobre os campos sob maiores profundidades de inundação. De outro lado, em períodos de anos úmidos os incêndios tendem a ser mais brandos (Nunes da Cunha & Junk 2015; Pott & Silva 2015).

Outro regime de distúrbio relevante para os processos ecológicos em comunidades campestres é o pastejo. Em função da ausência de megafauna sul-americana, o pastejo nos campos do Pantanal é associado principalmente

ao gado introduzido desde a colonização europeia (Pott & Pott 2004). De forma semelhante ao fogo, o gado e herbívoros nativos (e.g., capivaras e cervos) consomem a biomassa vegetal, majoritariamente a herbácea (Gibson 2009), e no Pantanal, preferencialmente gramíneas hidrofíticas em ambos os períodos hidrológicos (Desbiez et al. 2011). Durante a fase terrestre, estas gramíneas concentram-se nos campos sob maiores profundidades de inundação (e.g., *shortgrass-floodplains*). Durante a fase aquática, a inundação diminui a disponibilidade de pastagens e os animais se concentram nos campos sob menores profundidades de inundação (e.g., *small tussock grasslands sensu* Schessl 1999). A redução da área de campos durante a fase aquática torna a seleção dos herbívoros por gramíneas hidrófitas ainda mais intensos, mesmo que haja um menor número de animais (Heckman 1998; Pott & Pott 2000; Desbiez et al. 2011).

A exclusão experimental do pastejo no Pantanal tem conduzido estandes de comunidades campestres à dominância de espécies cespitosas (Pott & Pott 2004; Pozer & Nogueira 2005; Pott & Silva 2015) e/ou lenhosas monodominantes (*i.e.*, *woody encroachment*; Nunes da Cunha & Junk 2004). O gado é capaz de diminuir a acumulação de biomassa herbácea seca nas comunidades campestres (Pozer & Nogueira 2005) e conseqüentemente diminuir a frequência e intensidade de incêndios (Nunes da Cunha & Junk 2004; Junk & Nunes da Cunha 2012; Pott & Silva 2015). Ao consumirem preferencialmente gramíneas hidrófitas (Desbiez et al. 2011), o pastejo pode favorecer o desenvolvimento, em curto período, de estandes densos de gramíneas e herbáceas que o gado consome menos, como as gramíneas da tribo Andropogoneae (Heckman 1998; Pozer & Nogueira 2005; Desbiez et al. 2011). Assim, durante a fase terrestre nos campos sob maior inundação e durante a fase aquática nos campos sob menor inundação, caso gramíneas hidrofíticas sejam eliminadas por sobrepastejo, gramíneas não palatáveis conseguem completar seus ciclos de vida e podem formar estandes dominantes (Pozer & Nogueira 2005; Santos et al. 2009).

Nesta pesquisa, selecionamos tipos campestres que são indicadores fisionômicos de interações entre direcionadores hidroedáficos (*i.e.*, macrohabitats *sensu* Nunes da Cunha & Junk 2015) para caracterizarmos a diversidade de plantas e produtividade da vegetação. Associamos preditores

espaciais, geomorfológicos, hidrológicos, e/ou textura do solo e os regimes de pastejo e incêndios à diversidade e atributos funcionais de plantas (Capítulo I), composição de espécies, diversidade beta (Capítulo II), e a alocação de biomassa vegetal (Capítulo III) em três tipos principais de macrohabitats campestres no megaleque do rio Cuiabá, norte do Pantanal Mato-Grossense (Schessl 1999; Assine 2010; Barbosa da Silva et al. 2020). Nossos objetivos foram: (Capítulo I) compreender a dinâmica da estrutura da comunidade herbácea e dos tipos funcionais das plantas em diferentes períodos hidrológicos, (Capítulo II) entender a influência de preditores ambientais e espaciais na composição de espécies e componentes de diversidade beta, e, (Capítulo III) entender os padrões de alocação de biomassa em compartimentos de vegetação em grande escala espacial. A partir de amostragem da estrutura da comunidade herbácea (Londo 1976), nós determinamos a riqueza, a composição de espécie e cobertura em diferentes atributos vinculados à traços funcionais estáveis (Garnier et al. 2007; Pérez- Harguindeguy et al. 2013). Em escala local, utilizamos técnicas rápidas de avaliação para acessar diferentes compartimentos da biomassa vegetal que são vinculados à um componente ecossistêmico essencial, a produtividade primária que é a principal entrada de energia nos ecossistemas (Hejný et al. 1998; MacGranaham et al. 2014; Meyer et al. 2015).

Referências Bibliográficas

Alho CJR (2008) Biodiversity of the Pantanal: response to seasonal flooding regime and to environmental degradation. *Brazilian Journal of Biology* 68:957–966

Alho CJR, Silva JSV (2012) Effects of severe floods and droughts on wildlife of the Pantanal wetland (Brazil) - a review. *Animals* 2:591–610. <https://doi.org/10.3390/ani2040591>

Allem AC, Valls JFM (1987) Recursos forrageiros do Pantanal Mato-Grossense. EMBRAPA-CENARGEN, Brasília

Archer SR, Davies KW, Fulbright TE, McDaniel KC, Wilcox BP, Predick KI (2011) Brush Management as a Rangeland Conservation Strategy: A Critical Evaluation.

In: Briske DD (ed). Conservation Benefits of Rangeland Practices, 1st edn. USDA Natural Resources Conservation Service, Washington, pp. 105–170

Assine ML (2008) Ambientes de leques aluviais. In: Pedreira AJ, Aragão MANF, Magalhães AJ (eds). Ambientes de sedimentação siliciclástica do Brasil, 1st edn. Editora Beca, São Paulo, pp. 52-71

Assine ML (2010) Pantanal Mato-grossense: uma paisagem de exceção. In: Modenesi-Gauttieri MC, Bartorelli A, Mantesso-Neto V, Carneiro CDR, Lisboa MBAL (eds) A obra de Aziz Nacib Ab'Saber, 1st edn. Beca-BALL Edições, Sao Paulo, pp 464–489

Assine ML, Merino ER, Pupim FN, Macedo HA, Santos MGM (2015) The Quaternary alluvial systems tract of the Pantanal Basin, Brazil. Brazilian Journal of Geology 45:475–489. <https://doi.org/10.1590/2317-4889201520150014>

Barbosa da Silva FH, Nunes da Cunha C, Overbeck GE (2020) Seasonal Dynamics of Flooded Tropical Grassland Communities in the Pantanal Wetland. Wetlands <https://doi.org/10.1007/s13157-020-01281-w>

Cardoso EL, Araújo Crispim SM, Rodrigues CAG, Barioni W (2000) Biomassa aérea e produção primária do estrato herbáceo em campo de *Elyonurus muticus* submetido à queima anual, no Pantanal. Pesquisa Agropecuaria Brasileira 35:1501–1507. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2000000800001>

Cardoso EL, Araújo Crispim SM, Rodrigues CAG, Barioni W (2000) Composição e dinâmica da biomassa aérea após a queima em savana gramíneo-lenhosa no Pantanal. Pesquisa Agropecuaria Brasileira 35:2309–2316

Cardoso EL, Araújo Crispim SM, Rodrigues CAG, Barioni W (2003) Efeitos da queima na dinâmica da biomassa aérea de um campo nativo no Pantanal. Pesquisa Agropecuaria Brasileira 38:747–752. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2003000600011>

Couto EG, Oliveira VA (2010) The Soil Diversity of the Pantanal. In: Junk WJ, Silva CJ, Nunes da Cunha C, Wantzen KM (eds) The Pantanal: Ecology, biodiversity and sustainable management of a large Neotropical seasonal wetland, 1st edn. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow, pp 71-102

Crispim SMA, Santos SA, Chalita LAS, Fernandes AHBM, Silva MP (2002) Variação sazonal na frequência e composição botânica em área máxima de inundação, Pantanal-MS, Brasil. *Archivos de Zootecnia* 51:149–160

Damasceno-Junior GA, Cunha NL, Pott A, Arruda WS, Ishii IH, Paranhos Filho AC, Oldeland J (2016) Inundation and Fire Shape the Structure of Riparian Forests in the Pantanal, Brazil. *Plos One* 11:1-18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0156825>

Desbiez ALJ, Santos SA, Alvarez JM, Tomas WM (2011) Forage use in domestic cattle (*Bos indicus*), capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*) and pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*) in a seasonal Neotropical wetland. *Mammalian Biology* 76:351–357. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2010.10.008>

Eldridge DJ, Delgado-Baquerizo M, Quero JL, Ochoa V, Gonzalo B, García-Palacios P et al. (2020) Surface indicators are correlated with soil multifunctionality in global drylands. *Journal of Applied Ecology* 57:424–435. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13540>

Epele LB, Brand C, Miserendino ML (2019) Ecological drivers of alpha and beta diversity of freshwater invertebrates in arid and semiarid Patagonia (Argentina). *Science of the Total Environment* 678:62–73. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.04.392>

Erwin KL (2009) Wetlands and global climate change: The role of wetland restoration in a changing world. *Wetlands Ecology and Management* 17:71–84. <https://doi.org/10.1007/s11273-008-9119-1>

Ferreira-Júnior WG, Schaefer CEGR, Nunes da Cunha C, Duarte TG, Chieregatto LC, Carmo FMS (2016) Flood regime and water table determines tree distribution in a forest-savanna gradient in the Brazilian Pantanal. *Anais Da Academia Brasileira de Ciências* 88:719–731. <https://doi.org/10.1590/0001-3765201620150341>

Garnier E, Lavorel S, Ansquer P, Castro H, Cruz P, Dolezal J et al (2007) Assessing the Effects of Land-use Change on Plant Traits, Communities and Ecosystem Functioning in Grasslands: A Standardized Methodology and

Lessons from an Application to 11 European Sites. *Annals of Botany* 99:967–985. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl215>

Gibson DJ (2009) *Grasses and Grassland Ecology*. Oxford University Press. New York

Haase R (1999) Litterfall and nutrition return in seasonally flooded and non-flooded forest of the Pantanal, Mato Grosso, Brazil. *Forest Ecology and Management* 117:129–147

Heckman CW (1998) *The Pantanal of Poconé. Biota and ecology in the northern section of the world's largest pristine wetland*. Academic Publishers, Dordrecht

Heinl M, Sliva J, Tacheba B, Murray-Hudson M (2008) The relevance of fire frequency for the floodplain vegetation of the Okavango Delta, Botswana. *African Journal of Ecology* 46:350–358. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2007.00847.x>

Hejný S, Segal S, Raspopov IM (1998) General ecology of wetlands. In: Westlake DF, Květ J, Szczepański LA (eds), *The Production Ecology of Wetlands: the IBP synthesis*, 1st edn. Cambridge University Press, London, pp. 1–77

Hirota M, Nobre C, Oyama MD, Bustamante MMC (2010) The climatic sensitivity of the forest, savanna and forest–savanna transition in tropical South America. *New Phytologist* 187:707–719

Jombart T, Dray S, Dufour AB (2009) Finding essential scales of spatial variation in ecological data: a multivariate approach. *Ecography* 32:161–168. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2008.05567.x>

Junk WJ, Bayley PB, Sparks RE (1989) The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Special Publications of Fisheries and Aquatic Sciences* 106:110–127

Junk WJ, Nunes da Cunha C (2012) Pasture clearing from invasive woody plants in the Pantanal: a tool for sustainable management or environmental destruction? *Wetlands Ecology and Management* 20:111–122. <https://doi.org/10.1007/s11273-011-9246-y>

Junk WJ, Nunes da Cunha C, Wantzen KM, Petermann P, Strussmann C, Marques MI, Adis J (2006) Biodiversity and its conservation in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *Aquatic Science* 68:278–309

Junk WJ, Piedade MTF, Lourival R, Wittmann F, Kandus P, Lacerda LD et al (2015) Definição e Classificação das Áreas Úmidas (AUs) Brasileiras: Base Científica para uma Nova Política de Proteção e Manejo Sustentável. In: Nunes da Cunha C, Piedade MTF, Junk WJ (eds) *Classificação e Delineamento das Áreas Úmidas Brasileiras e de seus Macrohabitats*. 1st edn. INCT-INAU – EdUFMT, Cuiabá, pp 13-76

Lienggaard L, Nielsen LP, Revsbech NP, Elberling B, Priemé A, Prast AE, Kühl M (2011) Effects of flooding cycles in the Pantanal on the turnover of soil nitrogen pools and emission of N₂O. *Biogeosciences Discussions* 8:5991–6030. <https://doi.org/10.5194/bgd-8-5991-2011>

Londo G (1976) The decimal scale for relevés of permanent quadrats. *Vegetatio* 33:61-64

McGranahan DA, Daigh AL, Veenstra JJ, Engle DM, Miller JR, Debinski DM (2014) Connecting soil organic carbon and root biomass with land-use and vegetation in temperate grassland. *Scientific World Journal* <https://doi.org/10.1155/2014/487563>

Maestre FT, Eldridge DJ, Soliveres S (2016) A multifaceted view on the impacts of shrub encroachment. *Applied Vegetation Science* 19:369–370. <https://doi.org/10.1111/avsc.12254>

Mega ER (2020) ‘Apocalyptic’ fires are ravaging the world’s largest tropical wetland. *Nature* 586:20–21. <https://doi.org/10.1038/d41586-020-02716-4>

Meyer ST, Koch C, Weisser WW (2015) Towards a standardized Rapid Ecosystem Function Assessment (REFA). *Trends in Ecology & Evolution* 30:390-397. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.04.006>

Nunes da Cunha C, Junk WJ (2004) Year-to-year changes in water level drive the invasion of *Vochysia divergens* in Pantanal grasslands. *Applied Vegetation Science* 7:103–110. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2004.tb00600.x>

Nunes da Cunha C, Junk WJ (2015) A classificação dos macrohabitats do Pantanal Matogrossense. In: Nunes da Cunha C, Piedade MTF, Junk WJ (eds) *Classificação e Delineamento das Áreas Úmidas Brasileiras e de seus Macrohabitats*, 1st edn. INCT-INAU – EdUFMT, Cuiabá, pp 77-126

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* 29:400–407. <https://doi.org/10.1590/0102-33062015abb0027>

Oliveira PC, Barbosa da Silva FH, Nunes da Cunha C (2019) Effect of fire on the soil seed bank of Neotropical grasslands in the Pantanal wetland. *Oecologia Australis* 23:904–916. <https://doi.org/10.4257/oeco.2019.2304.14>

Overbeck GE, Vélez-Martin E, Scarano FR, Lewinsohn TM, Fonseca CR, Meyer ST et al (2015) Conservation in Brazil needs to include non-forest ecosystems. *Diversity and Distributions* 21:1455-1460. <https://doi.org/10.1111/ddi.12380>

Pagotto MA, Silveira RML, Nunes da Cunha C, Fantin-Cruz I (2011) Distribution of Herbaceous Species in the Soil Seed Bank of a Flood Seasonality Area, Northern Pantanal, Brazil. *Int. Revue. Ges. Hydrobiol.* 96:149–163. <https://doi.org/10.1002/iroh.201111315>

Pérez-Harguindeguy N, Diaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P et al (2013) New Handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61:167–234. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1071/BT12225>

Pinder L, Rosso S (1998) Classification and ordination of plant formations in the Pantanal of Brazil. *Plant Ecology* 136:151–165

Pott A, Oliveira A, Damasceno-Junior G, Silva J (2011) Plant diversity of the Pantanal wetland. *Brazilian Journal of Biology* 71:265–273. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842011000200005>

Pott A, Pott VJ (2004) Features and conservation of the Brazilian Pantanal wetland. *Wetlands Ecology and Management* 12:547–552. <https://doi.org/10.1007/s11273-005-1754-1>

Pott A, Silva JSV (2015) Terrestrial and Aquatic Vegetation Diversity of the Pantanal Wetland. In: Bergier I, Assine ML (eds). Dynamics of the Pantanal Wetland in South America, 1st edn. Springer International, London, pp. 111–131.

https://doi.org/10.1007/978-3-319-13521-2_10

Pott VJ, Pott A (2000) Plantas aquáticas do Pantanal. EMBRAPA, Brasília

Pozer CG, Nogueira F (2005) Flooded native pastures of the northern region of the Pantanal of Mato Grosso: biomass and primary productivity variations.

Brazilian Journal of Biology 64:859–866. <https://doi.org/10.1590/s1519-69842004000500016>

Prado AL, Heckman CW, Martins FR (1994) The seasonal succession of biotic communities in wetlands of the Tropical wet-and-dry climat zone: II. The Aquatic macrophyte vegetation in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. Int. Revue. Ges. Hydrobiol. 79:569–589

Ripley B, Visser V, Christin PA, Archibald S, Martin T, Osborne C (2015) Fire ecology of C₃ and C₄ grasses depends on evolutionary history and frequency of burning but not photosynthetic type. Ecology 96:2679–2691.

<https://doi.org/10.1890/14-1495.1>

Santos SA, Desbiez A, Crispim SMA, Filho JAC, Abreu UGP, Rodela LG (2009) Natural and cultivated pastures and their use by cattle. In: Junk WJ, Silva CJ, Nunes da Cunha C, Wantzen KM (eds) The Pantanal: Ecology, biodiversity and sustainable management of a large Neotropical seasonal wetland, 1st edn. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow, pp. 127–141

Sarmiento G, Pinillos M, Silva MP, Acevedo D (2004) Effects of soil water regime and grazing on vegetation diversity and production in a hyperseasonal savanna in the Apure Llanos, Venezuela. Journal of Tropical Ecology 20:209–220.

<https://doi.org/10.1017/S0266467403001299>

Schessl M (1999) Floristic composition and structure of floodplain vegetation in the Northern Pantanal of Mato Grosso, Brazil. Phytion 39:303–336

Scremin-Dias E, Lorenz-Lemke AP, Oliveira AKM (2011) The floristic heterogeneity of the Pantanal and the occurrence of species with different

adaptive strategies to water stress. *Brazilian Journal of Biology* 71:275–282.
<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21537600>

Scurlock JMO, Johnson K, Olson RJ (2002) Estimating net primary productivity from grassland biomass dynamics measurements. *Global Change Biology* 8:736–753. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2002.00512.x>

Silva MP, Mauro R, Mourão G, Coutinho M (2000) Distribuição e quantificação de classes de vegetação do Pantanal através de levantamento aéreo. *Revista Brasileira de Botânica* 23:143–152

Soininen J, Heino J, Wang J (2017) A meta-analysis of nestedness and turnover components of beta diversity across organisms and ecosystems. *Global Ecology and Biogeography* 27:96–109. <https://doi.org/10.1111/geb.12660>

Souza EB, Ferreira FA, Pott A (2016) Effects of flooding and its temporal variation on seedling recruitment from the soil seed bank of a Neotropical floodplain. *Acta Botanica Brasilica* 30:560–568. <https://doi.org/10.1590/0102-33062016abb0202>

Suzuki JI, Stuefer JF (1999) On the ecological and evolutionary significance of storage in clonal plants. *Plant Species Biology* 14:11–17. <https://doi.org/10.1046/j.1442-1984.1999.00002.x>

Van der Valk AG (2012) *The biology of freshwater wetlands*. Oxford University Press, New York

Vega LF, Nunes da Cunha C, Rothaupt KO, Moreira MZ, Wantzen KM (2014) Does Flood Pulsing Act as a Switch to Store or Release Sediment-Bound Carbon in Seasonal Floodplain Lakes? Case Study from the Colombian Orinoco-Llanos and the Brazilian Pantanal. *Wetlands* 34:177–187
<https://doi.org/10.1007/s13157-013-0495-9>

Veldman JW, Buisson E, Durigan G, Fernandes GW, Le Stradic S, Mahy G et al (2015) Toward an old-growth concept for grasslands, savannas, and woodlands. *Frontiers in Ecology and the Environment* 13:154–162.
<https://doi.org/10.1890/140270>

Zeilhofer P (2006) Soil Mapping in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil, using Multitemporal Landsat TM data. *Wetlands Ecology and Management* 14:445–461. <https://doi.org/10.1007/s11273-006-0007-2>

2 CAPÍTULO I: Seasonal dynamics of flooded tropical grassland communities in the Pantanal wetland ¹

Abstract

We aimed to answer the following questions: do vegetation structure and functional characteristics of grassland types differ between hydrological periods (*i.e.*, aquatic and terrestrial phase) in the Pantanal wetland? What general plant functional traits characterize these communities? We sampled 37 sites in three grassland types in the Cuiabá river megafan, in the northern Pantanal, Brazil, in both the aquatic and terrestrial phases. We determined, from the literature, 'stable' plant functional traits, namely life cycle, bud-bank types and, for graminoids, photosynthetic pathway, *i.e.*, characteristics important in tropical habitats with the occurrence of flood, fire and drought. We compared the grassland types in distinct hydrological phases concerning the vegetation structure and functional attributes using Permutation test. We found that all grasslands are dominated by perennials during terrestrial and aquatic phases. Most species bears clonal organs, and aboveground bud-banks are specially relevant to the grassland under long-term flooding. C₄ graminoids are dominant but C₃ graminoids increase their cover during aquatic phase. Pantanal grasslands are rich in species and showed marked differences in height between terrestrial and aquatic phases. Our results are a basis to devise conservation strategies for grasslands in the Pantanal, susceptible to threats by global change processes.

Keywords: Biodiversity; Community ecology; Floodplain; Hyperseasonal savanna; Morphological plasticity; Regeneration

¹ Autores: Fernando Henrique Barbosa da Silva, ORCID: 0000-0001-8418-4369; Cátia Nunes da Cunha, ORCID 0000-0002-5990-3437; Gerhard Ernst Overbeck, ORCID 0000-0002-8716-5136; Publicado na *Wetlands* **40**, 1257–1268 (2020). <https://doi.org/10.1007/s13157-020-01281-w>

2.1 Introduction

Wetlands subject to fluctuating water level (*i.e.*, flood pulse) comprise complex systems that occur in wide plains adjacent to major streams (*e.g.*, Amazonas, Araguaia, Negro, Parana, Paraguay) in the Tropics (Junk et al. 2015). High seasonality of rainfall is the main driver of flood pulses, resulting in very contrasting habitats for flora and fauna during the year in this type of wetlands. While often completely flooded during the wet season (*i.e.*, aquatic phase), almost no water may be present during the dry season (*i.e.*, terrestrial phase), when fires may occur (Nunes da Cunha & Junk 2015). An example of such wetlands with fluctuating and highly seasonal water table is the Pantanal wetland. Most of the area the Pantanal occupies today likely was part of the Neotropical savannas (*Cerrado*) in the past. Seasonal drought and fire cycles in the *Cerrado* date to 6 Ka BP (Ledru 2002), *i.e.* are much older than the modern flood regime in the Pantanal that established between 3 and 2.6 ka BP (Assine 2010). Currently, large parts of the region are managed for grazing with cattle that were introduced by European settlers in the 18th century (Junk & Nunes da Cunha 2012).

The persistence of plant species and communities in such grassland-wetland systems requires, during the terrestrial phase, protection of meristems from drought and consumption by either fire or grazing (Veldman et al. 2015a). In contrast, energy and specific morphophysiological adaptations are required to cope with the low light and oxygen conditions of submergence (Jackson and Colmer 2005) that prevails during the aquatic phase (Pott et al. 2011b). While some plant traits show plasticity with fluctuating or contrasting environmental conditions, others like clonality (*i.e.*, bud-bank types), life cycle duration and photosynthetic pathways (*sensu* Pérez-Harguindeguy et al. 2013) can readily be measured in categories on the species level (Garnier et al. 2007; Pérez-Harguindeguy et al. 2013). These 'stable' traits allow us to discuss the ecological processes and filters that shape the grassland types of the Pantanal.

C₄ photosynthesis, present mainly in species from Poaceae and Cyperaceae, is related to dry and full light environments of savannas (Bruhl &

Wilson 2007; Osborne 2008; Osborne et al. 2014; Bräutigam & Gowik 2016). Species with C₃ photosynthesis equally occur in these ecosystems (Bruhl & Wilson 2007; Osborne et al. 2014), usually associated with higher productivity under higher soil moisture and lower light and temperature conditions as under flooding (Osborne 2008; Ghannoum 2009; Pérez-Harguindeguy et al. 2013). The recurrent floods may promote species with annual and biennial life cycles that could better exploit temporary habitats (Blom 1999; Suzuki & Stuefer 1999). In contrast, seasonal drought as prevailing during the terrestrial phase favors the dominance of perennials (Filgueiras 2002; Bao et al. 2018). In perennial species, vegetative reproduction (e.g., clonality, resprouting) is recognized as a relevant characteristic of many grassland species as it allows long-term persistence under recurrent disturbances (Gibson 2009). Belowground bud-bank organs (e.g., rhizomes, bulbs, xylopodium) are functionally convergent to persist under drought, fire, grazing, and submergence (Colmer & Voeselek 2009; Bond & Parr 2010). In contrast, aboveground bud-bank as present in stolons and propagation by plant fragments are linked to grazing (Suzuki & Stuefer 1999; Gibson 2009), and stem elongation during periods of submergence to systems with fluctuating water level (Colmer & Voeselek 2009; Sosnová et al. 2010).

Here, we analyze vegetation structure and functional composition in the three major types of grassland communities from the northern Pantanal previously recognized by Schessl (1999). These grasslands are covered by xerophytic grasses during the terrestrial phase and are substituted by macrophytes during the aquatic phase (Schessl 1999). Aquatic grasses are preferably grazed by cattle and native herbivores (*i.e.*, capybara and deer) through the year (Desbiez et al. 2011). During the terrestrial phase, the preferred aquatic grasses are concentrated in grasslands subjected to the deepest flooding regime that in turn are more prone to overgrazing. During the aquatic phase, the terrestrial fauna is obligate to concentrate in areas with absent or shallow flooding. This amplifies the effect of grazing selection on aquatic grasses in these communities, even if there are fewer animals. Given the occurrence of flooding and dry periods with fire and grazing in the same system, an analysis is important to understand community dynamics between the two contrasting hydrological periods, *i.e.* flooded period and dry period. Vegetation was sampled in the two

contrasting hydrological periods, *i.e.*, the terrestrial and aquatic phase. We expect lower vegetation cover and species richness during the aquatic phase in all grasslands, and especially – based on previous studies on the effect of flood depth on the cover and species richness (Pinder & Rosso 1998; Raulings et al. 2010; Lou et al. 2016) – in the grassland type subjected to the most intense hydrological regime. Then, we tested the relationship of the hydrological period and grassland types with the cover of different species groups, considering life cycle, photosynthetic pathway (only graminoids) and bud-bank types.

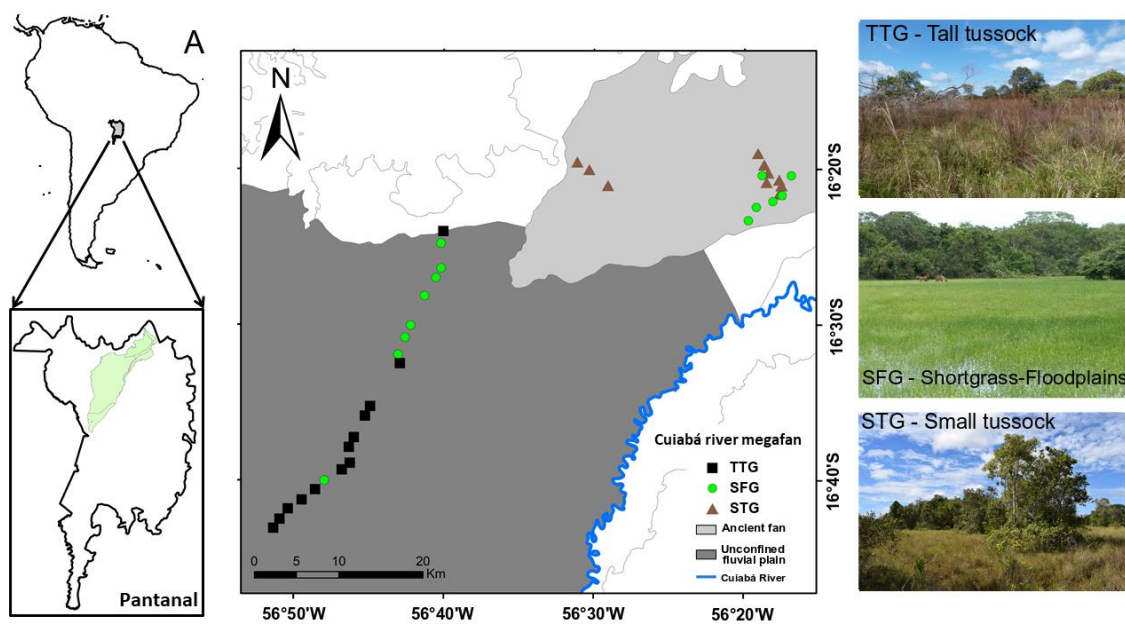
We hypothesized to find, in the aquatic phase, a higher cover of species with annual and biannual life cycles able to occupy seasonal habitats. Further, we expected a higher cover of C₃ graminoids and species with aboveground bud-banks that facilitate stem elongation (Suzuki & Stuefer 1999; Sosnová et al. 2010; Pott et al. 2011b). For the terrestrial phase, we expected to find a higher cover of C₄ graminoids, perennials, and species with belowground bud-banks related to drought, fire and grazing (Bond 2008; Veldman et al. 2015a). Regarding differences between the three grasslands, we expected a higher cover of annuals, biennials, C₃ graminoids and aboveground bud-banks in the grassland type subjected to the longest period of inundation (Suzuki & Stuefer 1999; Sosnová et al. 2010; Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Finally, we conducted indicator species analyses (Siddig et al. 2016) for two hydrological phases of the three community types; the aim was to assign if the prevalent functional traits are present in these species. In face of global changes that affect hydrological cycles and lead to the loss of natural habitats (Erwin 2009), a better understanding of grassland dynamics and resulting implications on management is an important step towards sustainable land use in the region (Tomas et al. 2019).

2.2 Methods

2.2.1 Study area

The Pantanal is a complex of fluvial megafans and plains generated during the Quaternary. It comprises the large sedimentary basin (*ca.* 150,000 km²) drained by the Paraguay River and its tributaries in central South America (Fig.

1a; Assine 2010). Climate is Köppen's Aw (Alvares et al. 2013) with an annual average temperature of 25°C and seasonal rainfall (annual mean 1,250 mm, Fig. 1b). In the northern region of the Pantanal, where we worked, flooding coincides with the wet season (Junk et al. 2006; Nunes da Cunha and Junk 2015). With the onset of rains, water is stagnant on the soil surface concomitantly with the rise of rivers that later overflows into the plains. This result in the predictable, monomodal, low amplitude (up to 3 meters) and long duration (up to six months) flood pulse (Junk et al. 2015). A multiyear dynamics occurs at intervals of approximately 10 to 15 years, alternating periods of high and low water levels regionally related to extreme floods and droughts and consequently influence vegetation dynamics (Nunes da Cunha & Junk 2015). Fire is a characteristic event that may occur regularly due to natural causes or set by humans as a management tool for grasslands during the dry season (Fig. 1b; Junk & Nunes da Cunha 2012).



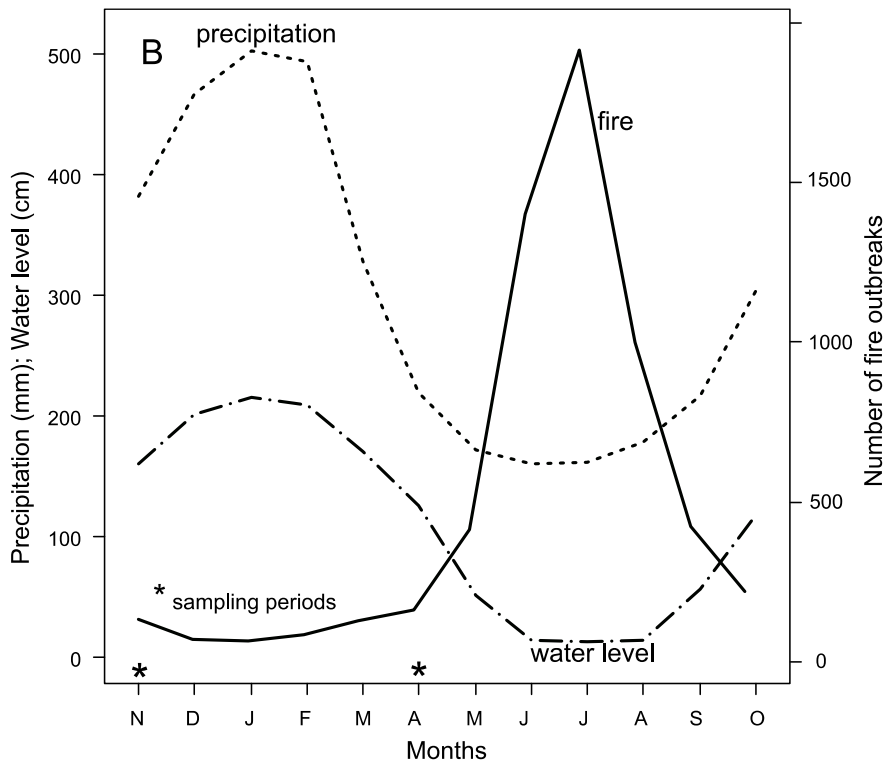


Figure 1. A) South-American Pantanal wetland and the Cuiabá river megafan in the northern region. Points indicate the location of sampling sites from the depicted grassland types (*i.e.*, H1: *Tall Tussock – TTG*, H2: *Shortgrass-Floodplains – SFG*, and H3: *Small Tussock – STG*). B) Climatic diagram indicating the sampling periods in distinct hydrological periods with average annual precipitation (Cuiabá municipality from 1961 to 2018), fluvial water level (Cuiabá River from 1900 to 2018) obtained from the National Water Agency (ANA) database, and number of fire outbreaks in the Pantanal wetland (from 2000 to 2019) obtained from National Institute for Space Research (INPE). Authors (*i.e.*, Pupim et al. 2017) gave us permission to use the delimitation of Cuiabá river megafan.

The Pantanal forms a mosaic of permanent or periodic aquatic and terrestrial habitats, with floodable and or dry, forests, shrublands, palm groves, grasslands, savannas, and swamps (Pott et al. 2011a). Grasslands are the predominant physiognomies and the main use, during the last centuries, is low-intensity cattle ranching that is considered compatible with the maintenance of communities and their diversity (Junk & Nunes da Cunha 2012; Overbeck et al.

2015). However, increasingly, native herbaceous plant communities are substituted by exotic pastures (Nunes da Cunha & Junk 2015) or displaced by woody encroachment (Dorado-Rodrigues et al. 2015; Barbosa da Silva et al. 2016).

2.2.2 Sampling periods and community types

Our study comprises the limits of the Cuiabá River megafan. This is a geomorphological unit in the northern Pantanal with an area of 14,580 km² and compartments that represent different hydro sedimentological regimes (e.g., Pupim et al. 2017; Fig. 1a). We selected 37 grassland sites to sample vegetation in two distinct hydrological periods: the end of the terrestrial (November 2016) and aquatic phase (April 2017; Fig 1b). In all sites, the soil surface was dried during the terrestrial phase, and with stagnant water during the aquatic phase. The two sampling periods coincides with the peak of biomass production (Pozer & Nogueira 2005); most species are found in their reproductive stages during this period (Nunes da Cunha & Junk 2015). We assigned our samples to the three major grassland types present in the region (Schessl 1999; Nunes da Cunha & Junk 2015), namely: (TTG) *Tall Tussock Grassland* ($n= 13$) flooded up to 3 months, and associated with poorly drained clay soils (Allem & Valls 1987; Zeilhofer 2006); (SFG) *Shortgrass-Floodplains* ($n= 14$) mostly associated with under long-term inundation, flooded up to 6 months; and (STG) *Small Tussock Grassland* ($n= 10$) flooded up to a few weeks, associated with plinthosols (Couto & Oliveira 2010; respective local names: *Campo rabo-de-burro*, *Campo limpo*, and *Campo de murundu*; see Fig. 1a for location of study sites; and APPENDIX S2 for pictures of grassland types). Termite earth mounds, locally known as *murundus*, which develop distinct islands occupied by tree species are characteristic of STG, but here, we focus our sampling on grasslands itself (i.e., outside termite's areas). To allow spatial independence between sampled sites, they were situated at least 1 km apart. Accessibility in the Pantanal is limited, principally in the aquatic phase, as there is only one (unpaved) road above flood level. Our sampling excluded sites with evidence of fire management within the past year or the presence of exotic grasses.

2.2.3 Vegetation sampling and functional traits

We sampled the herbaceous strata, excluding woody plants with DHB > 3.14, seedlings and saplings of trees and shrubs, in four 1 m² sampling units (SUs) systematically arranged in a 400 m² plot at the 37 sites (total of 148 SUs). In each SU, we measured vegetation height, species richness (*S*) considered as the number of species (Legendre and Legendre 2012), cover of vegetation as a whole, and cover of each species, using a decimal scale (Londo 1976). Species were classified with regard to the following functional traits: life history, photosynthetic pathway (considering only Poaceae and Cyperaceae) and bud-bank types (Table 1; Pérez-Harguindeguy et al. 2013), with data obtained from the literature (APPENDIX S3). Scientific names were validated by the help of *Flora do Brasil 2020*. Fertile plant samples were deposited at the Herbarium of the *Universidade Federal de Mato Grosso*, in Cuiabá (HC-UFMT).

Table 1: Functional traits used to calculate the functional diversity of herbaceous/shrub species in grassland community types in the Pantanal. For more details, see Pérez-Harguindeguy et al. (2013).

Functional traits	Measurement	Functional importance
<i>(1) Physiological process</i>		
1.1 photosynthetic pathway (within graminoids)	Categorical measure, 1. C ₃ , 2. C ₄	C ₄ photosynthesis is an indicator of higher productivity under drier, warmer, and lighter conditions while C ₃ photosynthesis indicates higher productivity under wetter and more shaded conditions.
<i>(2) Life-history process</i>		
2.1 life history	Categorical measure, 1. annual, 2. biennial, 3. perennial	An indicator of population persistence. Perennial life cycle represents a higher lifespan and is positively related to low nutrient availability and seasonal drought. Annual and biennial life cycles

		are related to frequent disturbances as seasonal flooding.
2.2 bud-bank organ type	Categorical measure, 1.aboveground, 2.belowground, 3. non-clonal	Bud-bank organs can give competitive vigor and ability to exploit patches while promoting persistence after environmental disturbances. Clonal behaviour may be an effective means of short-distance migration under circumstances of poor seed dispersal or seedling recruitment. Belowground bud-bank organs may serve to gem protection, energy and water storage. Aboveground bud-banks may serve as storage as well and also mechanism to stem elongation in wetlands.

2.2.4 Statistical analysis

We conducted bifactorial permutational ANOVA based on Euclidean distance, with the hydrological periods (aquatic phase and terrestrial phase as factor 1 and the grassland types (TTG, SFG, STG) as factor 2, also considering their interaction. As predictor variables, we used species richness, vegetation height, cover of the herbaceous stratum and cover of species groups defined by functional traits. We used One-way Analysis with Permutation Test to ensure that non-normality did not affect the results (Legendre and Legendre 2012). We used 10000 permutations restricted within the levels of the predictors at a significance level of 0.05 using the MULTIV software (Pillar 2011). For identification of indicator species, we conducted the Dufrene-Legendre Indicator Species Analysis using R, the *labdsv* package and the *indval* function (R Core Team 2016; Roberts 2016). The analysis tests the significance of species comparing their occurrence among grassland types. Ideally, a good indicator species occurs in most of the sampling units belonging to a grassland type (Legendre & Legendre 2012). The significance of indicator species in the three grasslands was tested separately in each hydrological period.

2.3 Results

2.3.1 Seasonal dynamics of vegetation structure and functional traits in Pantanal grasslands

During the two hydrological periods, we found a total of 162 vascular plant species distributed in 98 genera and 42 families in the three grassland types. During the aquatic phase, we recorded 123 species from 36 families and 74 genera, and during the terrestrial phase 96 species from 27 families and 69 genera (APPENDIX S1). Of the total number of species, 41% were unique to the aquatic phase, while 35% occurred in both hydrological periods and 24% only in the terrestrial phase (Fig. 2). This pattern repeated in all grassland types (Fig. 2). Species richness was not related to hydrological periods (p -value: 0.06) and the grassland types (p -value: 0.25). Total vegetation cover, however, differed among grassland types (p -value: 0.001) in the same way in both periods (SFG>TTG>STG).

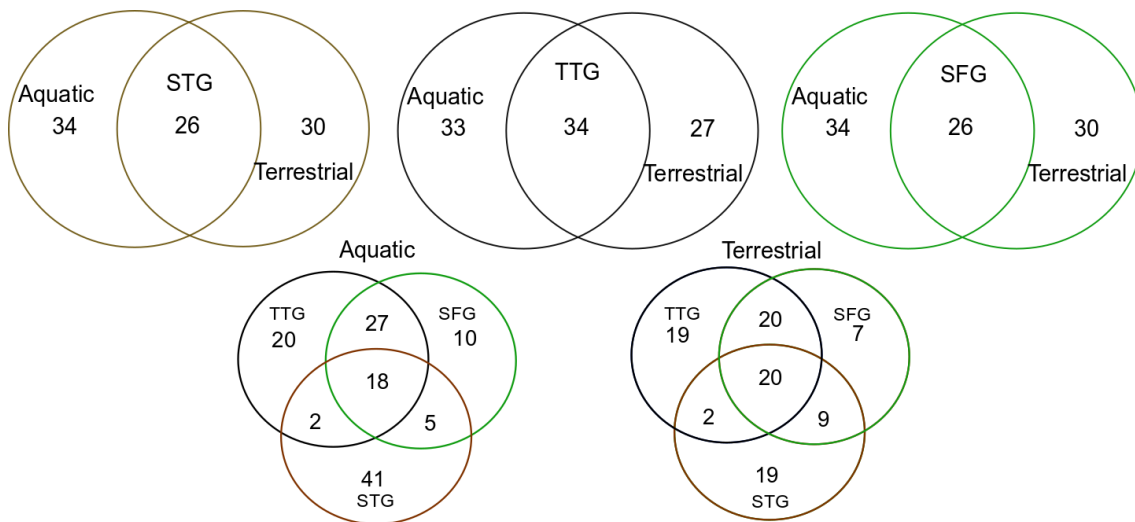


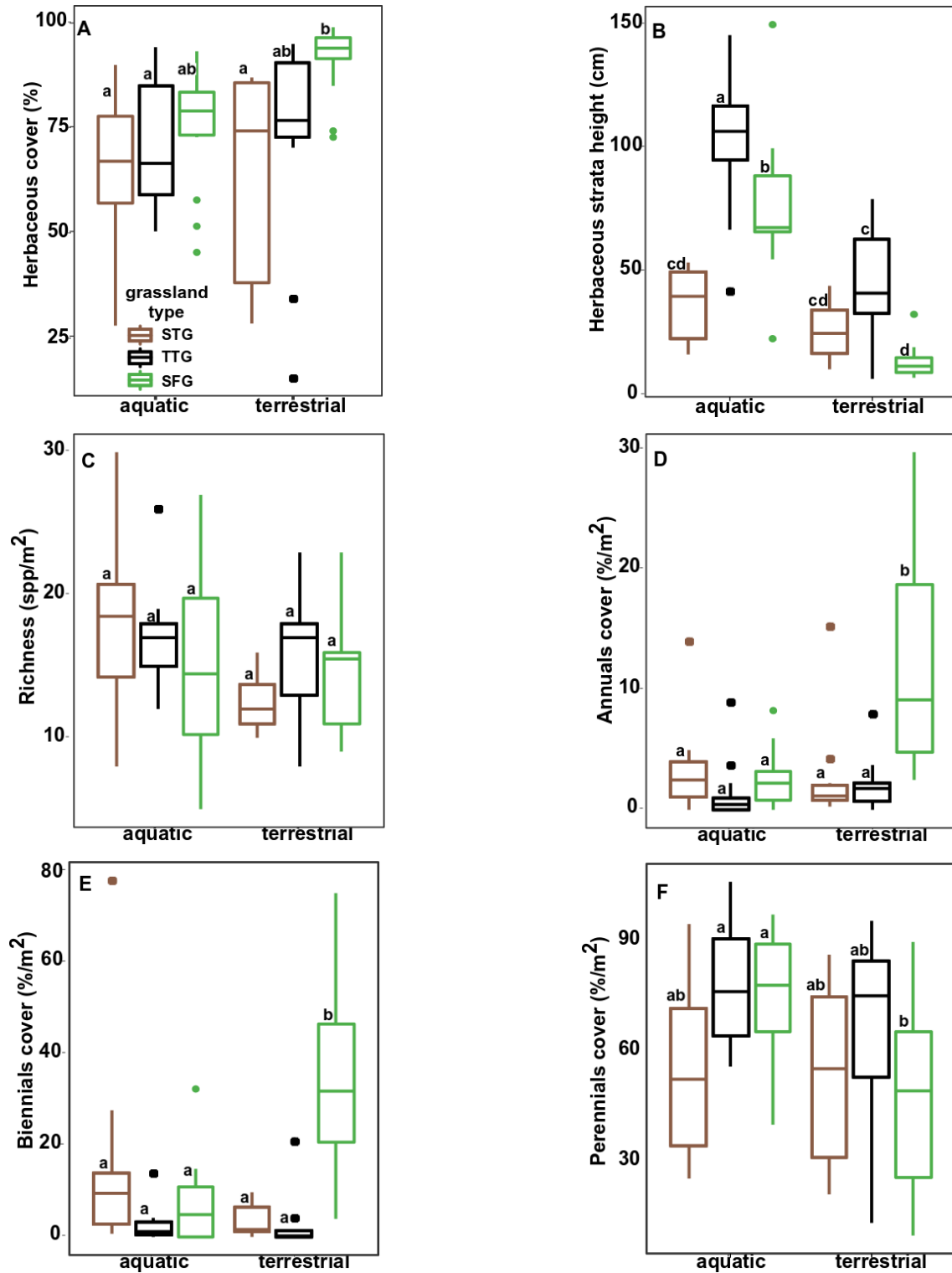
Figure 2. Species number of the all three communities during the two hydrological periods and in the three grassland types (*Small Tussock Grassland* – STG, *Tall Tussock Grassland* – TTG, and *Shortgrass-Floodplains* – SFG) in northern Pantanal during two hydrological periods (Aquatic and Terrestrial phases).

Vegetation height differed among the hydrological periods (p -value: 0.0001), the grassland types (p -value: 0.0001) and their interaction (p -value:

0.0001). In all grassland types the height was higher in the aquatic than in the terrestrial phase. TTG always showed the highest values, and the SFG showed the greatest variation in the average height between hydrological periods (Fig. 3a, b, c). The cover of annuals differed among the hydrological periods (p -value: 0.003), the grassland types (p -value: 0.0004), and their interaction (p -value: 0.0007); while the cover of biennials differed among the grassland types (p -value: 0.0003) and the interaction of predictors (p -value: 0.0001). Both, cover of annuals and cover of biennials were higher in the SFG during the terrestrial phase. As expected, the grassland type subjected to the longest period of inundation (SFG) had a higher cover of annuals than other grasslands but contrary to our expectation about the hydrological periods, it occurred during the terrestrial phase. Similarly to the annuals, the cover of biennials was higher during the terrestrial phase, in the SFG. On other hand, the cover of perennials differed among the hydrological periods (p -value: 0.01) and the lowest mean were recorded during the terrestrial phase, in the SFG. The cover of perennials was higher than the cover of annuals and biennials, in aquatic and terrestrial phase (Fig. 3d, e, f).

The cover of C₄ graminoids differed among the hydrological periods (p -value: 0.0001), the grassland types (p -value: 0.004), and their interaction (p -value: 0.0001); while the cover of C₃ graminoids differed among the hydrological periods (p -value: 0.0001) and the interaction of predictors (p -value: 0.004). As expected, the cover of C₄ graminoids was higher in the terrestrial than in aquatic phase. On other hand, the cover of C₃ graminoids was higher in the aquatic phase, in the SFG (Fig. 3g, h). The cover of species bearing aboveground bud-banks differed among the grassland types (p -value: 0.0001) and were higher in SFG and STG than in TTG in both hydrological periods. Differences in the cover of species bearing belowground bud-banks were related to the hydrological phases (p -value: 0.03) and contrary to our expectation it was higher during the aquatic instead of the terrestrial phase. The cover of species bearing belowground bud-banks were also related to the grassland types (p -value: 0.0001) and, in both periods was higher in the TTG and lower in the STG. The cover of species without bud-banks differed among the hydrological phases (p -value: 0.03) and due the interaction of predictors (p -value: 0.05), being higher in

the SFG during the terrestrial phase. The cover of species bearing aboveground and belowground bud-banks was 30 times higher than of non-clonal species during the terrestrial phase and 110 times during the aquatic season (Fig. 3i, j, k).



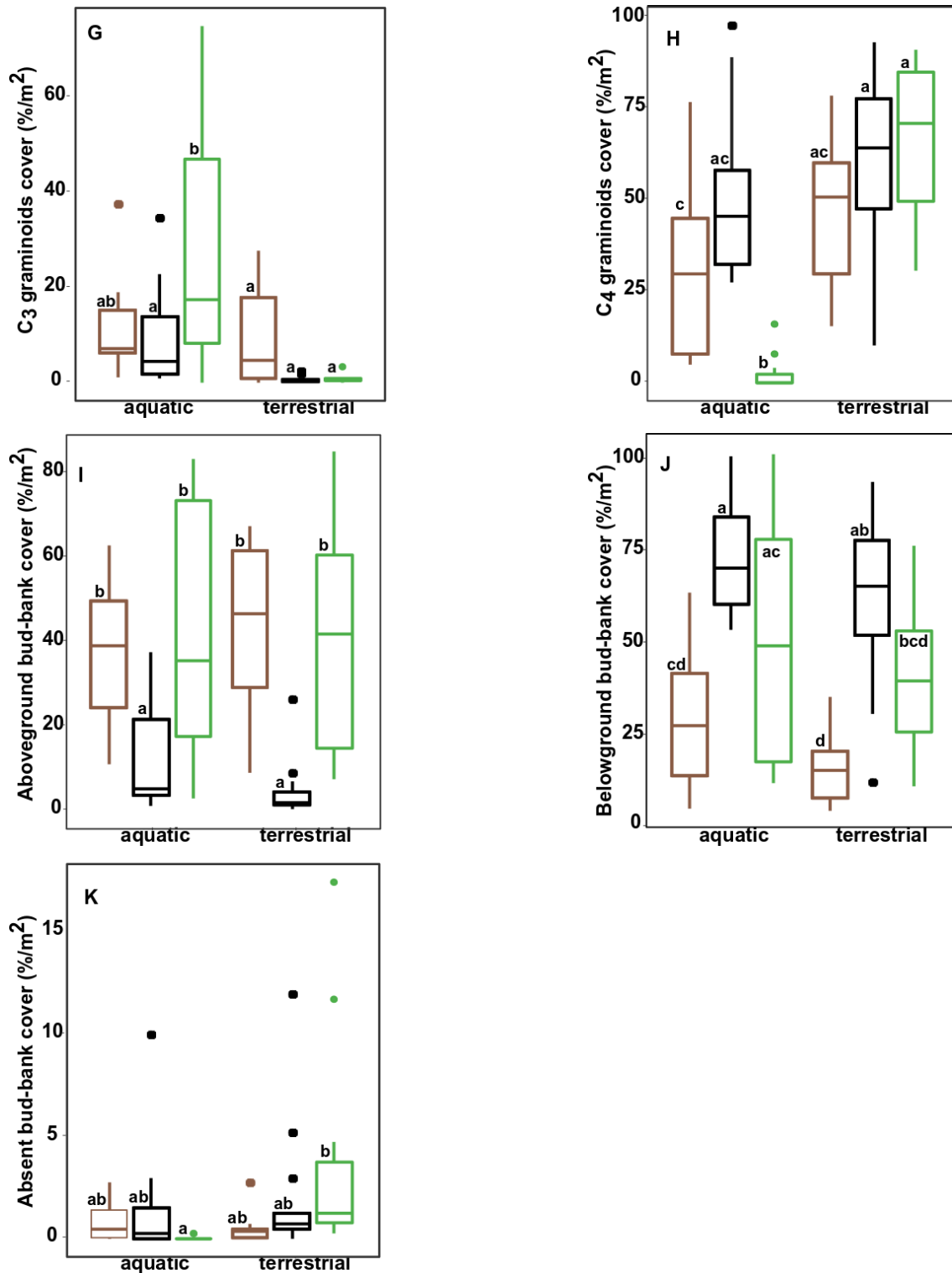


Figure 3. Average (a) herbaceous cover, (b) herbaceous strata height, (c) herbaceous richness, (d) annuals cover, (e) biennials cover, (f) perennials cover, (g) C₃ graminoids cover, (h) C₄ graminoids cover, (i) aboveground bud-bank cover, (j) belowground bud-bank cover, and (k) absent bud-bank cover by hydrological phase (*i.e.*, terrestrial and aquatic) and grassland type (*i.e.*, Tall

Tussock Grassland - TTG, *Shortgrass-Floodplains* - SFG and *Small Tussock Grassland* - STG) in the Pantanal wetland. The median, first and third quartile, and outliers are indicated. Averages sharing a letter are not significantly different.

2.3.2 Specific dynamics and indicators species of grassland types

Tall tussock grassland

In both hydrological periods, TTG featured a high cover of the indicator species *Andropogon bicornis*, *A. hypogynus*, and *Axonopus leptostachyus*, all perennial, C₄ grasses, and with rhizomes (APPENDIX S1). Most species occurring in both periods, such as *Melochia arenosa* and *M. simplex*, had higher cover during the aquatic phase. About one-third of the species occurred exclusively during the aquatic (35%) or terrestrial phase (29%; Fig. 2). Species unique to the aquatic phase include *Cuphea melvilla*, *Habenaria aricaensis*, *Limnocharis flava*, and *Rhynchospora holoschoenoides*, and to terrestrial phase include *Corchorus argutus*, *Murdannia semifoliata*, *Passiflora foetida*, *Sorghastrum setosum*, *Stylosanthes acuminata*, and *Thevetia peruviana*. Species that were not recorded in other grassland types include *Bactris glaucescens*, *M. simplex*, and *Solanum glaucophyllum*. Perennials (72% in aquatic, 85% in terrestrial phase), species bearing belowground bud-banks (94% in aquatic, 62% in terrestrial phase) and C₄ graminoids (68% in aquatic, 50% in terrestrial phase) comprised the largest number of species (APPENDIX S1).

Shortgrass-floodplain

The SFG showed a high proportion of species unique to the aquatic phase (38%), with somewhat fewer species only occurring in the terrestrial phase (33%) and in both periods (29%; Fig. 2). The clonal, C₄ grasses *Reimarochloa brasiliensis* and *Setaria parviflora* were the dominant indicator species during the terrestrial phase; both were also recorded in the other grassland types (Online Resource 3). Two species were recorded only in this grassland type and during the terrestrial phase, *Hydrocotyle ranunculoides* and *Senna pendula*. Many indicator species for both hydrological periods such as *C. castaneifolia*, *D. kuntzei*, *H. spinosa*, *H. lorentziana*, and *L. inclinata*, grow prostrate near the soil

surface during the terrestrial phase. These species increased their cover via shoot elongation (*i.e.*, clonal aboveground) during the aquatic phase. Two species were recorded only in SFG and during the aquatic phase, *Commelina longicaulis* and *Eichhornia azurea*. Abundant species during the aquatic phase include *Bacopa reflexa*, *E. crassipes*, *Eleocharis acutangula* (C₃), *Nymphaea* (5 spp.), *Paspalum morichalense*, *Pontederia parviflora* and *Thalia geniculata* (APPENDIX S1 and S2). A high number of species possessed perennial life cycle (69% in terrestrial, 77% in aquatic), belowground bud-banks (51% in terrestrial, 63% in aquatic). The number of species within attributes of the photosynthetic pathways was equally distributed among C₃ (36% in terrestrial, 64% in aquatic) and C₄ graminoids (63% in terrestrial, 35% in aquatic).

Small tussock grassland

Almost half of the species (46%) were unique to the aquatic phase (28% in terrestrial, 26% in both phases; Fig. 2). Species unique during the terrestrial phase include the C₄ graminoids *Axonopus brasiliensis*, *Bulbostylis scabra*, *Coleataenia stenodes*, *Digitaria bicornis*, *Eragrostis rufescens*, *Mesosetum cayennense*, *Paspalum alnum*, *P. gardnerianum*, *P. subciliatum*. STG is especially rich during the aquatic phase, a total of 26 species were found only in this grassland, among them some indicator: *Eriocaulon setaceum*, *Habenaria spathulifera*, *Mayaca fluviatilis*, *Microstachys bidentata*, *Paspalum multicaule*, *Piriqueta cistoides*, *P. corumbensis*, *Schwenckia angustifolia*, *Scleria minima*, *Syngonanthus cuyabensis*, *Utricularia meyeri*, *U. simulans* and *Xyris savanensis* (APPENDIX S1 and S2). A high number of species possessed perennial life cycle (58% in aquatic, 65% in terrestrial). During the aquatic phase, the indicator biennial species *Bacopa myriophylloides* reached up to 45 percent mean of cover in some sites (mean cover in the community type: 29%). The number of species within attributes of photosynthetic pathway and bud-banks types was equally distributed: C₃ (20% in terrestrial, 52% in aquatic) and C₄ graminoids (79% in terrestrial, 48% in aquatic), and aboveground (38% in terrestrial, 39% in aquatic) and belowground bud-banks (42% in terrestrial, 45% in aquatic). Excepting for cf. *Staelia virgata*, previously mentioned indicator species in STG bears some type of clonal organ (APPENDIX S1).

2.4 Discussion

Differences in cover and height of the herbaceous strata of grassland communities in the northern Pantanal were related to hydrological periods and grassland types. Plant communities also differed regarding functional traits (life cycles, photosynthetic pathways, and bud-bank types) related to the flooding and disturbance regimes. Non-graminoid families, *e.g.* Alismataceae, Lentibulariaceae, Nymphaeaceae, Onagraceae, and Plantaginaceae were of high importance during the aquatic phase, just as in other Neotropical wetlands (Filgueiras 2002; Piedade et al. 2010; Marimon et al. 2012).

Grasslands in the Pantanal are rich in species (162 in a total sampled area of 148 m²), similar to hyperseasonal savannas in Venezuela (122 in 220 m²; Sarmiento et al. 2004). The mean richness per site in our study ranged from 12 and 17 species, within the range previously assigned for grasslands in the Pantanal, with values from 4 to 17 (Pinder & Rosso 1998), and for hyperseasonal savanna in Venezuela, from 8 to 24 (Sarmiento et al. 2004). Neither grassland types nor hydrological periods influenced species richness in our study. Previous studies, in contrast, have revealed lower species richness in conditions that indicates more severe flooding regime, for example, in another study from the Pantanal wetland (Pinder & Rosso 1998) and in grassland communities similar to the STG from the Araguaia wetland, approximately 1.000 km to the northeast of our study region (Marimon et al. 2012). Lower richness under more severe flooding was also found in marsh communities from floodplain wetlands in China (Lou et al. 2016), and in plant communities from a brackish wetland in southeastern Australia (Raulings et al. 2010). These contrasting results, in comparison to our findings, may be explained due to sampling design differences, such as the inclusion of more community types than just grasslands (Pinder & Rosso 1998; Lou et al. 2016), more vegetation strata than just the herbaceous (Pinder & Rosso 1998; Marimon et al. 2012; Lou et al. 2016), the consideration of only one hydrological period (Raulings et al. 2010; Lou et al. 2016), or just the dominant community type (Raulings et al. 2010; Marimon et al. 2012). In contrast, in an analysis of five wetlands types in coastal South Africa, species richness increased with increasing wetness levels (Pretorius et al. 2014). Overall, no

pattern regarding species richness variation with our predictors appears, likely a result of distinct general environmental settings and differences regarding the length of the inundation or wetness gradients. For our system – similar to what has been shown for coastal South Africa – we can conclude that species adapted to either shallow or deep-flooding conditions are part of the regional species pool.

The height of herbaceous strata is an important structural parameter used to distinguish the grassland types in the Pantanal (Pinder & Rosso 1998; Schessl 1999). Our data on height of herbaceous strata are in agreement with the categories proposed by Schessl (1999), but only for the terrestrial phase (when the categories were established in Schessl's study); during the aquatic phase, height differences are less pronounced, and the SFG actually is more than twice as tall as STG; no community could be considered as 'shortgrass' during this period. The differences between hydrological periods emphasize the importance of the flood pulse as a driver of vegetation dynamics in wetlands (Junk et al. 2015; Lou et al. 2016). Specifically, in the SFG, the community subjected to a higher flood depth level, the highest variation in the height strata from one hydrological period to another was found. Hyperseasonal grassland communities like those of the Pantanal actually are subjected to four distinct seasons along the year: the dry season is succeeded by a short period of soil water saturation, then succeeded by a period of flooding, and then succeeded by a short period where the soil is neither dry nor saturated that precedes the dry season on the next annual cycle (Sarmiento et al. 2004; Nunes da Cunha & Junk 2015). It seems important that variation of attributes used to describe plant communities (e.g. height in the classification by Schessl 1999) at least during the longer phases be considered in community characterization.

In wetlands, plants synchronize their life cycle to the hydrological regime (Heckman 1998; Junk et al. 2006): these species germinate and grow in greater proportion at the beginning of the rainfall season, then die and survive during the aquatic phase as seeds with aquatic species showing a similar dynamics. Although drought, fire or flood may lead to mass mortality (Heckman 1998; Junk et al. 2006), the majority of species in the grasslands studied by us are perennials that occur in both hydrological periods. As in other wetlands with fluctuating water level (Van der Valk 2012; Junk et al. 2015), perennials are better suited to deal

with decreases in chances for pollination, seed production, germination, and seedling establishment that follow changes in water level (Van der Valk 2012). Many species with high cover in Pantanal grasslands, e.g. from the genera *Andropogon*, *Axonopus*, *Echinodorus*, *Eleocharis*, *Nymphaea*, *Melochia*, *Paspalum*, *Rhynchospora* and *Utricularia* are perennials that rely on bud-bank organs (i.e., rhizomes, stolons, xylopodia, bulbs; APPENDIX S1 e S2). These organs bearing bud-banks allow the long-term persistence of species subjected to contrasting seasonal disturbance regimes —drought/fire/grazing and flooding/submergence — that directly or indirectly limit primary productivity on grasslands (Gibson 2009; Veldman et al. 2015a). Besides allowing resprouting, rhizomes and stolons are important in grasslands and wetlands because they often facilitate the rapid covering of large unoccupied areas in temporally variable environments (Suzuki & Stuefer 1999; Gibson 2009; Sosnová et al. 2010).

Nonetheless, as expected, we recorded the highest cover of annuals and biennials in the SFG with the highest flood depth – but, in contrast to our expectations, this occurred in the terrestrial and not in the aquatic phase (Fig. 3d, e, f). This might be a response to the short period of moist soil with no standing water at the end of the dry season (Sarmiento et al. 2004; Van der Valk 2012). Additionally, the sampling during terrestrial phase coincided with the peak of grazing in these grasslands (Pozer & Nogueira 2005) that may lead to intense trampling which creates open spaces that favors annual herbs (Pereira et al. 1997). Overgrazing is a common problem in SFG (Schessl 1999) which is composed of herbaceous that are part of the diet of cattle (*Bos indicus*), capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*) and pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*) (Desbiez et al. 2011). Despite the lower cover in aboveground vegetation, annual species including *Eleocharis minima*, *Euploca procumbens*, *P. stipulatus*, *Ludwigia octovalvis*, *R. grandiflora*, *Rotala mexicana* are abundant in the soil seed banks of flooded grasslands in the Pantanal (Pagotto et al. 2011; Oliveira et al. 2015; Souza et al. 2016) and other wetlands (Van der Valk 2012).

Our data revealed that during the aquatic phase, the cover of C₄ graminoids decreased in the SFG. Indeed, species from this group were almost absent in the grassland type with the highest flooding level (SFG). Differently, the cover of C₃ graminoids increased in all grassland types. Water stress, either by

flooding, atmospheric and or soil water deficit, can influence the balance of C₄ and C₃ graminoids (Ghannoum 2009); C₃ graminoids are in general negatively affected by water deficit (Ghannoum 2009), and their contribution to vegetation cover in the terrestrial phase was lower than 10 percent in all grassland types (Fig. 3g). C₄ plants reported as shade-intolerant, fire-tolerant and highly flammable (Bond & Parr 2010), are dominant during the terrestrial phase – allowing to consider the Pantanal grassland communities as ‘hyperseasonal’ savannas (Allem & Valls 1987; Schessl 1999; Sarmiento et al. 2004; Junk et al. 2006). Also, C₄ graminoids may endure flooding, for instance, Paniceae species increase the investment in culms or stolons under submergence (Baruch 1994). In the TTG and STG, although lower if compared to the terrestrial phase, the cover of C₄ graminoids during the aquatic phase was still higher, ranging from 30 to 50 percent (Fig. 3h). C₄ graminoids can survive periods of drought by decreasing transpiration and conserving water (Bräutigam & Gowik 2016). Still, other traits further than photosynthetic pathway may be involved in the species response to environmental factors. For instance, C₄ Andropogoneae that were dominant during the terrestrial phase and C₃ Paniceae, dominant during the aquatic phase (APPENDIX S1), can recover their biomass faster after fire than other C₄ and C₃ Poaceae, highlighting the importance of phylogenetic lineages when studying responses of grassland species to disturbances (Ripley et al. 2015).

Many herbaceous species possess morphological plasticity (e.g., leaf plasticity, stem elongation) that enables them to endure close to the soil surface during the dry terrestrial phase, increasing their cover and height in synchrony with the flooding (Piedade et al. 2010). In the SFG, the dominant grasses during the terrestrial phase are absent during the aquatic phase. They were displaced by indicator species as *Caperonia castaneifolia*, *Diodia kuntzei* and *Hyptis lorentziana* (APPENDIX S1) that present lower cover during the terrestrial phase. These species exhibit aboveground resprouting, either plant fragment or stolons, and during the aquatic phase their flexible stems arising from the base (Pott & Pott 2000) allow them to occupy a large proportion of niches available in the water column and surface (Jackson & Colmer 2005). Many flood-tolerant species from areas where water remains stagnant for a substantial period of the growing

season may exhibit shoot elongation as a solution to improve photosynthesis and oxygen assimilation (Colmer & Voesenek 2009). Apart from plasticity in the stems, some species may exhibit leaf plasticity such as heterophylly, as in many Alismataceae (*i.e.*, *Echinodorus* spp. and *Sagittaria* spp.; Pott & Pott 2000). Both mechanisms, leaf plastic behavior, and stem flexibility, and many traits of flood-tolerant plants are mainly directed to cope with the limited access to oxygen (Mommer & Visser 2005). For instance, another attribute not quantified in this study, but well-known from the literature to deal with anoxic conditions and water fluctuations is the development of aerenchyma (Blom 1999; Colmer & Voesenek 2009), present *e.g.* in *Aeschynomene fluminensis*, *D. psoraleaefolium*, *Ipomoea asarifolia*, *Phyllanthus* spp. and *Schwenckia angustifolia* (Pott & Pott 2000).

Cover of species bearing belowground bud-banks increased in the following order STG<SFG<TTG. In the TTG, the cover of species bearing belowground bud-banks was almost equal to the cover of C₄ graminoids during the terrestrial phase. That is, in TTG most of the vegetation ecological processes are related to the rhizomatous C₄ Andropogoneae species that are a key to the fire-mediated control of woody plants in savannas due to the progressive accumulation of tannins that discourage herbivory and favor the accumulation of biomass that serves as fuel for fires (Osborne 2008; Ripley et al. 2015). Belowground bud-banks offers better protection against high temperatures caused by fire and allow rapid regrowth of biomass (Fidelis et al. 2014). Underground organs may be used as a supply of carbohydrates and other organic compounds to compensate for the energy demanded to the growth after fire, grazing or flooding (Mommer & Visser 2005; Gibson 2009; Bond & Parr 2010). Due to the general fire-tolerance of their C₄ species, grassland dynamics are related to fire regimes that act mostly as controllers of woody biomass (Bond 2008; Parr et al. 2014; Veldman et al. 2015b). Forbs from savannas are also reported as shade-intolerant and may respond positively to fire (see *e.g.* Heinl et al. 2008) — especially those bearing belowground storage organs (Fidelis et al. 2014): examples for our grasslands are *Microstachys bidentata*, *Indigofera lespedezioides*, *Cuphea retrorsicapilla*, and especially species within the Malvaceae family (APPENDIX S1). Especially in wet savannas, the biomass increases considerably with rainfall, and, consequently, the vegetation is highly

flammable in the next dry season (Heinl et al. 2006). While no detailed study on frequency and intensity of fire exists for our study region, fires have been observed at sites on the left bank of the Cuiabá river megafan inside the Pantanal (i.e., São Lourenço river megafan) (e.g., Assine 2010; Pupim et al. 2017) and reported to increase the area of STG (Cordeiro et al. 2008).

Almost two-thirds of the species found in our study were exclusive, in vegetation sampling, to one of the two hydrological phases (Fig. 2). Nonetheless, classification of species as exclusively aquatic or terrestrial is not always easy as they occur in a habitat subject to extreme environmental fluctuations (Junk et al. 2006). Perennial species necessarily need adaptations to lead with drought, fire and flooding. For instance, all *Nymphaea* species recorded in Pantanal grassland types – exclusive to the aquatic phase when they can reach high cover values – are within the subgenus *Hydrocallis*, an exclusively Neotropical lineage (Borsch et al. 2007). Even though typical aquatic macrophytes, species from this group possess tuberous rhizomes and seeds that are resistant and require a drought period to germinate (Pott et al. 2011b). This highlights the importance of dry periods for their reproduction, either sexual or asexual (Wiersema 1987), even though they are considered aquatic macrophytes.

Pantanal grassland communities striking characteristics includes: high overall and small-scale richness of herbaceous species, and high cover of perennials bearing bud-banks (Fig. 3 and APPENDIX S1). These characteristics are shared by other natural grassland ecosystems as the South American *Cerrado* and *Pampas*, and African savannas (Gibson, 2009) and indicate longevity of the species and community stability (Veldman et al., 2015a). For the Pantanal, the results from our study, conducted in the main grassland community types, provide important information to assess conservation state of grasslands. Importantly, maintenance of the Pantanal wetland complex as a whole ensures the role as dispersal corridor among neighboring biomes in the Neotropical region (Pott et al. 2011a). Hyperseasonal savannas in the Pantanal need attention by conservation policies since they are currently threatened by expansion of pastures with exotic grasses and by woody encroachment, factors recognized to reduce grassland extent and biodiversity (Dorado-Rodrigues et al. 2015; Nunes da Cunha & Junk 2015; Barbosa da Silva et al. 2016). Our results, namely the

functional classification, indicate that the different kinds of disturbances (flooding, grazing, fire) per se should not have negative consequences for plant community. Periodic burning may even favor diversity of plants, but also animals, by creating a mosaic structure in the vegetation and by controlling woody encroachment (Gibson 2009). However, a more detailed analysis that included frequency and or intensity of fire and grazing still is missing for the Pantanal grasslands. Also, studies focusing on the effect of processes such as woody encroachment, intensification of land use and effects of changes in hydrological patterns both by infrastructure development and under climate change scenarios still are necessary to provide a better basis for conservation decisions.

References

Allem AC, Valls JFM (1987) Recursos forrageiros do Pantanal Mato-Grossense. EMBRAPA-CENARGEN, Brasília

Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, Gonçalves JLM, Sparovek G (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* 22:711-728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>

Assine ML (2010) Pantanal Mato-grossense: uma paisagem de exceção. In: Modenesi-Gauttieri MC, Bartorelli A, Mantesso-Neto V, Carneiro CDR, Lisboa MBAL (eds) A obra de Aziz Nacib Ab'Saber, 1st edn. Beca-BALL Edições, Sao Paulo, pp 464–489

Bao F, Leandro TD, Rocha M, Santos VS, Stefanello TH, Arruda R, Pott A, Damasceno-Júnior GA (2018) Plant species diversity in a neotropical wetland: Patterns of similarity, effects of distance, and altitude. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 90:85–97. <https://doi.org/10.1590/0001-3765201720150370>

Barbosa da Silva FH, Arieira J, Parolin P, Nunes da Cunha C, Junk WJ (2016) Shrub encroachment influences herbaceous communities in flooded grasslands of a neotropical savanna wetland. *Applied Vegetation Science* 19:391–400. <https://doi.org/10.1111/avsc.12230>

Baruch Z (1994) Responses to drought and flooding in tropical forage grasses. I. Biomass allocation, leaf growth and mineral nutrients. *Plant and Soil* 164:87–96

Blom CWPM (1999) Adaptations to flooding stress: From plant community to molecule. *Plant Biology* 1:261–273. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1999.tb00252.x>

Bond WJ (2008) What Limits Trees in C₄ Grasslands and Savannas? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39:641–659. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173411>

Bond WJ, Parr CL (2010) Beyond the forest edge: Ecology, diversity and conservation of the grassy biomes. *Biological Conservation* 143:2395–2404. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.12.012>

Borsch T, Hilu KW, Wiersema JH, Lohne C, Barthlott W, Wilde V (2007) Phylogeny of *Nymphaea* (Nymphaeaceae): Evidence from substitutions and microstructural changes in the chloroplast *trnT-trnF* region. *International Journal of Plant Sciences* 168:639–671. <https://doi.org/10.1086/513476>

Bräutigam A, Gowik U (2016) Photorespiration connects C₃ and C₄ photosynthesis. *Journal of Experimental Botany* 67:2953–2962. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw056>

Bruhl JJ, Wilson KL (2007) Towards a comprehensive survey of C₃ and C₄ photosynthetic pathways in Cyperaceae. *Aliso* 23:99–148

Colmer TD, Voeselek LACJ (2009) Flooding tolerance: Suites of plant traits in variable environments. *Functional Plant Biology* 36:665–681. <https://doi.org/10.1071/FP09144>

Cordeiro JLP, Oliveira LFB, Hasenack H (2008) Mudanças na paisagem de uma unidade de conservação no Pantanal de Mato Grosso, Brasil. *Diálogo* 13:93-115

Couto EG, Oliveira VA (2010) The Soil Diversity of the Pantanal. In: Junk WJ, Silva CJ, Nunes da Cunha C, Wantzen KM (eds) *The Pantanal: Ecology, biodiversity and sustainable management of a large Neotropical seasonal wetland*, 1st edn. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow, pp 71-102

Desbiez ALJ, Santos SA, Alvarez JM, Tomas WM (2011) Forage use in domestic cattle (*Bos indicus*), capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*) and pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*) in a seasonal Neotropical wetland. *Mammalian Biology* 76:351–357. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2010.10.008>

Dorado-Rodrigues TF, Layme VMG, Silva FHB, Nunes da Cunha C, Strussmann C (2015) Effects of shrub encroachment on the anuran community in periodically flooded grasslands of the largest Neotropical wetland. *Austral Ecology* 40:547–557. <https://doi.org/10.1111/aec.12222>

Erwin KL (2009) Wetlands and global climate change: The role of wetland restoration in a changing world. *Wetlands Ecology and Management* 17:71–84. <https://doi.org/10.1007/s11273-008-9119-1>

Fidelis A, Appezzato-da-Glória B, Pillar VD, Pfadenhauer J (2014) Does disturbance affect bud bank size and belowground structures diversity in Brazilian subtropical grasslands? *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 209:110–116. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2013.12.003>

Filgueiras T (2002) Herbaceous plant communities. In: Oliveira PS, Marquis RJ (eds), *The Cerrado of Brazil: ecology and natural history of a Neotropical savanna*, 1st edn. Columbia University Press, New York, pp 121-139

Flora do Brasil 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Available at <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>. Accessed 10 Sep 2019

Garnier E, Lavorel S, Ansquer P, Castro H, Cruz P, Dolezal J et al (2007) Assessing the Effects of Land-use Change on Plant Traits, Communities and Ecosystem Functioning in Grasslands: A Standardized Methodology and Lessons from an Application to 11 European Sites. *Annals of Botany* 99:967–985. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl215>

Ghannoum O (2009) C₄ photosynthesis and water stress. *Annals of Botany* 103:635–644. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn093>

Gibson DJ (2009) *Grasses and Grassland Ecology*. Oxford University Press. New York

Heckman CW (1998) The Pantanal of Poconé. Biota and ecology in the northern section of the world's largest pristine wetland. Academic Publishers, Dordrecht

Heinl M, Neuenschwander A, Sliva J, Vanderpost C (2006) Interactions between fire and flooding in a southern African floodplain system (Okavango Delta, Botswana). *Landscape Ecology* 21:699–709. <https://doi.org/10.1007/s10980-005-5243-y>

Heinl M, Sliva J, Tacheba B, Murray-Hudson M (2008) The relevance of fire frequency for the floodplain vegetation of the Okavango Delta, Botswana. *African Journal of Ecology* 46:350-358. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2007.00847.x>

Jackson MB, Colmer TD (2005) Response and adaptation by plants to flooding stress. *Annals of Botany* 96:501–505. <https://doi.org/10.1093/aob/mci205>

Junk WJ, Nunes da Cunha C (2012) Pasture clearing from invasive woody plants in the Pantanal: a tool for sustainable management or environmental destruction? *Wetlands Ecology and Management* 20:111–122. <https://doi.org/10.1007/s11273-011-9246-y>

Junk WJ, Nunes da Cunha C, Wantzen KM, Petermann P, Strussmann C, Marques MI, Adis J (2006) Biodiversity and its conservation in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *Aquatic Science* 68:278–309

Junk WJ, Piedade MTF, Lourival R, Wittmann F, Kandus P, Lacerda LD et al (2015) Definição e Classificação das Áreas Úmidas (AUs) Brasileiras: Base Científica para uma Nova Política de Proteção e Manejo Sustentável. In: Nunes da Cunha C, Piedade MTF, Junk WJ (eds) *Classificação e Delineamento das Áreas Úmidas Brasileiras e de seus Macrohabitats*. 1st edn. INCT-INAU – EdUFMT, Cuiabá, pp 13-76

Ledru MP (2002) Late Quaternary history and evolution of the Cerrado as revealed by palynological records. In: Oliveira PS, Marquis RJ (eds) *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. 1st edn. Columbia University Press, New York, pp 33–50

Legendre P, Legendre L (2012) *Numerical ecology*. Elsevier, Amsterdam

Londo G (1976) The decimal scale for relevés of permanent quadrats. *Vegetatio* 33:61-64

Lou Y, Pan Y, Gao C, Jiang M, Lu X, Xu YJ (2016) Response of plant height, species richness and aboveground biomass to flooding gradient along vegetation zones in floodplain wetlands, Northeast China. *PLoS ONE* 11:1–16. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0153972>

Marimon BS, Marimon-Junior BH, Mews HA, Jancoski HS, Franczak DD, Lima HS et al (2012) Florística dos campos de murundus do Pantanal do Araguaia, Mato Grosso, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 26:181–196. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062012000100018>

Mommer L, Visser EJW (2005) Underwater photosynthesis in flooded terrestrial plants: A matter of leaf plasticity. *Annals of Botany* 96:581–589. <https://doi.org/10.1093/aob/mci212>

Nunes da Cunha C, Junk WJ (2015) A classificação dos macrohabitats do Pantanal Matogrossense. In: Nunes da Cunha C, Piedade MTF, Junk WJ (eds) *Classificação e Delineamento das Áreas Úmidas Brasileiras e de seus Macrohabitats*, 1st edn. INCT-INAU – EdUFMT, Cuiabá, pp 77-126

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* 29:400–407. <https://doi.org/10.1590/0102-33062015abb0027>

Osborne CP (2008) Atmosphere, ecology and evolution: What drove the Miocene expansion of C₄ grasslands? *Journal of Ecology* 96:35–45. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01323.x>

Osborne CP, Salomaa A, Kluyver TA, Visser V, Kellogg EA, Marrone O, Vorontsova MS, Clayton WD, Simpson DA (2014) A global database of C₄ photosynthesis in grasses. *New Phytologist* 204:441–446. <https://doi.org/10.1111/nph.12942>

Overbeck GE, Vélez-Martin E, Scarano FR, Lewinsohn TM, Fonseca CR, Meyer ST et al (2015) Conservation in Brazil needs to include non-forest ecosystems. *Diversity and Distributions* 21:1455-1460. <https://doi.org/10.1111/ddi.12380>

Pagotto MA, Silveira RML, Cunha CN, Fantin-Cruz I (2011) Distribution of Herbaceous Species in the Soil Seed Bank of a Flood Seasonality Area, Northern Pantanal, Brazil. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 96:149–163. <https://doi.org/10.1002/iroh.201111315>

Parr CL, Lehmann CER, Bond WJ, Hoffmann WA, Andersen AN (2014) Tropical grassy biomes: Misunderstood, neglected, and under threat. *Trends in Ecology and Evolution* 29:205–213. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.02.004>

Pereira M, Mauro R, Pott A, Pott VJ, Boock A, Ribeiro M (1997) Una sabana tropical inundable: el pantanal arcilloso, propuesta de modelos de estados y transiciones. *Ecotropicos* 10:87–98

Pérez-Harguindeguy N, Diaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P et al (2013) New Handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61:167–234. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1071/BT12225>

Piedade MTF, Junk W, D'Ângelo SA, Wittmann F, Schöngart J, Barbosa KMN, Lopes A (2010) Aquatic herbaceous plants of the Amazon floodplains: state of the art and research needed. *Acta Limnologica Brasiliensia* 22:165–178. <https://doi.org/10.4322/actalb.02202006>

Pillar VD (2011) MULTIV software para análise multivariada, testes de aleatorização e autoreamostragem bootstrap, Beta Version 2.78. Available via ECOQUA. <http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br>. Accessed 10 Sep 2019

Pinder L, Rosso S (1998) Classification and ordination of plant formations in the Pantanal of Brazil. *Plant Ecology* 136:151–165

Pott A, Oliveira AKM, Damasceno-Junior GA, Silva JSV (2011a) Plant diversity of the Pantanal wetland. *Brazilian Journal of Biology* 71:265–273. <http://dx.doi.org/10.1590/S1519-69842011000200005>

Pott VJ, Pott A (2000) Plantas aquáticas do Pantanal. EMBRAPA, Brasília

Pott VJ, Pott A, Lima LCP, Moreira SN, Oliveira AKM (2011b) Aquatic macrophyte diversity of the Pantanal wetland and upper basin. *Brazilian Journal of Biology* 71:255–263. <http://dx.doi.org/10.1590/S1519-69842011000200004>

Pozer CG, Nogueira F (2005) Flooded native pastures of the northern region of the Pantanal of Mato Grosso: biomass and primary productivity variations. *Brazilian Journal of Biology* 64:859–866. <https://doi.org/10.1590/s1519-69842004000500016>

Pretorius ML, Brown LR, Bredenkamp GJ, Van Huyssteen CW (2014) The Ecology and Species Richness of the Different Plant Communities Within Selected Wetlands on the Maputaland Coastal Plain, South Africa. In: Grillo O (ed) *Biodiversity - The Dynamic Balance of the Planet*, 1st edn. InTech. <https://doi.org/10.5772/58219>

Pupim FN, Assine ML, Sawakuchi AO (2017) Late Quaternary Cuiabá megafan, Brazilian Pantanal: Channel patterns and paleoenvironmental changes. *Quaternary International* 438:108–125. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2017.01.013>

R Core Team (2016) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria

Raulings EJ, Morris K, Roache MC, Boon PI (2010) The importance of water regimes operating at small spatial scales for the diversity and structure of wetland vegetation. *Freshwater Biology* 55:701–715. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02311.x>

Ripley B, Visser V, Christin PA, Archibald S, Martin T, Osborne C (2015) Fire ecology of C₃ and C₄ grasses depends on evolutionary history and frequency of burning but not photosynthetic type. *Ecology* 96:2679–2691. <https://doi.org/10.1890/14-1495.1>

Roberts DW (2016) *labdsv: Ordination and Multivariate Analysis for Ecology*. R package version 1.8-0. Available at <https://cran.r-project.org/web/packages/labdsv/labdsv.pdf>

Sarmiento G, Pinillos M, Silva MP, Acevedo D (2004) Effects of soil water regime and grazing on vegetation diversity and production in a hyperseasonal savanna in the Apure Llanos, Venezuela. *Journal of Tropical Ecology* 20:209–220.

<https://doi.org/10.1017/S0266467403001299>

Schessl M (1999) Floristic composition and structure of floodplain vegetation in the Northern Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *Phyton* 39:303–336

Siddig AAH, Ellison AM, Ochs A, Villar-Leeman C, Lau MK (2016) How do ecologists select and use indicator species to monitor ecological change? Insights from 14 years of publication in *Ecological Indicators*. *Ecological Indicators* 60:223–230. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.06.036>

Sosnová M, van Diggelen R, Klimešová J (2010) Distribution of clonal growth forms in wetlands. *Aquatic Botany* 92:33–39.

<https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2009.09.005>

Souza EB, Ferreira FA, Pott A (2016) Effects of flooding and its temporal variation on seedling recruitment from the soil seed bank of a Neotropical floodplain. *Acta Botanica Brasilica* 30:560–568. <https://doi.org/10.1590/0102-33062016abb0202>

Suzuki JI, Stuefer JF (1999) On the ecological and evolutionary significance of storage in clonal plants. *Plant Species Biology* 14:11–17.

<https://doi.org/10.1046/j.1442-1984.1999.00002.x>

Tomas WM, de Oliveira Roque F, Morato RG, Medici PE, Chiaravalloti RM, Tortato FR et al (2019) Sustainability Agenda for the Pantanal Wetland: Perspectives on a Collaborative Interface for Science, Policy, and Decision-Making. *Tropical Conservation Science* 12:1-30.

<https://doi.org/10.1177/1940082919872634>

Van der Valk AG (2012) *The biology of freshwater wetlands*. Oxford University Press, New York

Veldman JW, Buisson E, Durigan G, Fernandes GW, Le Stradic S, Mahy G et al (2015a) Toward an old-growth concept for grasslands, savannas, and woodlands. *Frontiers in Ecology and the Environment* 13:154–162.

<https://doi.org/10.1890/140270>

Veldman JW, Overbeck GE, Negreiros D, Mahy G, Le Stradic S, Fernandes GW et al (2015b) Where Tree Planting and Forest Expansion are Bad for Biodiversity and Ecosystem Services. *BioScience* 65:1011–1018. <https://doi.org/10.1093/biosci/biv118>

Wiersema JH (1987) A Monograph of *Nymphaea* Subgenus *Hydrocallis* (Nymphaeaceae). *Systematic Botany Monographs* 16:1–112

Zeilhofer P (2006) Soil Mapping in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil, using Multitemporal Landsat TM data. *Wetlands Ecology and Management* 14:445–461. <https://doi.org/10.1007/s11273-006-0007-2>

Supplementary Material

APPENDIX S1. Scientific names, functional traits, percentage cover and indicator species from grassland types in the Pantanal wetland during two hydrological periods.

APPENDIX S2. Vegetation physiognomy and plant species from grasslands types in Pantanal wetland.

APPENDIX S3. Bibliographic references for classification of plant species according to functional traits.

3 CAPÍTULO II: Influência de preditores ambientais espacialmente estruturados em comunidades herbáceas do Pantanal ²

Resumo

No Pantanal, uma área úmida caracterizada pelo pulso de inundação sazonal, pequenas diferenças em curta escala espacial no regime hidrológico e atributos edáficos, preditores determinados pela geomorfologia da região, podem ocasionar mudanças rápidas na composição de espécies. A partição da diversidade beta permite indicar se a variação na composição de espécies é consequência da substituição das espécies no espaço (*turnover*) ou da presença de diferentes sub-conjuntos (*nestedness*). Nós amostramos 37 sítios de comunidades campestres, na fase terrestre e fase aquática, para verificarmos a influência de fatores ambientais (*i.e.*, zonas geomorfológicas, profundidade da inundação e textura do solo) e espaciais (*i.e.*, Coordenadas Principais de matriz de distâncias geográficas - *Principal Coordinates of Neighbourhood Matrix* - PCNMs) na variação da diversidade beta. Nossos resultados indicam que a ocorrência em zonas geomorfológicas, profundidade da inundação, e a textura do solo são, respectivamente, significativos para explicar a variação na composição de espécies e diversidade beta. Variáveis espaciais que representam padrões em larga-escala foram significativas para explicar as variações nas comunidades campestres. Embora significativas, a contribuição dos preditores ambientais e espaciais foram pequenas, respectivamente, entre 17% e 29%. Nossos resultados confirmam a importância do pulso de inundação e da textura do solo na delimitação das comunidades campestres do Pantanal, e indicam a relevância das zonas geomorfológicas como estruturador do pulso de inundação e conseqüentemente, padrões da vegetação.

Palavras-chave: Biodiversidade, Textura do solo, Assembleia de plantas, Variáveis abióticas

² Autores: Fernando Henrique Barbosa da Silva, ORCID: 0000-0001-8418-4369; Rogerio C. Lima dos Santos, ORCID: ; Wolfgang J. Junk, ORCID: Cátia Nunes da Cunha, ORCID 0000-0002-5990-3437; Gerhard Ernst Overbeck, ORCID 0000-0002-8716-5136.

3.1 Introdução

Compreender os padrões da distribuição das espécies em escala regional é um componente chave para planejar ações de conservação, uso e manejo da biodiversidade em ampla escala (Epele et al. 2019). Em áreas úmidas, a geomorfologia determina a distribuição espacial de variáveis edáficas e do regime hidrológico (Richardson et al. 2013). Assim, incluir a análise de componentes espaciais otimiza o entendimento da interação entre variáveis ambientais que são estruturadas espacialmente e as características das comunidades vegetais (Jombart et al. 2009). Entre diferentes abordagens do estudo de comunidades, a análise de diversidade beta é promissora pois permite quantificar as mudanças na composição de espécies de um ambiente para o outro (Baselga et al. 2007; Baselga 2010). A partição dos componentes da diversidade beta (*i.e.*, substituição e aninhamento) é uma etapa essencial no escopo destes estudos pois permite discernir se a variação espacial das espécies é consequência da substituição das espécies no espaço (*i.e.*, *turnover*), ou da presença de diferentes sub-conjuntos de um mesmo conjunto (*i.e.*, *nestedness*; Baselga et al. 2007; Baselga 2010).

No Pantanal, em uma mesma região, há diferentes padrões geomorfológicos e hidrológicos, ou seja, diferentes padrões de deposição, origem, relevo, drenagem, fluxo e fontes de água, que resulta em ampla diversidade hidrológica e edáfica (Hamilton 2002; Zeilhofer 2006; Assine 2010, 2015; Padovani 2010; Pupim et al. 2017). A interação entre o controle ecológico fundamental do pulso de inundação e a textura dos solos minerais das planícies fora dos canais determina a disponibilidade de água e nutrientes, e delimita tipos de comunidades vegetais entre campos e florestas (Zeilhofer & Schessl 2000; Nunes da Cunha & Junk 2015). Ainda, o pulso de inundação também atua como mecanismo facilitador da dispersão de plantas, seja através do fluxo de água, transporte por animais ou adaptações como capacidade de flutuação (Thomaz & Cunha 2010; Boedeltje et al. 2019; Silveira et al. 2019). Assim, o pulso de inundação, em larga e micro-escala, combinado características edáficas, regimes de distúrbios naturais e a atributos funcionais das espécies podem favorecer mudanças na composição das comunidades através da extinção local ou da colonização (van der Valk 2012; Nunes da Cunha & Junk 2015). Desta

forma, a análise dos componentes da diversidade beta reflete aspectos da dinâmica das comunidades vegetais que não são evidenciados através da análise de diversidade alfa (Soininen et al. 2017).

O Pantanal é uma extensa bacia de sedimentação quase completamente cercada pelo Planalto Central Brasileiro (Assine 2010; Assine et al. 2015; Pupim et al. 2017) onde predomina vegetação de savana (i.e, Cerrado). Embora as características climáticas da região sejam semelhantes às do Cerrado (i.e., savana sazonal *sensu* Oliveira-Filho & Ratter 2002), no Pantanal a precipitação sazonal é acompanhada de um extenso período em que o solo permanece saturado e/ou inundado (i.e., savana hipersazonal *sensu* Sarmiento et al. 2004). As comunidades campestres do Pantanal estão sob constantes distúrbios e uma dinâmica sazonal muito forte no que diz respeito à composição de espécies: por exemplo, apenas 35% das espécies no estrato herbáceo são compartilhadas entre a fase aquática e a fase terrestre, considerando as espécies que possuem biomassa acima do solo (Barbosa da Silva et al. 2020). Hipotetizamos que a substituição seja o componente da diversidade beta que explique a maior parte da variação na composição de espécies em comunidades campestres no Pantanal devido à heterogeneidade ambiental promovida pela alternância entre estação seca e de inundação e características edáficas (Zeilhofer & Schessl 2000; Nunes da Cunha & Junk 2015).

Durante a fase terrestre, hipotetizamos que a menor conectividade espacial propiciada pelo pulso de inundação (i.e., maior isolamento entre os sítios) favorece a dissimilaridade na composição de espécies das comunidades campestres devido aos limites ambientais dos regimes hidro-edáficos. Durante a fase aquática, hipotetizamos que a maior conectividade entre as comunidades propiciada pelo pulso de inundação reflita-se na contribuição de componentes espaciais e do aninhamento (i.e., ganho e perda de espécies entre sítios) devido à facilitação do processo de dispersão de herbáceas e macrófitas (Thomaz et al. 2007). Isto é, durante a fase aquática as comunidades serão estruturadas por diferenças na riqueza e não por dissimilaridade de composição de espécies (Soininen et al. 2017). Também, é possível distinguir quanto da variância na composição de espécies das comunidades campestres no Pantanal é explicada por direcionadores ambientais e espaciais. Entender a variação da vegetação ao

longo destes gradientes ambientais é importante para predizer mudanças em curto-prazo nos campos do Pantanal em resposta a mudanças climáticas e nos oferecer detalhes sobre relações de coexistência em fina escala entre as espécies.

3.2 Métodos

3.2.1 Região de estudo

A região de estudo compreende os limites do megaleque do rio Cuiabá (15300 km²), uma das 20 unidades de megaleques e planícies fluviais que formam a extensa bacia quaternária (ca., 150000 km²) localizada no centro da América do Sul, denominada Pantanal (Assine 2010; Assine et al. 2015). O megaleque do rio Cuiabá é um importante tributário na região norte, com três zonas geomorfológicas, entre as quais distribuimos os sítios amostrais (SAs) em duas zonas, a saber: (1) lobo moderno que consiste de planícies fluviais não confinadas com canais sinuosos que formam rede distributária; e, (2) lobo abandonado/antigo que consiste de planície em uma alta elevação se comparado ao lobo moderno, com paleocanais distributários de baixa sinuosidade. No lobo antigo predominam processos de degradação por erosão e intemperismo, e inundação pluvial, rasa, e de breve duração. No lobo moderno, a planície fluvial é alimentada principalmente pelo extravasamento lateral das águas do rio Cuiabá que se conecta a vários canais (e.g., rio Bento Gomes) e paleocanais, que então são drenados pela ampla planície no lobo moderno (detalhes sobre a geomorfologia do megaleque do rio Cuiabá em Pupim et al. 2017; Figura 1).

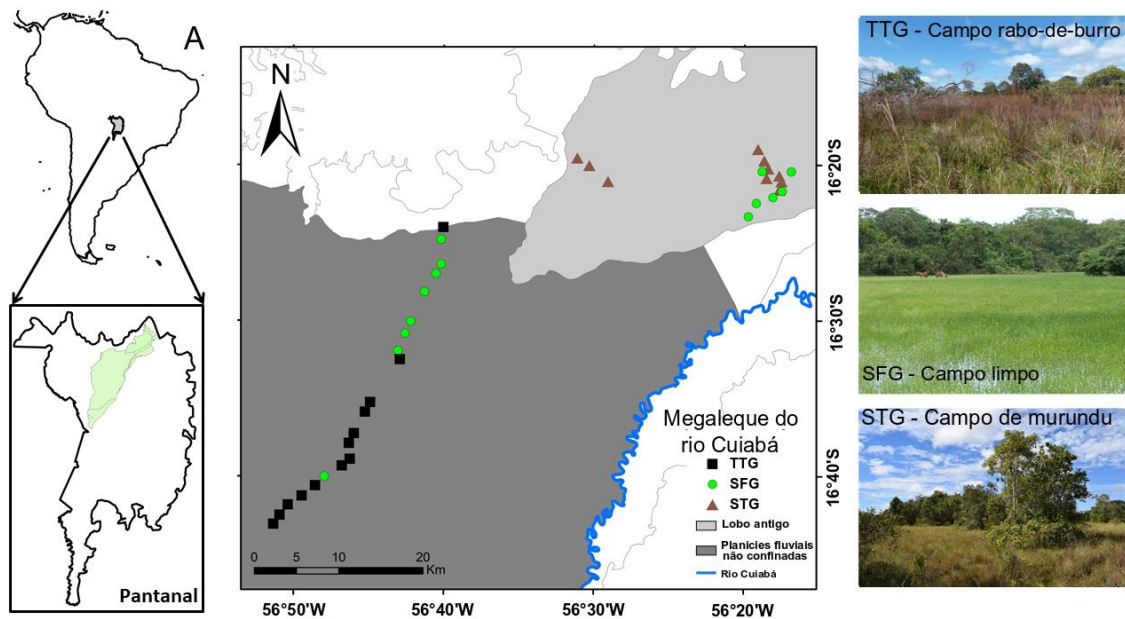


Figura 1. Pantanal na América do Sul e o megaleque do rio Cuiabá na região norte. Os pontos indicam a localização das unidades amostrais vinculados compartimentos geomorfológicos (*i.e.*, lobo antigo e planícies fluviais não confinadas) em que ocorrem os tipos campestres ilustrados (*i.e.*, TTG: campo rabo-de-burro, SFG: campo limpo, e STG: campo de murundu). Os autores (*e.g.* Pupim et al. 2017) nos autorizaram utilizar a delimitação do megaleque do rio Cuiabá.

O clima da região é Aw com duas estações: inverno seco e verão chuvoso (Alvares et al. 2013). As águas das chuvas se acumulam nos solos de baixa drenagem e nos canais que posteriormente extravasam nas planícies. O pulso anual de inundação é previsível, unimodal, de baixa amplitude (até 3 metros) e com duração de até 6 meses (Nunes da Cunha & Junk 2015). Na região norte, a inundação é concomitante ao verão chuvoso, tornando a estação seca mais prolongada do que na região sul, onde o pico de inundação ocorre após a estação de chuvas (Heckman et al. 1998; Hamilton 2002). Desta forma, na região de estudo os períodos hidrológicos podem ser simplificados em uma fase terrestre durante a seca e uma fase aquática durante a inundação (Hamilton 2002).

Entre os macrohabitats do Pantanal predominam os periodicamente inundáveis (*i.e.*, *Aquatic-Terrestrial Transition Zone: ATTZ*) que se conectam com macrohabitats permanentemente terrestres e os permanentemente aquáticos como peças de um mosaico (Nunes da Cunha & Junk 2015). Os macrohabitats periodicamente inundáveis são majoritariamente ocupados por tipos de comunidades campestres que estão distribuídas em aproximadamente 30% da área do Pantanal (Silva et al. 2000; Nunes da Cunha & Junk 2015). Nestes campos, o maior contingente da diversidade de plantas são espécies herbáceas (*e.g.*, 900 entre as 1903 espécies de angiospermas estimadas por Junk et al. 2006) pois são mais bem adaptadas à inundaç o (Schessl 1999; Pott et al. 2011). Historicamente, o principal uso destas comunidades campestres   para a pecu ria de baixa intensidade. Atualmente, estes campos est o integrados  s atividades de pecu ria e ecoturismo (Nunes da Cunha & Junk 2015; Tomas et al. 2019).

3.2.2 Desenho amostral

Vari veis respostas (composi o de esp cies)

N s demarcamos 37 s tios amostrais (SAs) nos tr s tipos principais de comunidades campestres na regi o norte do Pantanal (Schessl 1999; Barbosa da Silva et al. 2020): (1) campo de murundu (SFG) com inunda o de semanas; (2) campo rabo-de-burro (TTG) com inunda o de at  3 meses; e (3) campo limpo (SFG) com inunda o de at  6 meses (Figura 1). Cada SA foi visitado em dois per odos hidrol gicos. Primeiramente, no final da esta o seca (novembro/2016) que coincide com o pico de produtividade e reprodutivo da fase terrestre. Ap s o pico de chuvas (*i.e.*, fevereiro/2017), n s monitoramos as estradas para determinar quando estas estavam novamente transit veis por ve culos. Ent o, visitamos os SAs no fim da est o de chuvas (mar o-abril/2017) que coincide com o pico de produtividade e reprodutivo da fase aqu tica (Heckman 1998; Pozer & Nogueira 2005). Em cada SA, demarcamos plots de 400 m² com divis es de 100 m² onde organizamos sistematicamente quatro unidades de amostragem (SUs) de 1 m² dispostos no centro destas divis es, totalizando 148 SUs em cada per odo hidrol gico. Em cada SU, mensuramos a

cobertura de cada espécie no estrato herbáceo utilizando uma escala decimal (Londo 1976) para gerar 2 matrizes de composição de espécies: uma com a variação binária (*i.e.*, presença e ausência); e uma com a variação quantitativa.

Nós transformamos a matriz quantitativa utilizando a distância de Hellinger que oferece um melhor ajuste a ordenações lineares (Borcard et al. 2018). A partir da matriz qualitativa, nós geramos três matrizes de dissimilaridade baseadas no índice de Sorensen. Valores do índice de Sorensen próximos a zero indicam baixa similaridade, enquanto valores próximos a 1 indicam alta similaridade. Cada matriz de dissimilaridade contém os valores pareados entre os SAs para a diversidade beta total (β SOR), substituição (β SIM) e aninhamento (β NES; Baselga 2010, 2017). Aplicamos uma análise de coordenadas de principais (PCoA) nas matrizes de dissimilaridade da diversidade beta e seus componentes para gerar autovetores (Borcard et al. 2018).

Variáveis preditoras (geomorfologia, inundação, textura do solo e componentes espaciais)

Nós consideramos a ocorrência dos SAs nas zonas geomorfológicas do megaleque do rio Cuiabá como variável preditora com dois níveis. Para permitir que os valores dos níveis fossem tratados como dados quantitativos, atribuímos aos SAs que ocorrem no lobo antigo o valor absoluto 1 e aos que ocorrem no lobo moderno o valor absoluto 2. Durante a fase terrestre, nós retiramos uma amostra de solo da superfície de cada uma das SUs e combinamos as quatro amostras de cada SA em uma única para determinar a textura do solo utilizando o método do densímetro (Camargo et al. 2009). Durante a fase aquática, nós registramos por cinco vezes a profundidade da inundação em cada uma das SUs e utilizamos a média da profundidade da inundação (cm) nos SAs como indicador da dinâmica hidrológica já que não foi possível conduzir monitoramento em longo-prazo. O movimento da água no Pantanal é lento devido à baixa declividade do relevo (Hamilton 2002; Pupim et al. 2017). Assim, nós consideramos que a reduzida velocidade da água mitigou diferenças nas mensurações de profundidade da inundação que poderiam ser associadas à duração do período de amostragem na fase aquática.

A ocorrência dos SAs no lobo antigo ou no lobo moderno, a granulometria do solo (%) e a profundidade média da inundação (cm) foram utilizados como preditores ambientais (Figura 1; Tabela 1). Transformamos os valores dos preditores ambientais em $\log(x+1)$ para diminuir a variabilidade dos dados (Borcard et al. 2018). Então, realizamos a correlação de Pearson para indicar pares de preditores com alta correlação positiva ($> +0.8$) para a permanência de apenas um dos preditores. Entre os preditores ambientais, o silte foi removido das futuras análises pela alta correlação com a argila (+0.85). Para gerar os preditores espaciais, criamos uma matriz de distância com base nas coordenadas geográficas (*Universal Transverse Mercator Coordinate System - UTM*) utilizando Coordenadas Principais de Matriz de distâncias geográficas (*Principal Coordinates of Neighbourhood Matrix - PCNM*; Dray et al. 2006). As coordenadas geográficas dos SAs geraram 16 variáveis espaciais (*i.e.*, PCNMs) que foram utilizadas como preditores (Borcard et al. 2018). Os PCNMs com os maiores autovalores representam padrões de relações em ampla escala entre os locais de amostragem, os associados aos autovalores baixos representam padrões de escala fina (Griffith & Peres-Neto 2006; Grönroos et al. 2013).

Tabela 1: Valores (média \pm SE) de variáveis edáficas e hidrológica em três tipos de comunidades campestres (*i.e.*, TTG: campo rabo-de-burro, SFG: campo limpo, e STG: campo de murundu) do Pantanal. Os asteriscos (*) indicam diferenças significativas testadas pela Análise de Variância com teste de permutação ($p\text{-value} < 0.05$).

Tipo de campo	Preditores ambientais			
	Argila (%)	Silte (%)	Areia (%)	Profundidade da inundação (cm)
STG	12.6 \pm 4.2*	9.9 \pm 2.5*	77.3 \pm 6.6*	13.4 \pm 10.6*
TTG	43.4 \pm 13.2*	27.8 \pm 7.7*	28.6 \pm 17.9*	30.1 \pm 22.5*
SFG	20.6 \pm 9*	15.3 \pm 5.7*	64 \pm 14.2*	49.1 \pm 21.1*

3.2.3 Análises estatísticas

Nós aplicamos a Análise de Redundância (RDA; Borcard et al. 2018) para verificarmos a variação na matriz quantitativa da composição de espécies nas comunidades campestres relacionado à, respectivamente, preditores ambientais e espaciais em cada período hidrológico. Nós verificamos a multicolinearidade das variáveis preditoras baseada no Fator de Inflação da Variância (VIF) onde os valores não devem ultrapassar dez (Borcard et al. 2018). Nós identificamos quais preditores estavam relacionados à resultados significativos através do método *forward selection* (Blanchet et al. 2008). Nós utilizamos o teste de Kruskal-Wallis para verificar diferenças na distribuição dos valores pareados para a diversidade beta total (β SOR), substituição (β SIM) e aninhamento (β NES) entre os tipos de comunidades campestres. Para as diferenças significativas, nós aplicamos o teste de Dunn para indicar entre quais tipos de comunidades campestres havia significância.

De forma similar aos dados da matriz quantitativa, nós aplicamos a RDA aos autovetores gerados pela PCoA através das matrizes da diversidade beta, substituição e aninhamento. A partir deste ponto, nós realizamos a Análise de Redundância parcial (RDAP) apenas com as variáveis preditoras retidas na *forward selection*. Com este método, estimamos a porcentagem de variação nas matrizes da diversidade beta e componentes que pode ser atribuída exclusivamente a diferentes frações: (1) variação total explicada pelo modelo [a + b + c], (2) variação ambiental [a + b], (3) variação espacial [b + c], (4) variação ambiental sem a fração espacial [a], (5) a variação espacial sem a fração ambiental [c], (6) a fração comum compartilhada pela variação ambiental e espacial [b] e (7) a fração residual de variação não explicada por nenhuma das variáveis [d] (Peres-Neto et al. 2006). Nós conduzimos todas as análises estatísticas no R (R Core Team 2013), incluindo funções nos pacotes *Vegan* (anova.cca; pcnm; RDA; vegdist; vif.cca; Oksanen et al. 2018), *Betapart* (beta.pair; Baselga 2018), *ape* (pcoa; Paradis et al. 2019), *FSA* (dunnTest; Ogle et al. 2019), *adespatial* (forward.sel; Dray et al. 2019); e *stats* v3.6.2 (cor; kruskal.test; R Core Team 2013).

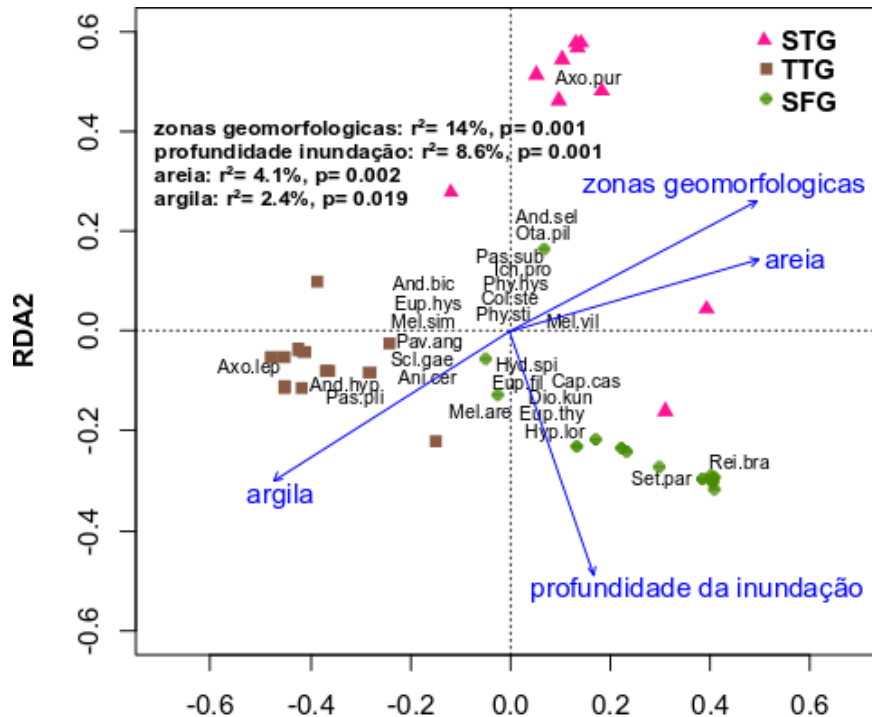
3.3 Resultados

3.3.1 Preditores ambientais e espaciais da composição de espécies

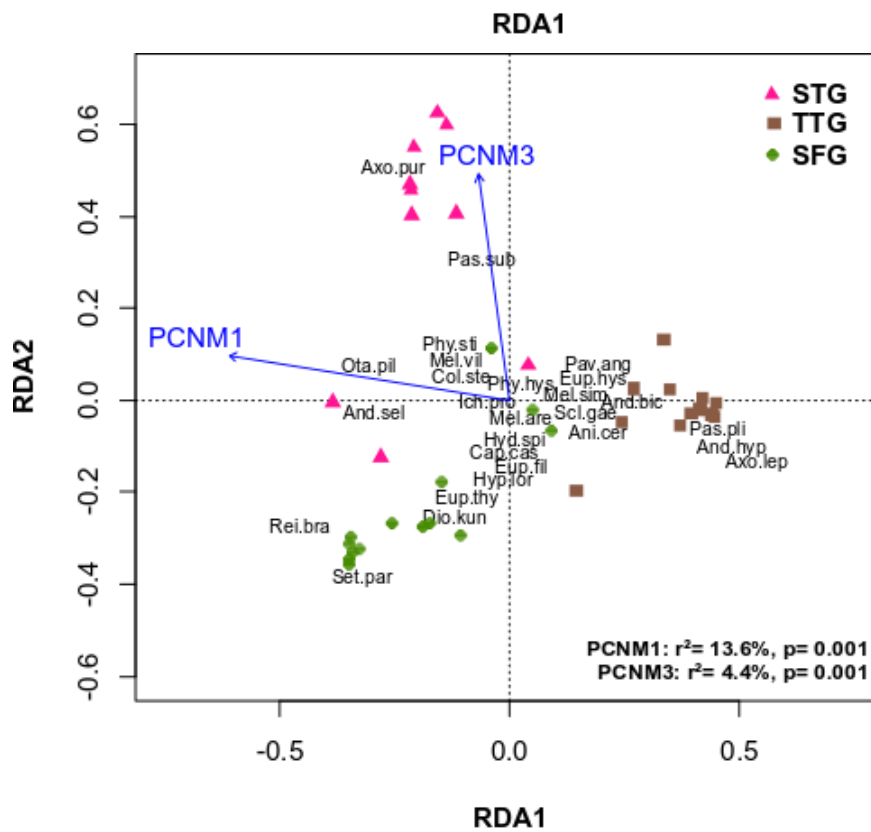
A RDA revelou que, com exceção à areia durante a fase aquática, todos os preditores ambientais explicaram significativas porções, embora pequenas, da variação na composição quantitativa de espécies (fase terrestre: $R^2= 29\%$; fase aquática: $R^2= 19\%$; Figura 2a, c). A significância dos direcionadores ambientais indica que os regimes geomorfológicos-hidrológicos e edáficos determinam limites fisionômicos mais precisos sobre a composição de espécies durante a fase terrestre e mais difusos durante a fase aquática. Os vetores da RDA que capturaram a maior variação no conjunto da composição de espécies nos campos do Pantanal, nos dois períodos hidrológicos, foram representados pelas zonas geomorfológicas do megaleque do rio Cuiabá, o lobo antigo e o lobo moderno. Através dos *biplots* (Figura 2a, c) observamos a relação direta entre os vetores que representam as zonas geomorfológicas e o campo de murundu. Através do mapa com a distribuição dos SAs na região de estudo, também distinguimos a distribuição espacial específica entre o campo rabo-de-burro e o lobo moderno (Figura 1).

Em ambos os períodos hidrológicos, os vetores que representam as zonas geomorfológicas apresentam direção similar à dos vetores que indicam a textura do solo, refletindo uma correlação negativa com a argila, e durante a fase terrestre, positiva com a textura arenosa nos modelos estudados (Figura 2a, c). Por exemplo, o campo de murundu ocorre no lobo antigo em sítios com predomínio de solo arenoso, o campo rabo-de-burro ocorre no lobo moderno em sítios com predomínio de solo argiloso, e o campo limpo ocorre em ambas as zonas geomorfológicas em sítios com predomínio de inundações de maiores profundidades (Tabela 1; Figura 2 a, c). Os componentes espaciais explicaram 18% da variação na composição de espécies durante a fase terrestre (Figura 2b) e 17% durante a fase aquática (Figura 2d). Em ambos os casos, a maior parte da variação na composição de espécies é explicada pela PCNM1 (*i.e.*, maiores autovalores). Isto é, em ambos os períodos, estruturas espaciais que atuam em larga escala (*i.e.*, maiores autovalores) contribuem para a variabilidade da composição de espécies nos gradientes mensurados para os direcionadores ambientais geomorfo-hidro-edáficos. A significância dos vetores da PCNM com os maiores autovalores indica a ação de padrões espaciais em larga-escala, ou

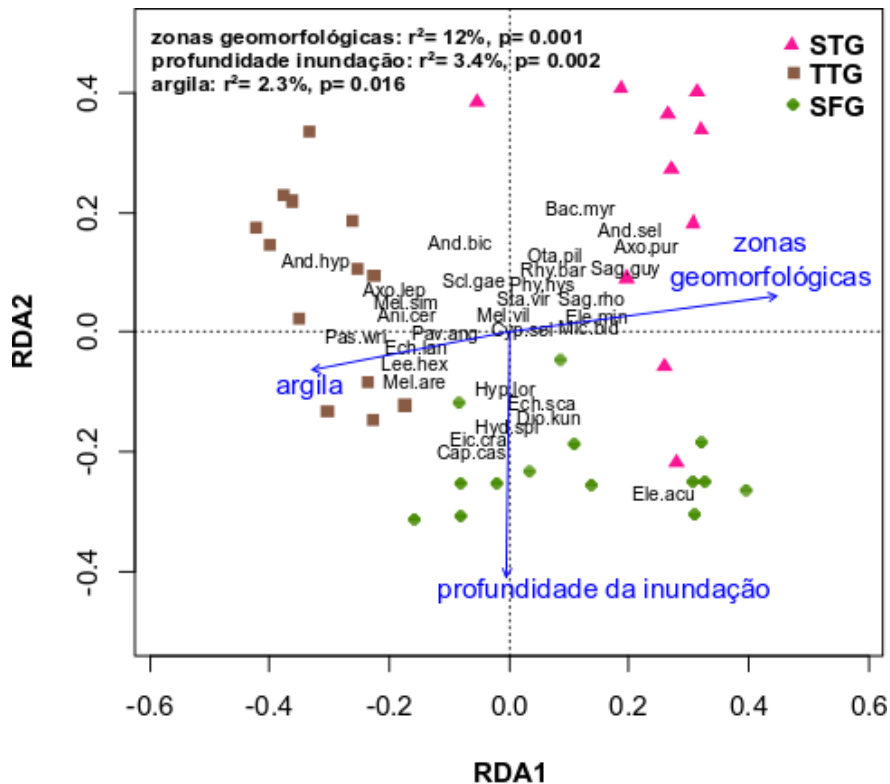
seja, que ocorrem em até 80 km de distância (*i.e.*, maior distância entre duas unidades amostrais).



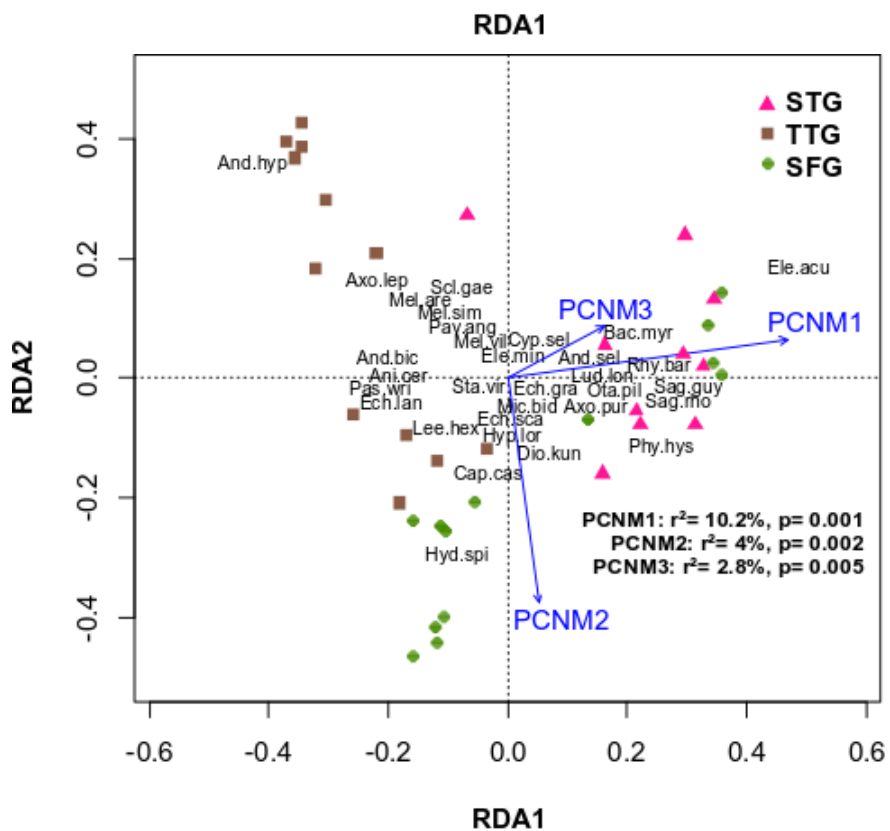
(a)



(b)



(c)



(d)

Figura 2. Análise de Redundância (RDA) para preditores ambientais (a, c) e espaciais (b, d) da composição de espécies em três tipos de comunidades campestres na região norte do Pantanal durante: (a, b) a fase terrestre, e (c, d) fase aquática. As setas representam interações lineares significativas entre os preditores e a composição de espécies. As PCNMs são autovalores originados

das coordenadas geográficas através da técnica multivariada PCNM (*Principal Coordinates of Neighbourhood Matrix* - PCNM). Os pontos representam a posição dos sítios amostrais separados como tipos de campos (*i.e.*, TTG: campo rabo-de-burro, SFG: campo limpo, e STG: campo de murundu). A posição de algumas espécies está representada por códigos que combinam as primeiras três letras do gênero e do epíteto específico, oferecidos no APPENDIX S1.

3.3.2 Diversidade beta

Entre os padrões da diversidade beta nas comunidades campestres do Pantanal, a substituição é o principal fenômeno vinculado a variação da composição de espécies em ambos os períodos hidrológicos, fase terrestre e fase aquática. Isto quer dizer que as dissimilaridades entre os sítios amostrais dos três tipos campestres são consequência da substituição das espécies no espaço (*i.e.*, *turnover*, β SIM; Figura 3b, 3d), e em menor proporção da presença do aninhamento de sub-conjuntos de um mesmo conjunto (*i.e.*, *nestedness*, β NES; Figura 3a, 3c). Entre os tipos de campos, a presença de diferentes sub-conjuntos de uma mesma assembleia de herbáceas é maior no campo sob maior profundidade de inundação (*i.e.*, campo limpo) em ambos os períodos hidrológicos. Durante a fase aquática, além do campo limpo, o campo de murundu também apresenta valores similares para o aninhamento (ver Tabela 2 para os *p-value* do teste de Kruskal-Wallis e teste de Dunn).

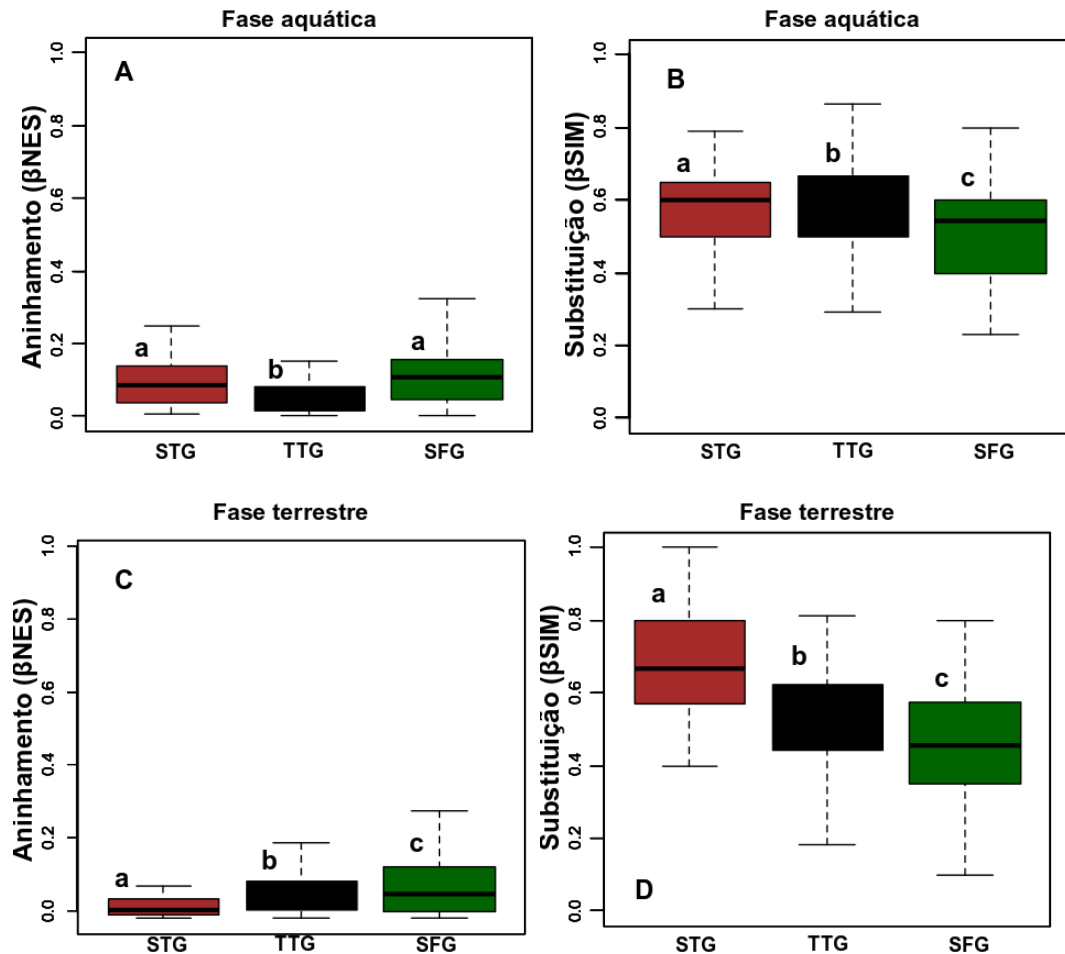


Figura 3. Diferenças nos componentes particionados da diversidade beta, substituição (β SIM) e aninhamento (β NES), baseado na matriz binária de composição de espécies em três tipos de comunidades campestres (STG: campo de murundu; TTG: campo rabo-de-burro; SFG: campo limpo) no Pantanal. As linhas nas caixas representam a mediana, e os *whiskers* os *95th percentiles*. Letras diferentes representas diferenças significativas na substituição e aninhamento para comparações entre os tipos de comunidades campestres de acordo com o teste de Dunn após o teste de Kruskal-Wallis.

3.3.3 Preditores ambientais e espaciais da diversidade beta

Além de importante para determinar a composição quantitativa de espécies (Figura 2), os direcionadores ambientais e espaciais também são relacionados à variação em componentes da diversidade beta, determinados pela composição qualitativa de espécies. Durante a fase terrestre, as zonas

geomorfológicas, o regime hidrológico e a textura do solo explicaram, em respectiva ordem de magnitude, a variabilidade mensurada para a substituição de espécies entre os sítios. Entretanto, cabe indicar que a magnitude das influências da proporção de areia e argila para os padrões da substituição sejam pequenas. Ainda durante a fase terrestre, a significância dos preditores espaciais PCNM1 e PCNM3 indica que a substituição da composição de espécies é relacionada à padrões espaciais que ocorrem em larga escala. O coeficiente de determinação para os preditores espaciais durante a fase terrestre (22%) é menor do que durante a fase aquática (36%), nesta última determinado por um total de 7 eixos de PCNM que representam padrões espaciais que ocorrem em larga e fina escala. Ainda durante a fase aquática, a RDA revelou que entre os direcionadores ambientais apenas as zonas geomorfológicas e a profundidade da inundação explicaram porções significativas da variação na substituição de espécies entre os sítios (ver Tabela 3 para os coeficientes de determinação e probabilidades). Quanto ao aninhamento, durante a fase aquática, este foi relacionado aos preditores espaciais PCNM4 e PCNM6 que representam padrões espaciais que ocorrem entre larga e fina escala (Tabela 3).

Tabela 3: Resumo dos valores dos coeficientes de determinação (R^2_{adj}) e probabilidade (p -value) obtidos pela RDA e *forward selection* para verificar a contribuição de preditores ambientais e espaciais na variação da diversidade beta total (β SOR), substituição (β SIM) e aninhamento (β NES) na fase aquática e fase terrestre. A sigla NS indica os modelos não significativos.

Preditores	Fase aquática					
	β SOR		β SIM		β NES	
	R^2_{adj}	p -value	R^2_{adj}	p -value	R^2_{adj}	p -value
Ambientais	0.4024	0.001	0.3772	0.001	NS	NS
Zonas geomorfológicas	0.245	0.001	0.237	0.001	NS	NS
Profundidade da inundação	0.096	0.001	0.099	0.001	NS	NS
Espaciais	0.376	0.001	0.366	0.001	0.214	0.028
PCNM1	0.183	0.001	0.174	0.001	NS	NS
PCNM2	0.044	0.008	0.034	0.024	NS	NS
PCNM3	0.042	0.019	0.077	0.003	NS	NS

PCNM4	NS	NS	NS	NS	0.054	0.009
PCNM6	0.041	0.012	0.037	0.023	0.056	0.015
PCNM8	0.033	0.034	NS	NS	NS	NS
PCNM11	0.029	0.036	NS	NS	NS	NS
Preditores	Fase terrestre					
Ambientais	0.4018	0.001	0.3771	0.001	NS	NS
Zonas geomorfológicas	0.187	0.001	0.171	0.001	NS	NS
Profundidade da inundação	0.137	0.001	0.136	0.001	NS	NS
Argila	NS	NS	0.026	0.009	NS	NS
Areia	0.034	0.018	0.043	0.05	NS	NS
Espaciais	0.2573	0.003	0.2211	0.012	NS	NS
PCNM1	0.174	0.001	0.157	0.001	NS	NS
PCNM3	0.057	0.01	0.052	0.01	NS	NS

As contribuições individuais e a interação entre preditores ambientais e espaciais significativos foram particionadas através da RDAp. Observamos que durante a fase terrestre, houve baixa contribuição dos preditores espaciais para a variação na diversidade beta e, conseqüentemente na substituição de espécies entre sítios amostrais, quando comparada à fase aquática. Isto nos indica que a influência das variáveis ambientais para a perda ou ganho de espécies entre os sítios é de importância equivalente durante os dois períodos hidrológicos. Durante a fase aquática (Figura 4), há o aumento da influência do aninhamento dirigido exclusivamente por preditores espaciais (R^2_{adj} : 11%). Ou seja, durante a fase aquática parte da dissimilaridade entre os sítios dos campos do Pantanal é explicada pela formação de subconjuntos de um conjunto maior. Em todos os modelos considerados, o maior componente foram os resíduos. Isto indica que preditores não mensurados neste estudo são responsáveis pelos padrões da diversidade beta entre as comunidades campestres do Pantanal.

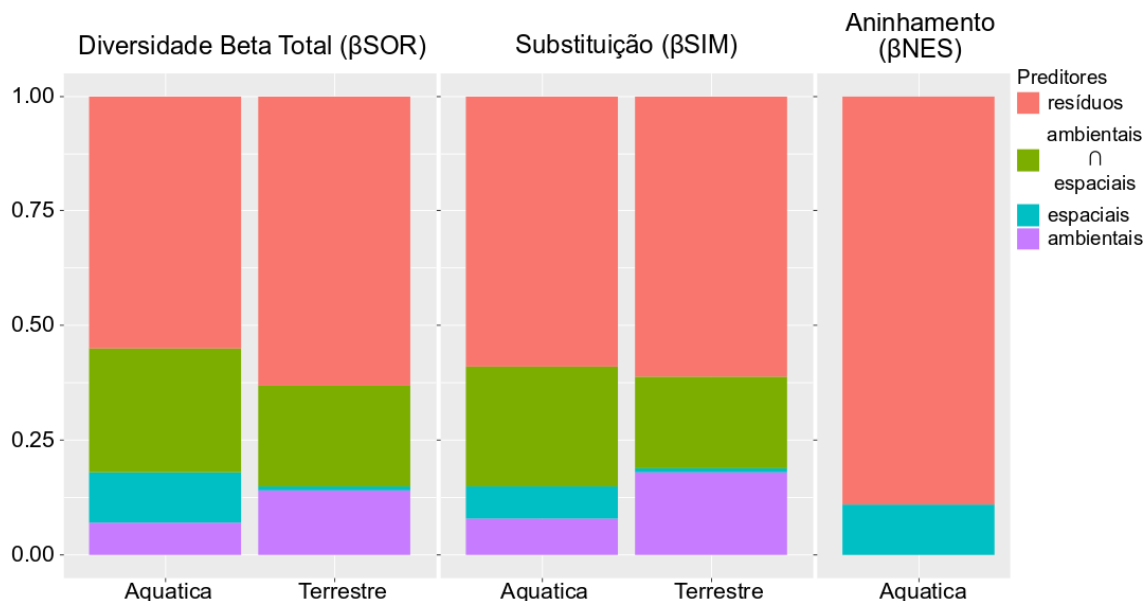


Figura 4. Efeitos isolados e combinados das variáveis ambientais, espaciais e resíduos na diversidade beta total, substituição e aninhamento baseada na presença-ausência do estrato herbáceo em comunidades campestres no Pantanal.

3.4 Discussão

Demonstramos a significância de preditores ambientais e de preditores espaciais para a composição de espécies e a diversidade beta (*i.e.*, substituição e aninhamento) em campos do Pantanal, em ambos os períodos hidrológicos (Figura 2). A relação entre a hidrologia, textura do solo e a delimitação das comunidades campestres já é conhecida (Zeilhofer & Schessl 2000). Ambos os direcionadores apresentam padrões contrastantes influenciados pelas zonas geomorfológicas do megaleque do rio Cuiabá (Pupim et al. 2017). Embora o relevo em ambos seja essencialmente plano, nos processos de sedimentação na zona antiga predominam a inundação pluvial, mais breve e solos arenosos e na zona moderna a inundação fluvial, mais duradoura e solos argilosos (Pupim et al. 2017). Individualmente e sinergeticamente, os preditores ambientais (*i.e.*, as zonas geomorfológicas do megaleque do rio Cuiabá, o regime de inundação e a textura do solo) geram os padrões da composição de espécies (Figura 2 a, c) e da diversidade beta (Figura 4) nas comunidades campestres. A composição

de espécies e diversidade beta foram associadas a processos espaciais que ocorrem em larga escala (Figura 2 b,d). Ou seja, processos espaciais que representam as dinâmicas históricas dos preditores ambientais que atuam em grandes extensões espaciais.

A respeito da composição qualitativa de espécies representada pelos componentes da diversidade beta, evidenciamos que a substituição de espécies entre sítios é o principal mecanismo que gera dissimilaridades entre os SAs das comunidades campestres (Figura 3). Por outro lado, identificamos padrões espaciais em fina escala que foram associados à formação de subconjuntos de um mesmo conjunto da composição de espécies (*i.e.*, aninhamento; Tabela 3; Figura 4) durante a fase aquática no campo limpo e no campo de murundu. Estes padrões em fina escala indicam autocorrelação espacial gerada por processos gerados pelas plantas herbáceas, à exemplo da dispersão e interações ambientais (Bocard et al. 2004). Durante a fase aquática, há grande diversidade de herbáceas macrófitas que apresentam atributos funcionais que facilitam sua propagação em ambiente aquático como a profusão de caules adventícios, heterofilia (Barbosa da Silva et al. 2020, Junk et al. 2006). Ainda, muitas dessas macrófitas interagem com animais ao servir de habitat, forragem (Desbiez et al. 2011 Pott & Pott 2000) e também, a exemplo de *Ludwigia inclinata*, serem dispersas por pequenos peixes (Silveira et al. 2019). A drástica mudança nas condições ambientais neste sistema, devido à inundação sazonal, resulta em uma dinâmica alta na composição das comunidades e interações ecológicas (Barbosa da Silva et al. 2020; Rebellato et al. 2012; Schessl 1999). Embora nossos resultados representem uma região específica do Pantanal (Figura 1), este estudo é um primeiro passo que pode auxiliar no entendimento dos padrões que direcionam a diversidade de plantas herbáceas em outras unidades geomorfológicas do Pantanal e áreas úmidas com contextos ambientais similares.

Preditores ambientais e espaciais das comunidades campestres

Entre os modelos que verificamos, os compartimentos geomorfológicos e a profundidade da inundação figuraram como direcionadores ambientais de maior determinação para a composição de espécies (Figura 2a, c) e para a

diversidade beta (Tabela 3) nas comunidades campestres. Não obstante, as classes de textura do solo, embora com baixos coeficientes de determinação, também explicam a variação na composição de espécies em ambos os períodos hidrológicos (Figura 2a, c) e influenciaram a substituição durante a fase terrestre (Tabela 3). Os modelos da RDAp (Figura 4) apresentaram grande parte (>50%) da variação na diversidade beta explicada por fatores não considerados (*i.e.*, resíduos). Nossos resultados sugerem atenção à importância de fatores estocásticos, relevantes para os arranjos de vegetação submetida à processos sucessivos iniciados por distúrbios como incêndios e pastejo (Måren et al. 2018). Não temos dados da frequência de incêndios no nível dos SAs estudadas, entretanto todas os SAs são utilizadas para pastejo. É possível que parte dos resíduos dos modelos aqui estudados seja mitigada em estudos futuros que incorporem as relações com estes distúrbios que podem tornar o processo de estruturação das comunidades menos determinístico e mais caóticos (Måren et al. 2018). Ainda, incorporar outros atributos hidrológicos ou edáficos como medições em longo prazo da profundidade, duração ou frequência da inundação (Casanova & Brock 2000), composição química, macro e micronutrientes e matéria orgânica do solo podem ajudar a melhorar a acurácia de modelos (*i.e.*, diminuição dos resíduos) que estudem a relação entre direcionadores dos padrões das comunidades campestres no Pantanal.

A principal característica de um megaleque fluvial é o padrão distributário ao invés de tributário. São sistemas deposicionais de grande mobilidade lateral, ou seja, a configuração espacial dos compartimentos geomorfológicos é dinâmica ao longo do tempo. Esta dinâmica espacial é direcionada por sucessivos e contínuos processos de avulsão que persistem desde a origem destes sistemas e alteram a paisagem (Assine 2008, 2010; Assine et al. 2015). Entre os exemplos de alterações ocorrem a formação ou redução no tamanho dos canais, rápida agradação, e emergência de bancos de areias (Assine et al. 2015). Nossos resultados indicaram a significância dos compartimentos geomorfológicos e a profundidade da inundação como direcionadores da diversidade das comunidades campestres. A distribuição espacial destes direcionadores ambientais reflete eventos passados de formação do Pantanal que datam do Quaternário tardio (Assine 2010, 2015; Pupim et al. 2017).

Pela relevância das zonas morfológicas para a distribuição espacial e diversidade das comunidades campestres (Figura 2 a, c; Tabela 3), cenários futuros de avulsões acompanhados de alterações no regime hidrológico nesses megaleques, tem potencial para possivelmente alterar os processos ecológicos das comunidades campestres (Richardson et al. 2013). Por exemplo, as espécies que compõem os campos submetidos à maior e menor profundidade da inundação (Figura 2a, c; Tabela 1) possivelmente sejam mais sensíveis à aumento ou diminuições das profundidades de inundação direcionadas por processos de avulsão. Em um cenário, a formação de canais pode submeter as espécies à submersões mais prolongadas, favorecendo espécies que dependem de solos saturados ou que não sobrevivem sem que houvesse inundação mais intensa (Barbosa da Silva et al. 2020; Ellery et al. 1992). Preditores do regime hidrológico são bons indicadores da distribuição da composição de espécies nas comunidades campestres do Pantanal (Zeilhofer & Schessl 2000) e das estratégias ecológicas das plantas de áreas úmidas (van der Valk 2012). Por exemplo, o campo limpo é submetido às maiores profundidade da inundação (Tabela 1) e nesta comunidade, a composição inclui espécies indicadoras que se tornam abundantes pela emissão de caules flexíveis na coluna d'água durante a fase aquática (Schessl 1999; Barbosa et al. 2020), uma adaptação para sobrevivência em habitat sujeito à menor disponibilidade de luz e alta oscilação no nível d'água (Piedade et al. 2010, van der Valk 2012).

Os solos no Pantanal são de origem sedimentar, ocorrendo em fases argilosas e arenosas de forma alternada e descontínua, com predomínio da textura argilosa na região de Poconé (*i.e.*, megaleque do rio Cuiabá), principalmente no trecho da rodovia Transpantaneira onde ocorre o lobo moderno (Allem & Valls 1987; Pupim et al. 2017). De acordo com Allem & Valls (1987), a alternância entre fases argilosas e arenosas permite que surjam relações específicas entre solo e plantas, e conseqüente a predição das espécies a partir da textura do solo. Por exemplo, os autores classificaram como psamófilas espécies como *Axonopus purpusii*, *Ichnanthus procurrens*, *Reimarochloa brasiliensis* associadas ao campo de murundu, e espécies indicadoras de solos argilosos como *Andropogon hypogynus*, *Paspalum plicatulum* que foram associadas ao campo rabo-de-burro (Figura 2a, c). Embora

a contribuição da textura do solo nos modelos que estudamos tenha sido pequena, a significância deste e da profundidade da inundação (Figura 2a, c; Tabela 3) indicam que a textura do solo atua em combinação com o regime hidrológico para determinar a disponibilidade de água e nutrientes, e este seja o fator de maior relevância para explicar a variação da composição de espécies em campos do Pantanal (Zeilhofer & Schessl 2000; Soares & Oliveira 2009; Bueno et al. 2014; Barbosa da Silva et al. 2020).

Em todos os modelos que analisamos, o PCNM1, que apresenta os maiores autovalores, representou mais de 50% do valor de determinação atribuída aos componentes espaciais (Figura 2b, d; Tabela 4). Estes resultados indicam dependência espacial da composição de espécies e da diversidade beta induzida por processos em larga escala. Ou seja, fatores ambientais são mais relevantes do que fatores bióticos, como interações e dispersão (Jombart et al. 2009; Padial et al. 2014) para os padrões nas comunidades estudadas. A alta contribuição conjunta de variáveis ambientais e espaciais (Figura 4), é comum em direcionadores ambientais que produzem distribuição espacial semelhante à das comunidades vegetais (Borcard et al. 2018). Por exemplo, a distribuição do campo rabo-de-burro e do campo limpo vinculados, respectivamente, aos compartimentos geomorfológicos recente e antigo do megaleque do rio Cuiabá (Figura 1; Figura 3 a, c). Considerar a relevância dos preditores aqui estudados, e atingir os requerimentos ambientais destas comunidades campestres é importante para a efetividade de futuros planos de conservação, manejo e restauração a serem desenvolvidos (Cadwell et al. 2011), especialmente no contexto de *woody encroachment* (Junk & Nunes da Cunha 2012; Dorado-Rodrigues et al. 2015; Barbosa da Silva et al. 2016).

Diversidade beta

A substituição é o principal componente da diversidade beta em diversos ecossistemas da América do Sul. É o fenômeno que explica a estrutura da diversidade beta de organismos de habitats aquáticos, à exemplo de invertebrados de água doce na Patagônia (Epele et al. 2019), peixes (Peláez et al. 2017) e plantas aquáticas (Neiff et al. 2014) na bacia do rio Paraná. No

Pantanal, a ampla variedade de fatores geomorfológicos e hidrológicos pode direcionar a alta substituição nestes ambientes (Peláez et al. 2017), criando mosaicos que provêm diferentes nichos a serem ocupados pelas plantas (Neiff et al., 2014). Em análise global foi indicada a influência latitudinal na substituição, que aumenta no sentido dos pólos ao equador (Soininen et al. 2017). Esse padrão é provavelmente relacionado à maior diversidade de espécies na região tropical, consequência da maior estabilidade e previsibilidade climática (e.g., maioria do Pantanal está entre 16° and 20° S). Ainda, Soininen et al. (2017) apontaram que a substituição pode ser até cinco vezes maior que o aninhamento, que pode em alguns casos ser próximo a zero, assim como nos nossos resultados (Figura 3). Assumimos que a substituição nas comunidades campestres do Pantanal seja resultado da interação entre a variabilidade no regime hidrológico, com inundações rasas à profundas, e da textura do solo, ambos fatores determinantes para a disponibilidade de água e nutrientes nos campos do Pantanal (Allem & Valls, 1987; van der Valk, 2012).

Embora não tenhamos identificado declínios na riqueza de espécies entre os tipos campestres (Barbosa da Silva et al. 2020), a comparação pareada de SAs e táxons indica a significância dos preditores espaciais para a variação no aninhamento, embora menor do que para a substituição (Figura 4). Ou seja, durante a fase aquática, embora similares quanto ao número de espécies, as assembleias de espécies no campo limpo e campo de murundu (Figura 3) possuem maior influência da formação subconjuntos de um conjunto maior de espécies. Isso pode ser parcialmente explicado ao assumirmos que houve maior conectividade gerada pela inundação e, conseqüentemente, facilitação da dispersão de macrófitas (Thomaz et al. 2007; Neiff et al. 2014; Padial et al. 2014; Peláez et al. 2017; Epele et al. 2019). Por exemplo, em alguns SAs em maior profundidade de inundação (*i.e.*, campo limpo) algumas macrófitas como *Eichhornia crassipes*, *Eleocharis acutangula* e *Pontederia parvifolia* podem formar estandes quase puros (Schessl, 1999). É sugerido que eventos dispersivos frequentes, por exemplo a inundação sazonal, direcionam o aninhamento (Soininen et al. 2017) pois a dispersão de plantas é mais dependente de filtros ambientais do que, por exemplo, animais, já que estas possuem menor mobilidade (van der Valk 2012). Nossos resultados reforçam a

importância do pulso de inundação para promover a dispersão e a estruturação da composição de espécies em comunidades vegetais, especialmente em macrohabitats aquáticos e de transição aquático-terrestre (Nunes da Cunha & Junk 2015).

Conclusão

Nós concluímos que a interação entre preditores espaciais e ambientais, a saber, geomorfologia, regime de inundação e textura dos solos, junto à fatores estocásticos, são importantes para determinarem a composição de espécies e a diversidade beta em campos do Pantanal. Os preditores espaciais que explicaram a variação na composição de espécies (Figura 2b, d) e diversidade beta (Figura 4; Tabela 2, 3) indicam processos que atuam em larga escala influenciando a dinâmica histórica de preditores ambientais. A substituição é o principal componente da diversidade beta nas três comunidades estudadas (Figura 4), e geralmente é direcionada pela alta variabilidade dos preditores ambientais. Ainda, a substituição pode ser favorecida pelo fogo e pastejo, estratégias tradicionais de manejo destas comunidades. Fatores espaciais explicaram uma baixa variação identificada no aninhamento durante a fase aquática, um provável reflexo da maior conectividade entre as comunidades campestres propiciada pela inundação sazonal, que facilita a dispersão de macrófitas e gera estandes monodominantes em sítios sob maior profundidade de inundação.

Referências bibliográficas

Allem AC, Valls JFM (1987) Recursos forrageiros do Pantanal Mato-Grossense. EMBRAPA-CENARGEN, Brasília

Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, Gonçalves JLM, Sparovek G (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. Meteorologische Zeitschrift 22:711-728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>

Assine ML (2008) Ambientes de Leques Aluviais. In: Pedreira AJ, Aragão MANF, Magalhães AJ (eds) Ambientes de sedimentação siliciclástica do Brasil, 1st edn. Beca-BALL Edições, São Paulo, pp 52–71

Assine ML (2010) Pantanal Mato-grossense: uma paisagem de exceção. In: Modenesi-Gauttieri MC, Bartorelli A, Mantesso-Neto V, Carneiro CDR, Lisboa MBAL (eds) A obra de Aziz Nacib Ab'Saber, 1st edn. Beca-BALL Edições, São Paulo, pp 464–489

Assine ML, Merino ER, Pupim FN, Macedo HA, Santos MGM (2015) The Quaternary alluvial systems tract of the Pantanal Basin, Brazil. *Brazilian Journal of Geology* 45:475–489. <https://doi.org/10.1590/2317-4889201520150014>

Baselga A (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19:134–143. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x>

Baselga A (2017) Partitioning abundance-based multiple-site dissimilarity into components: balanced variation in abundance and abundance gradients. *Methods in Ecology and Evolution* 8:799–808. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12693>

Baselga A, Jiménez-Valverde A, Niccolini G (2007) A multiple-site similarity measure independent of richness. *Biology Letters* 3:642–645. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0449>

Baselga A, Orme D, Villeger S, De Bortoli J, Leprieur F, Logez M, Henriques-Silva R (2018) Package “betapart”.

Blanchet FG, Legendre P, Borcard D (2008) Forward selection of explanatory variables. *Ecology* 89:2623–2632. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/18831183>

Borcard D, Gillet F, Legendre P (2018) Numerical Ecology with R. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-71404-2>

Bueno M, Damasceno-Junior GA, Pott A, Pontara V, Seleme E, Fava W et al. (2014) Structure of arboreal and herbaceous strata in a neotropical seasonally

flooded monodominant savanna of *Tabebuia aurea*. *Brazilian Journal of Biology* 74:325–337. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.16612>

Caldwell PV, Vepraskas MJ, Gregory JD, Skaggs RW, Huffman RL (2011) Linking Plant Ecology and Long-term hydrology to improve wetland restoration success. *Advances in Forest Hydrology* 54:2129–2137

Camargo OA, Moniz AC, Jorge JA, Valadares, JMAS (2009) Métodos de análise química, mineralógica e física de solo do Instituto Agronômico de Campinas (Boletim Técnico No. 106). Retrieved from Instituto Agronômico website: http://www.iac.sp.gov.br/produtoseservicos/analisedosolo/docs/Boletim_Tecnico_106_rev_atual_2009.pdf

Casanova MT, Brock MA (2000) How do depth, duration and frequency of flooding influence the establishment of wetland plant communities? *Plant Ecology* 147:237–250. <https://doi.org/10.1023/A:1009875226637>

Dray S, Bauman D, Blanchet G, Borcard D, Clappe S, Guenard G, Jombart T et al (2019) Package "adespatial".

Dray S, Legendre P, Peres-Neto PR (2006) Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling* 196:483–493. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.02.015>

Ellery K, Ellery WN, Verhagen BT (1992) The distribution of C₃ and C₄ plants in a successional sequence in the Okavango Delta. *South African Journal of Botany* 58:400–402.

Epele LB, Brand C, Miserendino ML (2019) Ecological drivers of alpha and beta diversity of freshwater invertebrates in arid and semiarid Patagonia (Argentina). *Science of the Total Environment* 678:62–73. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.04.392>

Griffith DA, Peres-Neto PR (2006) Spatial modeling in ecology: The flexibility of eigenfunction spatial analyses. *Ecology* 87:2603–2613. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[2603:SMIETF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[2603:SMIETF]2.0.CO;2)

Grönroos M, Heino J, Siqueira T, Landeiro VL, Kotanen J, Bini LM (2013) Metacommunity structuring in stream networks: Roles of dispersal mode, distance type, and regional environmental context. *Ecology and Evolution* 3:4473–4487. <https://doi.org/10.1002/ece3.834>

Hamilton SK (2002) Hydrological controls of ecological structure and function in the Pantanal wetland (Brazil). In: McClain M (ed) *The Ecohydrology of South American Rivers and Wetlands*, 1st edn. International Association of Hydrological Sciences, Manaus, pp. 133–158

Heckman CW (1998) The Pantanal of Poconé: Biota and Ecology in the Northern Section of the World's Largest Pristine Wetland. *Uma ética para quantos?* (Vol. XXXIII). <https://doi.org/10.1007/9789401734233>

Jombart T, Dray S, Dufour AB (2009) Finding essential scales of spatial variation in ecological data: a multivariate approach. *Ecography* 32:161–168. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2008.05567.x>

Junk WJ, Nunes da Cunha C, Wantzen KM, Petermann P, Strussmann C, Marques MI, Adis J (2006) Biodiversity and its conservation in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *Aquatic Science* 68:278–309

Junk WJ, Piedade MTF, Lourival R, Wittmann F, Kandus P, Lacerda LD et al (2015) Definição e Classificação das Áreas Úmidas (AUs) Brasileiras: Base Científica para uma Nova Política de Proteção e Manejo Sustentável. In: Nunes da Cunha C, Piedade MTF, Junk WJ (eds) *Classificação e Delineamento das Áreas Úmidas Brasileiras e de seus Macrohabitats*. 1st edn. INCT-INAU – EdUFMT, Cuiabá, pp 13-76

Londo G (1976) The decimal scale for relevés of permanent quadrats. *Vegetatio* 33:61-64

Måren IE, Kapfer J, Aarrestad PA, Grytnes JA, Vandvik V (2018) Changing contributions of stochastic and deterministic processes in community assembly over a successional gradient. *Ecology* 99:148–157. <https://doi.org/10.1002/ecy.2052>

Neiff JJ, Casco SL, Mari EKA, Di Rienzo, JA, Poi ASG (2014) Do aquatic plant assemblages in the Paraná River change along the river's length? *Aquatic Botany* 114:50–57. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2013.12.005>

Nunes da Cunha C, Junk WJ (2015) A classificação dos macrohabitats do Pantanal Matogrossense. In: Nunes da Cunha C, Piedade MTF, Junk WJ (eds) *Classificação e Delineamento das Áreas Úmidas Brasileiras e de seus Macrohabitats*, 1st edn. INCT-INAU – EdUFMT, Cuiabá, pp 77-126

Ogle DH, Wheeler P, Dinno A (2019) Package “FSA: Fisheries Stock Analysis”

Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D, Minchin PR et al. (2019) Package “vegan”

Oliveira-Filho AT, Ratter JA (2002) Vegetation Physiognomies and Woody Flora of the Cerrado Biome. In: Oliveira PS, Marquis RJ (eds) *The cerrado of Brazil: ecology and natural history of a Neotropical savanna*, 1st edn. Columbia University Press, New York, pp 91-120

Padial AA, Ceschin F, Declerck SAJ, De Meester L, Bonecker CC, Lansac-Tôha FA et al. (2014). Dispersal ability determines the role of environmental, spatial and temporal drivers of metacommunity structure. *PLoS ONE* 9:1–8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0111227>

Paradis E, Blomberg S, Bolker B, Brown J, Claude J, Cuong HS, Desper R, Didier G et al. (2019) Package “ape”

Peláez OE, Azevedo FM, Pavanelli CS (2017) Environmental heterogeneity explains species turnover but not nestedness in fish assemblages of a Neotropical basin. *Acta Limnologica Brasiliensia* 29. <https://doi.org/10.1590/s2179-975x8616>

Peres-Neto APR, Legendre P, Dray S, Borcard D (2006) Variation Partitioning of Species Data Matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology* 87:2614–2625. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[2614:VPOSDM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[2614:VPOSDM]2.0.CO;2)

Piedade MTF, Junk W, D'Ângelo SA, Wittmann F, Schöngart J, Barbosa KMN, Lopes A (2010) Aquatic herbaceous plants of the Amazon floodplains: state of

the art and research needed. *Acta Limnologica Brasiliensia* 22:165–178.
<https://doi.org/10.4322/actalb.02202006>

Pott A, Oliveira AKM, Damasceno-Junior GA, Silva JSV (2011a) Plant diversity of the Pantanal wetland. *Brazilian Journal of Biology* 71:265–273.
<http://dx.doi.org/10.1590/S1519-69842011000200005>

Pott VJ, Pott A (2000) Plantas aquáticas do Pantanal. EMBRAPA, Brasília

Pott VJ, Pott A, Lima LCP, Moreira SN, Oliveira AKM (2011b) Aquatic macrophyte diversity of the Pantanal wetland and upper basin. *Brazilian Journal of Biology* 71:255–263. <http://dx.doi.org/10.1590/S1519-69842011000200004>

Pupim FN, Assine ML, Sawakuchi AO (2017) Late Quaternary Cuiabá megafan, Brazilian Pantanal: Channel patterns and paleoenvironmental changes. *Quaternary International* 438:108–125.
<https://doi.org/10.1016/j.quaint.2017.01.013>

R Core Team (2016) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria

Richardson JL, Arndt JL, Montgomery JA (2013) Hydrology of Wetland and Related Soils. In: Richardson JL, Vepraskas MJ (eds) *Wetland Soils*, 1st edn. Springer, Dordrecht, pp 35–84

Sarmiento G, Pinillos M, Silva MP, Acevedo D (2004) Effects of soil water regime and grazing on vegetation diversity and production in a hyperseasonal savanna in the Apure Llanos, Venezuela. *Journal of Tropical Ecology* 20:209–220.
<https://doi.org/10.1017/S0266467403001299>

Schessl M (1999) Floristic composition and structure of floodplain vegetation in the Northern Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *Phyton* 39:303–336

Silva MP, Mauro R, Mourão G, Coutinho M (2000) Distribuição e quantificação de classes de vegetação do Pantanal através de levantamento aéreo. *Revista Brasileira de Botânica* 23:143–152

Soares JJ, Oliveira AKM (2009) O paratidal do Pantanal de Miranda, Corumbá-MS, Brasil. *Revista Árvore* 33:339–347

Soininen J, Heino J, Wang J (2017) A meta-analysis of nestedness and turnover components of beta diversity across organisms and ecosystems. *Global Ecology and Biogeography* 27:96–109. <https://doi.org/10.1111/geb.12660>

Tomas WM, de Oliveira Roque F, Morato RG, Medici PE, Chiaravalloti RM, Tortato FR et al (2019) Sustainability Agenda for the Pantanal Wetland: Perspectives on a Collaborative Interface for Science, Policy, and Decision-Making. *Tropical Conservation Science* 12:1-30. <https://doi.org/10.1177/1940082919872634>

Thomaz SM, Bini LM, Bozelli RL (2007) Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia* 579:1–13. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0285-y>

Van der Valk AG (2012) *The biology of freshwater wetlands*. Oxford University Press, New York

Zeilhofer P (2006) Soil Mapping in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil, using Multitemporal Landsat TM data. *Wetlands Ecology and Management* 14:445–461. <https://doi.org/10.1007/s11273-006-0007-2>

4 CAPÍTULO III: Alocação de biomassa na vegetação como indicadora da estocagem de carbono em savanas hipersazonais do Pantanal ³

Resumo

A produtividade primária é uma importante função associada à partição da biomassa na vegetação. Em campos tropicais, a produtividade é vinculada aos estratos herbáceo e lenhoso, comumente, com alta alocação de biomassa na porção subterrânea pelo estrato herbáceo e na porção aérea por lenhosas. Em áreas úmidas, o regime hidrológico pode favorecer a acumulação de matéria orgânica e raízes na superfície do solo. Através de metodologia rápida, quantificamos e comparamos a variação da biomassa em compartimentos da vegetação (*i.e.*, aérea de herbáceas, aérea de lenhosas, serapilheira, matéria subterrânea total) de campos inundáveis na região norte do Pantanal, em um único período do pulso de inundação e em ampla extensão espacial (*i.e.*, três comunidades, n=36). Utilizamos testes de permutação para determinar em qual compartimento a biomassa vegetal é principalmente alocada, e identificamos que esta é alocada principalmente abaixo do solo e acumulada na superfície, com maiores estoques superficiais nos campos com inundação mais profunda. No campo sob menor profundidade da inundação, a biomassa aérea de lenhosas pode atingir valores similares ao da matéria subterrânea total. Dentro da variação da área basal, não identificamos diferenças na biomassa aérea de herbáceas e serapilheira entre os campos, majoritariamente compostos por gramíneas C₄. Os padrões de alocação da biomassa vegetal em diferentes compartimentos aqui desvendados reforçam a relevância da biomassa estocada na superfície do solo, e da dinâmica entre herbáceas e lenhosas para as discussões à respeito do estoque de carbono em campos tropicais e áreas úmidas.

Palavras-chave: manejo, funções ecossistêmicas, incêndios, savana hipersazonal, produtividade primária.

³ Autores: Fernando Henrique Barbosa da Silva, ORCID: 0000-0001-8418-4369; Wolfgang Johannes Junk; Cátia Nunes da Cunha, ORCID 0000-0002-5990-3437; Gerhard Ernst Overbeck, ORCID 0000-0002-8716-5136

4.1 Introdução

As discussões ecológicas atuais e globais sobre campos e áreas úmidas incluem cenários de mudanças climáticas (Erwin 2009; Joyce et al. 2016), conservação da biodiversidade (Fischlin et al. 2007), ciclo do carbono (Sjögersten et al. 2014) e a proliferação de plantas lenhosas (Eldridge et al. 2011). Entretanto, estas discussões para campos (Overbeck et al. 2015; Veldman et al. 2015b) e áreas úmidas (Erwin 2009; Joyce et al. 2016) ainda são significativamente reduzidas quando comparados com florestas, especialmente na região Neotropical, o que diminui a inclusão destes em modelos ecológicos globais e regionais (Scurlock et al. 2002). Os dados da biomassa da vegetação podem oferecer uma visão mais holística da interação entre herbáceas e lenhosas (Archer et al. 2011; Maestre et al. 2016), por exemplo ao determinarem a disponibilidade de foragem em pastagens naturais e auxiliar na tomada de decisões a respeito do manejo e conservação (Junk & Nunes da Cunha 2012). Mensurar a partição da biomassa entre os compartimentos da vegetação – aérea, subterrânea e acumulação de serapilheira – podem auxiliar modelos sobre o ciclo do carbono pois indicam a contribuição das plantas através da produtividade primária (Hejny et al. 1998). Neste contexto, dados sobre a biomassa subterrânea são importantes: a biomassa de raízes possui elevada relevância para a entrada de carbono no solo, seja pela decomposição de tecidos ou por meio de exudatos de raízes (MacGranaham et al. 2014). No entanto, o conhecimento acerca deste compartimento bem como sobre o carbono no solo em ecossistemas campestres ainda é escasso, apesar da relevância alta nos ciclos globais (por ex. Conant et al. 2007).

Savanas são caracterizadas por alta diversidade de plantas no estrato herbáceo em coexistência dinâmica com um estrato descontínuo de plantas lenhosas (Veldman et al, 2015a). Em savanas do mundo, inclusive no Pantanal, tem sido registradas mudanças na dinâmica entre vegetação lenhosa e herbácea (*i.e.*, *woody encroachment* Eldridge et al. 2011; Barbosa da Silva et al. 2016) resultando em alterações notáveis na estrutura ecossistêmica, à exemplo da

distribuição do carbono na biomassa entre os compartimentos da vegetação (Fuhlendorf et al. 2008; Soliveres et al. 2014; Maestre et al. 2016). Geralmente, em comunidades herbáceas, a maior parte da biomassa aérea das herbáceas é composta por órgãos de curta duração, resultando em rápida acumulação de serapilheira (Castro & Freitas 2009). Em savanas sob solos pobres caracterizadas por gramíneas Andropogoneae, a exemplo dos campos cespitosos altos no Pantanal (Barbosa da Silva et al. 2020), a produção de biomassa aérea de herbáceas pode ser maior do que em comunidades campestres caracterizadas por outros grupos (Bond 2008; Ripley et al. 2015). No Pantanal, a biomassa aérea de herbáceas dos campos é utilizada como pastagem nativa (Junk & Nunes da Cunha), atingindo seu pico de produtividade e consumo pelo gado em um breve período após o início das chuvas, no fim da estação seca e antes da inundação máxima (Pozer & Nogueira 2005).

Entretanto, é indicado entre as comunidades de savanas há maior alocação da biomassa no compartimento subterrâneo, majoritariamente composto por raízes de herbáceas (Klink & Moreira 2002; Rossatto et al. 2014). Para as savanas do Cerrado, é estimado que mais de 70% das raízes estejam concentradas em até 30 centímetros de profundidade do solo (Castro & Kauffman 1998). No contexto de ecossistemas de áreas úmidas, a maior intensidade do regime de inundação desacelera a decomposição da matéria orgânica favorecendo a sua acumulação no compartimento subterrâneo (Fidelis et al. 2013; Vega et al. 2014). Também, regimes de inundação mais intensos limitam a biomassa de lenhosas (Van der Valk 2012). A biomassa da vegetação é a mais importante entrada de energia nos ecossistemas e um indicativo da produtividade primária, uma importante função ecossistêmica relacionada ao ciclo de carbono e ao fluxo de energia (Meyer et al. 2015). Para detalhamento da produtividade primária é comum a mensuração da biomassa em ampla escala temporal e a inclusão apenas do compartimento aéreo (Scurlock et al. 2002).

Aqui, optamos por detalhar a dinâmica da biomassa em um ponto sazonal fixo (*i.e.*, durante o pico de produtividade da fase terrestre de acordo com Pozer & Nogueira 2005), com alto número de replicações (*i.e.*, 36 SAs), em maior escala espacial (*i.e.*, três comunidades campestres) e com a inclusão de diferentes compartimentos. Indicar funções ecossistêmicas através de múltiplas

variáveis em um único momento sazonal é recomendado para representar uma propriedade ecossistêmica, neste estudo a produtividade primária, de forma generalizada e de menor custo (Meyer et al. 2015; Eldridge et al. 2020). Neste estudo, nós perguntamos quais as diferenças na alocação de biomassa entre compartimentos (*i.e.*, aérea em pé no estrato herbáceo; aérea em pé no estrato lenhoso, acumulação de serapilheira e matéria subterrânea total) em três tipos comunidades campestres do Pantanal, sob diferentes regimes de inundação e com composições de espécies (Barbosa da Silva et al. 2020; Tabela 1). Esperamos maior biomassa aérea de lenhosas no campo submetido à inundação de menor profundidade (*i.e.*, campos cespitosos baixos, Barbosa da Silva et al. 2020). Esperamos que haja menor biomassa aérea de herbáceas no campo com a maior biomassa aérea de lenhosas pois a proliferação de plantas lenhosas (*i.e.*, *woody encroachment*) pode em determinados níveis diminuir a cobertura e estabelecimento de assembleias de herbáceas que são especialmente sensíveis ao sombreamento (Bond 2008; Archer et al. 2011; González-Roglich et al. 2014). Também esperamos que a biomassa aérea de herbáceas seja maior no campo composto por gramíneas C₄ Andropogoneae pois estas podem produzir quantidades maiores de biomassa em solos pobres quando comparados à outras tribos de Poaceae (Bond 2008; Ripley et al. 2015). Esperamos que haja maior acumulação de serapilheira onde for registrada a maior biomassa aérea de lenhosas pelas estimativas de maior acumulação de serapilheira em estandes de plantas lenhosas do que em campos no Pantanal (Haase 1999; Nogueira & Pozer 2005). Independentemente do regime de inundação, esperamos que ao comparar a alocação nos diferentes compartimentos da vegetação, haja maior alocação na matéria subterrânea, como típico de campos tropicais e áreas úmidas (Klink & Moreira 2002; Fidelis et al. 2013; Vega et al. 2014).

4.2 Métodos

4.2.1 Região de estudo

A região de estudo compreende os limites do megaleque do rio Cuiabá (14,580 km²; delimitado por Pupim et al. 2017), no norte do Pantanal. O Pantanal é uma extensa bacia quaternária (ca., 150,000 km²) composta por megaleques

e planícies de inundação (Assine 2010) que forma um complexo ecossistema de área úmida (Nunes da Cunha et al. 2015). O clima da região é Aw com duas estações: inverno seco e verão chuvoso (Alvares et al. 2013). Diferente da região sul do Pantanal, no norte a inundação é concomitante as precipitações sazonais que se acumulam no solo de baixa drenagem e nos canais que então extravasam nas planícies de baixa declividade (Hamilton 2002).

Os campos ocupam aproximadamente 30% da área no Pantanal, e o principal uso é a pecuária de baixa intensidade (Silva et al. 2000; Tomas et al. 2019). De forma geral, espécies lenhosas com tolerância à seca ocorrem em elevações com inundações menos intensas ou ausentes. Espécies lenhosas tolerantes à inundação ocorrem nas planícies ou depressões que provêm drenagem, onde há inundação mais duradoura (Nunes da Cunha et al. 2007; Nunes da Cunha & Junk 2015). Entre 756 espécies de lenhosas estimadas para o Pantanal (Junk et al. 2006), cerca de 17 são relacionadas à ocupação rápida de campos (Santos et al. 2006). Estas lenhosas são componentes de comunidades adjacentes, de onde se expandem para os campos até que sejam eliminadas por distúrbios em larga-escala ou manejo, retornando ao estágio campestre (Junk & Nunes da Cunha 2012).

4.2.2 Desenho amostral

Distribuímos 36 sítios amostrais (SAs) entre os três principais tipos de campos inundáveis na região norte (Schessl 1999; Nunes da Cunha & Junk 2015; Barbosa da Silva et al. 2020): (1) campo de murundu, com inundação breve de até 1 mês (STG); (2) campo rabo-de-burro, com inundação de até 3 meses (TTG); e (3) campo limpo com inundação de até 6 meses (SFG; caracterização ambiental e composição de espécies na Tabela 1). Os SAs foram distanciados 1 km entre si para garantir independência espacial. No campo de murundu é típica a ocorrência de elevações associadas a térmitas onde espécies lenhosas ocorrem. Neste campo, não incluímos as elevações em nossos SAs, apenas a matriz herbácea em relevo plano.

Tabela 1: Características edáficas, hidrológicas e principais espécies herbáceas de três campos na região norte do Pantanal (Barbosa da Silva et al. 2020). A textura do solo, altura e composição de espécies no estrato herbáceo foram amostrados em campo em novembro de 2016, e a profundidade da inundação em abril/2017.

Tipo de campo	Textura do solo	Profundidade da inundação (cm)	Altura do estrato herbáceo (cm)	Composição de espécies (espécies mais dominantes)
STG, n= 10	Areia (64%), Argila (21%), Silte (15%)	13.4 ± 10.6	24.8 ± 11.8	<i>Axonopus purpusii</i> , <i>Coleataenia stenodes</i> , <i>Ichnanthus procurrens</i> , <i>Melochia villosa</i> , <i>Otachyrium piligerum</i> , <i>Paspalum subciliatum</i>
TTG, n= 12	Argila (43%), Areia (30%), Silte (27%)	30.1 ± 22.5	42.6 ± 22.6	<i>Andropogon bicornis</i> , <i>A. hypogynus</i> , <i>Axonopus leptostachyus</i> , <i>Melochia simplex</i> , <i>Paspalum plicatulum</i> , <i>Pavonia angustifolia</i> , <i>Scleria gaertneri</i>
SFG, n= 14	Areia (77%), Argila (13%), Silte (10%)	49.1 ± 21.1	12.3 ± 6.7	<i>Caperonia castaneifolia</i> , <i>Diodia kuntzei</i> , <i>Euploca filiformis</i> , <i>Hyptis lorentziana</i> , <i>Reimarochloa brasiliensis</i> , <i>Setaria parviflora</i>

4.2.3 Biomassa da vegetação

Quantificamos a biomassa da vegetação nos seguintes compartimentos: aérea em pé no estrato herbáceo (HAGB); aérea em pé no estrato lenhoso (WAGB), acumulação de serapilheira (LIT) e matéria subterrânea total (BGTM). Em cada um dos SAs, demarcamos um plot de 400 m² onde mensuramos o

diâmetro a altura do peito (DAP) e a altura das lenhosas vivas (*i.e.*, mortas em pé foram desconsideradas) maiores que 50 cm para cálculo da biomassa aérea de lenhosas no SA. A WAGB (g) foi calculada através da seguinte equação alométrica (Chave et al. 2005): $WAGB = 0.112 * (\rho * H * d^2)^{0.916}$, onde, ρ é a densidade da madeira (g/cm^3), H é a altura (m), e d é o diâmetro do caule (cm). Utilizamos este modelo alométrico pois considera a variação entre as espécies ao utilizar a densidade básica da madeira (ρ). Os dados de densidade básica da madeira foram obtidos em Schöngart et al. (2011) e, para espécies não incluídas no trabalho citado, utilizamos dados do *Global Wood Density* (Chave et al. 2009). Para as espécies sem informação de densidade básica da madeira, atribuímos a média calculada no estande em que estas ocorressem.

No interior do plot de 400 m², distribuímos sistematicamente quatro sub-unidades (SUs) de 1 m² (n= 164). Em cada SU, coletamos a serapilheira acumulada na superfície do solo (LIT) e então cortamos a vegetação no nível do solo para coletarmos a biomassa de herbáceas verde e seca em pé (HAGB). Após a remoção da LIT e HAGB, inserimos um cilindro de inox de 98.17 cm³ entre as touceiras de gramíneas cespitosas, e onde havia cobertura herbácea (López-Mársico et al. 2015). Obtivemos quatro amostras-core de solo divididas em classes consecutivas de profundidade (0–5, 5–10 e 10–15, 15–20 cm) para determinação da biomassa de raízes, rizomas, propágulos vegetais e humus (BGTM).

Secamos as amostras de HAGB e LIT em estufa a 80 °C por 48 h, e então pesamos (g). Secamos as amostras de BGTM em uma sala escura com ar seco para evitar germinações ou rebrotes. Após, imergimos estas amostras em água para facilitar a separação entre solo e matéria vegetal. Drenamos esta solução em uma peneira superficial com malha de 2 mm, seguida de outra peneira inferior com malha de 0.063 mm, e por fim retivemos esta solução em uma bandeja plástica. Em cada drenagem, o material orgânico retido nas peneiras e bandeja era transferido para vasilhames de alumínio. Realizamos sucessivas drenagens até que todo material vegetal fosse separado do solo. Após, enviamos as amostras de BGTM para secagem em estufa a 80 °C por 48 horas, e posterior pesagem (Fidelis et al. 2013). A metodologia e utilização destas variáveis são propostas pelo “*Rapid Ecosystem Function Assessment*” (REFA; Meyer et al.

2015). As terminologias das variáveis estão de acordo com Scurlock et al. (2002). Todas as variáveis foram coletadas no fim da fase terrestre (nov/2016), período que representa o pico da produção de biomassa nos campos do Pantanal (Pozer & Nogueira 2005).

4.2.4 Análises estatísticas

Consideramos os tipos de comunidades campestres e os compartimentos da vegetação como preditores de variações da alocação da biomassa vegetal nos diferentes compartimentos (*i.e.*, HAGB, WAGB, LIT, BGTM). Também, consideramos as classes de profundidade como preditores de variações da BGTM. Nós conduzimos testes de permutação bifatorial baseado em distância Euclidiana para verificar diferenças na distribuição das médias da biomassa vegetal nos 36 SAs em função dos preditores. Nós utilizamos 10000 permutações restritas nos níveis dos preditores em um nível de significância de 0.05 utilizando o software MULTIV (Pillar 2011).

4.3 Resultados

As maiores médias de biomassa foram registradas na matéria subterrânea e na biomassa aérea de lenhosas no campo de murundu. No campo rabo-de-burro e campo limpo, claramente a matéria subterrânea foi o componente mais importante em termos quantitativos, embora, não identificamos diferenças neste compartimento entre os três tipos de campos (Figura 2; Tabela 1). Como esperado, registramos a maior média de biomassa aérea de lenhosas no campo de murundu, submetido à inundação de menor profundidade, e embora esta média seja o dobro da registrada no campo rabo-de-burro, estas não diferiram significativamente devido ao alto desvio padrão no último (Figura 2). No campo de murundu, ao contrário dos outros campos, o desvio padrão menor que a média indica que a distribuição da biomassa aérea de lenhosas entre os SAs é mais homogênea. Ou seja, as amostras do campo de murundu apresentam de forma mais consistente alta biomassa aérea de lenhosas. Já no campo rabo-de-burro, o alto desvio padrão da biomassa aérea

de lenhosas no campo rabo-de-burro torna a média neste compartimento similar a alta média registrada para este compartimento no campo de murundu, e também às menores médias de biomassa aérea de lenhosas registrada no campo submetido ao regime de inundação mais prolongado, o campo limpo. A média de biomassa aérea de herbáceas e de serapilheira é semelhante nos três tipos de campos (Figura 2), sejam compostos por gramíneas cespitosas altas, majoritariamente C₄ Andropogoneae, ou por gramíneas e herbáceas de baixa altura ou prostradas, majoritariamente C₄ Paniceae (Tabela 1; Barbosa da Silva et al. 2020). Diferente de nossa expectativa, não registramos menor biomassa aérea de herbáceas ou maior serapilheira no campo com maior biomassa aérea de lenhosas, o campo de murundu (Figura 2).

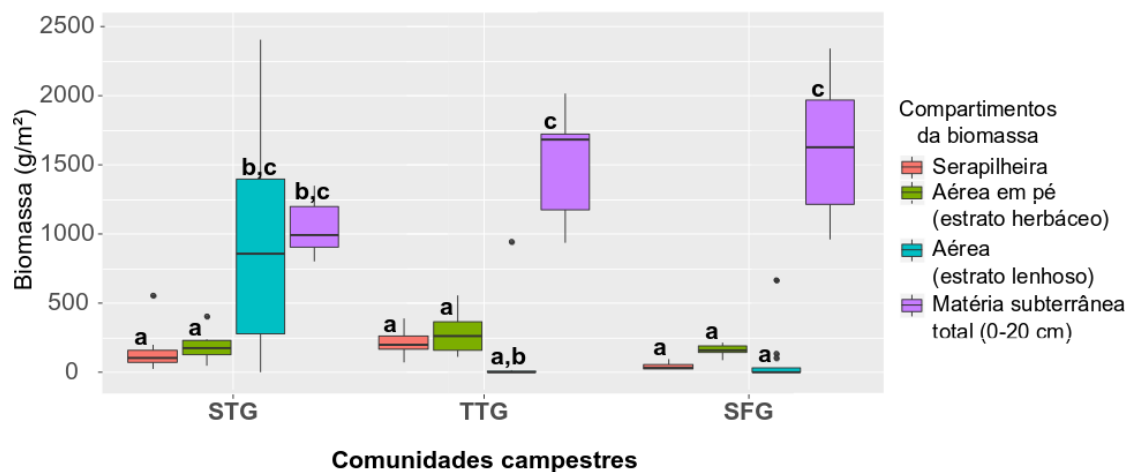


Figura 2. Médias de biomassa (g/m^2) em diferentes compartimentos da vegetação de comunidades campestres (STG: campo de murundu; TTG: campo rabo-de-burro; SFG: campo limpo) no Pantanal brasileiro. As linhas nas caixas representam a mediana, os *whiskers* e os *hinges*. Os *hinges* mínimo e máximo correspondem ao primeiro e terceiro quartis (*i.e.*, 25^o e 75^o percentis) e os pontos aos *outliers* (Wickham 2016). Letras diferentes representam diferenças significativas ($p\text{-value} < 0.05$) de acordo com o teste de Permutação.

Ao considerar a soma das quatro profundidades, entre 0 e 20 cm, os três campos apresentam valores similares de matéria subterrânea total (Figura 2). Ao considerar as classes de profundidade, registramos, como esperado, maiores

médias de matéria subterrânea total próximas a superfície (*i.e.*, até 5cm), que concentra entre 50 e 64% da biomassa. Ao considerar a superfície do solo, identificamos maiores médias de matéria subterrânea total nos campos com inundação mais profunda, o campo limpo e o campo rabo-de-burro, do que no campo submetido à inundação de menor profundidade, o campo de murundu, onde o valor médio de matéria subterrânea total foi cerca de metade do que nos outros campos (Figura 3).

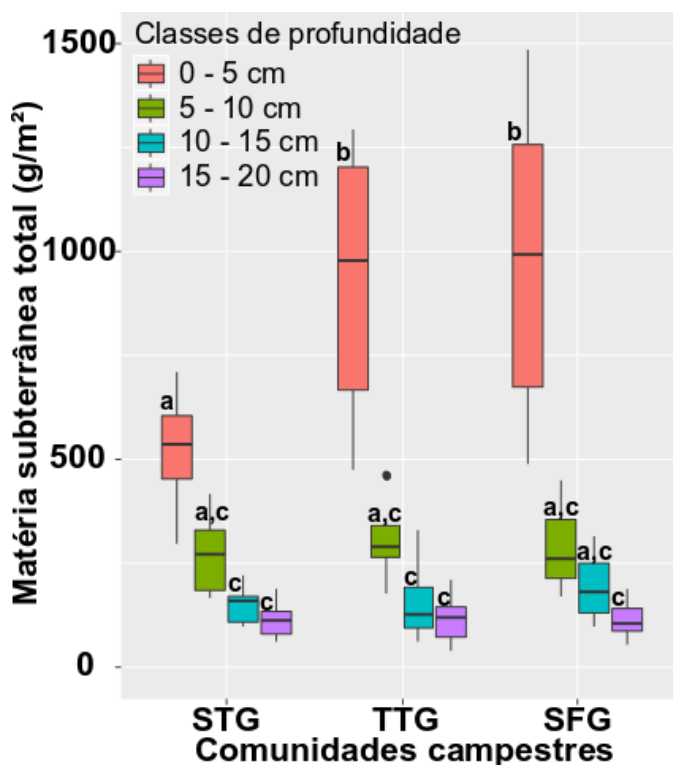


Figura 3 – Média em classes de profundidade (0 – 20 cm) da matéria subterrânea total em comunidades campestres (STG: campo de murundu; TTG: campo rabo de burro; SFG: campo limpo) no Pantanal brasileiro. As letras diferentes indicam diferenças significativas entre as profundidades indicadas por teste de Permutação.

4.4 Discussão

Identificamos que, em campos nativos no Pantanal, a biomassa produzida pela fotossíntese é estocada principalmente como matéria subterrânea (Figura

2, 3). Assim como em outras comunidades de campos tropicais, as maiores alocações em matéria subterrânea refletem maior produção de raízes, que caules e folhas (*i.e.*, biomassa aérea), em plantas herbáceas (Gibson 2009). Ainda, em áreas úmidas as condições anóxicas retardam a decomposição da matéria orgânica (Van der Valk 2012; Jackson et al. 2014). Desta forma, a inundação mais duradoura favorece a acumulação de carbono orgânico no solo (Vega et al. 2014). Confirmamos que há maiores médias de matéria subterrânea nos campos sob inundação mais duradoura, entretanto, apenas na camada superficial, entre 0 e 5 cm de profundidade. Em savanas sazonalmente inundáveis, raízes de herbáceas e lenhosas utilizavam água exclusivamente na superfície do solo (Rossatto et al. 2014). Desta forma, é provável que a maior acumulação de matéria subterrânea na superfície do solo nos campos do Pantanal (Figura 3) seja reflexo de processos hidrológicos que implicam na desaceleração da decomposição e na concentração de raízes na superfície.

Os extensos períodos de anoxia influenciam a dinâmica entre estrato herbáceo e lenhoso em áreas úmidas pois plantas lenhosas são menos eficientes na realização de trocas gasosas (Van der Valk 2012). Em acordo, registramos maior biomassa aérea de lenhosas no campo com inundação de menor profundidade, o campo de murundu, do que no de maior, o campo limpo (Tabela 1). No entanto, a alta biomassa aérea de lenhosas no campo de murundu aparentemente não resultou em redução significativa da média de biomassa aérea de herbáceas e acumulação da serapilheira, que foram similares entre os três tipos campestres (Figura 2). De forma similar, em savanas na Argentina, embora o conteúdo de carbono em gramíneas tenha diminuído 30%, as diferenças entre estágios que vão de campos a florestas, com densidade entre 7 a 710 indiv./ha, não foram significativas (González-Roglich et al. 2014). Em savanas brasileiras, a área basal de lenhosas de 15 m²/ha foi definida como ponto crítico de transição da estrutura de savana para floresta, quando ocorre a exclusão das gramíneas C₄ (Abreu et al. 2017). Ao aplicar o limite sugerido pro Abreu et al. (2017) aos SAs do campo de murundu, podemos classifica-los em estágios de savana aberta e savana densa (estágios do *encroachment* na figura 1 de Archer et al. 2011). Ao comparar estágios de savana aberta e densa, além da ausência de diferença como registrado neste estudo (González-Roglich et al.

2014; Figura 2), há a possibilidade de que algumas funções ecossistêmicas sejam favorecidas (Maestre et al. 2016). Ao considerar a longa convivência evolutiva entre herbáceas e lenhosas em savanas, é possível que sob níveis moderados de densidade de lenhosas haja registros de maior riqueza de plantas herbáceas (Soliveres et al. 2014; Barbosa da Silva et al. 2016, Abreu et al. 2017), de anuros (Dorado-Rodrigues et al. 2015), de formigas (Abreu et al. 2017), e multifuncionalidade ecossistêmica (Soliveres et al. 2014). Entretanto, é comumente reportado que em estágios avançados de *woody encroachment* (alta abundância de lenhosas), há reduções significativas na riqueza de especialistas de savana (Archer et al. 2011), em anuros (Dorado-Rodrigues et al. 2015), herbáceas (Barbosa da Silva et al. 2016) e formigas (Abreu et al. 2017). Estudos em escalas global e regional indicam que as respostas da interação entre lenhosas e herbáceas são contexto-dependente (Eldridge et al. 2011; Maestre et al. 2016), e que diferentes estágios da vegetação campestre, com ou sem lenhosas, arbustais e florestas são vinculados à diferentes benefícios. Assim, é importante promover a conservação da diversidade de savana em ameaça, e a coexistência entre estágios de vegetação campestre e lenhosa na paisagem, com avaliação em longo-prazo de características ecológicas (Eldridge & Soliveres 2015; Eldridge et al. 2020).

Em um experimento em campo nativo pastejado na mesma região, a média anual de biomassa aérea (verde e morta) foi de 343 g/m², durante os meses de umidade foi de 320 g/m² e durante os meses secos de 390 g/m² (Pozer & Nogueira 2005). Ao combinarmos a biomassa aérea de herbáceas e a serapilheira acumulada em todos os SAs obtivemos média de 335 g/m². Em savana úmida em organossolo no Brasil (*i.e.*, veredas) com exclusão do pastejo e exclusão de fogo entre 2 e 4 anos, a média de biomassa aérea total foi de cerca de 750 g/m² na estação de seca e na de chuvas (Fidelis et al. 2013). Diferente das savanas hipersazonais do Pantanal que experimentam uma estação de seca intensa, as veredas se mantêm úmidas pela maior parte do ano, o que pode contribuir à produção maior de biomassa. Além da umidade prolongada desacelerar a decomposição (Van der Valk 2012), as amostras de veredas foram isoladas do pastejo e incêndios, o que favorece a acumulação de

matéria orgânica em campos tropicais (Fidelis et al.,2013), inclusive no Pantanal (Nunes da Cunha & Junk 2004; Pozer & Nogueira 2005).

Registramos maior cobertura de herbáceas no campo limpo e campo rabo-de-burro do que o campo de murundu (Barbosa da Silva et al. 2020; Tabela 1), entretanto estas diferenças não foram identificadas na biomassa aérea de herbáceas e serapilheira acumulada (Figura 2). As gramíneas C₄ Andropogoneae são relacionadas à maior acumulação de tecido morto quando comparado a outras linhagens de Poaceae (Ripley et al. 2015). O período de amostragem deste estudo, em mês chuvoso, mas sem inundação, coincide com o pico de pastejo e produtividade primária nos campos da região (Pozer & Nogueira 2005). Neste período, inicia-se o ciclo de crescimento das principais gramíneas destes campos (Schessl 1999; Barbosa da Silva et al. 2020; Tabela 1), que se finaliza, no fim da estação de inundação, com a produção de sementes e alta acumulação de tecido morto (Heckman 1998). É no fim da inundação sazonal que há maior acumulação de matéria morta em pastagens do Pantanal (Pozer & Nogueira 2005), e onde possivelmente a biomassa aérea dos campos dominados por C₄ Andropogoneae (*i.e.*, TTG) possa apresentar diferenças quanto aos outros campos. Especialmente em savanas úmidas (Heinl et al. 2006), há grande acúmulo de biomassa morta ao fim da estação de chuvas (Pozer & Nogueira 2005), o que torna a vegetação altamente inflamável (Bond 2008; Nunes da Cunha et al. 2015; Veldman et al. 2015a). Incêndios ao fim da estação de chuvas são potencializados pela drástica redução das precipitações e umidade do ar (Junk & Nunes da Cunha 2012; Nunes da Cunha et al. 2015; Mega 2020). Embora estruturas subterrâneas possam reduzir possíveis danos às plantas de campos tropicais (Veldman et al. 2015a; Barbosa da Silva et al. 2020), o restante da cadeia alimentar que utiliza os campos como habitat e nicho pode ser massivamente afetada (Mega 2020).

A conservação de comunidades campestres traz, de forma geral, uma ampla gama de serviços, incluindo proteção do solo, controle de erosão, redução da sedimentação, melhoria da qualidade da água, produção de carne através do pastoreio extensivo, manutenção de habitats para fauna, entre outros (Boval & Dickson 2012; Silveira et al. 2020). Ultimamente, a capacidade de sequestro e estocagem de carbono tem sido consideradas como importantes objetivos da

conservação da biodiversidade e restauração (Fischlin et al. 2007; Erwin 2009; Sjögersten et al. 2014; Joyce et al. 2016). No entanto, ainda existe um viés florestal no debate sobre o sequestro de carbono por ecossistemas naturais (Temperton et al. 2019, Veldman et al. 2015b). Os nossos dados demonstram que campos em sistemas como o Pantanal, especialmente naqueles com maior intensidade de inundação, o principal foco para a avaliação do potencial de estocagem de carbono deve ser a biomassa subterrânea (Figura 2, Figura 3), como de forma geral em campos e ecossistemas úmidas (Castro & Kauffman 1998; Van der Valk 2012; Fidelis et al. 2013; MacGranaham et al. 2014; Vega et al. 2014). Também indicamos que uma relação entre os campos sob maiores profundidades de inundação e a maior acumulação de matéria subterrânea concentrada na superfície do solo, até 5 cm de profundidade (Figura 3). Além da acumulação de matéria subterrânea, a superfície do solo abriga grande cobertura de espécies com órgãos subterrâneos que possibilitam regeneração e/ou reserva de energia (Barbosa da Silva et al. 2020). Assim, interpretamos que estas características indicam a vulnerabilidade destes campos à distúrbios que alterem o solo e destruam a biomassa subterrânea.

Os campos que estudamos são pastejados (*i.e.*, remoção da biomassa aérea pelo gado) e os cilindros de inox que utilizamos capturam apenas a biomassa de raízes finas, ou seja, as nossas estimativas para a biomassa aérea de herbáceas e matéria subterrânea total são subestimadas. A alta lotação de gado pode ser um agente de degradação em campos tropicais (Veldman et al. 2015a), especialmente em áreas úmidas sedimentares (van der Valk 2012). Entretanto, o pastejo em níveis moderados pode ser compatível com a manutenção dos campos nativos e controle de biomassa vegetal morta inflamável (Nunes da Cunha & Junk 2004; Pozer & Nogueira 2005). Adicionamos que qualquer prática de manejo e conservação nestas savanas úmidas considerem a relevância do solo (Figura 2), especialmente da superfície (MacGranaham et al. 2014; Figura 3), um importante reservatório do banco de sementes (Oliveira et al. 2015, 2019), de estruturas de rebrote que permitem a perenidade destas comunidades (Barbosa da Silva et al. 2020), de matéria orgânica (Fidelis et al. 2013; Figura 2, Figura 3) e de carbono (Vega et al. 2014). A produtividade primária e estoques de carbono em campos e áreas úmidas são

sensíveis às formas de uso da terra, por exemplo ao pastejo e o fogo (Conant et al. 2017), ambos presentes na região de estudo (Junk & Nunes da Cunha 2012). Entretanto, ainda há poucos estudos que consideram o papel do gado (Pozer & Nogueira 2005) e, como previsto na síntese de Conant et al. (2017), ainda menos dos incêndios nos ciclos de produtividade primária dos campos, especialmente no Pantanal (Tomas et al. 2019).

Referências Bibliográficas

Abreu RCR, Hoffmann WA, Vasconcelos HL, Pilon NA, Rossatto DR, Durigan, G (2017) The biodiversity cost of carbon sequestration in tropical savanna. *Science Advances* 3:1–8. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1701284>

Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, Gonçalves JLM, Sparovek G (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* 22:711–728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>

Archer SR, Davies KW, Fulbright TE, McDaniel KC, Wilcox BP, Predick KI (2011) Brush Management as a Rangeland Conservation Strategy: A Critical Evaluation. In: Briske DD (ed). *Conservation Benefits of Rangeland Practices*, 1st edn. USDA Natural Resources Conservation Service, Washington, pp. 105–170

Assine ML (2010) Pantanal Mato-grossense: uma paisagem de exceção. In: Modenesi-Gauttieri MC, Bartorelli A, Mantesso-Neto V, Carneiro CDR, Lisboa MBAL (eds) *A obra de Aziz Nacib Ab'Saber*, 1st edn. Beca-BALL Edições, Sao Paulo, pp 464–489

Barbosa da Silva FH, Arieira J, Parolin P, Nunes da Cunha C, Junk WJ (2016) Shrub encroachment influences herbaceous communities in flooded grasslands of a neotropical savanna wetland. *Applied Vegetation Science* 19:391–400. <https://doi.org/10.1111/avsc.12230>

Barbosa da Silva FH, Nunes da Cunha C, Overbeck GE (2020) Seasonal Dynamics of Flooded Tropical Grassland Communities in the Pantanal Wetland. *Wetlands* <https://doi.org/10.1007/s13157-020-01281-w>

Bond WJ (2008) What Limits Trees in C₄ Grasslands and Savannas? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39:641–659. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173411>

Boval M, Dixon RM (2012) The importance of grasslands for animal production and other functions: a review on management and methodological progress in the tropics. *Animal: An International Journal of Animal Bioscience* 6:748–762. <https://doi.org/10.1017/S1751731112000304>

Castro H, Freitas H (2009) Above-ground biomass and productivity in the Montado: From herbaceous to shrub dominated communities. *Journal of Arid Environments* 73:506–511. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2008.12.009>

Castro EA, Kauffman JB (1998) Ecosystem structure in the Brazilian Cerrado: a vegetation gradient of aboveground biomass, root mass and consumption by fire. *Journal of Tropical Ecology* 14:263–283

Chave J, Andalo C, Brown S, Cairns M, Chambers JQ, Eamus D et al. (2005) Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia* 145:87–99. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0100-x>

Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis SL, Swenson NG, Zanne AE (2009) Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12:351–366. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>

Conant RT, Cerri CEP, Osborne BB, Paustian K (2017) Grassland management impacts on soil carbon stocks: A new synthesis: *Ecological Applications* 27:662–668. <https://doi.org/10.1002/eap.1473>

Dorado-Rodrigues TF, Layme VMG, Silva FHB, Nunes da Cunha C, Strüssmann C (2015) Effects of shrub encroachment on the anuran community in periodically flooded grasslands of the largest Neotropical wetland. *Austral Ecology* 40:547–557. <https://doi.org/10.1111/aec.12222>

Eldridge DJ, Bowker M, Maestre FT, Roger E, Reynolds JF, Whitford WG (2011) Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: towards a global synthesis. *Ecology Letters* 14:709–722. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01630.x>

Eldridge DJ, Delgado-Baquerizo M, Quero JL, Ochoa V, Gonzalo B, García-Palacios P et al. (2020) Surface indicators are correlated with soil multifunctionality in global drylands. *Journal of Applied Ecology* 57:424–435. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13540>

Eldridge DJ, Soliveres S (2015) Are shrubs really a sign of declining ecosystem function? Disentangling the myths and truths of woody encroachment in Australia. *Australian Journal of Botany* 62:594-608. <https://doi.org/10.1071/BT14137>

Erwin KL (2009) Wetlands and global climate change: The role of wetland restoration in a changing world. *Wetlands Ecology and Management* 17:71–84. <https://doi.org/10.1007/s11273-008-9119-1>

Fidelis A, Lyra MF, Pivello VR (2013) Above- and below-ground biomass and carbon dynamics in Brazilian Cerrado wet grasslands. *Journal of Vegetation Science* 24:356–364. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01465.x>

Fischlin A, Midgley GF, Price JT, Leemans R, Gopal B, Turley C, Rounsevell MDA, Dube OP, Tarazona J, Velichko AA (2007) Ecosystems, their properties, goods, and services. *Climate Change 2007*. In: Parry ML, Canziani OF, Palutikof JP, van der Linden PJ, Hanson CE (eds) *Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 211-272. Retrieved from <http://www.treesearch.fs.fed.us/pubs/33102>

Fuhlendorf SD, Archer SR, Smeins FE, Engle DM, Taylor-Jr CA (2008) The combined influence of grazing, fire, and herbaceous productivity on tree–grass interactions. In: Van Auken OW (ed) *Western North American Juniperus communities: a dynamic vegetation type*, 1st edn. Springer-Verlag, New York, pp. 219-238. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-34003-6>

Hejný S, Segal S, Raspopov IM (1998) General ecology of wetlands. In: Westlake DF, Květ J, Szczepański LA (eds), *The Production Ecology of Wetlands: the IBP synthesis*, 1st edn. Cambridge University Press, London, pp. 1–77

Gibson DJ (2009) Grasses and grassland ecology. Oxford University Press, New York.

González-Roglich M, Swenson JJ, Jobbágy EG, Jackson RB (2014) Shifting carbon pools along a plant cover gradient in woody encroached savannas of central Argentina. *Forest Ecology and Management* 331:71–78. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.07.035>

Haase R (1999) Litterfall and nutrition return in seasonally flooded and non-flooded forest of the Pantanal, Mato Grosso, Brazil. *Forest Ecology and Management* 117:129–147

Hamilton SK (2002) Hydrological controls of ecological structure and function in the Pantanal wetland (Brazil). In: McClain M (ed) *The Ecohydrology of South American Rivers and Wetlands*, 1st edn. International Association of Hydrological Sciences, Manaus, pp. 133–158

Heckman CW (1998) The Pantanal of Poconé: Biota and Ecology in the Northern Section of the World's Largest Pristine Wetland. *Uma ética para quantos?*, 1st edn. Academic Publishers, Dordrecht, <https://doi.org/10.1007/9789401734233>

Hejný S, Segal S, Raspopov IM (1998) General ecology of wetlands. In: Westlake DF, Květ J, Szczepański LA (eds), *The Production Ecology of Wetlands: the IBP synthesis*, 1st edn. Cambridge University Press, London, pp. 1–77

Jackson CR, Thompson JA, Kolka RK (2019) 2. Wetland Soils, Hydrology, and Geomorphology. In: Batzer DP, Sharitz RR (eds), *Ecology of Freshwater and Estuarine Wetlands*, 1st edn. University of California Press, Berkeley, pp. 23-60. <https://doi.org/10.1525/9780520959118-004>

Joyce CB, Simpson M, Casanova M (2016) Future wet grasslands: ecological implications of climate change. *Ecosystem Health and Sustainability* 2:1-15 <https://doi.org/10.1002/ehs2.1240>

Junk WJ, Nunes da Cunha C, Wantzen KM, Petermann P, Strüssmann C, Marques MI, Adis J (2006) Biodiversity and its conservation in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *Aquatic Sciences* 68:278–309. <https://doi.org/10.1007/s00027-006-0851-4>

Junk WJ, Nunes da Cunha C (2012) Pasture clearing from invasive woody plants in the Pantanal: a tool for sustainable management or environmental destruction? *Wetlands Ecology and Management* 20:111–122. <https://doi.org/10.1007/s11273-011-9246-y>

Klink CA, Moreira AG (2002) Past and current human occupation and land-use. In: Oliveira PS, Marquis RJ (eds), *The Cerrado of Brazil: ecology and natural history of a Neotropical savanna*, 1st edn. Columbia University Press, New York, pp 69-88

Lienggaard L, Nielsen LP, Revsbech NP, Elberling B, Priemé A, Prast AE, Kühl M (2011) Effects of flooding cycles in the Pantanal on the turnover of soil nitrogen pools and emission of N₂O. *Biogeosciences Discussions* 8:5991–6030. <https://doi.org/10.5194/bgd-8-5991-2011>

López-Mársico L, Altesor A, Oyarzabal M, Baldassini P, Paruelo JM (2015) Grazing increases below-ground biomass and net primary production in a temperate grassland. *Plant and Soil* 392:155–162. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2452-2>

McGranahan DA, Daigh AL, Veenstra JJ, Engle DM, Miller JR, Debinski DM (2014) Connecting soil organic carbon and root biomass with land-use and vegetation in temperate grassland. *Scientific World Journal* <https://doi.org/10.1155/2014/487563>

Maestre FT, Eldridge DJ, Soliveres S (2016) A multifaceted view on the impacts of shrub encroachment. *Applied Vegetation Science* 19:369–370. <https://doi.org/10.1111/avsc.12254>

Mega ER (2020) ‘Apocalyptic’ fires are ravaging the world’s largest tropical wetland. *Nature* 586:20–21. <https://doi.org/10.1038/d41586-020-02716-4>

Meyer ST, Koch C, Weisser WW (2015) Towards a standardized Rapid Ecosystem Function Assessment (REFA). *Trends in Ecology & Evolution* 30:390-397. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.04.006>

Pozer CG, Nogueira F (2005) Flooded native pastures of the northern region of the Pantanal of Mato Grosso: biomass and primary productivity variations.

Brazilian Journal of Biology 64:859–866. <https://doi.org/10.1590/s1519-69842004000500016>

Nunes da Cunha C, Junk WJ (2004) Year-to-year changes in water level drive the invasion of *Vochysia divergens* in Pantanal grasslands. Applied Vegetation Science 7:103–110. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2004.tb00600.x>

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 (2015) A classificação dos macrohabitats do Pantanal Matogrossense. In: Nunes da Cunha C, Piedade MTF, Junk WJ (eds) Classificação e Delineamento das Áreas Úmidas Brasileiras e de seus Macrohabitats, 1st edn. INCT-INAU – EdUFMT, Cuiabá, pp 77-126

Oliveira PC, Barbosa da Silva FH, Nunes da Cunha C (2019) Effect of fire on the soil seed bank of Neotropical grasslands in the Pantanal wetland. Oecologia Australis 23:904–916. <https://doi.org/10.4257/oeco.2019.2304.14>

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 29:400–407. <https://doi.org/10.1590/0102-33062015abb0027>

Overbeck GE, Vélez-Martin E, Scarano FR, Lewinsohn TM, Fonseca CR, Meyer ST et al. (2015) Conservation in Brazil needs to include non-forest ecosystems. Diversity and Distributions 21:1455–1460. <https://doi.org/10.1111/ddi.12380>

Pillar VD (2011) MULTIV software para análise multivariada, testes de aleatorização e autoreamostragem bootstrap, Beta Version 2.78. Available via ECOQUA. <http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br>. Accessed 18 Oct 2020

Pozer CG, Nogueira F (2005) Flooded native pastures of the northern region of the Pantanal of Mato Grosso: biomass and primary productivity variations. Brazilian Journal of Biology 64:859–866. <https://doi.org/10.1590/s1519-69842004000500016>

Pupim FN, Assine ML, Sawakuchi AO (2017) Late Quaternary Cuiabá megafan, Brazilian Pantanal: Channel patterns and paleoenvironmental changes. *Quaternary International* 438:108–125.

<https://doi.org/10.1016/j.quaint.2017.01.013>

Ripley B, Visser V, Christin PA, Archibald S, Martin T, Osborne C (2015) Fire ecology of C₃ and C₄ grasses depends on evolutionary history and frequency of burning but not photosynthetic type. *Ecology* 96:2679–2691.

<https://doi.org/10.1890/14-1495.1>

Rossatto DR, Silva LCR, Sternberg LSL, Franco AC (2014) Do woody and herbaceous species compete for soil water across topographic gradients? Evidence for niche partitioning in a Neotropical savanna. *South African Journal of Botany* 91:14–18. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2013.11.011>

Santos SA, Nunes da Cunha C, Tomas WM, Abreu UGP, & Arieira, J (2006) Plantas Invasoras no Pantanal: Como Entender o Problema e Soluções de Manejo por Meio de Diagnóstico Participativo (No. ISSN 1517-1981). Corumbá, MS.

Schessl M (1999) Floristic composition and structure of floodplain vegetation in the Northern Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *Phyton* 39:303–336

Schöngart J, Arieira J, Fortes CF, Arruda EC, Nunes da Cunha C (2011) Age-related and stand-wise estimates of carbon stocks and sequestration in the aboveground coarse wood biomass of wetland forests in the northern Pantanal, Brazil. *Biogeosciences* 8:3407–3421. <https://doi.org/10.5194/bg-8-3407-2011>

Scurlock JMO, Johnson K, Olson RJ (2002) Estimating net primary productivity from grassland biomass dynamics measurements. *Global Change Biology* 8:736–753. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2002.00512.x>

Silva MP, Mauro R, Mourão G, Coutinho M (2000) Distribuição e quantificação de classes de vegetação do Pantanal através de levantamento aéreo. *Revista Brasileira de Botânica* 23:143–152.

Silveira FAO, Arruda AJ, Bond W, Durigan G, Fidelis A, Kirkman K et al. (2020) Myth-busting tropical grassy biome restoration. *Restoration Ecology* 28:1067-1073. <https://doi.org/10.1111/rec.13202>

Sjögersten S, Black CR, Evers S, Hoyos-Santillan J, Wright EL, Turner BL (2014) Tropical wetlands: A missing link in the global carbon cycle? *Global Biogeochemical Cycles* 28:1371–1386. <https://doi.org/10.1002/2014GB004844>

Soliveres S, Maestre FT, Eldridge DJ, Delgado-Baquerizo M, Quero JL, Bowker MA, Gallardo A (2014) Plant diversity and ecosystem multifunctionality peak at intermediate levels of woody cover in global drylands. *Global Ecology and Biogeography* 23:1408–1416. <https://doi.org/10.1111/geb.12215>

Temperton VM, Buchmann N, Buisson E, Durigan G, Kazmierczak Ł, Perring M. P et al. (2019) Step back from the forest and step up to the Bonn Challenge: how a broad ecological perspective can promote successful landscape restoration. *Restoration Ecology* 27:705–719. <https://doi.org/10.1111/rec.12989>

Tomas WM, de Oliveira Roque F, Morato RG, Medici PE, Chiaravalloti RM, Tortato FR et al (2019) Sustainability Agenda for the Pantanal Wetland: Perspectives on a Collaborative Interface for Science, Policy, and Decision-Making. *Tropical Conservation Science* 12:1-30. <https://doi.org/10.1177/1940082919872634>

Van der Valk AG (2012) *The biology of freshwater wetlands*. Oxford University Press, New York

Vega, L. F., Nunes da Cunha, C., Rothaupt, K.-O., Moreira, M. Z., & Wantzen, K. M. (2014). Does Flood Pulsing Act as a Switch to Store or Release Sediment-Bound Carbon in Seasonal Floodplain Lakes? Case Study from the Colombian Orinoco-Llanos and the Brazilian Pantanal. *Wetlands*, 34(1), 177–187. <https://doi.org/10.1007/s13157-013-0495-9>

Veldman JW, Buisson E, Durigan G, Fernandes GW, Le Stradic S, Mahy G et al (2015a) Toward an old-growth concept for grasslands, savannas, and woodlands. *Frontiers in Ecology and the Environment* 13:154–162. <https://doi.org/10.1890/140270>

Veldman JW, Overbeck GE, Negreiros D, Mahy G, Le Stradic S, Fernandes GW et al (2015b) Where Tree Planting and Forest Expansion are Bad for Biodiversity and Ecosystem Services. *BioScience* 65:1011–1018.
<https://doi.org/10.1093/biosci/biv118>

Wickham H (2016) *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York.

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os campos inundáveis na região norte do Pantanal possuem comunidades vegetais influenciadas por variáveis espaciais e edafo-hidro-geomorfológicas que representam processos em larga escala, à exemplo da inundação sazonal. Isso indica que estas comunidades podem ocorrer em grandes extensões espaciais associadas à compartimentos geomorfológicos específicos em um megaleque fluvial, como o campo rabo-de-burro associado ao compartimento onde há predomínio de inundações fluviais, e o campo de murundu onde há predomínio de inundações pluviais. O campo limpo pode ocorrer em ambos os compartimentos geomorfológicos em áreas submetidas à inundação de maior profundidade e apresenta características funcionais particulares.

Entre as características gerais destas savanas hipersazonais estão: alta riqueza de espécies, alta cobertura de plantas perenes, especialmente graminóides C₄ e presença de espécies com bancos de gemas que permitem o rebrotamento a partir de estruturas subterrâneas e, para algumas espécies, a propagação assexuada. Identificamos que o banco de gemas é um traço funcional que converge à atributos alocados na porção subterrânea (*i.e.*, xilopódios, rizomas, bulbos e outros), vinculado à fatores ambientais por vezes contrastantes como a seca e inundação sazonal, pastejo e fogo, e que influenciam a biomassa aérea da vegetação no Pantanal. Também, que a alternância entre as fases terrestres e aquática do pulso de inundação influenciam na cobertura de plantas com via fotossintética C₃ e C₄, ciclo de vida anual, bianual ou perene, e na diversidade de espécies nas comunidades. De forma específica, o campo limpo é caracterizado por graminóides C₄ perenes apenas durante a fase terrestre em co-dominância com herbáceas de ciclo anual e bianual. Durante a fase aquática, estes campos apresentam alta cobertura de graminóides C₃ e, junto ao campo de murundu, alta cobertura de espécies com bancos de gemas acima do solo. Os estolões são o tipo mais comum pois permitem melhor aproveitamento da luminosidade e oxigênio nestes macrohabitats com regime hidrológico mais intenso durante a fase aquática, e rápida ocupação do solo quando a superfície do solo retorna à fase terrestre. Ambos, o campo limpo e o campo de murundu são associados à textura mais

arenosa do solo. No campo rabo-de-burro, caracterizado pela textura argilosa há baixa cobertura de espécies com bancos de gemas aéreas em ambos os períodos. Estas características são compartilhadas com campos tropicais (*i.e.*, savanas) e constituem o mecanismo de longevidade e estabilidade destas comunidades em alguns limites de variação em regimes de distúrbios como a inundação, fogo e pastejo (Capítulo I).

A localização das unidades amostrais nos compartimentos geomorfológicos do megaleque do rio Cuiabá, a profundidade da inundação e a textura do solo foram significativamente importantes para delimitar a composição de espécies e a diversidade beta. A variação na composição de espécies entre as comunidades campestres é resultado da substituição de espécies no espaço (*i.e.*, *turnover*) tanto na fase terrestre quanto na fase aquática. E, durante a fase aquática, os preditores espaciais são associados à significância do aninhamento (*i.e.*, *nestedness*). A significância do pulso de inundação para a composição das comunidades e partição da diversidade beta reforça a importância da conservação do Pantanal como um todo, pois a inundação é dirigida por processos intrínsecos da natureza geomorfológica desta bacia de sedimentação e de seus megaleques fluviais. Em função da extensa área atingida e maior conectividade gerada pelas inundações sazonais, o Pantanal e seus macrohabitats constituem uma importante rota de dispersão de espécies. Embora tenhamos identificado significância de fatores ambientais e espaciais analisados, os modelos apontam a relevância de fatores estocásticos e da necessidade de inclusão destes em pesquisas futuras. Desta forma, para melhores bases para a conservação, ainda faltam análises mais detalhadas de frequência e intensidade de outros fatores citados como preditores de mudanças na composição de espécie destes campos, especialmente fogo e pastejo (Capítulo II).

Ao analisarmos a alocação de biomassa em compartimentos da vegetação, identificamos a maior contribuição da matéria subterrânea total que é acumulada na superfície do solo e maior nos campos com inundações mais profundas. A intensidade do regime de inundação é dita como limitante da densidade de lenhosas em áreas úmidas, e no campo sob menor profundidade da inundação, a biomassa aérea de lenhosas atingiu valores similares ao da

matéria subterrânea total. Dentro da variação da área basal, não identificamos diferenças na biomassa aérea de herbáceas e serapilheira entre os campos, majoritariamente compostos por gramíneas C₄. Estas evidências reforçam a relevância da interação entre processos ecossistêmicos e o regime de inundação para as discussões à respeito do estoque de carbono em campos tropicais e áreas úmidas. O regime de inundação pode limitar a densidade de lenhosas enquanto propicia competição entre raízes por água e acumulação de matéria orgânica e na superfície do solo e. A matéria orgânica superficial é indispensável para a fertilidade destes campos estabelecidos em solos quimicamente empobrecidos. Também, a biomassa de raízes é importante para a recomposição da biomassa aérea consumida pela inundação, incêndios e/ou pastejo (Capítulo III).

Estas savanas hipersazonais são historicamente pastejadas, assim, quando dentro de limites, o gado pode ser manejado sem que surjam impactos significativos. Por outro lado, a alta lotação de gado pode através do pisoteio e herbivoria degradar os estoques superficiais de matéria subterrânea, ou consumir a biomassa aérea de herbáceas mais rapidamente do que esta é produzida. Nestes campos estabelecidos em solos sedimentares, é essencial que as práticas de manejo a conservação de processos ecológicos vinculados à superfície do solo. Embora o campo limpo, sob maior profundidade de inundação, ofereça melhor composição forrageira e acesso à água aos herbívoros, este acaba se tornando mais sensível pela presença constante do gado que pode disparar processos erosivos no solo ao abrir espaços abertos ao remover a vegetação. Também, o excesso de gado pode alterar a qualidade da água por excesso de urinas e fezes que podem ser vetores de transmissão de patógenos. Nossa orientação é de que formas de uso da terra que diminuem a qualidade e quantidade da biodiversidade em áreas úmidas e seus habitats, conseqüentemente diminuirão seus benefícios culturais, econômicos e/ou sociais.

APÊNDICES

APPENDIX S1. Supporting Information to the paper Barbosa da Silva FH, Overbeck GE, Nunes da Cunha C. Seasonal dynamics of flooded tropical grassland communities in the Pantanal wetland. Published in the "Wetlands" journal.

APPENDIX S1. Species attributes and percentage cover (mean + SE) from three grassland community types (H1: "Tall Tussock Grassland, TTG", H2: "Small Tussock Grassland, STG"; and H3: "Shortgrass-Floodplains, SFG") in the Pantanal wetland during two hydrological periods (*i.e.*, terrestrial and aquatic phases). Life history, photosynthetic pathway, bud-bank organs are recorded accordingly to the criteria in Pérez-Harguindeguy et al. 2013. The taxonomic validation of scientific names were recorded from the Flora do Brasil 2020 (<http://reflora.jbrj.gov.br/>). Letters between parentheses after the functional attributes indicate the references listed in Appendix S3.

Family	Scientific name	code	Life history
1 Acanthaceae	<i>Justicia laevilinguis</i> (Nees) Lindau	jus.lae	perennial (h, au)
2 Acanthaceae	<i>Justicia lavandulifolia</i> (Pohl ex Nees) Wassh.	jus.lav	perennial (h)
3 Alismataceae	<i>Echinodorus glaucus</i> Rataj <i>Echinodorus lanceolatus</i>	ech.gla	perennial (i,j)
4 Alismataceae	Rataj	ech.lan	perennial (i)
5 Alismataceae	<i>Echinodorus scaber</i> Rataj	ech.sca	perennial (i)
6 Alismataceae	<i>Hydrocleys parviflora</i> Seub. <i>Limnocharis flava</i> (L.)	hyd.par	perennial (j, au)
7 Alismataceae	Buchenau	lim.fla	perennial (k, au)
8 Alismataceae	<i>Sagittaria guayanensis</i> Kunth	sag.gua	perennial (j)
9 Alismataceae	<i>Sagittaria rhombifolia</i> Cham.	sag.rho	perennial (j)
10 Apocynaceae	<i>Rhabdadenia madida</i> (Vell.) Miers	rha.mad	perennial (al)
11 Apocynaceae	<i>Thevetia peruviana</i> (Pers.) K.Schum.	the.per	perennial (al)
12 Araliaceae	<i>Hydrocotyle ranunculoides</i> L. f.	hyd.ran	perennial (r)
13 Arecaceae	<i>Bactris glaucescens</i> Drude	bac.gla	no-data

14	Asclepiadaceae	<i>Funastrum clausum</i> (Jacq.) Schltr.	fun.cla	perennial (af, al)
15	Asteraceae	<i>Lessingianthus rubricaulis</i> (Humb. & Bonpl.) H.Rob.	les.rub	perennial (ae)
16	Asteraceae	<i>Sphagneticola brachycarpa</i> (Baker) Pruski	sph.bra	perennial (ae, au)
17	Boraginaceae	<i>Euploca filiformis</i> (Lehm.) J.I.M.Melo & Semir	eup.fil	annual (af, au)
18	Boraginaceae	<i>Heliotropium indicum</i> L.	hel.ind	annual (af)
19	Cabombaceae	<i>Cabomba furcata</i> Schult. & Schult.f.	cab.fur	perennial (q)
20	Combretaceae	<i>Combretum laxum</i> Jacq.	com.lax	perennial (af)
21	Commelinaceae	<i>Commelina schomburgkiana</i> Klotzsch ex Seub	com.sch	perennial (ag)
22	Commelinaceae	<i>Murdannia semifoliata</i> (C.B.Clarke) G.Brückn.	mur.sem	perennial (t)
23	Convolvulaceae	<i>Aniseia cernua</i> Moric.	ani.cer	perennial (af)
24	Convolvulaceae	<i>Ipomoea asarifolia</i> (Desr.) Roem. & Schult.	ipo.asa	perennial (ag)
25	Convolvulaceae	<i>Ipomoea carnea</i> subsp. <i>fistulosa</i> (Mart. ex Choisy) D.F.Austin	ipo.car	perennial (ag)
26	Convolvulaceae	<i>Merremia</i> sp. 1	mer.sp1	no-data
27	Cyperaceae	<i>Bulbostylis scabra</i> (J.Presl & C.Presl) C.B.Clarke	bul.sca	no-data
28	Cyperaceae	<i>Cyperus blepharoleptos</i> Steud.	cyp.ble	perennial (ak, au)
29	Cyperaceae	<i>Cyperus haspan</i> L.	cyp.has	perennial (y, au)
30	Cyperaceae	<i>Cyperus sellowianus</i> (Kunth) T.Koyama	cyp.sell	annual (ao); perennial (ao)
31	Cyperaceae	<i>Cyperus surinamensis</i> Rottb.	cyp.sur	perennial (ak, an)
32	Cyperaceae	<i>Eleocharis acutangula</i> (Roxb.) Schult.	ele.acu	perennial (y, au)
33	Cyperaceae	<i>Eleocharis elegans</i> (Kunth) Roem. & Schult.	ele.ele	perennial (w, au)
34	Cyperaceae	<i>Eleocharis interstincta</i> (Vahl) Roem. & Schult.	ele.int	perennial (w, au)
35	Cyperaceae	<i>Eleocharis minima</i> Kunth	ele.min	perennial (w)
36	Cyperaceae	<i>Fimbristylis dichotoma</i> (L.) Vahl	fim.dic	annual (au); perennial (y)
37	Cyperaceae	<i>Fimbristylis miliacea</i> (L.) Vahl	fim.mil	annual (y)
38	Cyperaceae	<i>Kyllinga vaginata</i> Lam.	kyl.vag	annual (y)
39	Cyperaceae	<i>Rhynchospora armerioides</i> J.Presl & C.Presl	rhy.arm	perennial (u)
40	Cyperaceae	<i>Rhynchospora barbata</i> (Vahl) Kunth	rhy.bar	perennial (u)

		<i>Rhynchospora</i> <i>holoschoenoides</i> (Rich.)		
41	Cyperaceae	Herter	rhy.hol	perennial (u)
		<i>Rhynchospora tenerrima</i>		
42	Cyperaceae	Nees ex Spreng.	rhy.ten	annual (u)
		<i>Rhynchospora trispicata</i>		
43	Cyperaceae	(Nees) Schrad. ex Steud.	rhy.tri	perennial (u) perennial (v, au)
44	Cyperaceae	<i>Scleria gaertneri</i> Raddi	scl.gae	
45	Cyperaceae	<i>Scleria leptostachya</i> Kunth	scl.lep	perennial (v)
46	Cyperaceae	<i>Scleria minima</i> C.B.Clarke	scl.min	annual (v)
47	Eriocaulaceae	<i>Eriocaulon setaceum</i> L.	eri.set	perennial (af)
		<i>Syngonanthus cuyabensis</i> (Bong.) Giul., Hensold & L.R. Parra	syn.cuy	annual (af) perennial (ag, au)
48	Eriocaulaceae	<i>Caperonia castaneifolia</i> (L.) A.St.-Hil.	cap.cas	
49	Euphorbiaceae	<i>Croton fuscus</i> (Didr.) Müll.Arg.	cro.fus	no-data
50	Euphorbiaceae	<i>Croton glandulosus</i> L.	cro.gla	annual (af)
51	Euphorbiaceae	<i>Euphorbia hyssopifolia</i> L.	eup.hys	annual (au)
52	Euphorbiaceae	<i>Euphorbia thymifolia</i> L.	eup.thy	annual (au)
53	Euphorbiaceae	<i>Microstachys bidentata</i> (Mart.& Zucc.) Esser	mic.bid	no-data
54	Euphorbiaceae	<i>Aeschynomene fluminensis</i> Vell.	aes.flu	perennial (ag)
55	Fabaceae	<i>Aeschynomene sensitiva</i> Sw.	aes.sen	annual (ag)
56	Fabaceae	<i>Discolobium</i> <i>psoraleaefolium</i> Benth.	dis.pso	perennial (ag)
57	Fabaceae	<i>Galactia paraguariensis</i> Chodat & Hassl.	gal.par	perennial (z) perennial (af, au)
58	Fabaceae	<i>Indigofera lespedezioides</i> Kunth	ind.les	
59	Fabaceae	<i>Mimosa pigra</i> L.	mim.pig	perennial (au)
60	Fabaceae	<i>Senna pendula</i> (Humb.& Bonpl.ex Willd.) H.S.Irwin & Barneby	sen.pen	perennial (au)
61	Fabaceae	<i>Stylosanthes acuminata</i> M.B.Ferreira & Sousa	sty.acu	perennial (af)
62	Fabaceae	Costa <i>Schultesia brachyptera</i>	sch.bra	annual (r) annual (ag, au); perennial (ag, au)
63	Gentianaceae	Cham.		
64	Hydroleaceae	<i>Hydrolea spinosa</i> L.	hyd.spi	annual (ab, au); perennial (au)
65	Lamiaceae	<i>Hyptis brevipes</i> Poit.	hyp.bre	

66	Lamiaceae	<i>Hyptis crenata</i> Pohl ex Benth.	hyp.cre	perennial (av) perennial (ag, au)
67	Lamiaceae	<i>Hyptis lorentziana</i> O.Hoffm.	hyp.lor	perennial (av) perennial (ag, au)
68	Lentibulariaceae	<i>Utricularia brevicarpa</i> C.Wright ex Griseb.	Utr.bre	no-data
69	Lentibulariaceae	<i>Utricularia foliosa</i> L.	Utr.fol	perennial (ag)
70	Lentibulariaceae	<i>Utricularia hydrocarpa</i> Vahl	Utr.hyd	annual (ag)
71	Lentibulariaceae	<i>Utricularia meyeri</i> Pilg.	Utr.mey	no-data annual;
72	Lentibulariaceae	<i>Utricularia simulans</i> Pilg. <i>Utricularia warmingii</i>	Utr.sim	perennial (ag)
73	Lentibulariaceae	Kamienski	Utr.war	no-data perennial (ag, p)
74	Lythraceae	<i>Cuphea melvilla</i> Lindl.	Cup.mel	p)
75	Lythraceae	<i>Cuphea micrantha</i> Kunth <i>Cuphea retrorsicapilla</i>	Cup.mic	annual (p)
76	Lythraceae	Koehne <i>Byttneria genistella</i> Triana & Planch.	Cup.ret	perennial (aq) perennial (am)
77	Malvaceae	<i>Corchorus argutus</i> Kunth	Byt.gen	annual (au)
78	Malvaceae	<i>Helicteres gardneriana</i> A.St.-Hil. & Naudin	Cor.arg	perennial (ac) perennial (n, au)
79	Malvaceae	<i>Melochia arenosa</i> Benth.	Hel.gar	perennial (n) perennial (n) perennial (n) annual (n); perennial (n)
80	Malvaceae	<i>Melochia parvifolia</i> Kunth	Mel.are	perennial (n)
81	Malvaceae	<i>Melochia simplex</i> A.St.-Hil.	Mel.par	perennial (n)
82	Malvaceae	<i>Melochia villosa</i> (Mill.) Fawc. & Rendle	Mel.sim	perennial (n) perennial (n) perennial (n)
83	Malvaceae	<i>Pavonia angustifolia</i> Benth.	Mel.vil	perennial (n) perennial (ar) perennial (ag, s)
84	Malvaceae	<i>Thalia geniculata</i> L.	pav.ang	perennial (ag, s)
85	Maranthaceae	<i>Mayaca fluviatilis</i> Aubl.	tha.gen	perennial (ak)
86	Mayacaceae	<i>Rhynchanthera novemnervia</i> DC.	may.flu	perennial (ag)
87	Melastomataceae	<i>Nymphaea amazonum</i> Mart. & Zucc.	rhy.nov	perennial (ag) perennial (o, ag)
88	Nymphaeaceae	<i>Nymphaea belophylla</i> Trickett	nym.ama	perennial (o, ag)
89	Nymphaeaceae	<i>Nymphaea gardneriana</i> Planch.	Nym.bel	perennial (o, ag, au)
90	Nymphaeaceae	<i>Nymphaea jamesoniana</i> Planch.	Nym.gar	perennial (o, ag)
91	Nymphaeaceae	<i>Nymphaea oxypetala</i> Planch.	Nym.jam	perennial (o, ag)
92	Nymphaeaceae	<i>Sauvagesia erecta</i> L.	Nym.ox	perennial (o, ag)
93	Ochnaceae	<i>Ludwigia inclinata</i> (L.f.) M.Gómez	Sau.ere	perennial (af) annual (au); perennial (ad)
94	Onagraceae		lud.inc	

95	Onagraceae	<i>Ludwigia longifolia</i> (DC.) H.Hara	lud.lon	annual (ad); perennial (ad) annual (au); perennial (ad, au)
96	Onagraceae	<i>Ludwigia octovalvis</i> (Jacq.) P.H.Raven	lud.oct	perennial (ad, au)
97	Onagraceae	<i>Ludwigia rigida</i> (Miq.) Sandwith	lud.rig	perennial (ad)
98	Orchidaceae	<i>Habenaria amambayensis</i> Schltr.	hab.ama	perennial (ai)
99	Orchidaceae	<i>Habenaria aricaensis</i> Hoehne	hab.ari	perennial (ag, ai)
100	Orchidaceae	<i>Habenaria spathulifera</i> Cogn.	hab.sp	perennial (ai)
101	Passifloraceae	<i>Passiflora foetida</i> L.	pas.foe	perennial (ba)
102	Passifloraceae	<i>Passiflora misera</i> Kunth <i>Phyllanthus</i>	pas.mis	perennial (ba)
103	Phyllanthaceae	<i>hyssopifolioides</i> Kunth	phy.hys	annual (ag)
104	Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus stipulatus</i> (Raf.) G.L.Webster	phy.sti	annual (au); perennial (au)
105	Plantaginaceae	<i>Bacopa monnierioides</i> (Cham.) B.L.Rob.	bac.mon	no-data
106	Plantaginaceae	<i>Bacopa myriophylloides</i> (Benth.) Wettst.	bac.myr	annual (ag); perennial (ag)
107	Plantaginaceae	<i>Bacopa reflexa</i> (Benth.) Edwall	bac.ref	no-data
108	Plantaginaceae	<i>Bacopa salzmännii</i> (Benth.) Wettst. ex Edwall	bac.sal	perennial (au)
109	Poaceae	<i>Andropogon bicornis</i> L.	and.bic	perennial (d)
110	Poaceae	<i>Andropogon hypogynus</i> Hack.	and.hyp	perennial (d)
111	Poaceae	<i>Andropogon selloanus</i> (Hack.) Hack.	and.sel	perennial (d)
112	Poaceae	<i>Axonopus brasiliensis</i> (Spreng.) Kuhlman.	axo.bra	perennial (d)
113	Poaceae	<i>Axonopus leptostachyus</i> (Flüggé) Hitchc.	axo.lep	perennial (ax, bb)
114	Poaceae	<i>Axonopus purpusii</i> (Mez) Chase	axo.pur	perennial (d, ax, bd)
115	Poaceae	<i>Coleataenia stenodes</i> (Griseb.) Soreng	col.ste	perennial (ax)
116	Poaceae	<i>Digitaria bicornis</i> (Lam.) Roem. & Schult.	dig.bic	annual (d)
117	Poaceae	<i>Echinochloa colona</i> (L.) Link	ech.col	annual (d)
118	Poaceae	<i>Echinolaena gracilis</i> Swallen	ech.gra	perennial (ax)
119	Poaceae	<i>Eragrostis articulata</i> (Schrank) Nees	era.art	annual (d)
120	Poaceae	<i>Eragrostis rufescens</i> Schrad. ex Schult.	era.ruf	annual (d)

121	Poaceae	<i>Hymenachne amplexicaulis</i> (Rudge) Nees	hym.amp	perennial (d) annual (ax);
122	Poaceae	<i>Ichnanthus procurrans</i> (Nees ex Trin.) Swallen	ich.pro	perennial (d) perennial (d, au)
123	Poaceae	<i>Leersia hexandra</i> Sw. <i>Mesosetum ansatum</i> (Trin.) Kuhlman.	lee.hex mes.ans	perennial (ax)
124	Poaceae	<i>Mesosetum cayennense</i> Steud.	mes.cay	perennial (ax)
125	Poaceae	<i>Otachyrium piligerum</i> Send. & Soderstr.	ota.pil	perennial (ax)
126	Poaceae	<i>Paspalum alnum</i> Chase	pas.alm	perennial (ax)
127	Poaceae	<i>Paspalum gardnerianum</i> Nees	pas.gar	perennial (d)
128	Poaceae	<i>Paspalum morichalense</i> Davidse et al.	pas.mor	perennial (ax)
129	Poaceae	<i>Paspalum multicaule</i> Poir.	pas.mul	annual (d)
130	Poaceae	<i>Paspalum plicatulum</i> Michx.	pas.pli	perennial (d)
131	Poaceae	<i>Paspalum subciliatum</i> Chase	pas.sub	perennial (ax)
132	Poaceae	<i>Paspalum wrightii</i> Hitchc. & Chase	pas.wri	perennial (au)
133	Poaceae	<i>Reimarochloa brasiliensis</i> (Spreng.) Hitchc.	rei.bra	perennial (bf) perennial (d, au)
134	Poaceae	<i>Schizachyrium</i> <i>condensatum</i> (Kunth) Nees	sch.con	annual (d, au); perennial (d)
135	Poaceae	<i>Setaria parviflora</i> (Poir.) Kerguelen	set.par	perennial (d)
136	Poaceae	<i>Sorghastrum setosum</i> (Griseb.) Hitchc.	sor.set	perennial (d)
137	Poaceae	<i>Sporobolus jacquemontii</i> Kunth	spo.jac	perennial (d) perennial (d, au)
138	Poaceae	<i>Steinchisma laxum</i> (Sw.) Zuloaga	ste.lax	perennial (d, au)
139	Poaceae	<i>Trachypogon spicatus</i> (L.f.) Kuntze	tra.spi	perennial (e) annual (ag, au)
140	Poaceae	<i>Polygala appendiculata</i> Vell.	pol.app	annual (af) annual (au); perennial (af)
141	Polygalaceae	<i>Polygala longicaulis</i> Kunth	pol.lon	perennial (af)
142	Polygalaceae	<i>Polygala molluginifolia</i> A.St.-Hil. & Moq.	pol.mol	perennial (af)
143	Polygalaceae	<i>Eichhornia azurea</i> (Sw.) Kunth	eic.azu	perennial (r) perennial (r, au)
144	Pontederiaceae	<i>Eichhornia crassipes</i> (Mart.) Solms	eic.cra	perennial (r, au)
145	Pontederiaceae	<i>Pontederia parviflora</i> Alexander	pon.par	perennial (r, ak)
146	Pontederiaceae			

147	Rubiaceae	<i>Borreria quadrifaria</i> E.L.Cabral	bor.qua	perennial (af)
148	Rubiaceae	<i>Borreria tenella</i> (Kunth) Cham. & Schltld.	bor.ten	perennial (m)
149	Rubiaceae	cf. <i>Staelia virgata</i> (Link ex Roem. & Schult.) K.Schum.	sta.vir	perennial (m) annual (au);
150	Rubiaceae	<i>Diodia kuntzei</i> K.Schum.	dio.kun	perennial (ag) annual (m, au); perennial (m)
151	Rubiaceae	<i>Richardia grandiflora</i> (Cham. & Schltld.) Steud	ric.gra	(m)
152	Rubiaceae	<i>Sipanea biflora</i> (L.f.) Cham. & Schltld.	sip.bif	perennial (af)
153	Rubiaceae	<i>Spermacoce eryngioides</i> (Cham. & Schltld.) Kuntze	spe.ery	annual (au)
154	Rubiaceae	<i>Sphinctanthus hasslerianus</i> Chodat	sph.has	perennial (af)
155	Sapindaceae	<i>Serjania caracasana</i> (Jacq.) Willd.	ser.car	perennial (af)
156	Solanaceae	<i>Schwenckia angustifolia</i> Benth.	sch.ang	perennial (ag)
157	Solanaceae	<i>Solanum glaucophyllum</i> Desf.	sol.gla	perennial (au)
158	Turneraceae	<i>Piriqueta cistoides</i> (L.) Griseb.	pir.cis	perennial (r, af, au)
159	Turneraceae	<i>Piriqueta corumbensis</i> Moura	pir.cor	perennial (r)
160	Verbenaceae	<i>Lippia alba</i> (Mill.) N.E.Br. ex P. Wilson	lip.alb	perennial (au)
161	Vitaceae	<i>Cissus spinosa</i> Cambess.	cis.spi	perennial (at)
162	Xyridaceae	<i>Xyris savanensis</i> Miq.	xyr.sav	perennial (q)

	Photosynthetic pathway	Bud-bank organ position	Type of bud-bank organ
1	0	clonal belowground (h)	rhizome (h)
2	0	no-data	no-data
3	0	clonal belowground (j)	rhizome (j)
4	0	clonal belowground (i)	rhizome (i)
5	0	clonal belowground (i)	rhizome (i)
6	0	clonal aboveground (j)	stolon (j)
7	0	clonal belowground (k)	rhizome (k,p)
8	0	clonal belowground (j)	rhizome (j)
9	0	clonal belowground (j)	rhizome (j)
10	0	no-data	no-data
11	0	no-data	no-data
12	0	clonal aboveground (r)	stolon (r)
13	0	clonal belowground (af)	no-data

14	0	clonal belowground (al)	tuber (al) xylopodium
15	0	clonal belowground (be)	(af)
16	0	clonal (ae)	clonal (be)
17	0	no-data	no-data
18	0	no-data	no-data
19	0	clonal belowground (q)	rhizome (q) adventitious
20	0	clonal belowground (aj)	root bud (aj)
21	0	clonal aboveground; clonal belowground (ag)	stolon; rhizome (ag)
22	0	clonal belowground (t)	rhizome (t)
23	0	absent (af)	absent (af)
24	0	clonal aboveground (ag)	stolon (ag)
25	0	clonal aboveground (ag)	stolon (ag)
26	0	no-data	no-data
27	C4 (a)	no-data	no-data
28	C3 (a,b)	clonal aboveground (ak)	stolon (ak)
29	C3 (a,b)	clonal belowground (ag)	rhizome (ag)
30	C4 (a)	clonal belowground (ao)	rhizome (ao) rhizome (ak, an)
31	C4 (a)	clonal belowground (ak, an)	
32	C3 (a,b)	clonal belowground (ag)	rhizome (ag)
33	C3 (a)	clonal aboveground (w)	stolon (w)
34	C3 (a)	clonal belowground (w)	rhizome (w)
35	C3 (a)	clonal aboveground (w)	stolon (w)
36	C4 (a)	clonal belowground (y)	rhizome (y)
37	C4 (a)	no-data	no-data
38	C4 (a)	no-data	no-data
39	C4 (a)	clonal belowground (u)	rhizome (u)
40	C4 (a)	clonal belowground (u)	rhizome (u)
41	C3 (a)	clonal belowground (u)	rhizome (u)
42	C3 (a)	absent (u)	absent (u)
43	C3 (a)	clonal belowground (u)	rhizome (u)
44	C3 (a)	clonal belowground (v)	rhizome (v)
45	C3 (a)	clonal belowground (v)	rhizome (v)
46	C3 (a)	absent (v)	absent (v)
47	0	absent (ah)	absent (ah) clonal belowground
48	0	clonal belowground (s)	(s) plant fragment
49	0	clonal aboveground (ag)	(ag)
50	0	no-data	no-data
51	0	absent (as)	absent (as)
52	0	no-data	no-data
53	0	no-data	no-data

54	0	clonal belowground (ap)	xylopodium (ap) clonal belowground
55	0	clonal belowground (ag)	(ag) clonal belowground
56	0	clonal belowground (ag)	(ag)
57	0	clonal belowground (ag)	rhizome (ag)
58	0	clonal belowground (z)	rhizome (z) xylopodium
59	0	clonal belowground (af)	(af)
60	0	no-data	no-data
61	0	no-data	no-data
62	0	absent (z)	absent (z)
63	0	absent (r)	absent (r) clonal belowground
64	0	clonal belowground (ag)	(ag)
65	0	clonal (ab)	clonal (ab)
66	0	clonal (ab)	clonal (ab)
67	0	clonal aboveground (ag)	stolon (ag)
68	0	clonal aboveground (p, ag)	stolon (p)
69	0	clonal aboveground (p, ag)	stolon (p, ag)
70	0	clonal aboveground (p)	stolon (p)
71	0	clonal aboveground (p)	stolon (p)
72	0	clonal aboveground (p)	stolon (p)
73	0	clonal aboveground (p)	stolon (p) clonal belowground
74	0	clonal belowground (ag)	(ag)
75	0	no-data	no-data xylopodium
76	0	clonal belowground (aq)	(aq) xylopodium
77	0	clonal belowground (am)	(am)
78	0	no-data	no-data xylopodium
79	0	clonal belowground (ac)	(ac) xylopodium
80	0	clonal belowground (n)	(n) xylopodium
81	0	clonal belowground (n)	(n) xylopodium
82	0	clonal belowground (n)	(n) xylopodium
83	0	clonal belowground (n)	(n) xylopodium
84	0	clonal belowground (af)	(af)

85	0	clonal belowground (ag, s)	rhizome (ag, s)
86	0	clonal aboveground (ak)	adventitious roots (ak)
87	0	absent (ag)	absent (ag)
88	0	clonal belowground (o, ag)	rhizome (o, ag)
89	0	clonal belowground (o)	rhizome (o)
90	0	clonal belowground (o, ag)	rhizome (o, ag)
91	0	clonal belowground (o, ag)	rhizome (o, ag)
92	0	clonal belowground (o)	rhizome (o)
93	0	no-data	no-data
94	0	clonal aboveground (ad)	stolon (ad)
95	0	clonal aboveground (ad)	stolon (ad)
96	0	clonal aboveground (ad)	stolon (ad)
97	0	clonal aboveground (ad)	stolon (ad) tuber roots
98	0	clonal belowground (ai)	(ai) tuber roots
99	0	clonal belowground (ag, ai)	(ag, ai) tuber roots
100	0	clonal belowground (ai)	(ai)
101	0	clonal belowground (ba)	rhizome (ba)
102	0	clonal belowground (ba)	rhizome (ba) clonal belowground
103	0	clonal belowground (ag)	(ag) clonal belowground
104	0	clonal belowground (ag)	(ag)
105	0	clonal (ag)	clonal (ag)
106	0	clonal (ag)	clonal (ag)
107	0	clonal (ag)	clonal (ag) plant fragment
108	0	clonal aboveground (ag)	(ag)
109	C4 (c)	clonal belowground (f)	rhizome (f)
110	C4 (c)	clonal belowground (g)	rhizome (g)
111	C4 (c)	clonal aboveground (d)	cespitose (d)
112	C4 (c)	clonal belowground (d)	rhizome (d)
113	C4 (c)	clonal belowground (bb)	rhizome (bb)
114	C4 (c)	clonal aboveground (d, bd)	stolon (d, bd)
115	C4 (c)	clonal aboveground (d)	cespitose (d)
116	C4 (c)	clonal aboveground (d)	stolon (d)
117	C4 (c)	clonal aboveground (d)	cespitose (d) rhizome (d,
118	C3 (c)	clonal belowground (d, ax)	ax)
119	C4 (c)	clonal aboveground (d)	cespitose (d)

120	C4 (c)	clonal aboveground (d)	cespitose (d)
		clonal aboveground (d);	stolon (d);
121	C3 (c)	clonal belowground (d)	rhizome (d)
122	C3 (c)	clonal aboveground (ay)	stolon (ay)
		clonal aboveground (d);	stolon (d);
123	C3 (c)	clonal belowground (d)	rhizome (d)
			stolon (ax);
124	C4 (c)	clonal aboveground (ax)	rhizome (ax)
125	C4 (c)	clonal aboveground (e)	stolon (e)
126	C3 (c)	clonal belowground (ax)	rhizome (ax)
127	C4 (c)	clonal aboveground (d)	cespitose (d)
128	C4 (c)	clonal aboveground (d)	cespitose (d)
		clonal aboveground (ax);	stolon (ax);
129	C4 (c)	clonal belowground (ax)	rhizome (ax)
130	C4 (c)	clonal aboveground (d)	cespitose (d)
131	C4 (c)	clonal belowground (d)	rhizome (d)
132	C4 (c)	clonal belowground (ax)	rhizome (ax)
133	C4 (c)	clonal belowground (aw)	rhizome (aw)
134	C4 (c)	clonal aboveground (bf)	stolon (bf)
135	C4 (c)	clonal aboveground (d)	cespitose (d)
136	C4 (c)	clonal belowground (d)	rhizome (d)
137	C4 (c)	clonal aboveground (d)	cespitose (d)
138	C4 (c)	clonal aboveground (d)	cespitose (d)
139	C3 (c)	clonal aboveground (d)	stolon (d)
140	C4 (c)	clonal belowground (d)	rhizome (d)
141	0	absent (ag)	absent (ag)
142	0	absent (af)	absent (af)
			clonal
			belowground
143	0	clonal belowground (af)	(af)
144	0	clonal belowground (r)	rhizome (r)
		clonal aboveground (r); clonal	stolon (r),
145	0	belowground (ak)	rhizome (ak)
			rhizome (r,
146	0	clonal belowground (r, ak)	ak)
147	0	clonal belowground (af)	rhizome (af)
148	0	no-data	no-data
149	0	absent (ap)	absent (ap)
150	0	clonal aboveground (ag)	stolon (ag)
151	0	clonal belowground (m)	rhizome (m)
152	0	clonal aboveground (af)	stolon (af)
153	0	no-data	no-data
			plant fragment
154	0	clonal aboveground (af)	(af)
			adventitious
155	0	clonal aboveground (af)	root bud (af)
			adventitious
156	0	clonal belowground (ag)	root bud (ag)
157	0	clonal belowground (ag)	rhizome (ag)

158	0	no-data	no-data
159	0	clonal belowground (af)	xylopodium (af) clonal belowground (af)
160	0	clonal belowground (af)	absent (at)
161	0	absent (at)	rhizome (q)
162	0	clonal belowground (q)	

		H1 (TTG, n= 13)		H2 (SFG, n= 14)		H3 (STG, n=10)	
		terrestrial	aquatic	terrestrial	aquatic	terrestrial	aquatic
1	0	0.46 ± 1.52		0	0.37 ± 0.53	0	0
2	0	0.5 ± 0.75		0	0.35 ± 0.56	0	0
3	0	0.88 ± 2.9		0	0	0	0
4	0.13 ± 0.17	1 ± 1.19	0.19 ± 0.24	0.41 ± 0.97	0.02 ± 0.07		0
5	0	0	0	0	0.28 ± 0.51	0	0
6	0	0.19 ± 0.39		0	0.05 ± 0.14	0	0.1 ± 0.31
7	0	0.05 ± 0.14		0	0	0	0
8	0	0	0	0	1.46 ± 3.62	0	2.82 ± 4.79
9	0	0	0	0	0.01 ± 0.06	0	2.05 ± 4.21
10	0.23 ± 0.69		0	0.03 ± 0.13	0	0	0
11	0.001 ± 0.06		0	0	0	0	0
12	0		0	0.03 ± 0.09	0	0	0
13	0.12 ± 5.54		0	0	0	0	0
14	0		0	0.12 ± 0.14 ± 0.53	0.46	0	0
15	0	0.09 ± 0.34	0.03 ± 0.13		0	0.07 ± 0.16	0
16	1.05 ± 1.79		0	2.39 ± 8.18	0	0.05 ± 0.15	0
17	0.53 ± 1.15		0	1.37 ± 1.33	0	0.075 ± 0.16	0
18	0.003 ± 0.09		0	0	0	0	0
19	0		0	0.07 ± 0.2		0	0
20	0	0.57 ± 2.08		0	0.1 ± 0.4	0	0
21	0		0	0.12 ± 0.46		0	0
22	0.01 ± 0.27		0	0	0	0	0

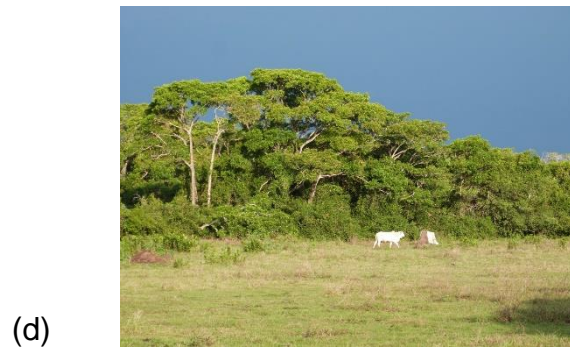
23	1.03 ± 2.71	1.3 ± 2.74	0.08 ± 0.27	0.03 ± 0.09	0	0
24	0.48 ± 0.7	1.01 ± 2.34	0.78 ± 1.08	0.75 ± 1.12	0	0
25	0.03 ± 0.14	0	0.62 ± 2.19	0	0	0
26	0	0	0	0.05 ± 0.2	0	0
27	0	0	0	0	0.05 ± 0.15	0
28	0	0	0	0	0	0.1 ± 0.31
29	0.01 ± 0.07	0.98 ± 2.24	0.19 ± 0.35	0.6 ± 1.41	0.02 ± 0.07	1.5 ± 2.75
30	0	0	0	0	0	0.27 ± 0.53
31	0.001 ± 0.06	0	0.03 ± 0.13	0	0	0
32	0.13 ± 0.42	0.61 ± 1.51	0.12 ± 0.29	20.53 ± 28.57	0	5.82 ± 12.05
33	0.07 ± 0.21	1.38 ± 3.82	0.07 ± 0.26	0.37 ± 0.79	0	0
34	0	0	0	0	0	1.1 ± 3.3
35	0.03 ± 0.09	0	0.6 ± 0.73	0	1.3 ± 2.67	0.15 ± 0.31
36	0	0	0	0	0	0.1 ± 0.31
37	0	0.15 ± 0.55	0	0	0	0
38	0.009 ± 0.41	0	0.01 ± 0.06	0	0	0
39	0	0	0	0	0.1 ± 0.31	2.87 ± 9
40	0.01 ± 0.06	0	0.05 ± 0.14	0	0.75 ± 1.8	2.55 ± 5.72
41	0	0.01 ± 0.06	0	0	0	0
42	0	0	0	0	0	0.1 ± 0.31
43	0	0.17 ± 0.49	0	1.08 ± 2.66	0	0
44	0.48 ± 0.81	1.34 ± 2.42	0	0.03 ± 0.13	0	0.42 ± 0.56
45	0	0	0	0	0	0.02 ± 0.07
46	0	0	0	0	0	0.07 ± 0.16
47	0	0	0	0	0	0.15 ± 0.47
48	0	0	0	0	0	0.05 ± 0.15
49	0.17 ± 0.36	0.61 ± 0.99	0.75 ± 0.73	2.32 ± 2.4	0.1 ± 0.21	0.05 ± 0.1
50	0	0.19 ± 0.55	0	0.08 ± 0.23	0	0
51	0.17 ± 0.41	0	2.01 ± 5.18	0	0.37 ± 0.7	0
52	0.25 ± 0.34	0	0	0	0	0
53	0.26 ± 0.69	0	3.75 ± 4.73	0	0.2 ± 0.3	0
54	0	0	0	0	0	0.22 ± 0.27
55	0.01 ± 0.27	0.5 ± 1.37	0	2.1 ± 4.3	0	0
56	0	0	0.01 ± 0.06	0.07 ± 0.26	0	0
57	0.17 ± 0.37	0.44 ± 0.62	0.17 ± 0.28	0.53 ± 1.19	0	0.05 ± 0.15
58	0.09 ± 0.19	0.07 ± 0.15	0	0.08 ± 0.33	0	0

				0.28 ±			
59	0.59 ± 1.64	0.19 ± 0.56	0.01 ± 0.06	0.75	0.15 ± 0.26	0.15 ± 0.33	
				0.14 ±			
60	0.001 ± 0.06	0.01 ± 0.06	0.05 ± 0.2	0.4		0	0
61	0	0	1.19 ± 4.26	0	0	0	0
62	0.003 ± 0.13	0	0	0	0	0	0
63	0	0.03 ± 0.13	0	0	0	0	0.05 ± 0.15
				4.76 ±			
64	0.09 ± 0.24	0.17 ± 0.48	0.71 ± 0.99	8.64		0	0
65	0.001 ± 0.06	0.07 ± 0.27	0	0	0	0	0
66	0	0	0	0	0	0.25 ± 0.52	0.8 ± 2.52
				0.35 ±			
67	0.21 ± 0.34	0.09 ± 0.21	1.83 ± 3.19	0.46	0.05 ± 0.15		0
				0.05 ±			
68	0	0	0	0.2		0	0
				0.25 ±			
69	0	0.03 ± 0.13	0	0.51		0	1.65 ± 3.96
				0.26 ±			
70	0	0.75 ± 2.48	0	0.63		0	0.27 ± 0.58
71	0	0	0	0	0	0	0.22 ± 0.43
72	0	0	0	0	0	0	0.2 ± 0.42
73	0	0	0	0	0	0	2.3 ± 6.29
74	0	0.03 ± 0.13	0	0	0	0	0
75	0	0.11 ± 0.29	0.07 ± 0.26	0	0.02 ± 0.07	0.2 ± 0.32	
76	0.05 ± 0.15	0	0.03 ± 0.13	0	0.2 ± 0.28		0
				0.01 ±			
77	0.3 ± 0.56	0.34 ± 0.84	0.1 ± 0.23	0.06	0.25 ± 0.79	0.02 ± 0.07	
78	0.01 ± 0.21	0	0	0	0	0	0
79	0.001 ± 0.06	0	0	0	0	0	0
				0.37 ±			
80	1.23 ± 2.27	3.09 ± 6.28	1.55 ± 4.22	1.05		0	0
81	0.03 ± 0.09	0.07 ± 0.27	0.1 ± 0.28		0	0	0
82	0.13 ± 0.16	1.53 ± 4.11	0	0	0	0	0
				0.01 ±			
83	0.01 ± 0.06	0.21 ± 0.57	0.01 ± 0.06	0.06	0.2 ± 0.22		0
84	0.4 ± 0.42	0.57 ± 1.11	0.01 ± 0.06		0	0	0
				0.17 ±			
85	0	0.07 ± 0.27	0	0.66		0	0
86	0	0	0	0	0	0	0.15 ± 0.47
87	0	0	0	0	0	0	0.12 ± 0.39
				10.96 ±			
88	0	1.11 ± 3.87	0	27.66		0	0
				0.03 ±			
89	0	0.46 ± 1.28	0	0.13		0	0
				6.03 ±			
90	0	0.61 ± 1.1	0	12.92		0	2.27 ± 4.76
				0.03 ±			
91	0	0.59 ± 2.07	0	0.13		0	0

				0.01 ±			
92	0	0.38 ± 1.38		0	0.06	0	0
93	0		0	0	0	0	0.05 ± 0.15
				0.28 ±			
94	0	0.03 ± 0.13	0.1 ± 0.33	0.8		0	0
95	0		0	0	0	0.07 ± 0.16	0.6 ± 0.8
				0.08 ±			
96	0	0.46 ± 1.39		0	0.33	0	0.5 ± 1.58
97	0		0	0	0	0	0.1 ± 0.21
98	0		0	0	0	0.05 ± 0.15	0.1 ± 0.21
99	0	0.07 ± 0.18		0	0	0	0
100	0		0	0	0	0	0.07 ± 0.23
101	0.001 ± 0.06	0.01 ± 0.06		0	0	0	0
102	0.03 ± 0.09	0.01 ± 0.06	0.03 ± 0.13		0	0	0
103	0		0	0	0	0.12 ± 0.17	0.65 ± 0.8
				1.66 ±			
104	0.19 ± 0.27	0.88 ± 0.99	0.19 ± 0.28	2.86		0.45 ± 0.38	3.75 ± 7.5
105	0		0	0.17 ± 0.49		0	0.27 ± 0.71
				0.23 ±			10.07 ±
106	0		0	0	0.57	0	23.95
				3.32 ±			
107	0	0.96 ± 2.4		0	8.02	0	0.4 ± 0.69
108	0		0	0	0	0	0.02 ± 0.07
				0.03 ±			
109	1.75 ± 3.6	6.76 ± 14.09		0	0.13	0	0
				0.19 ±			3.77 ±
110	20.71 ± 26.12	27.17 ± 25.46	1.98 ± 6.66	0.73		0	10.99
							8.57 ±
111	0		0	0	0	5.05 ± 7.79	16.83
112	0		0	0	0	0.05 ± 0.15	0
113	24.26 ± 22.16	6.69 ± 9.33	1.48 ± 2.71	0.6 ± 2		0.8 ± 2.03	0
						23.57 ±	9.17 ±
114	0.07 ± 0.28		0	1.28 ± 3.62		0	19.18
115	0		0	0	0	0.3 ± 0.53	0
116	0		0	0	0	1 ± 3.16	0
117	0.26 ± 0.41		0	1.42 ± 5.34		0	0
				0.03 ±			
118	0		0	0.07 ± 0.26	0.13	0.25 ± 0.55	0.55 ± 1.07
119	0		0	0.21 ± 0.8		0	0.02 ± 0.07
120	0		0	0	0	0.1 ± 0.31	0
				1.1 ±			
121	0		0	0	2.61	0	0
122	0		0	0	0	0.62 ± 1.13	0.6 ± 1.81
				1.58 ±			
123	0	3.46 ± 6.41	0.21 ± 0.67	2.98		0	0.37 ± 1.18
124	0		0	0	0	0.25 ± 0.79	2.25 ± 5.06
125	0		0	0	0	0.02 ± 0.07	0
						8.45 ±	
126	0		0	0	0	11.01	1.3 ± 2.22

127	0	0	0	0	0.25 ± 0.79	0
128	0	0	0	0	0.2 ± 0.42	0
				1.42 ±		
129	0	0	0	4.32	0.8 ± 1.82	0
130	0	0	0	0	1.45 ± 3.93	0
131	9.94 ± 12.77	0	0.35 ± 1.33	0	0	0
132	0	0	0	0	3.47 ± 5.4	0
				0.03 ±		
133	0	8.57 ± 13.54	0	0.13	0	0
			28.92 ±		8.62 ±	
134	0	0	30.48	0	18.49	0
135	0.003 ± 0.13	0	0	0	0	0
			29.26 ±			
136	1.78 ± 5.54	0.59 ± 2.07	20.22	0	1.02 ± 2.16	0
137	0.18 ± 6.95	0	0	0	0	0
138	0.003 ± 0.13	0.01 ± 0.06	0.03 ± 0.13	0	0	0
				1.64 ±		
139	0.09 ± 0.19	1.73 ± 2.45	0.05 ± 0.14	3.26	0.3 ± 0.64	0.07 ± 0.16
140	0	0	0	0	0	0.42 ± 1.04
141	0.001 ± 0.06	0	0	0	0.05 ± 0.15	0
142	0	0	0	0	0.05 ± 0.15	0.07 ± 0.23
143	0.09 ± 0.24	0.05 ± 0.2	0	0	0.55 ± 1.65	0
				1.42 ±		
144	0	0	0	5.34	0	0
				6.03 ±		
145	0	1.5 ± 4.1	0	18.63	0	0
				8.19 ±		
146	0	0.48 ± 0.98	0	21.74	0	0
147	0.13 ± 0.35	0	0.94 ± 3.46	0	0	0
148	0	0.36 ± 0.96	0	0	0	0
149	0	0	0	0	0	0.35 ± 0.85
				2.37 ±		
150	0.26 ± 0.48	0.23 ± 0.37	3.33 ± 5.2	2.61	0.25 ± 0.26	0.55 ± 0.85
151	0	0	1.98 ± 7.34	0	0.07 ± 0.23	0.02 ± 0.07
152	0	0	0.03 ± 0.13	0	0.02 ± 0.07	0.02 ± 0.07
153	0	0.03 ± 0.09	0	0	0	0
				2.14 ±		
154	0	0	0.01 ± 0.06	8.01	0	0
155	0.003 ± 0.09	0	0	0	0	0
156	0	0	0	0	0	0.07 ± 0.23
157	0.003 ± 0.13	0.07 ± 0.27	0	0	0	0
158	0	0	0	0	0	0.07 ± 0.16
159	0	0	0	0	0	0.12 ± 0.39
160	0	0	0.14 ± 0.37	0	0.02 ± 0.07	0
161	0	0.03 ± 0.13	0	0	0	0
162	0	0	0	0	0	0.75 ± 2.37

APPENDIX S2. Supporting Information to the paper Barbosa da Silva WR, Overbeck GE, Nunes da Cunha C. Seasonal dynamics of flooded tropical grassland communities in the Pantanal wetland. *Wetlands*.



(g)



(h)



(i)



(j)



(k)



(l)



(m)



(n)



(o)



(p)



(q)



(r)



(s)



(t)



(u)





(v)



(w)



(x)



(y)



(z)



(aa)

(ab)



(ac)



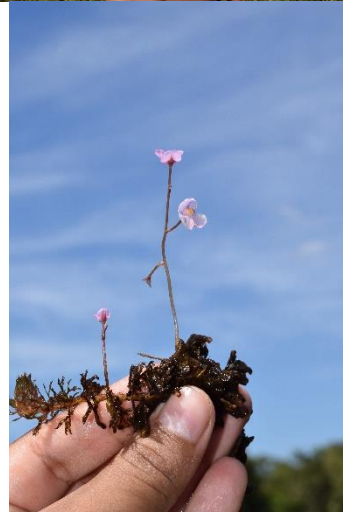
(ad)



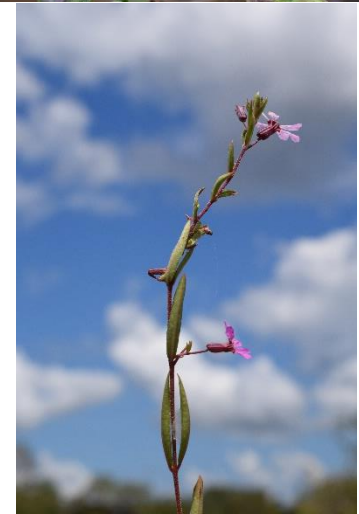
(ae)



(af)



(ag)



(ah)



(ai)



(aj)



(ak)



(al)



(am)





(an)



(ao)



(ap)



(aq)



(ar)



(as)



(at)



(au)



(av)



(aw)



(ax)



(ay)





(bi)



(bj)



(bk)



(bl)



(bm)



(bn)

APPENDIX S2. Vegetation physiognomy and plant species from grasslands in Pantanal wetland. (a)-(c) Tall Tussock grassland, (d)-(f) Shortgrass-Floodplains, (g)-(i) Small Tussock grassland, (j) white corolla specimen from *Justicia laevilinguis* (Nees) Lindau, (k) *J. lavandulifolia* (Pohl ex Nees) Wassh., (l) *Sagittaria guayanensis* Kunth, (m) *S. rhombifolia* Cham., (n) *Thevetia peruviana* (Pers.) K.Schum., (o) *Lessingianthus rubricaulis* (Humb. & Bonpl.) H.Rob., (p) *Commelina schomburgkiana* Klotzsch ex Seub, (q) *Aniseia cernua* Moric., (r) *Ipomoea asarifolia* (Desr.) Roem. & Schult., (s)-(t) *Cyperus haspan* L.: (s) inflorescence and (t) rhizome,

(u) *Eleocharis filiculmis* Kunth, (v) *Rhynchospora armerioides* J.Presl & C.Presl, (w)-(x) *Rhynchospora holoschoenoides* (Rich.) Herter: (w) inflorescence and (x) rhizome, (y) *Rhynchospora trispicata* (Nees) Schrad. ex Steud., (z) *Syngonanthus cuyabensis* (Bong.) Giul., Hensold & L.R. Parra, (aa) *Caperonia castaneifolia* (L.) A.St.-Hil., (ab) *Galactia paraguariensis* Chodat & Hassl., (ac) *Schultesia brachyptera* Cham., (ad), *Hydrolea spinosa* L., (ae) *Utricularia foliosa* L., (af) *Utricularia hydrocarpa* Vahl, (ag) *Cuphea retrorsicapilla* Koehne (ah) *Utricularia meyeri* Pilg., (ai) *Utricularia warmingii* Kamienski, (aj)-(ak) *Byttneria genistella* Triana & Planch.: (aj) flower and (ak) xylopodia, (al) (am) *Helicteres gardneriana* A.St.-Hil. & Naudin: (am) flower and (an) xylopodia, (an)-(ao) *Melochia parvifolia* Kunth: (an) flower and (ao) xylopodia, (ap) rhizome from *Thalia geniculata* L., (aq) *Nymphaea amazonum* Mart. & Zucc., (ar) *Nymphaea gardneriana* Planch., (as) *Nymphaea oxypetala* Planch., (at) *Sauvagesia erecta* L., (au) *Ludwigia inclinata* (L.f.) M.Gómez, (av) *Ludwigia rigida* (Miq.) Sandwith, (aw) bulb from *Habenaria amambayensis* Schltr., (ax) *Habenaria spathulifera* Cogn., (ay) *Passiflora misera* Kunth, (az) *Bacopa myriophylloides* (Benth.) Wettst., (ba) *Bacopa reflexa* (Benth.) Edwall, (bb) *Andropogon bicornis* L., (bc)-(bd) *Andropogon hypogynus* Hack.: (bc) inflorescence and (bd) rhizome, (be) *Ichnanthus procurrens* (Nees ex Trin.) Swallen, (bf) *Leersia hexandra* Sw., (bg) *Otachyrium piligerum* Send. & Soderstr., (bh)-(bi) *Paspalum wrightii* Hitchc. & Chase, (bj)-(bk) *Pontederia parviflora* Alexander, (bl) *Diodia kuntzei* K.Schum., (bm) *Sipanea biflora* (L.f.) Cham. & Schltl., (bn) *Cissus spinosa* Cambess.

APPENDIX S3. Supporting Information to the paper Barbosa da Silva, F. H.; Overbeck, G. E. and Nunes da Cunha, C. Seasonal dynamics of flooded tropical grassland communities in the Pantanal wetland. *Wetlands*.

APPENDIX S3. Bibliographic references that indicates the functional attributes of plant species from three grassland community types during two hydrological periods (*i.e.*, aquatic and terrestrial phases) in the Pantanal wetland. The letter at the end of the references is associated with the functional attribute data indicated in the Appendix S1.

References

Anderberg A, Baldwin BG, Bayer R, Breitwieser J, Jeffrey C, Dillon M et al. (2007) Compositae. In: Kadereit JW, Jeffrey C (eds), 1st edn. Families in genera of vascular plants. Vol. VIII. Flowering Plants, Eudicots, Asterales. Springer-Verlag, Berlin, pp. 61-576. (ae)

Boechat SDC, Nees P, Kunth P (2005) O gênero *Ichnanthus* (Poaceae – Panicoideae – Paniceae) no Brasil. *Iheringia - Serie Botanica* 60:189–248. (ay)

Bruhl JJ, Wilson KL (2007) Towards a comprehensive survey of C₃ and C₄ photosynthetic pathways in Cyperaceae. *Aliso* 23:99–148. (a)

Canalli YM, Bove CP (2017) Flora do Rio de Janeiro: Alismataceae. *Rodriguésia* 68:17-28. <https://dx.doi.org/10.1590/2175-7860201768103> (k)

Core EL (1936) The American species of *Scleria*. *Brittonia* 2:1–108. (v)

Cristóbal CL (1976) Estudio taxonómico del genero *Byttneria* Loefling (Sterculiaceae). *Bonplandia* 4:1–430. (am)

Cristóbal CL (2001) Taxonomía del género *Helicteres* (Sterculiaceae) Revisión de las especies americanas. *Bonplandia* 11:1–206. (ac)

Deginani NB (2001) Las especies Argentinas del género *Passiflora* (Passifloraceae). *Darwiniana* 39:43–129. <https://doi.org/10.4067/S0717-66432000000100006> (ba)

Endress ME, Bruyns PV (2000) A revised classification of the Apocynaceae s.l. *Botanical Review* 66:1–56. <https://doi.org/10.1007/BF02857781> (al)

- Ezcurra C (2002) El género *Justicia* (Acanthaceae) en Sudamérica Austral. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 89:225-280. (h)
- Flora do Brasil 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Retrieved from <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> (ap)
- Giraldo-cañas D (2013) Las especies del género *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paspaleae) en Venezuela. *Pittieria* 37:53–114. (bb)
- Goetghebeur P, Borre A (1989) Studies in Cyperaceae 8. A revision of *Lipocarpha*, including *Hemicarpha* and *Rikliella*. Wageningen Agriculture University Press 89:1–89. (an)
- Goldberg A (1967) The genus *Melochia* L. (Sterculiaceae). *Contributions from the United States National Herbarium* 34:191–363. (n)
- Graham AS, Cavalcanti TB (2013) Taxonomic revision of *Cuphea* sect. *Euandra* subsect. *Oidemation* (Lythraceae). *Phytotaxa* 113:1-86. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.113.1.1> (aq)
- Hitchcock AS, Chase A (1917) Grasses of the West Indies. *Contributions from the United States National Herbarium*, 18:261-471. (bf)
- Jin WT, Schuiteman A, Chase MW, Li JW, Chung SW, Hsu TC, Jin XH (2017) Phylogenetics of subtribe Orchidinae s.l. (Orchidaceae; Orchidoideae) based on seven markers (plastid matK, psaB, rbcL, trnL-F, trnH-psba, and nuclear nrITS, Xdh): Implications for generic delimitation. *BMC Plant Biology* 17:1–14. <https://doi.org/10.1186/s12870-017-1160-x> (ai)
- Koehler S, Bove CP (2004) Alismatales from the upper and middle Araguaia river basin (Brazil). *Revista Brasileira de Botânica* 27:439-452. (j)
- Kubitzki K (1998) The Families and Genera of Vascular Plants. Volume IV. Flowering Plants. Monocotyledons, Alismatanae and Commelinanae (Except Gramineae). Springer-Verlag, Berlin. (ak)w
- Larridon I, Reynders M, Huygh W, Bauters K, Van de Putte K, Muasya, A. M et al. (2011) Affinities in C₃ *Cyperus* lineages (Cyperaceae) revealed using molecular phylogenetic data and carbon isotope analysis. *Botanical Journal of the Linnean Society* 167:19–46. (b)

Lombardi JA (2000) Vitaceae - Gêneros *Ampelocissus*, *Ampelopsis* e *Cissus*. Flora Neotropica Monograph 22:1–250. (at)

Matias LQ, Souza DJS (2011) Alismataceae no Estado do Ceará, Brasil. Rodriguésia, 62:887-900. (i)

Neves BT, Zanin A (2011) Sinopse das espécies nativas e subespontâneas de Andropogoneae Dumort. (Poaceae) na Ilha de Santa Catarina, Brasil. Acta Botanica Brasilica 25:916-928. <https://dx.doi.org/10.1590/S0102-33062011000400019> (f)

Nunes CS, Bastos MNC, Gil ASB (2016) Flora das cangas da Serra dos Carajás, Pará, Brasil: Cyperaceae. Rodriguésia 67:1329-1366. <https://dx.doi.org/10.1590/2175-7860201667532> (y)

Nunes da Cunha C (comunicação pessoal em 15 de novembro de 2018) (aj)

Pott A, Pott VJ(1994) Plantas do Pantanal. EMBRAPA, Brasília. Disponível em <http://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/item/216417/1/PLANTAS-DO-PANTANAL-1994.pdf> (af)

Pott VJ, Pott A (2000) Plantas aquáticas do Pantanal. EMBRAPA, Brasília. (ag)

O'Leary N (2015) Synopsis of subtribe *Hyptidinae* (Lamiaceae) in Argentina. Phytotaxa 233:201–235. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.233.3.1> (av)

Oliveira ALR, Bove CP (2011) Two New Species of *Eriocaulon* from the Tocantins-Araguaia River Basin, Brazil. Systematic Botany 36:605–609. <https://doi.org/10.1600/036364411X583592> (ah)

Oliveira RC (2004) O gênero *Paspalum* L., grupo *Plicatula* (Poaceae: Paniceae), no Brasil (Tese de doutorado). Obtido em http://repositorio.unicamp.br/bitstream/REPOSIP/315206/1/Oliveira_ReginaCeli_ade_D.pdf (aw)

Oliveira RC, Priscila AR, Cardoso AGT, Ribeiro ARO, Berto ACV, Ponciano AIC, Moura CO, Valls JFM (2016) Guia de Gramíneas do Cerrado. Rede de Sementes do Cerrado, Brasília. (e)

Osborne CP, Salomaa A, Kluyver TA, Visser V, Kellogg EA, Marrone O et al. (2014) A global database of C₄ photosynthesis in grasses. *New Phytologist* 204:441–446. <https://doi.org/10.1111/nph.12942> (c)

Pellegrini MOO, Faden RB, Almeida RF (2016) Taxonomic revision of Neotropical *Murdannia* Royle (Commelinaceae). *PhytoKeys* 74:35–78. <http://dx.doi.org/10.3897/phytokeys.74.9835> (t)

RGBKew: GrassBase - The Online World Grass Flora Obtido em <https://www.kew.org/data/grasses-db/sppindex.htm> (ax)

Rocha AES, Secco, RS (2004) Contribuição à taxonomia de *Axonopus* P. Beauv. (Poaceae) no Estado do Pará, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 18:295–304. (bd)

Silveira GH, Longhi-Wagner HM (2008) Cyperaceae Juss. no Morro Santana - Porto Alegre e Viamão, Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia - Serie Botanica* 63:295–320. (ao)

Sodré RC, Silva, MJ (2015) O gênero *Croton* L. (Euphorbiaceae s. s. - Crotonoideae) na Floresta Nacional de Silvânia, Goiás, Brasil. *Iheringia - Serie Botanica* 70:89–104. (as)

Souza EB, Ferreira FA, Pott A (2016) Effects of flooding and its temporal variation on seedling recruitment from the soil seed bank of a Neotropical floodplain. *Acta Botanica Brasilica* 30:560–568. <https://doi.org/10.1590/0102-33062016abb0202> (au)

Strong MT (2006) Taxonomy and Distribution of *Rhynchospora* (Cyperaceae) in the Guianas, South America by National Museum of Natural History. *Contributions from the United States National Herbarium* 53:1–225. (u)

Suddee S, Paton AJ, Parnell, JAN (2005) Taxonomic revision of tribe Ocimeae dumort. (Lamiaceae) in continental South East Asia III. Ociminae. *Kew Bulletin* 60:3–75. <https://doi.org/10.2307/4110950> (ab)

Teles AM (comunicação pessoal em 29 de novembro de 2018) (be)

Trevisan R, Boldrini I (2008) O gênero *Eleocharis* R. Br. (Cyperaceae) no Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Biociências* 6:7–67. (w)

Wagner WL, Hoch PC, & Raven PH (2007) Revised classification of the Onagraceae. Systematic Botany Monographs 83:1–240. <https://doi.org/10.1007/BF03027161> (ad)

Wanderley MGL, Shepherd GJ, Giuliatti AM (2002) Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo, v.1., FAPESP: HUCITEC, São Paulo. (d)

Wanderley MGL, Shepherd GJ, Giuliatti AM (2002) Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo, v.2., FAPESP: HUCITEC, São Paulo. (p)

Wanderley MGL, Shepherd GJ, Melhem TS, Giuliatti AM (2003) Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo, v.3., FAPESP: HUCITEC, São Paulo. (q)

Wanderley MGL, Shepherd GJ, Melhem TS, Giuliatti AM (2005). Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo, v.4., FAPESP: HUCITEC, São Paulo. (r)

Wanderley MGL, Shepherd GJ, Melhem TS, Giuliatti AM (2007). Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo, v.5., FAPESP: HUCITEC, São Paulo. (m)

Wanderley MGL, Shepherd GJ, Melhem TS, Martins SE, Giuliatti, AM (2012) Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo, v.7., FAPESP: HUCITEC, São Paulo. (s)

Wanderley MGL, Shepherd GJ, Melhem TS, Martins SE, Giuliatti AM (2016) Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo, v.8., FAPESP: HUCITEC, São Paulo. (z)

Wiersema JH (1987) A monograph of *Nymphaea* subgenus *Hydrocallis* (Nymphaeaceae). Systematic Botany Monographs 16:1-112. (o)

Zanin A (2001) Revisão de *Andropogon* L. (Poaceae - Panicoideae - Andropogoneae) no Brasil (Tese de doutorado). Obtido em <https://repositorio.ufsc.br/handle/123456789/106508> (g)