

UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS
NATURAIS

ALYNE BEZERRA TABOSA

COMUNIDADE DE MACRÓFITAS AQUÁTICAS EM UMA LAGOA
TEMPORÁRIA NO SEMIÁRIDO BRASILEIRO: VARIAÇÕES ESTRUTURAIS E
COEXISTÊNCIA DE ESPÉCIES.

FORTALEZA
2010

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

ALYNE BEZERRA TABOSA

COMUNIDADE DE MACRÓFITAS AQUÁTICAS EM UMA LAGOA
TEMPORÁRIA NO SEMIÁRIDO BRASILEIRO: VARIAÇÕES ESTRUTURAIS E
COEXISTÊNCIA DE ESPÉCIES.

Dissertação submetida à coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito para a obtenção do grau de mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Área de Concentração: Ecologia aquática e biogeoquímica.

Projeto de linha de pesquisa: Taxonomia e ecologia de macrófitas aquáticas.

Orientadora: Profa. Dra. Lígia Queiroz Matias

FORTALEZA
2010

T117c Tabosa, Alyne Bezerra
Comunidade de macrófitas aquáticas em uma lagoa temporária no semiárido brasileiro : variações estruturais e coexistência de espécies / Alyne Bezerra Tabosa, 2010.
58 f. ; il. color. enc.

Orientador a: Profa. Dra. Lígia Queiroz Matias
Área de concentração: Ecologia aquática e biogeoquímica
Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Depto. de Biologia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Fortaleza, 2010.

1. Ecologia aquática. 2. Macrófitas. 3. Ambientes lênticos. 4. Ecologia das lagoas. I. Matias, Lígia Queiroz (Orient.). II. Universidade Federal do Ceará – Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais. III. Título.

CDD 577

ALYNE BEZERRA TABOSA

COMUNIDADE DE MACRÓFITAS AQUÁTICAS EM UMA LAGOA
TEMPORÁRIA NO SEMIÁRIDO BRASILEIRO: VARIAÇÕES ESTRUTURAIS E
COEXISTÊNCIA DE ESPÉCIES.

Dissertação submetida à coordenação do programa de pós-graduação em ecologia e recursos naturais, da universidade federal do ceará, como requisito parcial para a obtenção do grau de mestre em ecologia e recursos naturais. Área de concentração em ecologia aquática e biogeoquímica.

Aprovado em 19 / 02 / 2010.

BANCA EXAMINADORA

Profa. Dra. Lígia Queiroz Matias (Orientador a)
Universidade Federal do Ceará – UFC

Prof. Dr. Fernando Roberto Martins
Universidade Estadual de Campinas – Unicamp

Prof. Dr. Christiano Franco Verola
Universidade Federal de Mato Grosso – UFMT

Ao Fred, meu grande incentivo.

AGRADECIMENTOS

À professora Lígia Queiroz Matias pela dedicação e paciência.

Ao Sr. Luiz Deodato e família pelo carinho e apoio durante o período de coletas de dados.

Ao Paulo Henrique pela ajuda no campo.

Aos colegas de curso, que se tornaram amigos, pelo apoio e companheirismo demonstrados ao longo do período que passamos juntos.

À minha família pelo apoio e compreensão.

Ao Governo do Estado do Ceará, que através da Secretaria de Educação Básica, permitiu meu afastamento possibilitando a execução deste trabalho.

Aos professores que me ajudaram na identificação das espécies, em especial o professor Edson Nunes.

Ao professor Bemvindo e a todos os estagiários do Laboratório Integrado de Águas de Mananciais e Residuárias – LIAMAR pela ajuda com as análises de água.

A Regina e Adalberto do herbário EAC pela ajuda com as exsiccatas.

RESUMO

Identificar se as comunidades estão estruturadas de forma aleatória ou com base em interações biológicas trata-se de um dos aspectos mais importantes em ecologia. Neste sentido a identificação dos eventos envolvidos em sucessão de espécies pode contribuir de forma significativa. As lagoas temporárias do semi-árido brasileiro são ambientes úmidos temporários, com características peculiares que permitem uma rápida sucessão de espécies, uma vez que, apresentam variações ambientais, fase úmida e seca, responsáveis pela seleção de espécies de acordo com suas formas de vida. Estes ambientes apresentam comunidades, dentre as quais se destacam as macrófitas aquáticas, adaptadas aos períodos sazonais de inundação. Assim, teve-se como objetivo descrever as variações na estrutura de uma comunidade de macrófitas aquáticas, em uma lagoa temporária, durante seu período de inundação, relacionando as alterações na dominância e composição de espécies com variáveis ambientais. Como também, levantar considerações sobre a co-ocorrência de espécies através do c-score. As amostragens de dados foram realizadas quinzenalmente através do método dos pontos a fim de se obter dados quanto a estratificação, composição e dominância de espécies na comunidade, totalizando 13 amostragens. Além dos dados da vegetação foram também obtidos dados de pH, condutividade, turbidez, alcalinidade, nitrogênio total, nitrato, fosfato total, ortofosfato, oxigênio dissolvido e demanda bioquímica de oxigênio da água. Estes foram relacionados com os dados de dominância de espécies mostrando que as variáveis ambientais afetam de formas diferentes as espécies estudadas. O c-score foi calculado tanto para cada coleta individualmente como para todo o período de inundação. Nos estágios do período de inundação predominaram as interações biológicas na comunidade e considerando todo o período o c-score mostra uma ocupação das espécies de acordo com um padrão de sucessão.

Palavras-chave: índice-c, variáveis ambientais, sucessão, ambientes lênticos.

ABSTRACT

Identify whether communities are structured randomly or based on biological interactions is one of the most important aspect in ecology. In this sense the identification of events involved in the succession of species can significantly contribute. The temporary ponds in the semi-arid environments are temporary wet, with distinctive features that allow a rapid species succession, as they present environmental variations, wet and dry phase, responsible for the selection of species according to their ways of life. These environments present communities, which emphasize the aquatic macrophytes, adapted to seasonal flooding periods. So, it came up to describe the variations in the structure of a aquatic macrophytes community in a temporary pond, during the flooding period, relating the changes in dominance and species composition to environmental variables. As well, raising considerations of co-occurrence of species through the c-score. Data samples were made fortnightly by the method of points in order to obtain data on the stratification, composition of dominant species in the community, totaling 13 samples. In addition to the vegetation data were also obtained data for pH, conductivity, turbidity, alkalinity, total nitrogen, nitrate, total phosphate, orthophosphate, dissolved oxygen and biochemical oxygen demand of water. These were related to the data of dominance of species showing that environmental variables affect different forms of the species studied. The c-score was both calculated for each sample individually and for the duration of flooding. For the each sample separately prevailed biological interactions in the community and considering the whole period the c-score shows an occupation of the species according to a pattern of succession.

Key Words: c-score, environmental variables, succession, shallow lakes.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

FIGURA 1	Localização da lagoa das Contendas	25
FIGURA 2	Dados pluviométricos da área de estudo	26
FIGURA 3	Alterações ambientais observadas na lagoa das Contendas	26
FIGURA 4	Perfil da lagoa temporária das Contendas ilustrando as formas biológicas encontradas	34
FIGURA 5	Espécies pertencentes à comunidade de macrófitas aquáticas da lagoa das Contendas	37
FIGURA 6	Diagrama da PCA dos índices de cobertura (IC _i) das espécies	38
FIGURA 7	Variações físico-químicas na Lagoa das contendas	41
FIGURA 8	Análise de PCA das variáveis físico-químicas da Lagoa das Contendas.	42
FIGURA 9	CCA das espécies e fatores ambientais	43
FIGURA 10	Curva de probabilidade para os valores simulados de c-score, nas 13 amostragens	45
FIGURA 11	Curva de probabilidade para os valores simulados de índice c, considerando todo o período de inundação	46

LISTA DE TABELAS

TABELA 1 Lista de espécies. Índices de cobertura em diferentes períodos de coleta 35

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	10
2. REVISÃO DE LITERATURA.....	15
2.1 Estrutura de comunidades.....	15
2.2 Comunidades de macrófitas aquáticas	17
2.3 Áreas úmidas e lagoas temporárias no semi-árido brasileiro.....	20
3. MATERIA L E MÉTODOS.....	24
3.1 Área de estudo.....	24
3.2 Amostragem.....	27
3.3 Variáveis ambientais.....	28
3.4 Análises estatísticas.....	28
4. RESULTADOS e DISCUSSÃO.....	31
4.1 Comunidade de macrófitas aquáticas.....	31
4.2 Variáveis ambientais e a comunidade.....	39
4.3 Coexistência de espécies	44
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	47
REFERÊNCIAS.....	49

1. INTRODUÇÃO

Teorias, muitas vezes divergentes, tentam explicar o estabelecimento de comunidades através da identificação dos fatores que agem mais intensamente na formação de sua estrutura. Nesse âmbito distinguem-se dois grupos de teorias: as neutras e as teorias de nicho (SCARANO; DIAS, 2004). O primeiro grupo de teorias enfatiza a dispersão e extinção de espécies como principais forças atuantes no estabelecimento de uma comunidade. Por sua vez, as teorias de nicho se baseiam nas interações entre as espécies. Dessa forma, conhecer as forças envolvidas no estabelecimento de uma comunidade é fundamental para o avanço da ecologia de comunidades, pois pode esclarecer as divergências entre teorias ou até mesmo propiciar uma integração entre elas (SCARANO; DIAS, 2004).

Entre os atributos de comunidades que podem ser mais facilmente observados destacam-se a composição, a riqueza e a abundância relativa de espécies. Ao longo do tempo estes atributos podem mudar, alterando a comunidade e isto pode ocorrer de forma lenta ou rápida, caracterizando um processo de sucessão (GLEASON, 1927). Assim, compreender e identificar quais eventos propiciam a sucessão de espécies pode esclarecer muitos aspectos de estrutura de comunidades e contribuir para elucidar questões nesta área.

Em ecologia é muito difundida a idéia de que a competição atua como principal força na estruturação das comunidades (GIACOMINI, 2007). Isto se deve principalmente aos trabalhos de Volterra (1926) e Gause (1932). A hipótese proposta inicialmente por Volterra (1926), de que duas ou mais espécies não podem coexistir indefinidamente se estiverem competindo pelo mesmo recurso limitante, foi posteriormente corroborada nos trabalhos de Gause (1932) e é amplamente difundida na ecologia. Esta idéia ficou popularmente conhecida como princípio de Gause ou princípio da exclusão competitiva e deu início a um longo período no qual a competição prevaleceu entre os temas em trabalhos relacionados à ecologia de comunidades (GIACOMINI, 2007). Embora teoricamente a competição tenha sido super valorizada na estrutura das comunidades, a observação de ambientes repletos de espécies co-ocorrentes, levou à consideração de que as espécies apresentam mecanismos ou estratégias que lhes permitem coexistir. Este fato instigou o surgimento de novas idéias e contribuições ao princípio da exclusão competitiva. Entre estas se destacam a de MacArthur e Levins (1964) ao demonstrar que n espécies não podem coexistir se

estiveram competindo por um número $k < n$ de recursos e posteriormente Levin (1970), que aprimorou este conceito, ao afirmar que se o número de espécies competidoras for inferior ao número de fatores limitantes, a coexistência é possível. A coexistência, entretanto, não se deve apenas a esses fatores, apesar de serem condições necessárias. Diferenças de nicho entre as espécies e variações ambientais podem permitir que as espécies coexistam mesmo competindo por recursos semelhantes (CHESSON, 1991; CHESSON *et al.*, 2004). Chesson (2000) ressalta que, em se tratando de coexistência, o conceito de nicho deve ir além do proposto por Hutchinson (1957), considerando-se o efeito e a resposta das espécies em cada ponto do nicho.

A forma de agregação espacial dos indivíduos dentro da comunidade também representa um mecanismo potencial de coexistência, pois quando espécies competitivamente superiores apresentam uma ocupação agregada aumentam a quantidade de espaços livres que podem ser ocupados por espécies menos competitivas (GIACOMINI, 2007). Assim, pode-se pensar que espécies vegetais ocupando uma área limitada podem apresentar uma distribuição agregada como estratégia de coexistência.

Como forma de identificar padrões de competição ou coexistência de espécies em comunidades muitos estudos utilizaram matrizes de presença/ausência de espécies (DIAMOND, 1975; CONNOR; SIMBERLOFF, 1979; STONE; ROBERTS, 1990; GOTELLI, 2000; FRANZÉN, 2004; ROONEY, 2008). Entre estes, o estudo de Diamond (1975) com espécies de aves em ilhas do arquipélago Bismark se destaca pelo desenvolvimento do conceito de distribuição em tabuleiro de xadrez ou “*checkerboard*”, no qual as espécies ecologicamente similares não ocorrem na mesma área. Stone e Roberts (1990) basearam-se neste conceito e desenvolveram o índice c ou “*checkerboard-score*” para quantificar a co-ocorrência de espécies. Assim, através da comparação dos índices de matrizes observadas com índices de matrizes simuladas, que representam uma distribuição aleatória, tem-se realizado inferências sobre padrões aleatórios ou não em comunidades (DIAMOND, 1975; CONNOR; SIMBERLOFF, 1979; STONE; ROBERTS, 1990; GOTELLI, 2000; GOTELLI; MCCABE, 2002; FRANZÉN, 2004; ROONEY, 2008).

Ambientes lênticos foram historicamente negligenciados em estudos sobre ecologia de comunidades (JUNK; WANTZEN, 2004). Entretanto constituem uma interessante área por se tratarem de ecossistemas com características peculiares (ESTEVES, 1998), tendo os vegetais aquáticos como um dos mais relevantes componentes das comunidades presentes nesses ambientes. Esses organismos

apresentam diferentes tendências de ocupação do ambiente aquático (IRGANG; GASTAL, 1996; ESTEVES, 1998), revelando diferentes padrões de distribuição e de formas de crescimento entre as áreas da borda e central dos ambientes lênticos (ROCHA; COSTA, 1988; POTT *et al.*, 1989).

Dentro de ambientes lênticos podem-se destacar as lagoas temporárias do semi-árido brasileiro como áreas úmidas sazonais ou intermitentes, conforme a classificação elaborada na Convenção de Ramsar (KINGSFORD, 1997). Estas lagoas possuem duas fases de variação hidrológica bem características, uma fase úmida e outra seca. Ambientes sazonais, como estes, apresentam grande amplitude na variação da lâmina d'água, o que afeta a estabilidade desses ecossistemas devido às mudanças na turbidez da água, assim como em outros fatores limnológicos (SCHEFFER; VAN NESS, 2007; SCHEFFER; JAPPESEN, 2007).

As mudanças provocadas pelos processos de inundação e dessecação dessas lagoas provocam efeitos significativos nas comunidades ali presentes. A inundação leva ao aparecimento de indivíduos que necessitam da água para se desenvolver, como as macrófitas aquáticas (*sensu* IRGANG; GASTAL 1996), criando uma grande diversidade de habitats. Nessa fase, muitos organismos deixam este ambiente ou apresentam adaptações à inundação (GAWNE; SCHOLZ, 2006). Por outro lado, a dessecação provoca uma série de mudanças ambientais distintas que altera a comunidade presente (VAN DER VALK, 1981; GAWNE; SCHOLZ, 2006). Este processo contínuo de inundação e dessecação promove uma sucessão de diferentes organismos aptos a colonizar este habitat em diferentes estágios de disponibilidade ou escassez de água (GAWNE; SCHOLZ, 2006). Segundo van der Valk (1981) os eventos de sucessão em áreas úmidas podem ocorrer devido à destruição de toda ou parte da vegetação por patógenos, herbívoros ou pelo homem; às mudanças nas condições físicas ou químicas do ambiente; como também às interações entre as plantas como a competição e a alelopatia.

O estabelecimento de comunidades em áreas inundáveis temporárias está sujeito a diversas variações ambientais como disponibilidade de água, flutuações na amplitude da lâmina d'água, profundidade da coluna d'água e frequência das inundações. Segundo Coops *et al.* (2003) ecossistemas sujeitos a flutuações no nível da água são controlados pela quantidade e periodicidade da presença desta. De acordo com Casanova e Brock (2000) o estabelecimento de comunidades vegetais de áreas inundáveis é influenciado em maior proporção pela frequência e duração das

inundações. Esta flutuação da água tem importante influência no estabelecimento da comunidade e pode também permitir que haja coexistência de um número maior de espécies, devido às variações ambientais que propicia (BOSCHILIA; OLIVEIRA; THOMAZ, 2008).

Desde o início da inundação até a dessecação, diversos fatores ambientais são alterados, como disponibilidade de oxigênio dissolvido, salinidade, pH, ferro, pigmentos e turbidez da água. Como a comunidade está sujeita a essas alterações deve sofrer mudanças em sua estrutura ao longo desse período, evidenciadas principalmente em mudanças na composição de espécies. Estes ambientes apresentam uma verdadeira alternância de indivíduos até sua total dessecação. Na fase úmida, espécies de macrófitas aquáticas coexistem no mesmo espaço durante o tempo em que há disponibilidade de água. Desta forma, podem apresentar a competição por espaço. Uma das estratégias observadas em comunidades vegetais e que maximiza a coexistência de espécies é a estratificação (NAKASHIZUKA, 2001; RYEL *et al.*, 1990; NUNES *et al.*, 2003). Portanto, a comunidade de macrófitas aquáticas pode apresentar variações na sua estrutura nos diferentes estágios do período de inundação, apresentando diferentes formas de ocupação do espaço e possivelmente interações de competição. Assim, teve-se como objetivo investigar as seguintes expectativas:

1. Ocorrerão mudanças na estrutura da comunidade de macrófitas aquáticas Ao longo do período de inundação, entre os processos de expansão e contração da lâmina d'água, relacionadas à riqueza, dominância e composição de espécies. Espera-se que a riqueza de espécies na comunidade aumente em função do tempo e das variações na disponibilidade de água, a composição de espécies mude de espécies características da área circundante para espécies típicas de ambientes aquáticos.
2. As mudanças na estrutura da comunidade estão relacionadas às alterações das variáveis ambientais, pois o ambiente atua como agente de seleção favorecendo as espécies de acordo com o estágio da sucessão (VAN DER VALK, 1981). Assim, as espécies devem estar correlacionadas às alterações dessas variáveis.
3. As macrófitas não apresentam distribuição aleatória dentro da comunidade, pois possivelmente a comunidade apresenta-se estruturada com base nas interações de competição.

Ressalta-se a importância dos assuntos aqui abordados pela contribuição na elucidação de aspectos envolvidos em estrutura de comunidades. Além da necessidade de se conhecer mais sobre as lagoas temporárias do semi-árido brasileiro, uma vez que estas são de fundamental importância no cenário ambiental do semi-árido (MALTCHIK; PEDRO, 2000).

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Estrutura de comunidades

Em ecologia muitas das questões mais relevantes residem no nível de comunidades. Isto se explica em parte por que sua definição trata-se de uma das mais arbitrárias, uma vez que muitos aspectos relacionados a interações entre espécies são difíceis de observar e mensurar. Atualmente, se discute se predominam na formação e estruturação de comunidades eventos aleatórios ou interações entre espécies. Defendendo o ponto de vista de formação ao acaso, baseada em extinção e dispersão de espécies, encontram-se as denominadas teorias neutras enquanto as teorias de nicho são propensas a idéia de que prevalecem interações entre os organismos como principais forças atuantes (SACARANO; DIAS, 2004).

A competição foi por muito tempo tratada como principal interação negativa atuando na formação e estruturação de comunidades (GIACOMINI, 2007). Neste âmbito destacam-se os trabalhos de Volterra (1926) e Gause (1932) como os mais importantes para a consolidação desta idéia. Entretanto, apesar da forte sugestão teórica de que a competição exercia um papel fundamental na estruturação de comunidades, a observação em ecossistemas naturais da coexistência de inúmeras espécies levou ao questionamento da relevância real da competição e suscitou novas considerações ao princípio da exclusão competitiva (MACARTHUR; LEVINS, 1964; LEVIN, 1970) e a busca por explicações para a co-ocorrência de espécies competidoras. Assim, passou-se a questionar como é possível a manutenção de ambientes com alta diversidade de espécies. Uma das possíveis explicações é que quando a densidade das populações competidoras é constantemente reduzida isso permite que as duas convivam por mais tempo num mesmo sistema (CONNEL, 1978). Outro fato a ser levado em consideração é que as espécies apresentam mecanismos ou estratégias que lhes permitem coexistir, como diferenças na forma e capacidade de captação de recursos, ou diferenças de nicho (CHESSON, 1991; CHESSON, 1994). Outra idéia bastante difundida sobre coexistência trata do limite da similaridade proposto por MacArthur e Levins (1967). Estes autores afirmam existir um limite máximo de semelhança na forma de captação de recursos, no qual é possível a coexistência de espécies competidoras. Esta teoria foi, entretanto, muitas vezes mal compreendida e alvo de críticas (ABRAMS, 1983).

A forma de agregação espacial dos indivíduos dentro da comunidade também representa um mecanismo potencial de coexistência, pois quando espécies

competitivamente superiores apresentam uma ocupação agregada aumentam a quantidade de espaços disponíveis que podem ser ocupados por espécies menos competitivas (GIACOMINI, 2007). Assim, pode-se pensar que espécies vegetais ocupando uma área limitada podem apresentar uma distribuição agregada como estratégia de coexistência. Porém deve-se considerar a variação ambiental e as respostas dos organismos a essas variações (CHESSON, 1994; CHESSON, 2000). Conforme McGehee e Armstrong (1977) as variações ambientais levam a respostas não lineares dos seres vivos o que permite a coexistência de espécies competindo pelo mesmo recurso. Assim, a coexistência de diversas espécies num mesmo ambiente competindo por recursos similares é possível e freqüente. Isto explica o grande número de espécies co-ocorrentes em comunidades juntamente com o fato de que diferenças de nicho e variações ambientais propiciam que as espécies dificilmente encontrem-se em situações nas quais serão excluídas devido à competição (CHESSON *et al.*, 2004; GIACOMINI, 2007). Entretanto, Chesson *et al.* (2004) complementam que independente da quantidade das variações ambientais e da complexidade espacial, as comunidades serão sempre dependentes da densidade, seja da densidade interespecífica ou intraespecífica, a questão consiste apenas em saber qual delas agirá mais fortemente.

Assim, diante de inúmeras questões acerca dos processos envolvidos na estruturação das comunidades tem-se buscado padrões que mostrem efetivamente a influência da competição. Questiona-se, portanto, se os padrões apresentados pelas comunidades são baseados em assembléias de espécies, determinadas por suas interações, ou em padrões aleatórios (FRANZÉN, 2004). Diamond (1975) observando padrões na distribuição de aves no arquipélago de Bismark elaborou algumas regras para o estabelecimento e estruturação de comunidades, chamadas de regras de montagem. Entre estas se destaca a idéia de distribuição em tabuleiro de xadrez ou *checkerboard* a qual afirma que existem alguns pares de espécies que nunca co-ocorrem. Estas espécies por serem ecologicamente semelhantes formam pares excludentes apresentando uma distribuição em tabuleiro de xadrez. Dessa forma, Diamond (1975) usou a ausência da co-ocorrência desses pares de espécies para inferir sobre competição interespecífica. Com o desenvolvimento desse modelo, matrizes de presença/ausência de espécies têm sido usadas para identificar padrões não aleatórios em comunidades. A partir do conceito de distribuição em tabuleiro de xadrez, Stone e Roberts (1990) desenvolveram o índice c ou "*checkerboard-score*" que quantifica esse tipo de distribuição e permite inferir sobre competição ou coexistência em comunidades. O

índice *c* mede o número de unidades *checkerboard* ou pares excludentes entre todos os pares de espécies possíveis. Assim, em comunidades estruturadas por competição, o índice *c* deve ser maior do que o esperado em comunidades estruturadas aleatoriamente. Para se estabelecer a existência de padrões não aleatórios em comunidades são simuladas, utilizando um modelo nulo, matrizes de presença/ausência a partir de uma matriz elaborada com os dados observados. São então calculados os índices *c* tanto para a matriz observada como para as matrizes simuladas, em seguida, esses índices são comparados e é observado se são significativamente diferentes. Dessa forma, na busca de padrões para a co-ocorrência de espécies tem-se usado modelos nulos para se testar se os padrões observados em comunidades reais diferem dos apresentados por comunidades estruturadas aleatoriamente e assim saber se a comunidade está estruturada com base em interações como competição interespecífica ou ao acaso (FRANZÉN, 2004).

2.2 Comunidades de macrófitas aquáticas

As plantas aquáticas podem ser descritas por diversos termos técnicos diferentes. Sculthorpe (1967) adota o termo hidrófitas vasculares, pois só considera as plantas vasculares aquáticas. Para Cook (1996) as plantas aquáticas são todas as Pterodophyta e Spermatophyta, cujas partes fotossintetizantes ativas estão permanentemente ou por diversos meses, todos os anos, submersas em água ou flutuantes em sua superfície. Irgang e Gastal (1996) incluem todos os vegetais visíveis a olho nu cujas partes fotossintetizantes apresentam-se permanentemente ou por vários meses submersas, total ou parcialmente, em água doce ou salobra, assim como os vegetais presentes em solo saturado de água.

As macrófitas aquáticas podem ser encontradas em diversos ambientes diferentes, de acordo com Esteves (1998) elas podem habitar: fitotelmos, fontes termais, cachoeiras, lagos, lagoas, represas, brejos, rios, riachos, corredeiras, ambientes salobros e salgados. Quanto ao seu biótopo elas podem ser classificadas nos seguintes grupos ecológicos emersas, com folhas flutuantes, submersas enraizadas, submersas livres e flutuantes (ESTEVES, 1998). Para Irgang e Gastal (1996) quanto à classificação ecológica e de forma biológica as macrófitas aquáticas podem ser agrupadas em flutuantes livres, enraizadas no substrato e enraizadas sobre outras macrófitas aquáticas. As flutuantes livres não possuem raízes ou as têm pendentes, podem ser subdivididas

em abaixo da superfície, na superfície ou acima desta. Pode-se também agrupar as enraizadas no substrato em plantas com partes vegetativas inteiramente submersas, folhas flutuantes, caules flutuantes e folhas emergentes, partes vegetativas emergentes, trepadeiras ou anfíbias tolerantes à seca. As enraizadas sobre outras macrófitas são chamadas epífitas.

Esses vegetais são de origem terrestre, com modificações tanto anatômicas como fisiológicas que possibilitaram seu retorno ao ambiente aquático (ESTEVES, 1998). Segundo Sculthorp (1967) e Esteves (1998) pode-se citar como adaptações ao ambiente aquático a redução da cutícula, o armazenamento de gases da respiração e fotossíntese no aerênquima. Assim como, aumento dos espaços intercelulares nas folhas, caule e pecíolos. A presença de folhas dissecadas está relacionada com a melhoria na absorção de gases (ESTEVES, 1998). Ocorre também a perda da função dos estômatos e da cutícula; presença de colênquima e esclerênquima reduzidos nas flutuantes, com folhas flutuantes e nas submersas, uma vez que nessas formas biológicas a própria água atua na sustentação. Além disso, observa-se a redução do xilema e do grau de lignificação; concentração de vasos no cilindro central e a distribuição dos cloroplastos na epiderme superior que apresenta como vantagem o aproveitamento da radiação subaquática (ESTEVES, 1998).

As comunidades de macrófitas aquáticas segundo Esteves (1998) foram uma das comunidades límnicas mais negligenciadas, pois se acreditava que as mesmas tinham pouca importância na dinâmica de ecossistemas lacustres. Esta visão foi sendo abandonada à medida que o aumento de estudos nessa área levou à constatação de que esses vegetais apresentam grande importância ecológica no ambiente onde são encontradas, pois representam uma das comunidades mais produtivas capazes de causar grandes interferências ambientais devido à sua atividade metabólica (ESTEVES, 1998). Assim essas comunidades apresentam elevada importância para as comunidades animais tanto límnicas quanto terrestres como fonte de biomassa.

De acordo com Sculthorpe (1967) as plantas aquáticas apresentam ampla distribuição e muitas espécies são encontradas em diferentes regiões. Assim, o que provavelmente influencia na variação da composição florística entre as lagoas são as características como profundidade, aspecto físico-químicos da água, pastejo, exposição ao vento e processos de sucessão entre outros (POTT; BUENO; SILVA, 1992). A distribuição das macrófitas aquáticas ocorre através da relação entre seus aspectos fisiológicos e as condições ambientais, assim elas se apresentaram de acordo com a sua

capacidade de captação de recursos, habilidades competitivas e tolerância (HUSTON; SMITH, 1987).

Kautsky (1988) observou como principais fatores limitantes para as plantas aquáticas a velocidade da água (quando habitam ambientes lóticos), pressão hidrostática e disponibilidade de luz, embora muitos outros fatores, como a disponibilidade de nutrientes, dióxido de carbono e sais inorgânicos, também afetem a distribuição desses vegetais. Como esses fatores limitantes não se apresentam de forma homogênea, podem criar dentro do ambiente aquático uma grande heterogeneidade espacial. Pott *et al.* (1989) observaram que macrófitas aquáticas apresentaram nítida zonação em lagoas do Pantanal, foi constatado que as espécies anfíbias e emergentes apresentaram-se na borda úmida e que conforme baixa o nível da lagoa essa vegetação acompanha o recuo da água através de sucessão de espécies. Segundo Chambers e Prepas (1990) a coexistência de espécies de macrófitas aquáticas pode ser favorecida devido à variação nas características dos sedimentos e pela ausência de recursos limitantes. Dessa forma tem-se que as espécies de macrófitas aquáticas podem apresentar diferenças quanto à captação de recursos, o que as leva a ocupar ampla variedade de microhabitats dentro do meio aquático.

Alguns estudos mostram que macrófitas podem apresentar a produção de substâncias tóxicas associadas com a defesa contra herbivoria (OSTROFSKY; ZETTLER, 1986) esta produção de metabolitos pode também ser relacionada com estratégia de defesa contra outros organismos fotossintetizantes devido à competição por luz e nutrientes (MULDERIJ; MOOIJ; VAN DONK, 2005).

Plantas aquáticas diferem bastante entre si e em suas respostas à competição e alelopatia. De acordo com Gopal e Goel (1993) as plantas aquáticas adotam as estratégias de competição e de alelopatia sob diferentes condições e em interações com diferentes plantas.

Wang *et al.* (2008) sugerem que as interações competitivas entre plantas aquáticas vizinhas dependem da alocação de biomassa nesses organismos, diferindo entre alocação em raízes ou partes aéreas.

A estratificação é uma característica apresentada por diversas espécies de plantas aquáticas (DEN HARTOG; VAN DER VELDE, 1988). O padrão tridimensional ou arquitetura é a maneira através da qual a comunidade ocupa os espaços disponíveis. Este fato pode ser considerado a principal característica estrutural no funcionamento da

comunidade, evidenciando as várias formas de crescimento das plantas aquáticas que utilizam o espaço de diferentes maneiras (DEN HARTOG; VAN DER VELDE, 1988).

As plantas que ocorrem em ambientes como as lagoas temporárias do semi-árido brasileiro apresentam adaptações à sazonalidade da presença de água (JUNK; WANTZEN, 2004; BOVE *et al.*, 2003). Nesses ambientes observa-se plantas anuais e plantas que resistem a fase seca (BOVE *et al.*, 2003). Bove *et al.* encontraram em um ambiente temporário costeiro grande número de espécies ruderais, o que indica que a alta produção de sementes é uma das estratégias utilizadas por essas plantas, para sobreviver à escassez de água. Ressalta-se que as macrófitas aquáticas apresentam grande capacidade de adaptação e amplitude ecológica possibilitando que algumas espécies sejam encontradas em ambientes diferentes (ESTEVES, 1988). Esteves cita a espécie *Ranunculus circinatus* como exemplo da amplitude ecológicas das macrófitas, pois esta espécie ocorre em ambientes de água doce até aqueles com variadas concentrações de salinidade. Bove *et al.* (2003) destacam que espécies tidas como exclusivamente aquáticas como *Nymphaea ampla*, *Nymphaea amazonum* e *Nymphoides indica* foram encontradas ocorrendo em solo úmido ainda em floração.

As macrófitas aquáticas representam grande valor ecológico para o ecossistema como fonte de biomassa, uma vez que apresentam elevada taxa de produção primária (MALTCHIK; PEDRO, 2000). Para as populações humanas as macrófitas aquáticas podem ser usadas como fonte de alimentação para o gado, na medicina, como fertilizante de solo e tanques, embora existam algumas limitações neste sentido (ESTEVES, 1998).

Muitos aspectos das comunidades de macrófitas aquáticas podem ser estudados na busca de respostas em ecologia, especialmente, aqueles relacionados a comunidades sujeitas a variações ambientais.

2.3 Áreas úmidas e lagoas temporárias no semi-árido brasileiro

As pesquisas com macrófitas aquáticas apresentam-se enquadradas dentro da linha de pesquisa de “ecologia de áreas inundáveis” de acordo com Esteves (1998).

Durante muito tempo nos estudos de limnologia as áreas inundáveis receberam pouca ou nenhuma atenção, pois os canais principais dos rios foram mais evidenciados (JUNK *et al.*, 1989). Entretanto estas áreas receberam mais atenção

quando sua importância se tornou evidente em vários estudos (LOWE-MCCONNELL, 1975; BAYLEY, 1980).

As áreas inundáveis estão dentro do âmbito de estudos de áreas úmidas “*wetlands*”. De acordo com a convenção realizada em Ramsar em 1971 (KINGSFORD, 1997), esses locais são caracterizados como áreas de pântanos, turfeiras, ou de água, podendo ser naturais ou artificiais, permanentes ou temporárias, com água estática ou fluente, doce, salobra ou salgada. Incluem-se também áreas de água marinha onde a profundidade em maré baixa não excede seis metros. Esses ambientes são particularmente importantes e pouco estudados em regiões áridas, devido às condições ambientais severas e por que muitas destas áreas encontram-se em países onde a produção científica não é tão intensa (KINGSFORD, 1997).

Áreas áridas são encontradas em todo o globo e cobrem cerca de 30% da sua superfície (KINGSFORD, 1997). África e Austrália destacam-se em termos de quantidades de áreas áridas, mas a América do Sul também possui importantes zonas com essas características (KINGSFORD, 1997). O Brasil possui região semiárida correspondente a aproximadamente 800.000 Km², com a maior porção localizada no nordeste (SOUZA, 2000). Devido às características peculiares do semi-árido brasileiro, como chuvas distribuídas de forma irregular tanto no espaço como no tempo, observa-se a existência de muitos recursos hídricos intermitentes, entre eles destacam-se as lagoas temporárias que apresentam duas fases de variação hidrológica bem marcadas, uma úmida onde há grande disponibilidade de água e uma seca onde este recurso apresenta-se em menor quantidade, deixando o solo superficial seco, evidencia-se assim dois períodos característicos de perturbação hidrológica, inundação e dessecação (MALTCHIK; PEDRO, 2000). A dessecação desses recursos hídricos ocorre principalmente devido a evaporação da água durante o período de escassez de chuvas, como evidenciado em outros lagos e áreas alagáveis (GAWNE; SCHOLZ, 2006). Este processo causa grande impacto na biota devido ao grande número de mudanças abióticas que provoca, como a concentração de nutrientes, sal e organismos assim como aumento da turbidez (THORMANN *et al.* 1998). Observa-se também com a diminuição da lâmina d’água o aumento das interações bióticas como competição e predação (WANTZEN *et al.*, 2002).

Conforme a lista produzida na convenção de Ramsar (KINGSFORD, 1997) as lagoas temporárias do semi-árido brasileiro podem ser classificadas na categoria Ts que é definida como áreas úmidas continentais sazonais ou intermitentes de água doce

como pântanos ou piscinas em solos inorgânicos. Ainda de acordo com a lista produzida, nesta convenção destacou-se o fato de que áreas inundáveis são definidas como um termo bastante abrangente e usado como referência a um ou mais tipos de áreas úmidas, nos quais podem ser incluídas as lagoas temporárias.

Boulton e Brock (1999) produziram uma lista para a classificação de áreas inundáveis temporárias onde distinguem essas áreas conforme a duração da inundação. Esta lista classifica as áreas úmidas em efêmeras, episódicas, intermitentes, sazonais e quase permanentes. Podem-se incluir as lagoas temporárias como ambientes sazonais, uma vez que as mesmas apresentam períodos de inundação anuais.

Maltchik *et al.* (1999) produziram um inventário das áreas úmidas do semi-árido brasileiro, onde ressaltam a limitação da definição de Ramsar, quanto à inclusão de áreas ripárias e importância da caracterização dessas áreas. As áreas úmidas de áreas semi-áridas são caracterizadas como áreas não definidas espacialmente, as quais diferem de suas circunvizinhanças pela persistente presença de superfície com água e o desenvolvimento de comunidades aquáticas é estritamente ligado à presença de água (MALTCHIK *et al.*, 1999). Segundo Maltchik *et al.* (1999) devido às características geológicas do semi-árido brasileiro, como embasamento cristalino e pequena quantidade de águas subterrâneas, as áreas úmidas desta região são predominantemente epigênicas e pouco profundas. São formadas pela água acumulada pela precipitação e escoamento superficial (MALTCHIK *et al.*, 1999).

No Ceará foram inventariados 2.930 lagos temporários em áreas semi-áridas, conforme Maltchik *et al.* (1999). Destes 62,7 % apresentaram como vegetação ripária mata de Caatinga (MALTCHIK *et al.*, 1999).

As lagoas temporárias do semi-árido brasileiro são importantes na busca de respostas sobre o funcionamento e estabelecimento de comunidades sujeitas a variações ambientais anuais e sazonais. Nesse ambiente as chuvas responsáveis pela fase úmida da lagoa variam tanto dentro de uma estação quanto de um ano para outro. Essas lagoas são úteis também como área produtora de biomassa, gerando diariamente até 11,2 g de biomassa vegetal por metro quadrado de espelho d'água, segundo Maltchik e Pedro (2000). Assim essas lagoas podem ser bastante úteis à alimentação de diversas espécies de animais, em especial insetos.

A inundação nestes ambientes provoca várias alterações em suas características, como a mudança de um habitat terrestre para aquático, atraindo muitos organismos e fazendo com que outros eclodam (GAWNE; SCHOLZ, 2006) ou

germinem. Alguns organismos, entretanto, migram para locais não inundados ou apresentam adaptações para inundação (ADIS; MARQUES; WANTZEN, 2001). Substâncias orgânicas e inorgânicas são dissolvidas e suspensas na água (GAWNE; SCHOLZ, 2006).

Assim, devido às características apresentadas por ambientes úmidos temporários como os do semi-árido brasileiro, formados por chuvas erráticas e com grande variação ano a ano, estes representam áreas potenciais para se testar conceitos de teorias ecológicas, que tratem de competição e da influência das variações ambientais sobre as espécies, já que apresentam períodos de baixa disponibilidade de recursos e regime de estresse intermitente (SCARANO; DIAS, 2004).

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Área de estudo

A área a ser estudada localiza-se na região nordeste do Brasil, coordenadas ($4^{\circ}11'13,04''$ S e $39^{\circ}06'11,75''$ W) (Fig. 01). Esta área tem como principais características ambientais a presença de um relevo suavemente ondulado com níveis altimétricos em torno de 200 – 300 m em rochas do embasamento cristalino Pré-Cambriano. O clima semi-árido é responsável pela deficiência hídrica durante grande parte do ano e chuvas concentradas nos meses de fevereiro a maio. Entretanto, em 2009, o período chuvoso apresentou-se mais intenso, tanto com relação ao volume pluviométrico quanto a duração deste (Fig. 02). Com relação às características pedológicas, pode-se constatar a presença de solos rasos com freqüentes afloramentos rochosos e chãos pedregosos. A vegetação dominante é representada pelas caatingas hipoxerófilas, nas áreas de melhores condições edáficas, e hiperxerófilas, nas áreas de solos menos férteis (SOUZA, 2000). O estudo foi desenvolvido na lagoa das Contendas que se trata de um recurso hídrico intermitente apresentando variação ambiental influenciada pelo período chuvoso. Ela possui uma área de 4,57 ha e perímetro de 923 m (Fig. 01), apresentando duas fases bem distintas, uma fase seca que geralmente vai de julho a dezembro e uma fase úmida (Fig. 03), que vai depender do potencial pluviométrico de cada ano, aproximadamente nos meses de março a junho. Em função da topografia plana do terreno, esta lagoa apresenta profundidade em torno de 1m na região do centro. A amostragem da comunidade foi realizada na fase úmida, considerada aqui como período de inundação na qual se observa o desenvolvimento de vegetação aquática. A fase seca é caracterizada pela ausência de lâmina d'água, solo seco e perda da vegetação, embora ainda possam persistir estruturas vegetativas de algumas espécies sob o solo. A coleta de dados foi realizada durante o período de inundação da lagoa entre os meses de março a setembro de 2009, resultando num total de sete meses. Este período foi dividido em expansão, que correspondeu aos meses de março a maio, e contração da lâmina d'água, meses de junho a setembro. No mês de setembro a lagoa não apresentava lâmina d'água e iniciava a fase seca. Foram realizadas treze amostragens na lagoa temporária com um intervalo de quinze dias entre elas, consideradas estágios do período de inundação.

Figura 1

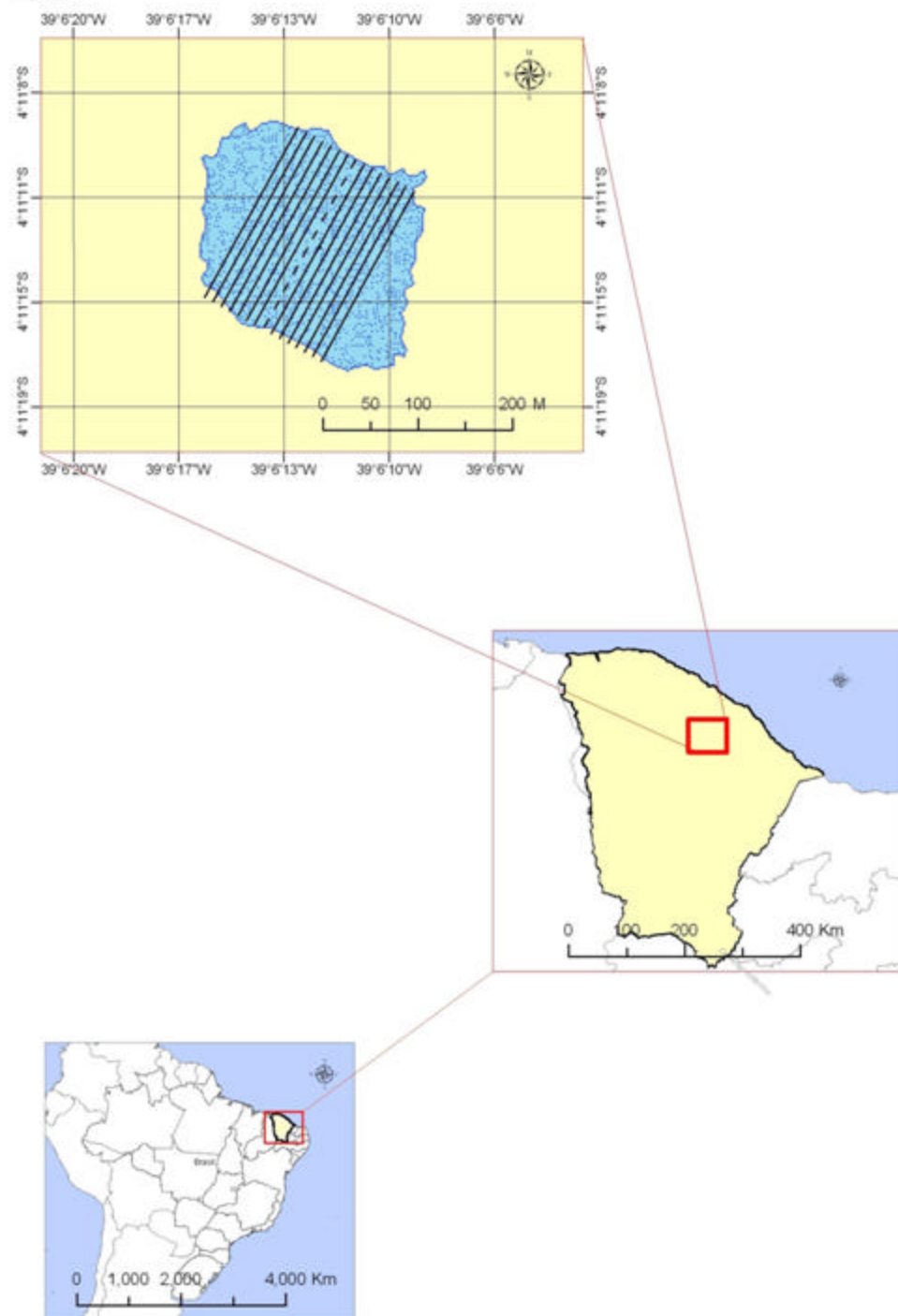


Fig. 1. Localização da lagoa das Contendas, nordeste do Brasil. Em detalhe a disposição dos transectos na lagoa.

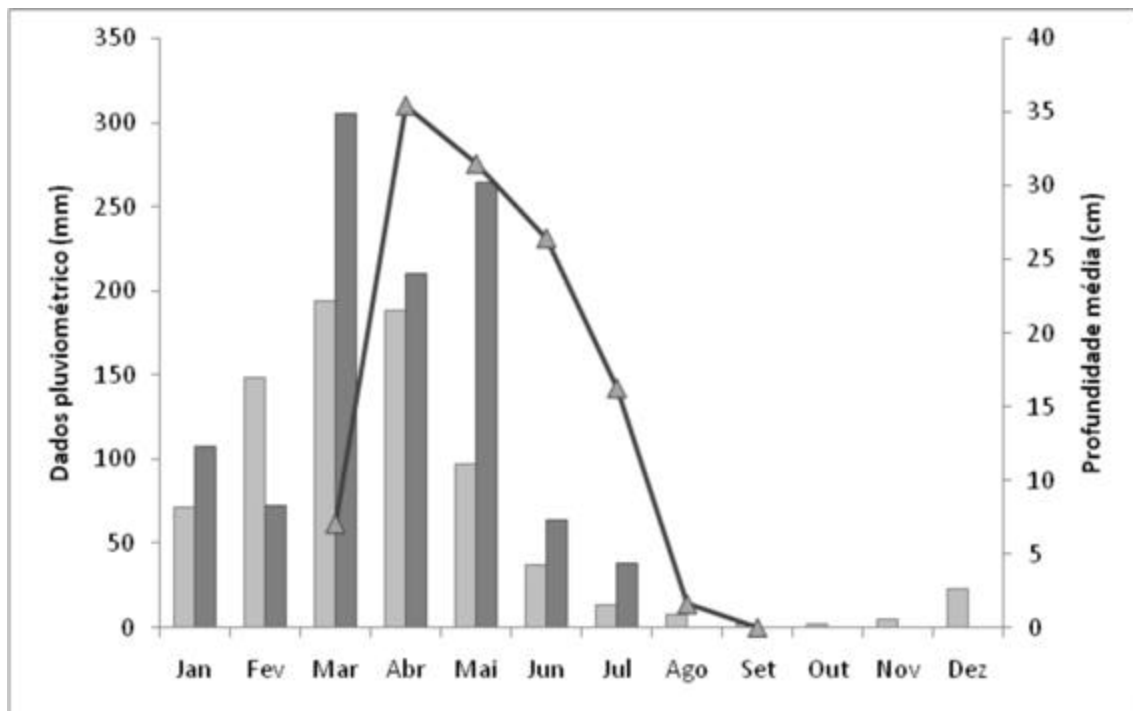


Fig. 2 Dados pluviométricos da área de estudo. □ Média histórica: dados de 1965 a 1990. Fonte: Varejão, 1990. ■ Totais pluviométricos de 2009. Fonte: FUNCEME, 2009. —▲— Profundidade média da lagoa.

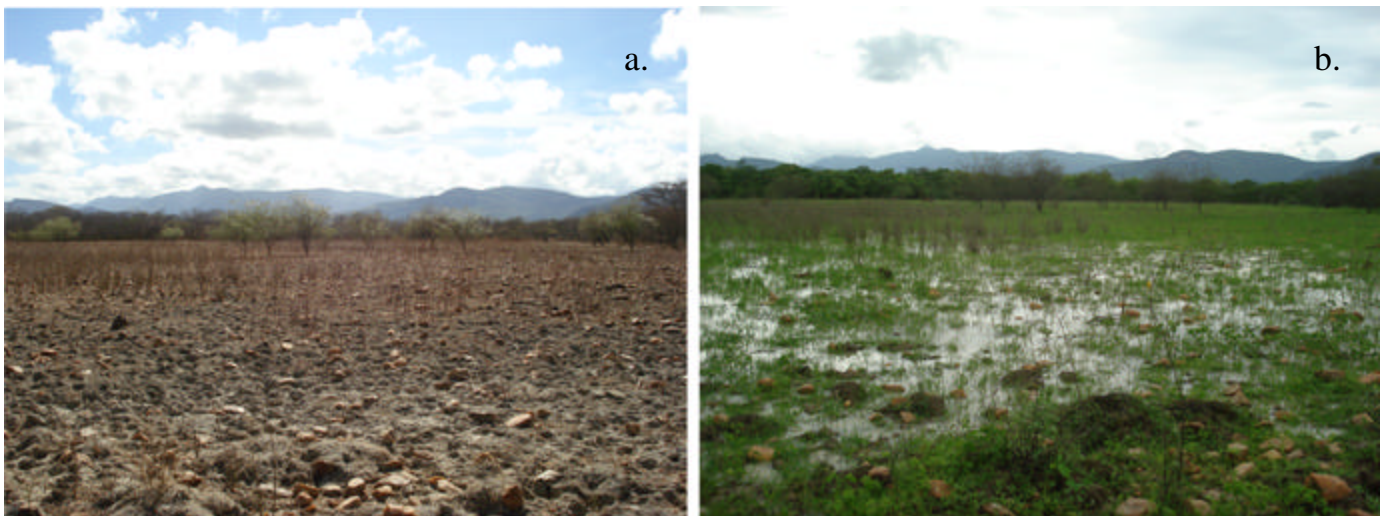


Fig. 3 Alterações ambientais observadas na lagoa das Contendas. (a) Fase seca. (b) Fase úmida.

3.2 Amostragem

Para o estudo da comunidade de macrófitas foi utilizado o método de amostragem pontual também conhecido como método dos pontos (MANTOVANI; MARTINS, 1990), método das agulhas (BUSELATO; BUENO, 1981) ou point sample (YARANTON, 1966).

Entre as variações do método das agulhas, foi utilizada a agulha isolada. Para evitar a inclinação da agulha, o que acarretaria na superestimação do número de interceptações (MUELLER-DUMBOIS; ELLENBERG, 1974) foi acoplado um nível de bolha sobre a haste de fixação da agulha.

O limite espacial da área ocupada pela comunidade foi definido tendo como referência o conceito de macrófitas aquáticas de Irgang e Gastal (1996), por apresentar uma definição mais. A comunidade amostrada foi a que ocupou o solo saturado de água. Os transectos foram traçados tendo-se por base a diferença observada na composição da vegetação das margens ao centro da lagoa. Foram estabelecidos quinze transectos das margens da lagoa ao centro, cada um distou do seguinte dez metros. Em cada transecto foram amostrados vinte pontos, separados dez metros um do outro, perfazendo assim um total de 300 pontos. Esse número permitiu a amostragem de espécies mais raras na comunidade e não apenas as dominantes. Os pontos permaneceram fixos, durante o período de coleta. Para isto foram utilizadas estacas de madeira para marcar os locais do início, meio e término de cada transecto. Assim, a partir de uma estaca colocada na margem da lagoa foi puxada uma corda de 200m até a margem oposta onde outra estaca marcava o fim do transecto. As amostras foram obtidas quinzenalmente durante o período de inundação da lagoa até a dessecação, conforme a existência de condições ambientais de inundação para a sustentação da comunidade de macrófitas aquáticas. A duração da fase úmida na lagoa esta relacionada com o período de precipitação da região que foi de março a julho. Nos pontos amostrados foi registrado o número do ponto, a(s) espécie(s) tocada(s) pela agulha e o número de toques em cada espécie. Estes dados foram utilizados para se obter a frequência ou cobertura absoluta (FA), ou seja, a chance de encontrar uma dada espécie em cem pontos (MANTOVANI; MARTINS, 1990) e o vigor absoluto (VA), que representa a frequência relativa de cada espécie na cobertura, este parâmetro é usado para obtenção de dados relativos à estratificação ou cobertura vertical de uma espécie, e é dependente da forma de vida e desenvolvimento da planta (MANTOVANI; MARTINS, 1990). A soma destes dois índices forneceu o índice de cobertura (IC).

As espécies encontradas nos pontos amostrados foram coletadas e herborizadas (HAYNES; HOLM-NIELSEN, 1984; BRIDSON; FORMAN, 1998). Após a coleta e herborização do material procedeu-se a identificação do material utilizando bibliografia especializada (RENVOIZE, 1984; FROMM-TRINTA 1985; WIERSEMA, 1987; ADAMS, 1994; COOK, 1996; BARRETO, 1997; LUCENÑO *et al.*, 1997; GOMES, 2000; POTT; POTT, 2000; MATIAS, 2007; MELO; SEMIR, 2008). Todas as espécies coletadas e identificadas foram depositadas no Herbário EAC.

Os dados obtidos através da coleta e identificação das espécies foram utilizados para obtenção o índice de riqueza de espécies. Estes dados também foram utilizados na preparação de uma lista de espécies, contendo dados taxonômicos (APG, 2009) e de formas biológicas (IRGANG; GASTAL,1996). Assim como, um perfil da lagoa evidenciando as formas biológicas apresentadas pelas espécies.

3.3 Variáveis ambientais

Foram coletadas amostras da água da lagoa para obtenção de dados referentes às suas características físico-químicas. As coletas foram realizadas também quinzenalmente. As amostras foram coletadas em cinco pontos diferentes da lagoa, sendo dois no centro e três na borda. As amostras coletadas foram transportadas para o laboratório em caixas térmicas com gelo. As medidas de pH, turbidez e condutividade foram tomadas nos respectivos equipamentos, potenciômetro marca Tecnal, modelo Tec – 3mp, turbidímetro modelo AP 2000, marca Policontrol e condutivímetro modelo mCA 150p, marca Tecnopon. Estas medidas foram realizadas no momento da chegada das amostras ao laboratório. Foram determinadas as concentrações de nitrato, através do método do salicilato de sódio (Rodier, 1975) ortofosfato, fósforo total, alcalinidade total, oxigênio dissolvido, demanda bioquímica de oxigênio (APHA, 1998) e Nitrogênio total Kjeldahl (APHA, 1989).

3.4 Análise estatística

Os dados de riqueza de espécies foram relacionados com a variação da coluna d'água para se conhecer as alterações na comunidade de macrófitas aquáticas da lagoa das Contendas.

Para se analisar as relações de dominância das espécies, nos períodos de expansão e retração da lâmina d'água, foi realizada uma análise de componentes principais (PCA) utilizando o índice de cobertura (ICi). Com o objetivo de se conhecer

as variáveis ambientais mais importantes no conjunto de dados e identificar aquelas com forte correlação foi realizada a PCA com os dados padronizados das variáveis ambientais: NTK, nitrato, fosfato total, ortofosfato, alcalinidade, oxigênio dissolvido, demanda bioquímica de oxigênio, pH, condutividade e turbidez. A relação entre as variáveis ambientais e a variação de dominância das espécies foi realizada através de uma análise canônica de correspondência (CCA). Não foram utilizados para esta análise os dados de ICI das duas últimas coletas, pois neste período a lagoa estava totalmente seca e não foi possível obter dados das variáveis ambientais. Estas ordenações foram obtidas utilizando-se o programa Fitopac 2.0 (SHEPHERD, 1996).

A fim de levantar considerações a cerca da co-ocorrência de espécies na comunidade foram elaboradas matrizes de presença/ausência, onde as linhas representam as espécies e as colunas locais ou amostras. Nestas matrizes 1 significa presença e 0 ausência da espécie em determinado local ou amostra. A partir dessas matrizes foi calculado o índice *c* ou “*c-score*” (STONE; ROBERTS, 1990) em diferentes estágios do período de inundação. Este índice foi utilizado como forma de identificar comunidades estruturadas em padrões não aleatórios. O índice *c* mede o número médio de unidades “*checkerboard*” ou pares excludentes entre todos os possíveis pares de espécies. Segundo Gotelli (2000) em análises de co-ocorrência podem ser usados dados de levantamentos aprofundados em ilhas ou manchas de habitats bem definidas, assim como, dados de amostragens de curto prazo em habitats mais homogêneos, como armadilhas, transectos, quadrados, entre outras. Este autor denominou o primeiro tipo de dados de lista de ilhas e o segundo de listas de amostras. Os dados coletados neste trabalho podem ser classificados como lista de amostras. Assim, para se considerar possíveis padrões de co-ocorrência de espécies na comunidade estudada foi calculado o índice *c* para cada estágio do período inundação utilizando o programa EcoSim 7.72. (GOTELLI; ENTSMINGER, 2005). Este programa produz matrizes aleatórias, utilizando um modelo nulo, a partir da matriz construída com os dados observados em campo, produzindo assim matrizes simuladas. Em seguida calcula o índice *c* tanto das matrizes simuladas como da matriz observada e compara estes índices. Neste caso, as simulações foram obtidas utilizando-se um modelo nulo no qual as matrizes simuladas mantiveram os totais das linhas fixos e das colunas equiprováveis. Assim, neste modelo a frequência de ocorrência de cada espécie (totais das linhas) na matriz observada é mantida nas matrizes simuladas e a riqueza de espécies por amostra (totais das colunas) pode variar, embora, todas possuam o mesmo

número médio de espécies. De acordo Gotelli (2000) este modelo nulo se mostrou mais apropriado para análises com listas de amostras. Foram utilizados para produção da matriz os dados de presença/ausência de espécies nos 300 pontos amostrados, permitindo assim ser calculado o *c-score* da comunidade em diferentes estágios do período de inundação.

Outro tipo de análise foi realizada considerando cada estágio do período de inundação ou cada coleta, treze no total, como uma amostra. Assim, a presença/ausência das espécies em cada uma das treze coletas foi considerada como a presença/ausência dessas espécies em cada coluna. Para esta análise foi utilizado outro modelo nulo no qual foram mantidos fixos os totais de linhas e colunas nas matrizes simuladas. Esta decisão foi tomada por que conforme Rooney (2008) o modelo nulo com totais de linhas fixos e colunas equiprováveis é mais apropriado, sobretudo, quando todos os “*sites*” no caso todas as coletas estão disponíveis para todas as espécies. Entretanto, em ambientes úmidos temporários as espécies se estabelecem de acordo com suas características de história de vida e as alterações ambientais (VAN DER VALK, 1981) e, portanto, não apresentam a mesma chance de presença em todas as coletas. Com esta análise foi possível observar diferenças na distribuição das espécies ao longo de todo o período de inundação.

4. RESULTADOS e DISCUSSÃO

4.1 Comunidade de macrófitas aquáticas

Ao longo do período de estudo foram amostradas 30 espécies, estas foram distribuídos em 14 famílias (Tabela 1). As famílias que apresentaram maior ICi na comunidade foram Cyperaceae e Nymphaeaceae. A maior riqueza de espécies foi apresentada pela família Fabaceae, com sete espécies, confirmando a importância desse grupo em áreas inundadas, tanto em relação à dominância quanto a riqueza de espécies (MOREIRA *et al.*, 1992; LOUREIRO *et al.*, 1998; SAUR *et al.*, 1998; SAUR *et al.*, 2000). Segundo Moreira *et al.* (1992) áreas inundadas podem ter condições mais favoráveis a simbiose de rizóbios com espécies de Fabaceae.

As espécies amostradas apresentaram diferentes formas de crescimento (Fig. 4), predominando as anfíbias e emersas. As anfíbias representaram 36,67% das espécies e as emersas 26,67% (Tabela 1). Foram amostradas também espécies flutuantes livres abaixo da superfície (10%) e na superfície (3,33%) e espécies enraizadas com folhas flutuantes (6,67%). A essas porcentagens somam-se 16,67% de indivíduos amostrados em estágio de plântula, os quais foram identificados somente até gênero. Estes foram: *Croton sp.*, *Senna sp.*, *Sesbania sp.*, *Chamaecrista sp.* e *Angelonia sp.* Dessa forma, não foi possível dizer com certeza a forma biológica destes espécimes, entretanto, Mamede e Araújo (2008) identificaram espécies do gênero *Croton* como caméfitos e fanerófitos e do gênero *Angelonia* como terófito. O maior número de espécies emersas e anfíbias encontrado confirma a predominância desses grupos em ecossistemas aquáticos tanto temporários (BOVE *et al.* 2003; SILVA; CARNIELLO 2007) quanto permanentes (POTT *et al.* 1989; MATIAS *et al.* 2003). A grande proporção de emersas que observamos na lagoa estudada pode ter sido favorecido pela pequena profundidade da lagoa, permitindo que elas ocupassem toda a lâmina d'água. O predomínio de macrófitas anfíbias pode ter sido decorrente do caráter temporário da lagoa, com a alternância das fases seca e úmida. Esses resultados indicam que macrófitas aquáticas anfíbias seriam dominantes na lagoa temporária. Essa forma biológica tem estruturas permanentes que permitem sua sobrevivência na estação desfavorável (fase seca) e um sistema de brotamento que lhes permite reconstruir um novo sistema aéreo na estação favorável (fase úmida).

Como esperado, a composição de espécies na lagoa das Contendas sofreu alterações ao longo do tempo. Essas alterações são comumente observadas em ambientes úmidos temporários (VAN DER VALK, 1981; JUNK; PIEDADE, 1997; BOVE, *et al.*, 2003; GAWNE; SHOLZ, 2006). Algumas espécies foram iniciais e registradas apenas nas primeiras amostragens, início da expansão da lâmina d'água, estas foram: *Callisia filiformis*, *Heliotropium elongatum*, *Digitaria ciliaris*, *Echinocloa polystachya* e *Panicum dichotomiflorum*. A espécie *C. filiformis* tem sido registrada como anfíbia em regiões semi-áridas do nordeste brasileiro (FRANÇA *et al.*, 2003). Assim como, *E. polystachya* em áreas alagadas na Amazônia (JUNK; PIEDADE, 1997; BARBOSA *et al.*, 2008) e *P. dichotomiflorum* em áreas costeiras do Rio de Janeiro (BOVE *et al.*, 2003)

Por outro lado, foram registradas algumas espécies tardias, como *Hydrocleys martii*, *Eleocharis barrosii*, *Apalanthe grantensis*, *Utricularia hydrocarpa*, *Paspalum orbiculatum*, *Bacopa aquática* (Fig. 5e). Estas espécies foram observadas somente a partir da sexta amostragem, nos últimos estágios do período de inundação ou no começo da dessecação da lagoa. O aparecimento tardio destas espécies indica que estas necessitam de um período maior de inundação para seu desenvolvimento, confirmando sua condição de espécies características de ambientes aquáticos (FROMM-TRINTA 1985; COOK, 1996; GOMES, 2000; POTT; POTT, 2000; MATIAS, 2007). Algumas espécies foram esporádicas aparecendo poucas vezes na amostragem, como *Echinodorus subalatus*, *Scleria virgata*, *Senna obtusifolia*, *Eichhornia heterosperma* indicando que estas espécies não conseguem persistir na comunidade. Segundo modelo proposto por van der Valk (1981) em ambientes úmidos temporários ocorre uma sucessão de espécies desde o estágio inicial do período de inundação até a total dessecação da lagoa e as alterações abióticas características desses ambientes atuam como agentes de seleção favorecendo diferentes espécies conforme o estágio da sucessão. Ainda segundo este autor as espécies presentes em uma área úmida podem ser divididas em espécies que se estabelecem no período de dessecação, quando não há lâmina d'água e as que se estabelecem apenas em períodos de inundação. Embora este modelo tenha sido baseado em dados de ambientes de regiões com clima temperado, pode-se observar uma dinâmica semelhante na lagoa estudada, uma vez que, algumas espécies estabeleceram-se no início do período chuvoso quando ainda não havia grande quantidade de água parada e posteriormente foram substituídas por espécies que se estabeleceram depois do desenvolvimento da lâmina d'água.

Apesar das mudanças na composição de espécies, ao longo do período de estudo as espécies *Eleocharis mutata*, *Nymphaea lasiophylla*, *Discolobium hirtum*, *Neptunia oleracea* e *Borreria scabiosoides* persistiram por todo o período de amostragem. No entanto, apenas *Eleocharis mutata* e *Nymphaea lasiophylla* forma dominantes ao longo do tempo. As análises de componentes principais (PCA) da comunidade evidenciam a abundância dessas espécies no conjunto total de amostragem (Fig. 6a), *Eleocharis mutata* e *Nymphaea lasiophylla* se destacam no gráfico, enquanto, as demais espécies forma grupos distintos, indicando uma série inicial e final de sucessão.

Quando a PCA foi feita separadamente nos dois períodos, expansão (Fig. 6b) e contração da lâmina d'água (Fig. 6c), observou-se que *E. mutata* foi dominante em quase todo o período. Entretanto, *N. lasiophylla* apresentou maiores índices de cobertura em abril e maio, períodos de maior profundidade média na lagoa (Tabela 1, Fig. 2). A forma de crescimento apresentada pela espécie *N. lasiophylla* (Fig. 5a), folha flutuante, pode ter influenciado a obtenção de um ICi maior no período referido, uma vez que o método dos pontos é influenciado por esta característica (MANTOVANI; MARTINS, 1990) podendo ter favorecido o toque na espécie citada em detrimento de *E. mutata* que apresenta forma biológica emersa (Fig. 5b). Entretanto, a espécie *H. martii* (5c) apresenta mesma forma de crescimento que *N. lasiophylla* e apresentou ICi bem menor, sugerindo que o método possivelmente não seja tão afetado pela forma de crescimento da planta.

Os índices de riqueza de espécies foram correlacionados com os dados de profundidade média da lagoa, apesar de não apresentarem correlação significativa ($p=0,09$) houve tendência para correlação positiva, indicando que a riqueza de espécies apresentou tendência de aumento quando a lagoa apresentou os maiores níveis profundidade, confirmando assim, nossa expectativa de que a riqueza de espécies aumentaria com o aumento da profundidade da coluna d'água.

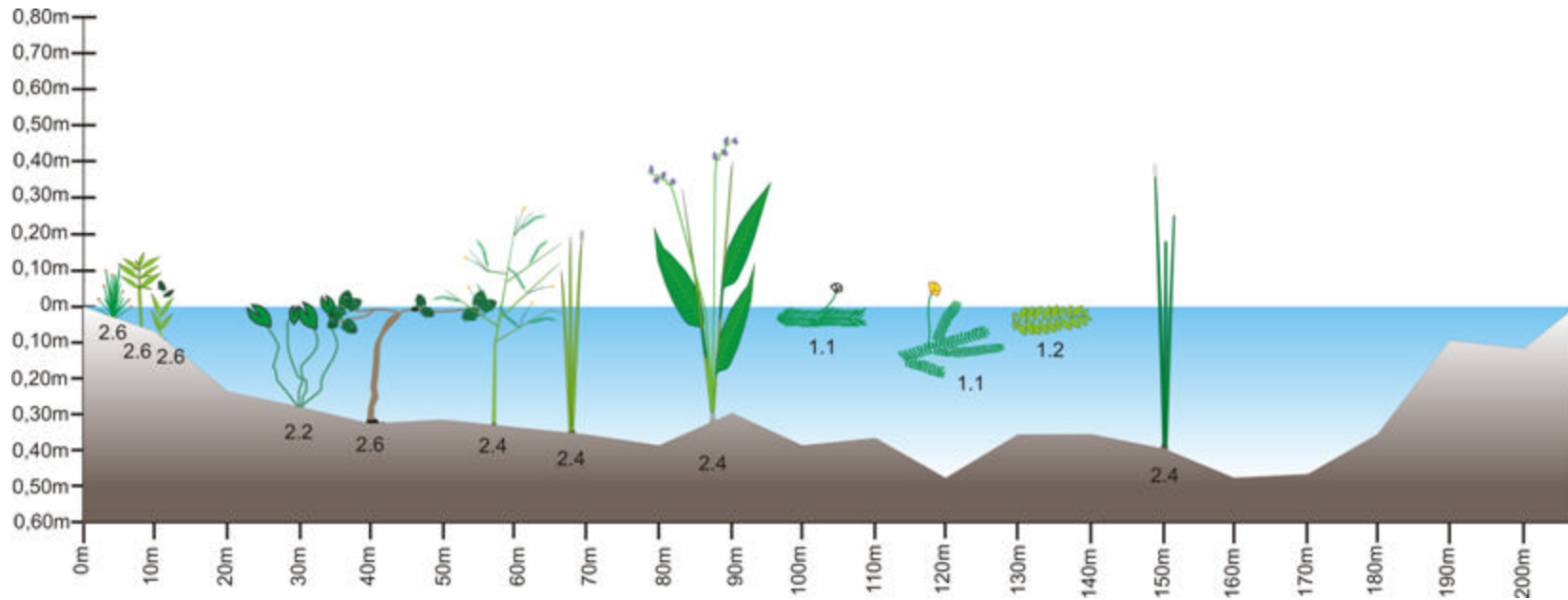


Fig. 4 Perfil da lagoa temporária das Contendas ilustrando as formas biológicas encontradas, conforme Irgang & Gastal (1996). 1. Flutuantes livres: 1.1 abaixo da superfície, 1.2 na superfície; 2. Enraizadas no substrato: 2.2. folhas flutuantes, 2.4 partes vegetativas emergentes, 2.6 Anfíbios tolerantes à seca.

Tabela 1. Lista de espécies. Índices de cobertura em diferentes períodos de coleta. Formas biológicas conforme Irgang & Gastal (1996). 1. Flutuantes livres: 1.1 - abaixo da superfície, 1.2 - na superfície; 2. Enraizadas no substrato: 2.2 - folhas flutuantes, 2.4 - partes vegetativas emergentes, 2.6 - Anfíbias tolerantes a seca.

FAMÍLIA Espécie	Acrônimos	Forma biológica	ICi												
			1 coleta	2 coleta	3 coleta	4 coleta	5 coleta	6 coleta	7 coleta	8 coleta	9 coleta	10 coleta	11 coleta	12 coleta	13 coleta
CYPERACEAE															
<i>Eleocharis mutata</i> (L.) Roem. & Schult.	Elemut	2.4	48	27	48,3	38	54	59	58	75	86,7	92	99	83	40,3
NYMPHEACEAE															
<i>Nymphaea lasiophylla</i> Mart. & Zucc.	Nymplas	2.2	3,33	52	80	71	70,7	59,7	62,3	49,3	29,7	10,7	-	-	-
FABACEAE															
<i>Discolobium hirtum</i> Benth.	Dishir	2.4	-	0,67	1,33	-	2,33	1,33	1,33	2,33	1	0,67	0,67	1,33	1,33
<i>Neptunia oleracea</i> Lour.	Nepole	2.6	6,33	7,66	12,7	8	4	3,67	1,67	2	3,33	4	3,33	2,33	5,67
RUBIACEAE															
<i>Borreria scabiosoides</i> Cham. & Schltldl.	Borsca	2.6	6,33	8,33	6	7,33	8,33	6,33	6	9,33	8,67	7,33	4,67	1	-
COMMELINACEAE															
<i>Callisia filiformis</i> (Martens & Galeotti) D. R. Hunt	Calfil	2.6	-	0,67	0,67	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HELIOTROPIACEAE															
<i>Heliotropium elongatum</i> (Lehm.) Willd.	Helelo	2.6	-	2	2,67	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
POACEAE															
<i>Digitaria ciliaris</i> (Retz.) Koeler	Digcil	2.6	1,33	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Echinochloa polystachya</i> (Kunth) A. Hitch.	Echpol	2.6	1,33	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Panicum dichotomiflorum</i> Michx.	Pandic	2.6	-	0,67	0,67	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ALISMATACEAE															
<i>Hydrocleys martii</i> Seub.	Hydmar	2.2	-	-	-	-	-	-	1,33	-	-	0,67	0,67	-	-
CYPERACEAE															
<i>Eleocharis barrosii</i> Svenson	Elebar	2.4	-	-	-	-	-	-	1,33	5,67	4,67	4,67	3,33	-	-
HYDROCHARITACEAE															
<i>Apalanthe granatensis</i> (Humb. & Bonpl.) Planch.	Apagra	1.1	-	-	-	-	-	-	0,67	0,67	2	4,67	-	-	-
LENTIBULARIACEAE															
<i>Utricularia hydrocarpa</i> Vahl	Utrhyd	1.1	-	-	-	-	-	-	-	0,67	1,33	-	-	-	-
POACEAE															
<i>Paspalum orbiculatum</i> Poir.	Pasorb	2.6	-	-	-	-	-	-	0,67	0,67	0,67	-	0,67	-	-
SCROPHULARIACEAE															
<i>Bacopa aquatica</i> Aubl.	Bacaqu	2.4	-	-	-	-	-	1,33	2	4,67	8,33	2,67	-	-	-
PONTEDERIACEAE															
<i>Eichhornia heterosperma</i> Alexander	Eichet	1.2	-	-	-	-	-	0,67	-	-	-	-	-	-	-
CYPERACEAE															
<i>Scleria virgata</i> (Nees) Steud	Sclvir	2.6	-	-	-	-	-	-	1,33	-	-	-	-	-	-



Fig. 5 Espécies pertencentes à comunidade de macrófitas aquáticas da lagoa das Contendas, evidenciando suas formas biológicas. Detalhe da folha de *Hydrocleys martii* indicado pela seta (c).

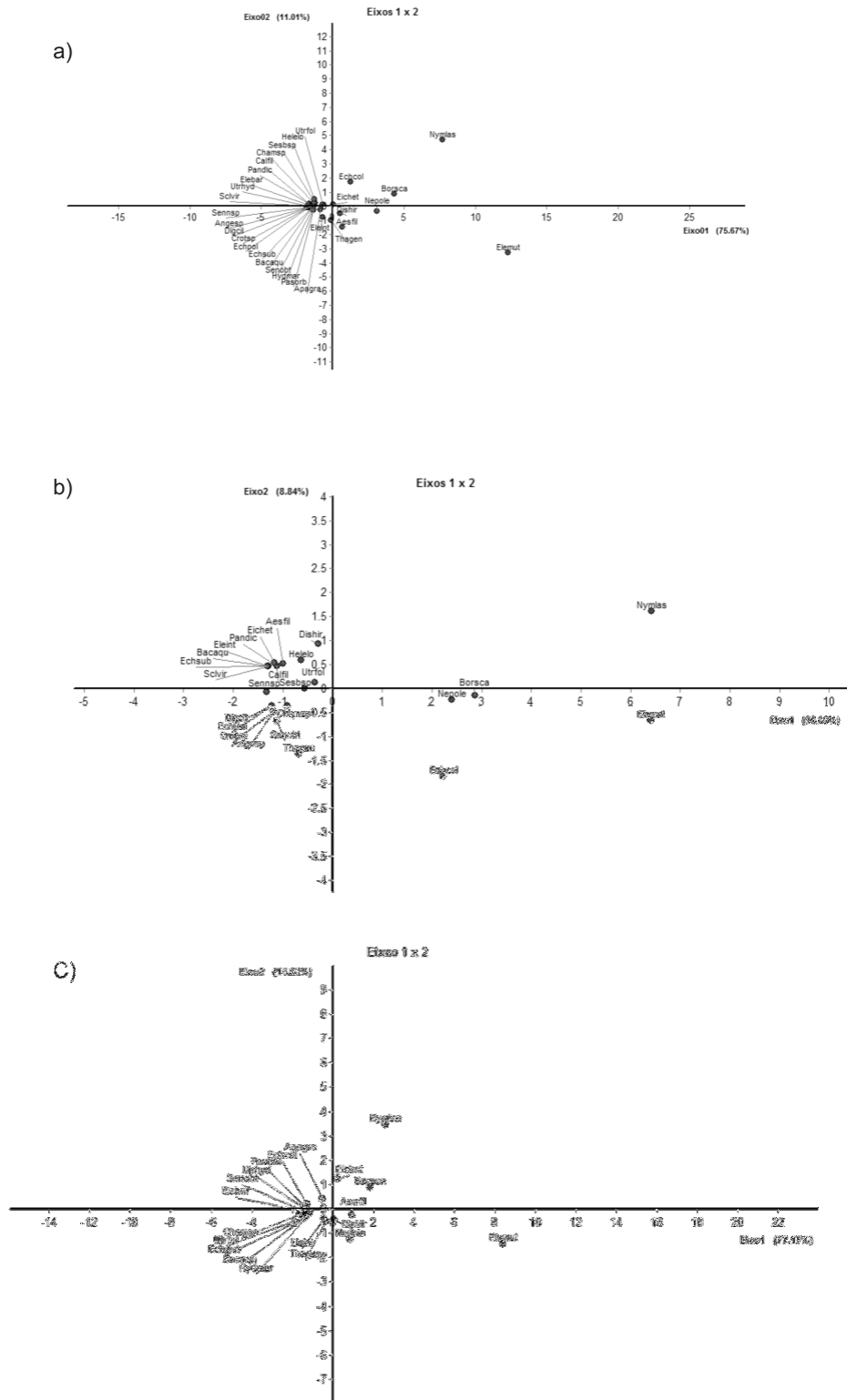


Fig. 6 Diagrama da PCA dos índices de cobertura (ICi) das espécies. (a) em todo o período de amostragem. (b) período de expansão da lâmina d'água – março a maio. (c) período de contração da lâmina d'água – junho a setembro.

4.2 Variáveis ambientais e a comunidade

Durante o processo de inundação, período em que ocorriam chuvas periódicas, houve aumento de nutrientes, como fosfato total, ortofosfato, nitrogênio total (aumentos mais discretos) e nitrato (Fig. 7a e b). Com o avanço do processo de dessecação houve novamente aumento na concentração de nutrientes (fosfato e nitrogênio), assim como da condutividade e turbidez (Fig. 7d e e). Estas características são comuns em dessecação de lagos (TALLING, 1992; THORMANN, 1998; GAWNE AND SCHOLZ, 2006). Por outro lado, houve diminuição nas concentrações de nitrato e ortofosfato formas de nitrogênio e fósforo disponíveis para as plantas no final do período de inundação, indicando que neste período houve provavelmente aumento na absorção destes nutrientes pelas plantas. O pH médio em todo o período de amostragem foi de 6,5 e não foram observadas mudanças acentuadas nesse aspecto, fato atribuído ao tamponamento evidenciado pelos valores de alcalinidade total da lagoa.

As análises de componentes principais (PCA) realizadas com as variáveis ambientais mostraram que a turbidez, oxigênio dissolvido, nitrogênio total, condutividade e alcalinidade apresentaram maior importância, ou seja, maior peso no conjunto de amostras (Fig. 8). Assim, essas variáveis explicam grande parte da variação total do conjunto. Entretanto, como a alcalinidade esteve fortemente correlacionada com a condutividade e a turbidez com oxigênio dissolvido, optou-se por relacionar apenas a turbidez, nitrogênio total e alcalinidade com as espécies de macrófitas, nas análises canônicas de correspondência, devido a importância dessas variáveis para as macrófitas (DODDS, 2002). A correlação observada entre a turbidez e oxigênio dissolvido geralmente pode ser atribuída a aumentos na presença de fitoplâncton na água, entretanto, na lagoa estudada não foi observada a presença de espécies de fitoplâncton capazes de justificar este fato. Portanto, a correlação observada deve-se provavelmente ao revolvimento do solo, com conseqüente aumento da turbidez e na quantidade de oxigênio dissolvido, ocasionado pela necessidade de entrar na lagoa para coleta das amostras.

As mudanças ambientais que ocorrem com a dessecação de lagos, em especial a diminuição da disponibilidade de água, afetam as populações vegetais sujeitas a elas. Segundo, Gawne and Scholz (2006) no estágio final da dessecação os níveis de sal são altos e as condições de dessecação são extremas que não permitem o desenvolvimento de vegetação. Estas alterações constituem um dos motivos pelos quais ocorre a sucessão de espécies em ambientes inundados (VAN DER VALK, 1983).

As análises de ACC mostram que a comunidade de macrófitas aquáticas pode ser dividida em dois grupos principais, um influenciado pela turbidez e outro pela alcalinidade, tendo os dois grupos certa influência do nitrogênio total (Fig. 9).

A disponibilidade de nitrogênio é fundamental para as plantas de forma geral e em áreas inundadas o crescimento das plantas pode ser limitado, entre outras razões, pela baixa disponibilidade deste nutriente (SAUR *et al.*, 2000). Dentre as espécies de macrófitas que estiveram associadas ao nitrogênio, destacam-se as espécies *Senna obtusifolia* e *Thalia geniculata* que apresentaram maior relação com este nutriente. A família Fabaceae representa um grupo importante em áreas inundadas devido à capacidade de algumas espécies desse grupo de manterem a fixação biológica de nitrogênio mesmo em condições de inundação (LOUREIRO *et al.*, 1998).

A alcalinidade na lagoa estudada deve-se à presença de bicarbonatos, fato comum em lagos de água doce (WETZEL, 2000). Esta variável foi importante na comunidade estudada influenciando grande parte das espécies, entre elas, formas submersas como *Apalanthe granatensis* (Fig. 5d). Vestergaard e Sand-Jensen (2000) verificaram que a alcalinidade, causada por altas concentrações de bicarbonato, foi um dos principais fatores que influenciaram a distribuição de macrófitas submersas em lagos da Dinamarca. Segundo esses autores o bicarbonato pode ser utilizado por algumas espécies submersas como fonte de carbono inorgânico.

A capacidade de obtenção do carbonato por plantas submersas é importante porque comumente em lagos de água doce ocorre escassez de dióxido de carbono disponível (MABERLY; SPENCER, 1983).

A presença de carbono principalmente na forma de bicarbonatos ou carbonatos, a rápida fotossíntese, que reduz concentração de carbono total e a lenta difusão deste na água são os principais fatores que causam sua baixa disponibilidade (MABERLY; SPENCER, 1983).

A turbidez representa a absorção da luz pelas partículas em suspensão. Dessa forma, esta variável está associada a disponibilidade de luz para espécies submersas. As espécies associadas à turbidez na ACC foram todas espécies emersas, este dado pode indicar que espécies emersas podem apresentar maior sucesso em períodos de maior turbidez.

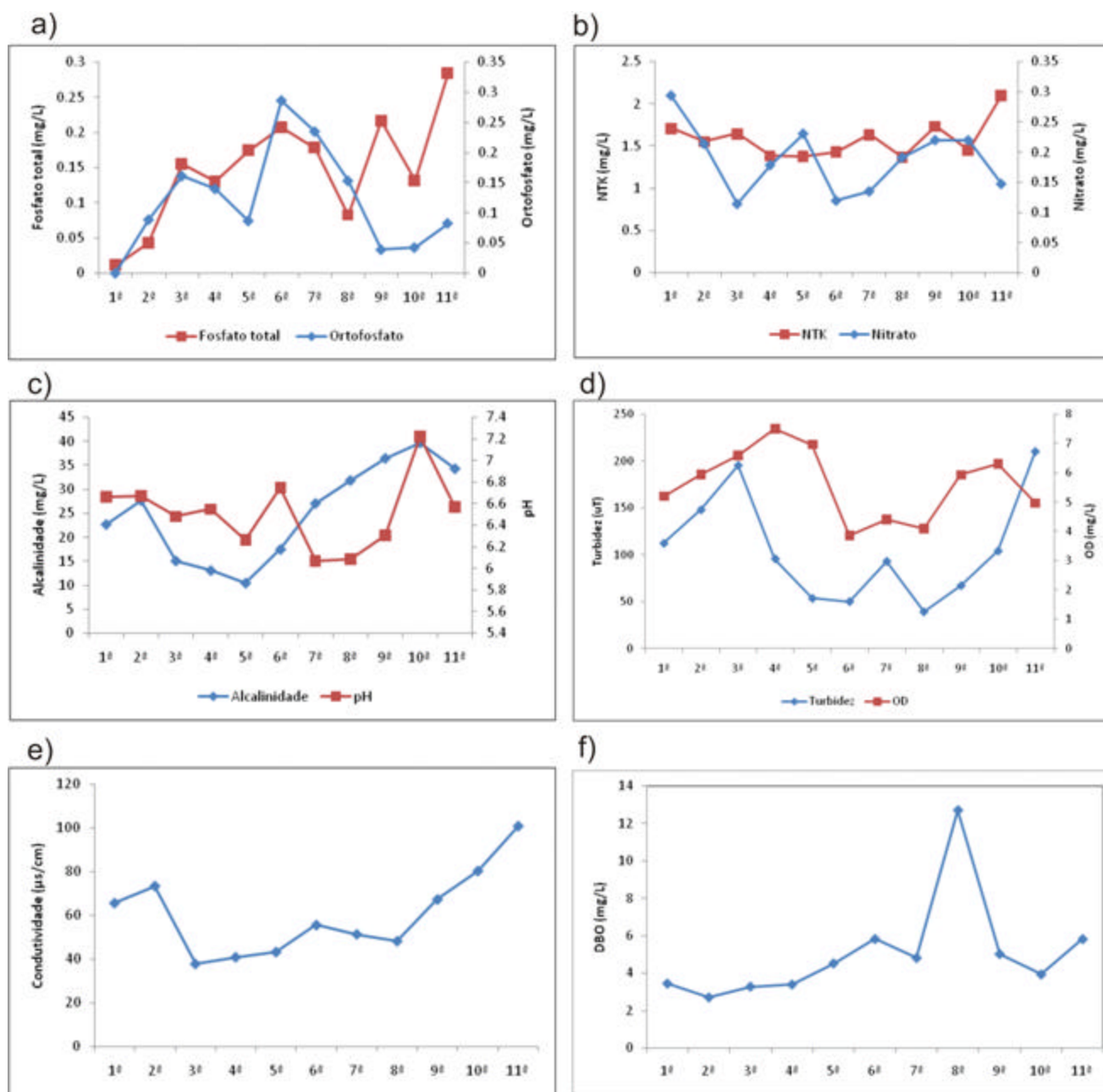


Fig. 7 Variações físico-químicas na Lagoa das contendas. (a) Ortófosfato e Fósforo total. (b) NTK e Nitrato. (c) Alcalinidade e pH. (d) Turbidez e Oxigênio dissolvido – OD. (e) Condutividade. (f) Demanda bioquímica de oxigênio – DBO.

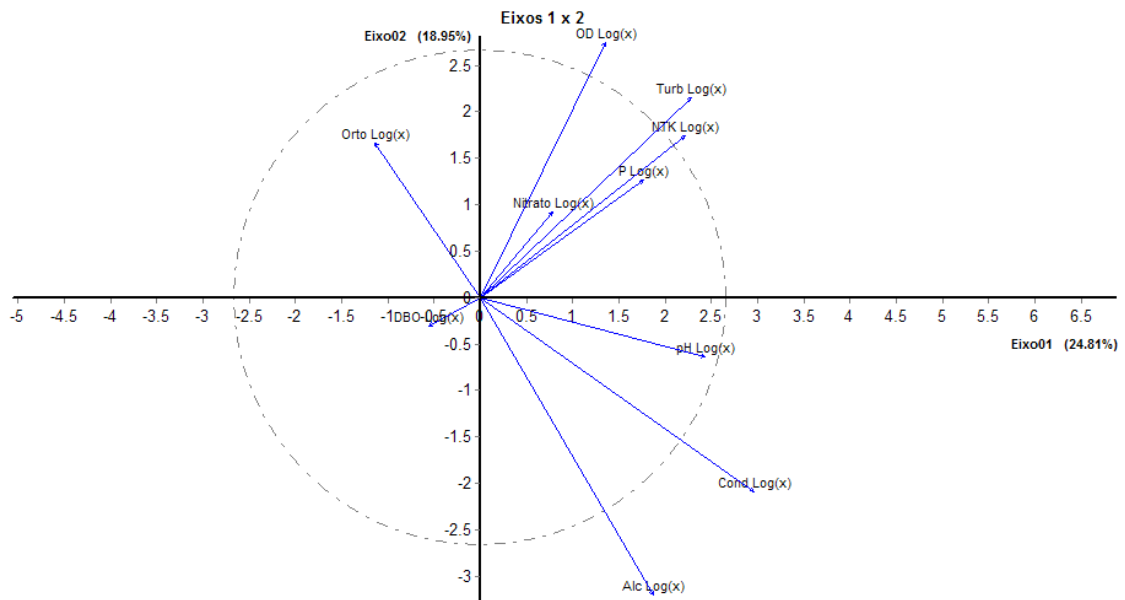
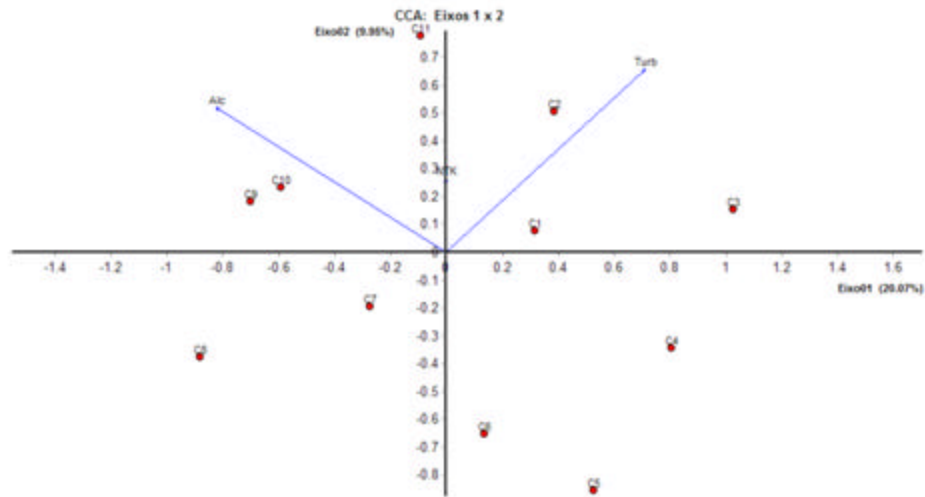


Fig. 8 Análise de PCA das variáveis físico-químicas da Lagoa das Contendas.

a)



b)

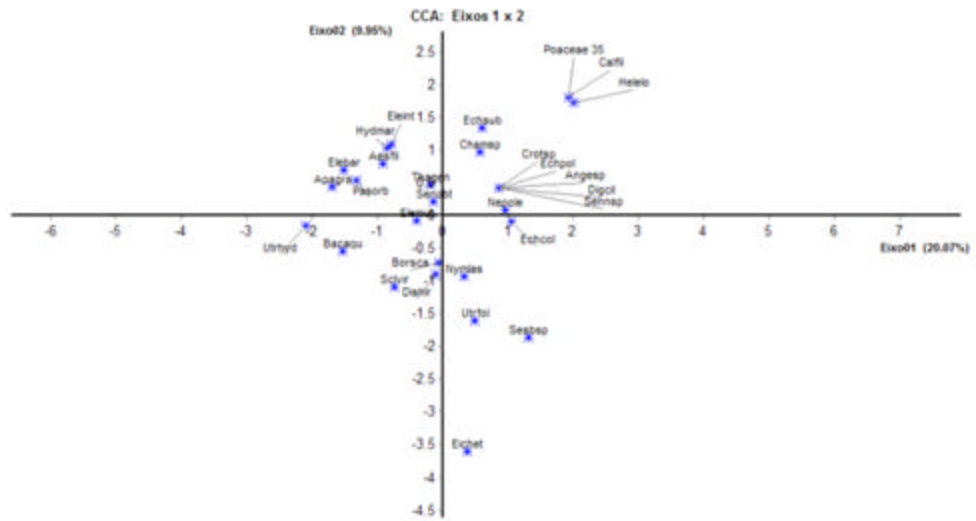


Fig. 9 ACC das espécies e fatores ambientais, eixos 1 e 2. Legenda (ver tabela 1).

4.3 Coexistência de espécies

Quando o índice c foi calculado para cada uma das treze amostragens realizadas, foram obtidos índices significativamente maiores do que o esperado pelo acaso em doze amostragens, apenas na décima terceira, quando a maior parte das espécies não se encontrava mais presente na área, (Fig. 10a-n) o resultado não foi significativo. Este resultado confirma a expectativa de que na comunidade estudada as macrófitas não se distribuem aleatoriamente e isto pode indicar que estão atuando interações negativas entre as espécies como a competição, pois o ambiente amostrado apresenta características e distribuição de espécies relativamente homogêneas, uma vez que a área amostrada ocupa uma área pouco extensa se comparada a ilhas ou continentes. Entretanto, deve-se considerar a diferença de ocupação entre as bordas e o centro da lagoa, uma vez que as macrófitas aquáticas apresentam zonação na sua distribuição ocorrendo nas bordas úmidas mais espécies anfíbias e emergentes (POTT *et al.*, 1989) como foi observado na lagoa estudada, com predominância de espécies anfíbias e emergentes nas bordas (*B. scabiosoides*, *B. aquática*, *P. orbiculatum*, *S. obtusifolia*). Entretanto, foram também encontradas espécies emergentes em toda a extensão da lagoa, principalmente devido a baixa profundidade apresentada, com no máximo 85 cm. Algumas espécies foram encontradas somente na região mais central da lagoa (*T. geniculata*, *H. martii*). Dessa forma, apesar dos resultados significantes do índice c para competição deve-se ponderar que outros fatores além da competição, como a distribuição das espécies conforme as características abióticas do local podem estar influenciando estes resultados.

Quando a análise foi realizada considerando todo o período de inundação a comunidade apresentou o valor do índice c significativamente maior do que os das matrizes simuladas, indicando que esta comunidade apresentou um grande número de pares excludentes, ou seja, onde uma espécie ocorria a outra não ocorria (Fig. 11).

Este resultado parece consistente com o cenário observado no campo, pois, indica que as espécies ocuparam o ambiente em estágios ou amostragens diferentes. Assim, considerando que há uma sucessão de espécies ao longo dos processos de expansão e contração da lâmina d'água era previsível que as espécies apresentassem um padrão não aleatório de ocupação do espaço ao longo do período de inundação. Entretanto, a sucessão de espécies em ambientes úmidos temporários deve-se, sobretudo, às mudanças nas condições ambientais, que seleciona espécies com requerimentos diferentes e não às interações bióticas (VAN DER VALK, 1981).

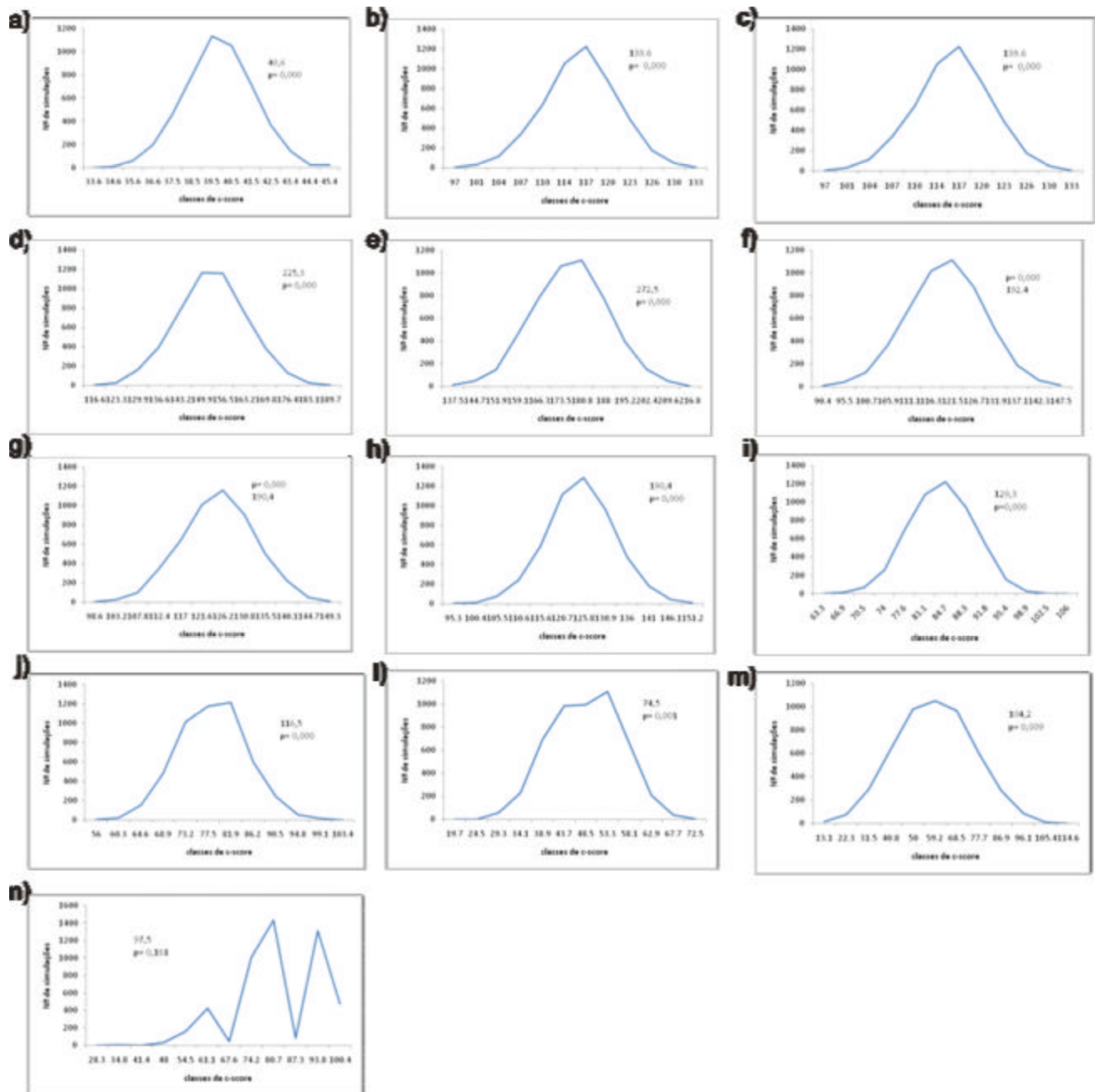


Fig. 10 Curva de probabilidade para os valores simulados de c-score, nas 13 amostragens. O gráfico a) corresponde a primeira amostragem, o b) a segunda e assim sucessivamente até o gráfico n) que corresponde a décima terceira.

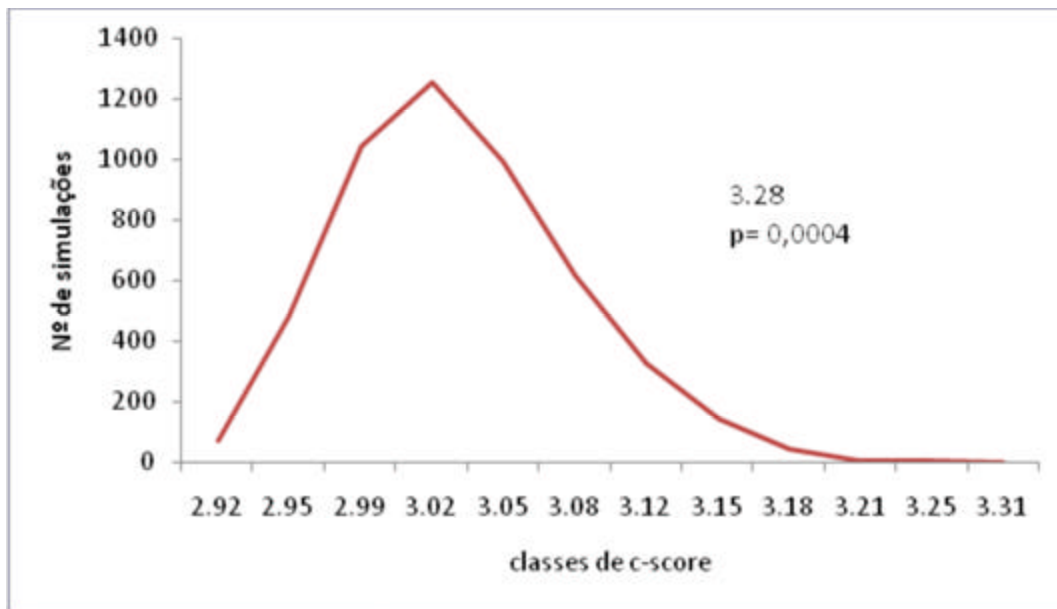


Fig. 11 Curva de probabilidade para os valores simulados de índice c, considerando todo o período de inundação.

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

As alterações observadas, ao longo do período de inundação, na composição e abundância de espécies confirmaram a expectativa de que haveria mudanças na estrutura da comunidade e mostraram que esta comunidade comporta-se como outras submetidas a alterações ambientais semelhantes. Foi observado que a comunidade apresenta uma sucessão de espécies neste período, algumas se estabeleceram no início da expansão da lâmina d'água, com alguns exemplares de espécies da vegetação circundante, e posteriormente são substituídas por outras espécies mais características de ambientes aquáticos, mostrando que as variações neste ambiente selecionam as espécies conforme suas características e assim promovem a sucessão de espécies, confirmando assim, que as mudanças na estrutura da comunidade estão relacionadas às alterações nas variáveis ambientais. Considerando todo o período de inundação de 2009 observou-se que as espécies *Nymphaea lasiophylla* e *Eleocharis mutata* foram dominantes, entretanto, *Nymphaea lasiophylla* mostrou maiores índices de cobertura no período de expansão da lâmina d'água enquanto *Eleocharis mutata* permaneceu com índices de cobertura bastante significativos até o final do período de contração da lâmina d'água, indicando possivelmente que esta espécie apresenta maior resistência às alterações ambientais e ampla plasticidade ecológica, pois se manteve em o solo apenas úmido, sem a necessidade de lâmina d'água.

A relação das variáveis físico-químicas com o índice de cobertura das espécies mostrou que algumas espécies são mais influenciadas por determinadas variáveis conforme suas características de história de vida. Deste modo, pode-se pensar que como as diferentes variáveis ambientais observadas não afetam todas as espécies da mesma forma isto pode permitir que as alterações dessas variáveis ao longo do período de inundação, afetem as espécies de formas diferentes e contribuam para a coexistência destas.

O índice c mostrou que considerando as diferentes amostragens no período de inundação, ou seja, a distribuição espacial da comunidade, as espécies apresentaram um padrão não aleatório, indicando que predominaram as interações entre as espécies nestas amostragens. O que é consistente com o observado em campo, pois o espaço é limitado e as espécies ocupam toda a extensão da lâmina d'água. Entretanto, ressalta-se que embora as espécies possam estar competindo na comunidade este padrão não aleatório pode ser devido a distribuição característica das macrófitas, que apresentam

zonação, diferindo com relação as espécies que ocupam a borda e o centro. Considerando todo o período de inundação como uma amostragem, ou seja, a variação das espécies ao longo do tempo, observou-se um padrão não aleatório de distribuição das espécies, com diferentes espécies presentes em diferentes amostragens, o que é compatível com o processo de sucessão de espécies observado.

Para se compreender melhor como a comunidade se estrutura e apresenta a distribuição e composição de espécies observadas são necessários novos estudos nessa comunidade, comparando períodos de inundação diferentes, que apresentem intensidades pluviométricas diferentes, uma vez que o semi-árido brasileiro é caracterizado por apresentar períodos chuvosos com diferentes intensidades tanto em duração como em volume pluviométrico. E assim, verificar se o padrão, a composição e distribuição de espécies observados se mantêm ou se estes variam em diferentes intensidades pluviométricas mostrando um padrão em uma escala de tempo maior.

REFERÊNCIAS

- ABRAMS, P. The theory of limiting similarity. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, v. 14, p. 359-376, 1983.
- ADAMS, C.D. Cyperaceae. In: DAVIDSE, G.; SOUZA, M.; CHATER, A.O. (Eds.), **Flora Mesoamericana**. Alismataceae a Cyperaceae. London: Universidad Nacional Autónoma de México. Missouri Botanical Garden. The Natural History Museum, 1994. p. 402-485.
- ADIS, J.; MARQUES M. I.; WANTZEN, K. M. First observations on the survival strategies of terricolous arthropods in the northern Pantanal wetland of Brazil - scientific note. **Andrias** , v. 15, p. 127-128, 2001.
- ANDRADE-LIMA, D. The Caatingas *Dominium*. **Rev. Bras. Bot.**, São Paulo, v. 4, p. 149-153. 1981.
- APG. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. **Bot. J. of the Linn. Soc.**, v. 161, p. 105-121. 2009.
- APHA. **Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater** 17. ed. Washington D.C.: American Public Health Association, 1989.
- APHA. **Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater** 20. ed. Washington D.C.: American Public Health Association, 1998.
- BARBOSA, K.M.N.; PIEDADE, M.T.F.; KIRCHNER, F.F. Estudo temporal da vegetação herbácea da várzea da Amazônia Central. **Floresta**, Paraná, v. 38, p. 89-96, Jan/Mar, 2008.
- BAYLEY, P.B. The limits of limnological theory and approaches as applied to river-floodplain systems and their fish production. **Trop. Ecol. & Dev.**, p. 739-746, 1980.
- BARRETO, R.C. **Levantamento das espécies de Commelinaceae R. Br. Nativas do Brasil**. 1997. 490 f. Tese. Universidade de São Paulo, São Paulo.
- BOSCHILIA, S. M.; OLIVEIRA, E. F.; THOMAZ, S. M. Do aquatic macrophytes co-occur randomly? An analysis of null models in a tropical floodplain. **Oecologia**, v. 156, p. 203-214. 2008.

BOULTON, A. J.; BROCK, M. A. **Australian Freshwater Ecology: Processes and Management**. Gleneagles Publishing, Adelaide, Australia. 1999.

BOVE, C. P.; GIL, A. S. B.; MOREIRA, C. B.; ANJOS, R. F. B. Hidrófitas fanerogâmicas de ecossistemas aquáticos temporários da planície costeira do estado do Rio de Janeiro, Brasil. **Acta Bota. Bras.**, v. 17, p. 119-135. 2003.

BRIDSON, D.; FORMAN, L. **The herbarium handbook**. Kew: Royal Botanical Garden, 1998. 334p.

BUSELATO, T.C.; BUENO, O.L. Composição florística de dois campos localizados no município de Montenegro, Rio Grande do Sul, Brasil. **Iheringia Ser. Bot.**, Porto Alegre, v. 26, p. 65-84, 1981.

CASANOVA, M. T.; BROCK, M. A. How do depth, duration and frequency of flooding influence the establishment of wetland plant communities? **Plant Ecol.**, v. 147, p. 237-250, 2000.

CHAMBERS, P. A.; PREPAS, E. E. Competition and coexistence in submerged aquatic communities: the effects of species interactions versus abiotic factors. **Freshw. Biol.**, v. 23, p. 541-550, 1990.

CHESSON, P. A need for niches? **Trends Ecol. & Evol.**, v. 6, p. 26-28, 1991.

CHESSON, P. Multispecies competition in variable environments. **Theor. Popul. Biol.**, v. 45, p. 227-276, 1994.

CHESSON, P. General Theory of Competitive Coexistence in Spatially-Varying Environments. **Theor. Popul. Biol.**, v. 58, p. 211-237. 2000.

CHESSON, P.; GEBAUER, R. L. E.; SCHWINNING, S.; HUNTLY, N.; WIEGAND, K.; ERNEST, M. S. K.; SHER, A.; NOVOPLANSKY, A.; WELTZIN, J. F. Resource pulses, species interactions and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. **Oecologia**, v. 141, p. 236-253, 2004.

COLE, M.M. Cerrado, Caatinga and Pantanal: the distribution and origin of the savanna vegetation of Brazil. **Geogr. J.**, v. 126, n. 2, p. 168-179, 1960.

CONNELL, J.H. Diversity in tropical forests and coral reefs. **Sci.**, v. 199, p 1302-1309, 1978.

CONNOR, E.F.; SIMBERLOFF, D. The Assembly of Species Communities: Chance or Competition? **Ecol.**, Washington, v. 60, n. 6, p. 1132-1140, Dez, 1979.

COOK, C.D.K. **Aquatic plant book**. Amsterdam: SPB Academic Publishing, 1996. 228p.

COOPS, H.; BEKLIÖGLU, M.; CRISMAN, T. The role of water-level fluctuations in shallow lake ecosystems – workshop conclusions. **Hydrobiol.**, p. 23-27, 2003.

CUNHA, L.O.; FONTES, M.A.L.; OLIVEIRA, A.D.; OLIVEIRA-FILHO, A.T. Análise multivariada da vegetação como ferramenta para avaliar a reabilitação de dunas litorâneas mineradas em Mataraca, Paraíba, Brasil. **Rev. Árvore**, Viçosa, v. 27, n. 4, p. 503-515, 2003.

DEN HARTOG, C.; VAN DER VELDE, G. Structural aspects of aquatic plant communities. In: SYMOENS, J. J. **Vegetation of inland waters**: Handbook of vegetation science. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1988. 385p.

DIAMOND, J.M. Assembly of species communities. In: CODY, M.L.; DIAMOND, J.M. (Eds.) **Ecology and evolution of communities**. Massachusetts: Harvard University Press, 1975. cap. 14, p. 342-444.

DODDS, W. K. **Freshwater ecology**. Concepts and Environmental Applications. San Diego: Academic Press, 2002. 569p.

ESTEVEES, F. A. Comunidade de Macrófitas Aquáticas (20). **Fundamentos de limnologia**. Rio de Janeiro: Interciência, 1998. p. 316-373.

FRANÇA, F.; MELO, E.; GÓES NETO, A.; ARAÚJO, D.; BEZERRA, M.G., RAMOS, H.M.; CASTRO, I.; GOMES, D. Flora vascular de açudes de uma região do semi-árido da Bahia, Brasil. **Acta Bot. Bras.**, São Paulo, v. 17, p. 549-559, 2003.

FRANZÉN, D. Plant species coexistence and dispersion of seed traits in a grassland. **Ecogr.**, Oxford, v. 27, p. 218-224, 2004.

FROMM-TRINTA, E. Lenthibulariaceae do Brasil. Urticulárias aquáticas I. Espécies da região Nordeste. **Bradea** v. 5, p. 188-21, 1985.

GAUSE, G.F. Experimental studies on the struggle for existence. **J. exp. biol.**, v. 9, n. 4, p. 389-402, 1932.

GAWNE, B.; SCHOLZ, O. Synthesis of a new conceptual model to facilitate management of ephemeral deflation basin lakes. **Lakes & Reserv.: Res. Manag.**, Oxford, v. 11, n. 3, p. 177-188, 2006.

GIACOMINI, H.C. Os mecanismos de coexistência de espécies como vistos pela teoria ecológica. **Oecologia Bras.**, Rio de Janeiro, v. 11, n. 4, p. 521-543, 2007.

GLEASON, H. A. Further views on the succession concept. **Ecol.**, Washington, v. 8, n. 3, p. 299-326, Jul, 1927.

GOMES, V.S. **Levantamento das espécies de Pontederiaceae Kunth nativas do Brasil**. 2000. 102f. Dissertação. Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2000.

GOPAL, B.; GOEL, U. Competition and Allelopathy in Aquatic Plant Communities. **Bot. Rev.**, v. 59, p. 155-201, 1993.

GOTELLI, N.J. Null model analysis of species co-occurrence patterns. **Ecol.**, Washington, v. 81, n. 9, p. 2606-2621, 2000.

GOTELLI, N.J.; MCCABE, D.J. Species co-occurrence: A meta-analysis of J. M. Diamond's assembly rules model. **Ecol.**, v. 83, n. 8, p. 2091-2096, 2002.

GOTELLI, N.J.; ENTSMINGER, G.L., 2005. **EcoSim**: Nulls models Software for Ecology. Version 7. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. Jericho, VT 05465. <<http://garyentsminger.com/ecosim.htm>>. Acesso em: 19 Nov. 2008.

HAYNES, R.R.; HOLM-NIELSEN, L.B. Techniques for collecting aquatic and marsh plants. **Ann. Mo. Bot. Gard.**, v. 71, p. 229-231, 1984.

HUTCHINSON, G. E. **Concluding remarks. Cold spring harbor symposium on quantitative biology**, v. 22, p. 415-427, 1957.

HUSTON, M. A.; SMITH, T. M. Plant succession: life history and competition. **Am. Nat.**, v. 129, p. 678-707. 1987.

IRGANG, B.E.; GASTAL JR., C. V. de S. **Macrófitas Aquáticas da Planície Costeira do RS**. Porto Alegre. 1996. 290 p.

JUNK, W.J. Aquatic plants of the Amazon Rivers. In: Davies, B.R.; Walter, K.F. (Eds.), **The ecology of rivers systems**. Dordrecht: Dr W. Junk Publishers, 1986. p. 319-377.

JUNK, W.J.; PIEDADE, M.T.F. Plant life in the floodplain with special reference to herbaceous plants. In: Junk, W.J. (Ed.), **The central Amazon floodplain**: Ecology of a pulsing system. Berlin: Springer, p. 147-181, 1997.

JUNK, W. J.; WANTZEN, K. M. The flood pulse concept: new aspects, approaches, and applications – an update. In: WELCOMME, R. L.; PETR, T. (Eds.) **Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries**, Food and Agriculture Organization & Mekong River Commission. FAO Regional Office for Asia and the Pacific. Bangkok: RAP Publication, v. 2, 2004. p. 117–140.

KAUTSKY, L. Life strategies of aquatic soft bottom macrophytes. **Oikos**, v. 53, p. 126-135, 1988.

KINGSFORD, R. T. Wetlands of the world's arid zones. 1997. In: RAMSAR CONVENTION ON WETLANDS, 1971, Ramsar. **Estudo**. Disponível em: <http://www.ramsar.org/about_arid.htm>. Acesso em: 10/11/2008.

KOTTEK, M.; GRIESER, J.; BECK, C.; RUDOLF, B.; RUBEL, F. World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated. **Meteorol. Z.**, Berlin, v. 15, n. 3, p. 259-263, Jun, 2006.

LEVIN, S. A. Community equilibria and stability, and an extension of competitive exclusion principle. **Am. Nat.**, v.104, p. 413-423. 1970.

LOUREIRO, M.F.; JAMES, E.K.; FRANCO, A.A. Nitrogen fixation by legumes in flooded regions. **Oecologia Bras.**, Rio de Janeiro, v. 4, p. 195-233. , 1998.

LOWE-MACCONNEL, R. H. **Fish communities in tropical freshwaters: Their distribution, ecology and evolution**. London, New York: Longman, 1975. 337 p.

LUCEÑO, M.; ALVES, M.V.; MENDES, A.P. **Catálogo florístico y claves de identificación de las ciperáceas de los Estados de Paraíba y Pernambuco (Nordeste del Brasil)**. Ann. Jard. Bot. Madr. v.57, p. 67-100, 1997.

MACARTHUR, R.; LEVINS, R. Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. **Proc. Natl. Acad. Sci. USA**, v. 51, p. 1207-1210, 1964.

MACARTHUR, R.; LEVINS, R. The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. **Ame. Nat.**, v. 101, p. 377-385, 1967.

MALTCHIK, L.; COSTA, M.A.J., DUARTE, M.C.D. Inventory of Brazilian semiarid shallow lakes. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 71, p. 801-808, 1999.

MCGEHEE, R.; ARMSTRONG, R. A. Some mathematical problems concerning the ecological principle of competitive exclusion. **J. Differ. Equ.**, v. 23, p. 30-52, 1977.

MALTCHIK, L; PEDRO, F. Biodiversity community stability? Results of semiarid shallow lakes. **J. Braz. Assoc. Adv. Sci.** v. 52, n. 2, p. 127-130, Abr, 2000.

MAMEDE, M.A.; ARAÚJO, F.S. Effects of slash and burn practices on a soil seed bank of caatinga vegetation in Northeastern Brazil. **J. Arid. Environ.** v.72, p. 458-470, 2008.

MANTOVANI, W.; MARTINS, F.R. O método de pontos. **Acta Bot. Bras.**, São Paulo, v. 4, n. 2, p. 95-122, 1990.

MABERLY, S.C.; SPENCE, D.H.N. Photosynthetic Inorganic Carbon use by Freshwater Plants. **J. Ecol.**, Oxford, v. 71, n. 3, p. 705-724, 1983.

MATIAS, L.Q. O gênero *Echinodorus* (Alismataceae) no domínio da caatinga brasileira. **Rodriguésia**, v. 58, n. 4, p. 473-774, 2007.

MELLO, J.I. M.; SEMIR, J. Taxonomia do gênero *Heliotropium* L. (Heliotropiaceae) no Brasil. **Acta Bot. Bras.**, São Paulo, v. 22, n. 3, p. 754-770, 2008.

MUELLER-DUMBOIS, D.; ELLENBERG, H. **Aims and methods of vegetation ecology**. New York: John Wiley & Sons, 1974. 547p.

MOREIRA, F.M.S.; SILVA, M.F., FARIA, S.M. Occurrence of nodulation in legume species in the Amazon region of Brazil. **New Phytologist**, v. 121, p. 563-570, 1992.

MULDERIJ, G.; MOOIJ, W. M.; VAN DONK, E. Allelopathic growth inhibition and colony formation of the green alga *Scenedesmus obliquus* by the aquatic macrophyte *Stratiotes aloides*. **Aquat. Ecol.**, v. 39, p. 11-21, 2005.

NAKASHIZUKA, T. Species coexistence in temperate, mixed deciduous forests. **Trends Ecol. & Evol.**, v.16, p. 205-210, 2001.

NUNES, Y. R. F.; MENDONÇA, A. V. R.; BOTEZELLI, L.; MACHADO, E. L. M.; OLIVEIRA-FILHO, A. T. Variações da fisionomia, diversidade e composição de guildas da comunidade arbórea em um fragmento de floresta semidecidual em Lavras, MG. **Acta Bot. Bras.**, v. 17, n. 2, p. 213-229, 2003.

OSTROFSKY, M. L.; ZETTLER, E. R. Chemical defences in aquatic plants. **J. Ecol.**, v. 74, p. 279-287, 1986.

POTT, V.J.; BUENO, N.C.; PEREIRA, R.A.C.; DE SALIS, S.M., VIEIRA, N.L. Distribuição de macrófitas aquáticas numa lagoa na fazenda Nhumirim, Nhecolândia, Pantanal, MS. **Acta Bot. Bras.**, São Paulo, v. 3, N. 2, p. 153-168, 1989.

POTT, V.J.; BUENO, N. C.; SILVA, M.P. Levantamento florístico e fitossociológico de macrófitas aquáticas em lagoas da Fazenda Leque, Pantanal, MS. In: CONGRESSO DA SOCIEDADE BOTÂNICA DE SÃO PAULO, 8., 1992, Campinas. **Anais...** Campinas: SBSP/UNICAMP/IAC, 1992. p. 91-99.

POTT, V.J., POTT, A. **Plantas aquáticas do Pantanal**. Brasília: Embrapa, 2000.

ROCHA, C. T.; COSTA, C. S. B. Ordenação e distribuição das macrófitas aquáticas vasculares de um pequeno lago de águas doces e rasas em Rio Grande (RS). **Cienc. e Cult.**, v. 40, p. 164-172. 1988.

RODIER, J. **L'analyse de l'eau: eaux naturelles, eaux résiduaires, eaux de mer** Paris: Dunod, 1975.

RENVOIZE, S.A. **The grasses of Bahia**. Kew: Royal Botanical Gardens, 1984.

ROONEY, T. P. Comparison of co-occurrence structure of temperate forest herb-layer communities in 1949 and 2000. **Acta oecologica** v. 34, p. 354-360., Ago, 2008.

SAUR, E., BONHÊME, I., NYGREN, P., IMBERT, D. Nodulation of *Pterocarpus of?cinalis* in the swamp forest of Guadeloupe (Lesser Antilles). **J. Trop. Ecol.** v. 14, p. 761-770, 1998.

SAUR, E., CARCELLE, S., GUEZENNEC, S., ROUSTEAU, A. Nodulation of legume species in wetlands of Guadeloupe (Lesser Antilles). **Wetl.** v. 20, n.4, p. 730-734, 2000.

SCARANO, F. R.; DIAS, A. T. C. A importância de espécies no funcionamento de comunidades e ecossistemas. In: COELHO, A. S.; LOYOLA, R. D.; SOUZA, M. B. G. **Ecologia teórica: desafios para o aperfeiçoamento da ecologia no Brasil**. Belo Horizonte: O lutador, 2004. p. 43-59.

SCHEFFER, M.; JEPPESEN, E. Regime Shifts in Shallow Lakes. **Ecosyst.**, v.10, p. 1-3, 2007.

SCHEFFER, M.; VAN NES, E. H. Shallow lakes theory revisited: various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and lake size. **Hydrobiol.**, v. 584, p. 455-466, 2007.

SCULTHORPE, C. D. **The biology of aquatic vascular plants**. London: Edward Arnold (Publishers), 1967.

SHEPHERD, G.J. FITOPAC versão 2.0., Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 1996.

SOUZA, M.J.N. Regionalização do Ceará. In: Lima, L.C. **Compartimentação Territorial e Gestão Regional do Ceará**. Fortaleza : FUNECE, 2000, p. 186-268.

STONE, L.; ROBERTS, A. The checkerboard score and species distributions. **Oecologia** v. 85, p. 74-79, 1990.

TALLING, J.F. Environmental regulation in African shallow lakes and wetlands. **Rev. Hydrobiol. Trop.** v. 25, n. 2, p. 87-114, 1992.

THORMANN, M.; BAYLEY, S.; SZUMIGALSKI, A. Effects of hydrologic changes on aboveground production and surface water chemistry in two boreal peatlands in Alberta: implications for global warming. **Hydrobiol.** v. 362, p. 171-183, 1998.

VAN DER VALK, A.G. Succession in Wetlands: A Gleasonian Approach. **Ecol.**, Washington, v. 62, n. 2, p. 688-696, 1981.

VAREJÃO-SILVA, M.A. **Programa Balanço Hídrico**. Recife: UFRPE/FUNCEME, 1990.

VESTERGAARD, O.; SAND-JENSEN, K. Alkalinity and trophic state regulate aquatic plant distribution in Danish lakes. **Aquat. Bot.** v. 67, p. 85-107, 2000.

VOLTERRA, V. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. **Nature**, Londres, v. 118, p. 558-560, 1926.

WANG, J.; YU, D.; XIONG, W.; HAN, Y. Above- and belowground competition between two submersed macrophytes. **Hydrobiol.**, v. 607, p. 113-122, 2008.

WANTZEN, K.; MACHADO, F.; VOSS, M.; BORIS, H.; JUNK, W. Seasonal isotropic shifts of the Pantanal wetland, Brazil. **Aquat. Sci.** v. 64, p. 239-251, 2002.

WETZEL, R.G. Limnological analyses. New York: Springer, 2000. 459p.

WIERSEMA, J.H. A monograph of *Nymphaea* sungenus *Hydrocallis* (Nymphaeaceae). **Brittonia**, v. 36, p. 213-222, 1987.

WILLIAMS, D.D. **The biology of temporary waters**, New York: Oxford University Press Inc., 2006. 337p.

YARRANTON, G.A. A plotless method of sampling vegetation. **J. Ecol.**, v. 54, n. 1, p. 229-237, 1966.

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)