

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ  
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE AMBIENTES  
AQUÁTICOS CONTINENTAIS

PRISCILLA DE CARVALHO

Diversidade e estabilidade das comunidades de macrófitas aquáticas em dois  
ambientes subtropicais

Maringá  
2009

# **Livros Grátis**

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

Milhares de livros grátis para download.

PRISCILLA DE CARVALHO

Diversidade e estabilidade das comunidades de macrófitas aquáticas em dois ambientes subtropicais

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ciências Ambientais.

Área de concentração: Ciências Ambientais.

Orientador: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz

Maringá  
2009

"Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)"  
(Biblioteca Setorial - UEM. Nupélia, Maringá, PR, Brasil)

C331d Carvalho, Priscilla de, 1980-  
Diversidade e estabilidade das comunidades de macrófitas aquáticas em dois ambientes subtropicais / Priscilla de Carvalho. -- Maringá, 2009.  
114 f. : il. (algumas color.).  
Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2009.  
Orientador: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz.

1. Macrófitas aquáticas - Comunidades, Ecologia de - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 2. Macrófitas aquáticas - Comunidades, Ecologia de - Reservatório de Itaipu. 3. Macrófitas aquáticas - Distúrbios ambientais. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em "Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais".

CDD 22. ed. -581.76409816  
NBR/CIP - 12899 AACR/2

# FOLHA DE APROVAÇÃO

PRISCILLA DE CARVALHO

Diversidade e estabilidade das comunidades de macrófitas aquáticas em dois ambientes subtropicais

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ciências Ambientais pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

## COMISSÃO JULGADORA

Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz  
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Sandra Andréia Pierini  
Faculdade Integrado de Campo Mourão

Prof. Dr. Edson Fontes de Oliveira  
Faculdade de Apucarana (FAP)

Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Cláudia Costa Bonecker  
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

Prof. Dr. Luiz Carlos Gomes  
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

Aprovada em: 12 de agosto de 2009.

Local de defesa: Anfiteatro do Nupélia, Bloco G-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

*Dedico este trabalho aos meus pais, Neide e Sebastião, aos meus irmãos Michelle e Paulo, e ao meu marido Mauricio.*

## AGRADECIMENTOS

Muitas pessoas me ajudaram direta ou indiretamente nessa etapa tão importante de minha vida. Talvez eu não consiga expressar, na forma escrita, toda a minha gratidão por essas pessoas. No entanto, tentarei.

Gostaria de agradecer especialmente ao meu orientador e amigo Nei, que confiou em mim desde o primeiro dia que entrei no laboratório, no início de minha graduação. O Nei é um exemplo de amor à ciência, e agradeço a ele por tudo que aprendi, pela sua paciência, atenção e amizade. É um grande privilégio fazer parte de seu laboratório.

Ao Mauricio, pelo amor, carinho e apoio em todos os momentos. Te amo!

Aos amigos Josi, Gazo, Dú e Tião, pelo grande auxílio nas coletas em campo e no laboratório. Muito obrigada!

Aos meus grandes e velhos amigos, Talge, André, Iraúza, Dani Pereira e Léia, pela amizade e incentivo em todos os momentos. Nunca me esquecerei de vocês.

A todos os amigos do laboratório, Marcio, Natália, Thaísa, Helô, Solange, Roger, Fernando, Roberta, Solana, Edu e Cássia, pela amizade, sugestões e, sobretudo, pelas horas agradáveis que passamos juntos.

Aos amigos do Nupélia, Claudinha, Rô, Felipe, Luzia e Susi, pela amizade e bate papo no corredor.

Aos amigos goianos Carina, Juliana, Ludgero, Flavinha, Natália e Fernandas, pelos bons momentos que passo em Goiânia e pelo bate papo na hora do cafezinho; e aos professores e amigos da UFG Zé Alexandre, Paulo e Roger.

Aos demais colegas que passaram pelo laboratório de limnologia e macrófitas aquáticas e que auxiliaram na geração dos dados utilizados nesse trabalho.

A todos os professores do curso de Pós-Graduação (PEA) pela amizade e ensinamentos.

A todos os colegas pós-graduandos.

Ao Nupélia e ao Programa de Pós-Graduação por disponibilizar toda estrutura para a minha formação.

À Aldenir e Jocemara, da secretaria, pelo carinho com que sempre me trataram.

À Salete e João, da biblioteca, pelo atendimento e organização exemplar.

A CAPES pela concessão de parte da bolsa de Doutorado.

À Itaipu Binacional (FPTI/PDTA) pela concessão de outra parte da bolsa de Doutorado.

Diversidade e estabilidade das comunidades de macrófitas aquáticas em dois ambientes subtropicais

## RESUMO

As mudanças temporais na composição de comunidades sempre foi foco de interesse por parte dos ecólogos. Os estudos que avaliam a estabilidade das comunidades têm como objetivo principal avaliar o efeito de distúrbios previsíveis ou imprevisíveis. Os estudos ecológicos de longo prazo oferecem uma excelente oportunidade de avaliar a estabilidade das comunidades e os efeitos de distúrbios sobre suas estruturas, proporcionando o conhecimento do sistema em vasta escala temporal e a possibilidade de análise de dados pré e pós-distúrbio. Além disso, a influência da biodiversidade sobre a estabilidade das comunidades frente a um distúrbio também vem sendo amplamente discutida pelos pesquisadores. Dentro desse contexto, esse estudo teve o objetivo principal de avaliar a estabilidade temporal das comunidades de macrófitas aquáticas em dois ambientes subtropicais: o reservatório de Itaipu Binacional e a planície de inundação do alto rio Paraná. Para tanto, utilizou-se uma matriz de dados de 8 anos (reservatório de Itaipu) e de 6 anos (planície de inundação). A relação entre diversidade e estabilidade também foi discutida nesse trabalho, sendo avaliada como foco principal em um experimento realizado *in situ* na planície de inundação. Assim, esse trabalho foi dividido em três capítulos. O primeiro, intitulado “Diversidade e estabilidade das comunidades de macrófitas aquáticas no reservatório de Itaipu Binacional” teve o objetivo principal de avaliar a influência de uma redução brusca do nível de água (que pode ser classificada como um evento raro) sobre a estrutura das comunidades de macrófitas aquáticas. No segundo capítulo, intitulado “Estabilidade de comunidades de macrófitas aquáticas: um estudo de longo prazo na planície de inundação do alto rio Paraná” avaliou-se a estrutura das comunidades de macrófitas entre 2002 e 2008, sendo possível examinar a influência de distúrbios provocados por grandes cheias sobre essas comunidades. Finalmente, no terceiro capítulo, intitulado “A diversidade aumenta a resiliência das comunidades de plantas aquáticas: uma abordagem experimental *in situ*” foi avaliada a relação entre diversidade de espécies de macrófitas aquáticas e resiliência (estabilidade) das comunidades frente a um distúrbio agudo, através de um experimento *in situ*, realizado na planície de inundação do alto rio Paraná. De maneira geral, os resultados obtidos através dos estudos de longo prazo no reservatório de Itaipu e na planície de Inundação demonstraram que as comunidades de macrófitas aquáticas são altamente dinâmicas, ocorrendo uma mudança constante na frequência das espécies ao longo do tempo. Além disso, as macrófitas submersas

apresentaram menor resistência aos diferentes distúrbios avaliados. O experimento realizado *in situ* corroborou a hipótese de que as comunidades com maior diversidade de espécies apresentam maior resiliência frente a um distúrbio, apresentando maior velocidade na recuperação da biomassa vegetal inicial.

**Palavras-chave:** Macrófitas aquáticas. Estabilidade temporal. Resiliência. Distúrbio. Reservatório. Planície de inundação. Alto rio Paraná.

**ABSTRACT**

The analysis of temporal community changes is a key issue in ecology. Researches about community stability highlighted the influence of disturbance events of different frequency and intensity. In this way, long-term ecological research is valuable to assess temporal community changes and to understand disturbance dynamics. In addition, we can realize how community development follows a disturbance, due to the pre and pos disturbance data. Ecologists have also raised the interest about the relationship between biodiversity and community stability/resilience after a disturbance. The main goal of this study was to analyze the temporal stability of the aquatic macrophyte communities in two subtropical ecosystems: the Itaipu Reservoir and the Upper Paraná River floodplain. We explored a long-term data set from eight years (Itaipu Reservoir) and six years (floodplain). The relationship between diversity and stability was also discussed, and was the main focus in an experiment conducted *in situ* in the Paraná River floodplain. Thus, this study was divided into three chapters. The first one entitled “Diversity and stability of aquatic macrophyte communities in the Itaipu Reservoir” had the aim to measure the effects of water level drawdown (a rare disturbance) on the aquatic macrophyte communities. In the second chapter entitled “Stability of aquatic macrophyte communities: a long-term study in the Upper Paraná River floodplain”, the vegetation dynamics were studied between 2002 and 2008 and we attempted to evaluate the influence of two extreme flood disturbance on these communities. Finally, in the third chapter entitled “Diversity increases the resilience of aquatic macrophyte communities: an *in situ* experimental approach”, we conducted a field manipulation in the Paraná River floodplain to assess the effect of diversity on community resilience (stability) following a disturbance (removed vegetation). Our long term data analyses suggested that the aquatic macrophytes communities in the Itaipu Reservoir and in the Paraná River floodplain are dynamics, with constant changes in the frequency of species along time. The submersed species had the lower resistance following the disturbances. The experiment conducted *in situ* supported the hypothesis that communities with higher species diversity has faster recover in plant biomass and thus, is more resilient in response to disturbance.

**Keywords:** Aquatic macrophytes. Temporal stability. Resilience. Disturbance. Reservoir. Floodplain. Paraná River.

Tese elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *Aquatic Botany*. Disponível em: <<http://ees.elsevier.com/aqbot/>>

## SUMÁRIO

Introdução Geral .....	11
Referências .....	15
<b>Capítulo I - Diversidade e Estabilidade das Comunidades de Macrófitas Aquáticas no Reservatório de Itaipu Binacional .....</b>	<b>18</b>
RESUMO .....	19
ABSTRACT .....	20
Introdução.....	21
Área de Estudo .....	23
Material e Métodos .....	24
Resultados.....	29
Discussão .....	43
Referências .....	50
<b>Capítulo II - Estabilidade de comunidades de macrófitas aquáticas: um estudo de longo prazo na planície de inundação do alto rio Paraná .....</b>	<b>57</b>
RESUMO .....	58
ABSTRACT .....	59
Introdução.....	60
Área de Estudo .....	61
Material e Métodos .....	62
Resultados.....	66
Discussão .....	83
Referências .....	88
<b>Capítulo III - A diversidade aumenta a resiliência das comunidades de plantas aquáticas: uma abordagem experimental <i>in situ</i> .....</b>	<b>93</b>
RESUMO .....	94
ABSTRACT .....	95
Introdução.....	96
Área de Estudo .....	98
Material e Métodos .....	98
Resultados.....	102
Discussão .....	107
Referências .....	111

## Introdução Geral

O conceito de estabilidade das comunidades pode ser mensurado de diferentes maneiras (Pimm, 1991): *persistência* (habilidade de se manter ao longo do tempo); *resistência* (habilidade do sistema de se manter no seu estado original após um distúrbio) e *resiliência* (velocidade com que o sistema retorna ao seu estado original após um distúrbio) (Figura 1). A capacidade de uma comunidade retornar ao seu estado original após um distúrbio pequeno e de curta duração pode ser chamada de estabilidade local, enquanto que o retorno do sistema após um grande distúrbio pode ser chamado de estabilidade global (Collins, 2000; Krebs, 2001).

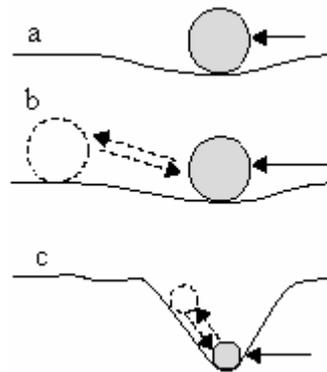


Figura 1. Representação da estabilidade de uma comunidade. (a) sistema com elevada resistência, no qual um pequeno distúrbio não altera seu curso; (b) um distúrbio maior muda o sistema para um outro nível de estabilidade; (c) sistema com baixa resistência, mas com elevada resiliência, ou seja, um pequeno distúrbio pode causar uma mudança na comunidade, que retorna rapidamente a sua condição inicial. (Para maiores detalhes, ver Lampert & Sommer, 2007).

Segundo Krebs (2001), algumas previsões seriam esperadas pela teoria da estabilidade das comunidades:

- *Conservação da comunidade*: uma comunidade estável não tende a perder espécies ao longo do tempo;
- *Recuperação da comunidade*: uma comunidade estável pode se recuperar de eventos que levariam a um decréscimo no número de espécies;
- *Composição da comunidade*: a composição de espécies de uma comunidade estável é mantida através da imigração de espécies de outros sistemas.

De acordo com Peters (1991), a definição do termo “estabilidade” gera discussão:

*“Despite long-standing interest in stability the term has never been satisfactorily defined. Part of the difficulty in doing so reflects the dynamism of open biological systems ...[they] constantly react to both external and internal changes...[and] cannot be preserved like works of art. Instead stability must be defined in dynamic terms. Such contradictions foster misunderstanding...The definitions of Orians (1975) are indicative. Orians (1975) suggests that stability may mean many different things: the absence of change ('constancy'), the length of survival ('persistence'), resistance to perturbation ('inertia'), speed of return after perturbation ('elasticity'), the displacement from which return is possible ('amplitude'), the degree of oscillation ('cyclic stability'), and the tendency to move towards a similar end point ('trajectory stability'). These independent concepts are sometimes related, and sometimes not (Orians 1975); some, like constancy and resilience, may even be inversely related.”*

Collins (2000) considera uma comunidade globalmente estável aquela que não demonstra uma mudança direcional na composição e abundância das espécies ao longo do tempo. Mesmo que a comunidade apresente uma flutuação na composição e abundância entre anos consecutivos, essa comunidade pode ser considerada estável se sua estrutura for, em média, mantida ao longo do tempo. Assim, considerando as diferentes definições e atributos associados à estabilidade, os trabalhos que avaliam esse conceito devem deixar explícitos de que forma ele será abordado.

Os estudos que avaliam a estabilidade das comunidades têm como objetivo principal avaliar como elas se comportam diante dos efeitos de distúrbios previsíveis ou imprevisíveis (Brewin et al., 2000; Caldeira et al., 2005; Spiegelberger et al., 2006; Bhattacharjee et al., 2007; Honti et al., 2007). De acordo com Pickett e White (1985), um distúrbio pode ser definido como “qualquer evento discreto no tempo que desorganiza a estrutura do ecossistema, comunidade ou população, além de alterar o ambiente físico e a disponibilidade de recursos”. Os distúrbios ambientais que apresentam a característica de serem grandes e imprevisíveis (LIDs – “Large Infrequent Disturbances”) são difíceis de avaliar, tendo em vista que i) são necessários dados com ampla escala espacial; ii) são eventos não planejados e não controláveis; iii) a possibilidade de obter réplicas verdadeiras é extremamente limitada (Turner & Dale, 1998). Além disso, os efeitos de um distúrbio sobre a riqueza e equitabilidade das espécies podem gerar resultados diferentes (Reice, 1994). Por exemplo, a riqueza de espécies pode ser pouco afetada, tendo em vista que poucos distúrbios podem ser classificados como catastróficos (Frelich & Reich, 1999; Platt & Connell, 2003), no entanto, as maiores mudanças podem ser observadas em relação à dominância, equitabilidade ou abundância das espécies. Assim, a compreensão de como um distúrbio afeta uma comunidade em particular é um grande desafio para os ecólogos.

A relação entre diversidade e estabilidade de uma comunidade já havia sido reconhecida nos primórdios da ecologia (Forbes, 1887). Em 1955, Robert H. MacArthur propôs a idéia de que o número de espécies é essencial para a manutenção da estabilidade de um ambiente, como um efeito compensatório caso ocorra a perda de espécies (MacArthur, 1955). George E. Hutchinson, em 1959, também discutiu que *comunidades com grande diversidade são mais capazes de persistir (mais estáveis) do que comunidades com pouca diversidade* (Hutchinson, 1959). Nos últimos anos, a influência da biodiversidade sobre a estabilidade das comunidades frente a um distúrbio também vem sendo amplamente discutida (Frank & McNaughton, 1991; Tilman & Downing, 1994; Tilman, 1996; McCann, 2000; Tilman et al., 2006).

A partir da década de 90, o debate sobre as relações entre diversidade e estabilidade voltou a ser um dos principais tópicos em Ecologia, e passou a ser testada empiricamente (e.g., Frank & McNaughton, 1991; Naeem et al., 1994, 1995; Tilman & Downing, 1994; Tilman et al., 1996). As elevadas taxas de extinção de espécies observadas recentemente fizeram com que muitos pesquisadores passassem a se preocupar sobre as conseqüências da perda de espécies para o funcionamento e a estabilidade dos ecossistemas. Uma das explicações para a relação diversidade-estabilidade é a de que ecossistemas com maior riqueza de espécies possuem maiores chances de possuírem espécies resistentes a um determinado distúrbio. Assim, considerando que as espécies possuem diferentes suscetibilidades às perturbações, o maior número de espécies tornaria as comunidades mais estáveis (hipótese do seguro – *insurance hypothesis*; Yachi & Loreau, 1999), ou seja, a biodiversidade teria a função de tamponar as flutuações ambientais, pois as diferentes espécies respondem diferentemente a estas flutuações. Estudos que avaliam a relação diversidade-estabilidade nos ambientes aquáticos ainda são escassos (McGrady-Steed et al., 1997; Fox & McGrady-Steed, 2002; Caldeira et al., 2005; Ptacnik et al., 2008), principalmente os que analisam as comunidades de macrófitas aquáticas (Maltchik & Pedro, 2000; Engelhardt & Kadlec, 2001; Maltchik et al., 2005).

A importância ecológica das macrófitas aquáticas tem sido enfatizada por vários autores (Thomaz & Bini, 1998; Agostinho et al., 2003; Mormul, 2008; Padial & Thomaz, 2009). Dentre as funções desempenhadas, pode ser destacado o aumento da estruturação e heterogeneidade dos habitats aquáticos, que apresenta como resultados diretos: i) o fornecimento de substrato para a comunidade perifítica, ii) surgimento de locais de abrigo, alimentação e reprodução para vários invertebrados e vertebrados, iii) proteção das margens, e iv) a filtração/retenção de nutrientes dissolvidos e de material particulado, em situações

específicas. Estudos sobre a ecologia, importância e manejo das macrófitas aquáticas têm crescido significativamente nos últimos anos no Brasil, em especial nos grandes reservatórios, em virtude dos problemas potenciais ou reais do seu desenvolvimento (Thomaz & Bini, 1998; Bini et al., 1999; Bini, 2001; Lolis, 2008). No entanto, estudos que usam essa assembléia para testar conceitos ecológicos de interesse geral ainda são escassos. Por exemplo, o debate envolvendo a relação entre diversidade e estabilidade tem sido largamente testado com herbáceas terrestres (p.ex., Tilman et al., 2006), sendo raros os que envolvem a vegetação aquática (p. ex., Maltchik & Pedro, 2000; Maltchik et al., 2005).

Os estudos ecológicos de longo prazo oferecem uma excelente oportunidade de estudar a estabilidade das comunidades e os efeitos de distúrbios sobre suas estruturas, pois esses estudos proporcionam o conhecimento do sistema em uma vasta escala temporal e a possibilidade de análise de dados pré e pós-distúrbio (Turner et al., 2003).

No presente estudo, dois distúrbios podem ser considerados severos para a comunidade de macrófitas aquáticas: i) seca, provocada pelo decréscimo imprevisível do nível de água no reservatório de Itaipu Binacional e ii) inundação severa na planície de inundação do alto rio Paraná. Assim, este trabalho está dividido em três capítulos nos quais procurou-se:

i) avaliar a estabilidade das comunidades de macrófitas aquáticas no reservatório de Itaipu entre 1999 e 2007 e verificar a influência de uma redução brusca do nível de água (que pode ser classificada como um evento raro) sobre essas comunidades. A relação diversidade-estabilidade também foi examinada (Capítulo I).

ii) avaliar a estabilidade na composição das espécies de macrófitas aquáticas em lagoas da planície de inundação do alto rio Paraná, entre 2002 e 2008. Durante esse período, foi possível examinar a influência de distúrbios provocados por grandes cheias sobre essas comunidades. Além disso, a relação entre a diversidade e a estabilidade das comunidades de macrófitas também foi avaliada (Capítulo II).

iii) avaliar a relação entre diversidade de espécies de macrófitas aquáticas e resiliência das comunidades frente a um distúrbio agudo (poda, representando elevado grau de mortalidade similar à herbivoria ou uma cheia excepcional), através de um experimento *in situ*, realizado na planície de inundação do alto rio Paraná. A hipótese central desse trabalho é de que as

interações entre as espécies de plantas aquáticas resultam em uma relação positiva entre diversidade e estabilidade das comunidades na planície de inundação (Capítulo III).

## Referências

- Agostinho, A.A., Gomes, L.C., Julio, Jr., H.F., 2003. Relações entre macrófitas aquáticas e fauna de peixes. In: Thomaz, S.M., Bini, L.M. (Eds.), *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas*. Eduem, Maringá, pp. 261-279.
- Bhattacharjee, J., Haukos, D., Neaville, J., 2007. Vegetation response to disturbance in a coastal marsh in Texas. *Community Ecol.* 8, 15-24.
- Bini, L.M., Thomaz, S.M., Murphy, K.J., Camargo, A.F.M., 1999. Aquatic macrophytes distribution in relation to water and sediment conditions in the Itaipu Reservoir, Brazil. *Hydrobiologia* 415, 147-154.
- Bini, L.M. 2001. Dinâmica populacional de *Egeria najas* Planchon (Hydrocharitaceae): sobrevivência de uma espécie submersa em um grande ambiente subtropical com elevada turbidez (reservatório de Itaipu Binacional, Brasil-Paraguai). Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Maringá.
- Brewin, P.A., Buckton, S.T., Ormerod, S.J., 2000. The seasonal dynamics and persistence of stream macroinvertebrates in Nepal: do monsoon floods represent disturbance? *Freshwater Biol.* 44, 581–594.
- Caldeira, M.C., Hector, A., Loreau, M., Pereira, J.S., 2005. Species richness, temporal variability and resistance of biomass production in a Mediterranean grassland. *Oikos* 110, 115-123.
- Collins, S.L., 2000. Disturbance frequency and community stability in native tallgrass prairie. *Am. Nat.* 155, 311-325.
- Engelhardt, K.A.M., Kadlec, J.A., 2001. Species traits, species richness and the resilience of wetlands after disturbance. *J. Aquat. Plant Manage.* 39, 36-39.
- Forbes, S.A., 1887. The lake as a microcosm. *Bull. Sci. Assoc.*, p. 77–87. Reprinted in *Illinois Nat. Hist. Survey Bulletin* 15(9), 537–550.
- Fox, J.W., McGrady-Steed, J., 2002. Stability and complexity in microcosm communities. *J. Anim. Ecol.* 71, 749-756.
- Frank, D.A., McNaughton, S.J., 1991. Stability increases with diversity in plant communities: empirical evidence from the 1988 Yellowstone drought. *Oikos* 62, 360-362.

- Frelich, L.E., Reich, P.B., 1999. Neighborhood effects, disturbance severity, and community stability in Forests. *Ecosystems* 2, 151–166.
- Honti, M., Istvánovics, V., Osztoics, A., 2007. Stability and change of phytoplankton communities in a highly dynamic environment—the case of large, shallow Lake Balaton (Hungary). *Hydrobiologia* 581, 225-240.
- Hutchinson, G.E., 1959. Homage to Santa Rosalia or Why are there so many kinds of animals? *Am. Nat.* 93, 145-159.
- Krebs, C.J., 2001. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. Benjamin Cummings, an imprint of Addison Wesley Longman, Inc., San Francisco.
- Lolis, S.F., 2008. *Macrófitas aquáticas do reservatório Luís Eduardo Magalhães – Lajeado – Tocantins: biomassa, composição da comunidade e riqueza de espécies*. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Maringá.
- MacArthur, R.H., 1955. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology* 36, 533-536.
- Maltchik, L., Pedro, F., 2000. Biodiversity influences community stability? Results of semiarid shallow lakes. *Ciência e Cultura* 52, 127-130.
- Maltchik, L., de Oliveira, G.R., Rolon, A.S., Stenert, C., 2005. Diversity and stability of aquatic macrophyte community in three shallow lakes associated to a floodplain system in the south of Brazil. *Interciência* 30, 166-170.
- McCann, K.S., 2000. The diversity-stability debate. *Nature* 405, 228-233.
- McGrady-Steed, J., Harris, P.M., Morin, P.J., 1997. Biodiversity regulates ecosystem predictability. *Nature* 390, 162-165.
- Mormul, R.P., 2008. *Efeito da complexidade estrutural e da distância da fonte de dispersão sobre a densidade e diversidade de invertebrados: um experimento com macrófitas artificiais*. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Maringá.
- Naeem, S.; Thompson, L.J.; Lawler, S.P.; Lawton, J.H.; Woodfin, R.M., 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* 368, 734-737.
- Naeem, S.; Thompson, L.J.; Lawler, S.P.; Lawton, J.H.; Woodfin, R.M., 1995. Empirical-evidence that declining species-diversity may alter the performance of terrestrial ecosystems. *Philos. T. Roy. Soc. B.* 347, 249-262.
- Orians, G., 1975. Diversity, stability and maturity in natural ecosystems. In: Van Dobben, W. H., Lowe-McConnell, R.H. (Eds.), *Unifying Concepts in Ecology*. The Hague.

- Padial, A.A., Thomaz, S.M., 2009. Effects of structural heterogeneity by the floating macrophyte *Eichhornia azurea* on the predation efficiency and habitat use of the small Neotropical fish *Moenkhausia sanctaefilomenae*. *Hydrobiologia* 624, 161-170.
- Peters, R.H., 1991. *A critique for ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Pickett, S.T.A., White, P.S., 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York.
- Pimm, S.L., 1991. *The balance of nature?* University of Chicago Press, Chicago.
- Platt, W.J., Connell, J.H., 2003. Natural disturbances and directional replacement of species. *Ecol. Monogr.* 73, 507-522.
- Ptacnik, R., Solimini, A.G., Andersen, T., Tamminen, T., Brettum, P., Lepistö, L., Willén, E., Rekolainen, S., 2008. Diversity predicts stability and resource use efficiency in natural phytoplankton communities. *P. Natl. Acad. Sci. USA* 105, 5134-5138.
- Reice, S.R., 1994. Nonequilibrium determinants of biological community structure. *Am. Sci.* 82, 424- 435.
- Spiegelberger, T., Hegg, O., Matthies, D., Hedlund, K., Schaffner, U., 2006. Long-term effects of short-term perturbation in a subalpine grassland. *Ecology* 87, 1939-1944.
- Thomaz, S.M., Bini, L.M., 1998. Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas em reservatórios. *Acta Limnol. Bras.* 10, 103-116.
- Tilman, D., 1996. Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology* 77, 350-363.
- Tilman, D., Downing, J.A., 1994. Biodiversity and stability in grassland. *Nature* 367, 363-365.
- Tilman, D., Reich, P.B., Knops, J.M.H., 2006. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature* 441, 629-632.
- Turner, M.G., Dale, V.H., 1998. Large, infrequent disturbances: Comparing Large, Infrequent Disturbances: What Have We Learned? *Ecosystems* 1, 493-496.
- Turner, M.G., Collins, S.L., Lugo, A.L., Magnuson, J.J., Rupp, T.S., Swanson, F.J., 2003. Disturbance dynamics and ecological response: the contribution of long-term ecological research. *BioScience* 53, 46-56.
- Yachi, S., Loreau, M., 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *P. Natl. Acad. Sci. USA* 96, 1463-1468.

## **Capítulo I**

### **Diversidade e Estabilidade das Comunidades de Macrófitas Aquáticas no Reservatório de Itaipu Binacional**

## RESUMO

A estabilidade temporal na composição das comunidades e a influência de distúrbio sobre as mudanças nessas comunidades têm sido amplamente discutida na ecologia. O objetivo geral deste trabalho foi o de medir o nível de estabilidade temporal das comunidades de macrófitas aquáticas no reservatório de Itaipu, considerando a resistência na mudança da composição de espécies após o decréscimo nos níveis de água, que ocorreu no reservatório em novembro de 1999. Os dados foram coletados entre abril de 1999 e julho de 2007, em 235 pontos. No total, foram identificados 68 táxons de macrófitas aquáticas. Analisando a persistência da comunidade ao longo dos meses monitorados, foram observadas mudanças na composição dos táxons (aumento nos valores de dissimilaridade) com o aumento dos intervalos de tempo, nos 8 braços do reservatório de Itaipu. Após o distúrbio de seca, algumas espécies foram extintas localmente, principalmente as espécies submersas, que apresentaram frequência similar àquela observada antes do distúrbio após, aproximadamente, 60 meses de estudo. De maneira geral, os dados de longo prazo obtidos no reservatório de Itaipu demonstraram que as comunidades de macrófitas aquáticas foram altamente dinâmicas, apresentando uma mudança direcional ao longo tempo em todos os braços estudados. Além disso, considerando a frequência das espécies nos braços estudados, a hipótese de que comunidades de macrófitas aquáticas mais diversas seriam mais resistentes a algum distúrbio foi rejeitada.

**Palavras-chave:** reservatório, macrófitas aquáticas, comunidade, diversidade, estabilidade temporal.

### ***ABSTRACT***

The importance of disturbance on community composition change has been widely discussed in ecology. The aim of this study was to describe the temporal changes of aquatic macrophytes communities in the Itaipu Reservoir. The community resistance and resilience after a disturbance (water drawdown) that occurred in 1999 in this reservoir, was also evaluated. Aquatic macrophyte composition was measured between April 1999 and July 2007 at 235 permanent sites. A total of 68 taxa were obtained. Based on a time-lag analysis we found that community dissimilarity increased as a function of the time distance (directional change) in the eight arms of the Itaipu Reservoir. The submerged species was the main life form affected by reservoir water drawdown. The frequency of occurrence of these species was similar to the pre-disturbance period after ca. 60 months. The long-term sampling program carried out in the Itaipu Reservoir demonstrated that the aquatic macrophyte communities were dynamic and undergoing directional changes. Furthermore, considering the frequency of occurrence of aquatic macrophytes, diverse communities were not more resistance or resilient following the disturbance

***Keywords:*** reservoir, aquatic macrophytes, community, diversity, temporal stability

## Introdução

A estabilidade da estrutura de uma comunidade biológica pode ser definida de duas maneiras: em termos de variabilidade temporal de longo prazo e em termos de resistência e resiliência a perturbações ambientais de curto prazo (Pfisterer & Schmid 2002). Um importante elemento na análise temporal das comunidades é a persistência, definida como a constância na composição de espécies ao longo do tempo (Holling 1973). A persistência envolve elementos de dois atributos mensuráveis, ou seja, a resistência (habilidade de resistir a um distúrbio) e resiliência (habilidade de recuperação após um distúrbio). Assim, estudos de estabilidade das comunidades geralmente avaliam os efeitos de algum distúrbio, o qual pode ser definido como “qualquer evento discreto no tempo que cause alterações na estrutura das populações, comunidades e ecossistemas” (Pickett & White 1985).

As mudanças temporais na composição de comunidades vegetais sempre foi foco de interesse por parte dos ecólogos, através dos estudos de sucessão (Podani et al., 2005; Collins et al. 2000; Wassenaar et al. 2005). Além disso, a partir da década de 1950, principalmente após os anos 1990, a relação entre a diversidade de espécies e algumas propriedades do ecossistema (e.g., produtividade, decomposição e estabilidade) tem sido frequentemente discutida pela comunidade científica (Frank & McNaughton, 1991; McGrady-Steed et al., 1997; McCann, 2000; Symstad & Tilman, 2001; Tilman et al., 2006). A hipótese de Elton (Elton, 1958) de que a estabilidade na composição de espécies vegetais e a resistência às invasões de novas espécies tendem a aumentar com a diversidade tem sido frequentemente testada e confirmada experimentalmente (Knops et al., 1999; Naeem et al., 2000; Fargione & Tilman, 2005; mas veja Robinson et al., 1995 e Levine, 2000 para a refutação dessa hipótese). A partir de experimentos pioneiros com gramíneas (Frank & McNaughton 1991; Tilman 1996), as investigações acerca da estabilidade de comunidades se difundiram (Naeem et al. 2002). A hipótese mais aceita para explicar a relação diversidade-estabilidade é o “efeito do seguro” (*insurance effect*), baseada na idéia de que a biodiversidade tem a função de neutralizar as flutuações ambientais, uma vez que diferentes espécies respondem diferentemente a estas flutuações, determinando comunidades mais estáveis (Yachi & Loreau, 1999).

De maneira geral, avaliar os padrões de variabilidade temporal de longo prazo e a influência da diversidade sobre essa variabilidade é importante nos estudos das comunidades, pois possibilita aumentar a habilidade de prever respostas considerando uma mudança ambiental natural ou antropogênica. Os programas ecológicos de longa duração oferecem uma

excelente oportunidade de estudar tais eventos, tendo em vista o conhecimento do sistema em uma longa escala temporal e a possibilidade de análise de dados pré e pós-distúrbio (Turner et al., 2003). Além disso, alguns autores destacam que estudos ao longo de dias e meses diferem daqueles realizados ao longo de diferentes anos principalmente porque estudos de longa duração possibilitam a avaliação de eventos raros ou imprevisíveis na natureza (Likens, 1989; Jackson & Füreder, 2006).

Nos ambientes terrestres, estudos de longo prazo são freqüentes, principalmente em florestas (Bengtsson, 1994; Šamonil & Vrška, 2008; Britton et al., 2009) e pestes na agricultura (Taylor, 1986; Hummel et al., 2002), ou seja, estudos em sistemas com importância econômica direta ou aplicados à conservação/restauração (Steedman et al., 1996; Sekura et al., 2005; Smith et al., 2008). De acordo com Jackson e Füreder (2006), a maior disponibilidade de dados de longo prazo em ambientes terrestres possibilita a realização de estudos que avaliam as respostas de comunidades de plantas e animais frente a eventos que ocorrem em longas escalas espaciais e temporais, como por exemplo o aquecimento global. Apesar da carência relativa de dados de longo prazo, os estudos existentes demonstram que ecossistemas aquáticos são particularmente interessantes para o teste de hipóteses sobre a estabilidade das comunidades, uma vez que estes sistemas freqüentemente apresentam flutuações imprevisíveis de suas características físicas e químicas (Townsend et al., 1987), determinadas tanto por eventos naturais quanto antropogênicos.

O número de estudos sobre a ecologia, importância e manejo das macrófitas aquáticas tem crescido nos últimos anos no Brasil, em especial nos grandes reservatórios, em virtude dos problemas potenciais ou reais do desenvolvimento dessas plantas (Thomaz & Bini, 1998; Bini et al., 1999; Souza, 2000; Bini & Thomaz, 2005). No entanto, estudos sobre a estabilidade das comunidades vegetais aquáticas ainda são escassos.

No reservatório de Itaipu, o estudo das comunidades de macrófitas aquáticas tem sido realizado de forma intensiva desde 1998, gerando uma base de dados de ampla escala temporal. Nesse estudo foram analisados dados de composição de espécies, obtidos entre 1999 e 2007, com o objetivo de avaliar a influência de uma redução episódica do nível de água do reservatório de Itaipu (que pode ser classificada como um evento raro) sobre a estabilidade das comunidades de macrófitas aquáticas. Reduções abruptas do nível da água têm sido usadas como forma de controle de macrófitas aquáticas (Thomas et al., 2000; Richardson et al., 2002; Thomaz et al., 2006; Riddin & Adams, 2008). Basicamente, a exposição da biomassa vegetal ao ambiente seco é o principal mecanismo que causa a redução das populações (o que também ocorre, com maior freqüência, no entanto, em ambientes de

planície de inundação; e.g., Maltchik et al., 2007). Dentro desse contexto, é esperado que as comunidades de macrófitas aquáticas respondam de modo rápido e conspícuo a essa intervenção. No entanto, considerando algumas características das espécies de macrófitas aquáticas, tais como elevadas taxas de crescimento (Pistori et al., 2004; Riis et al., 2009), e dispersão (Barrat-Segretain, 1996; Santamaría, 2002), reprodução assexuada e capacidade de regeneração (Barrat-Segretain, 1996; Barrat-Segretain & Bonette, 2000; Combroux & Bornette, 2004; Silveira et al., 2009), espera-se também que os efeitos da redução abrupta do nível da água sejam efêmeros. Alternativamente, de acordo com o seminal artigo de Bengtsson et al. (1997), a variabilidade na estrutura das comunidades aumenta com o tempo de observação. Esses autores sugerem que o aumento da variabilidade da comunidade com o tempo é provavelmente relacionado com o aumento da variabilidade ambiental (e.g., mudanças climáticas) e das populações, mudanças de longo prazo no número de espécies (e.g., invasões biológicas, extinções locais) e mudanças de habitats. Portanto, nesse estudo, a hipótese de aumento contínuo da variabilidade das comunidades de macrófitas aquáticas também foi testada. Além disso, também testou-se a hipótese de que comunidades com maior diversidade são mais resistentes ou resilientes frente a um distúrbio. Nesse caso, a resistência às alterações temporais e a habilidade de retorno a uma situação original foram interpretadas utilizando-se a diversidade de macrófitas aquáticas nos oito braços do reservatório de Itaipu.

### **Área de Estudo**

O presente estudo foi desenvolvido no reservatório de Itaipu, na divisa do Brasil com o Paraguai (24°15' e 25°33' S; 54°00 e 54°37' W). Este reservatório, cuja barragem situada no rio Paraná foi fechada em 1982, possui área de 1350 km<sup>2</sup> e apresenta uma cota média de operação de aproximadamente 220 m acima do nível do mar. As oscilações de nível de água eram, em geral, menores do que 1 m por ano até o ano de 1999, mas a partir desse ano, oscilações maiores (até 1,6 m por ano) passaram a ser constatadas. O tempo de residência teórico é de 40 dias, mas nos braços esse tempo é maior. Como característica importante para o estudo de macrófitas aquáticas, destaca-se que é um reservatório com elevado desenvolvimento de margem, com vários braços formados pela inundação de grandes tributários. Destaca-se que os níveis de água do reservatório de Itaipu apresentaram uma depleção histórica (até 4,6 m) entre novembro de 1999 e fevereiro de 2000 (Figura 1).

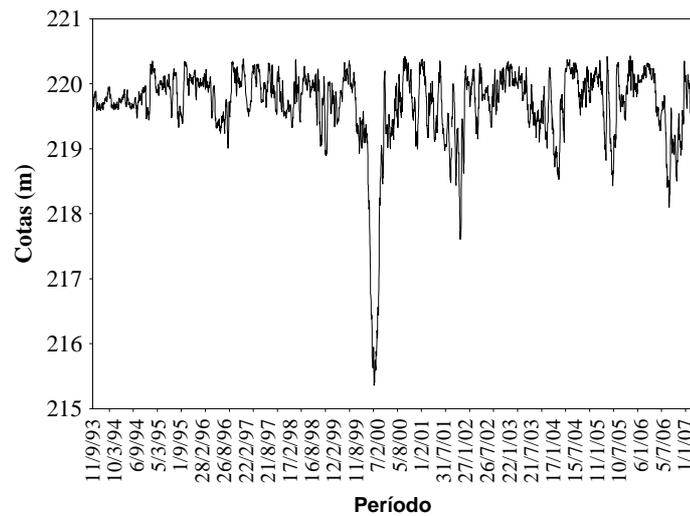


Figura 1. Flutuação no nível da água no reservatório de Itaipu, entre 1993 e 2007.

## Material e Métodos

Os dados foram coletados entre abril de 1999 e julho de 2007, em 235 pontos distribuídos em oito braços do reservatório de Itaipu, formados pelos tributários da margem esquerda (leste) do reservatório (rios Ocoí, São Francisco Falso, São Francisco Verdadeiro, Arroio Guaçu, São Vicente, São João, Pinto e Passo Cuê) (Figura 2). Nos anos de 1999 e 2000 foi realizada apenas uma coleta, enquanto que nos demais anos as coletas foram semestrais. Os 235 pontos são os mesmos que vêm sendo monitorados desde 1999 pela equipe do Laboratório de Limnologia e Macrófitas Aquáticas do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aqüicultura (Nupelia) (Bini et al., 1999; Bini & Thomaz, 2005; Thomaz et al., 1999; 2003a,b; 2006).

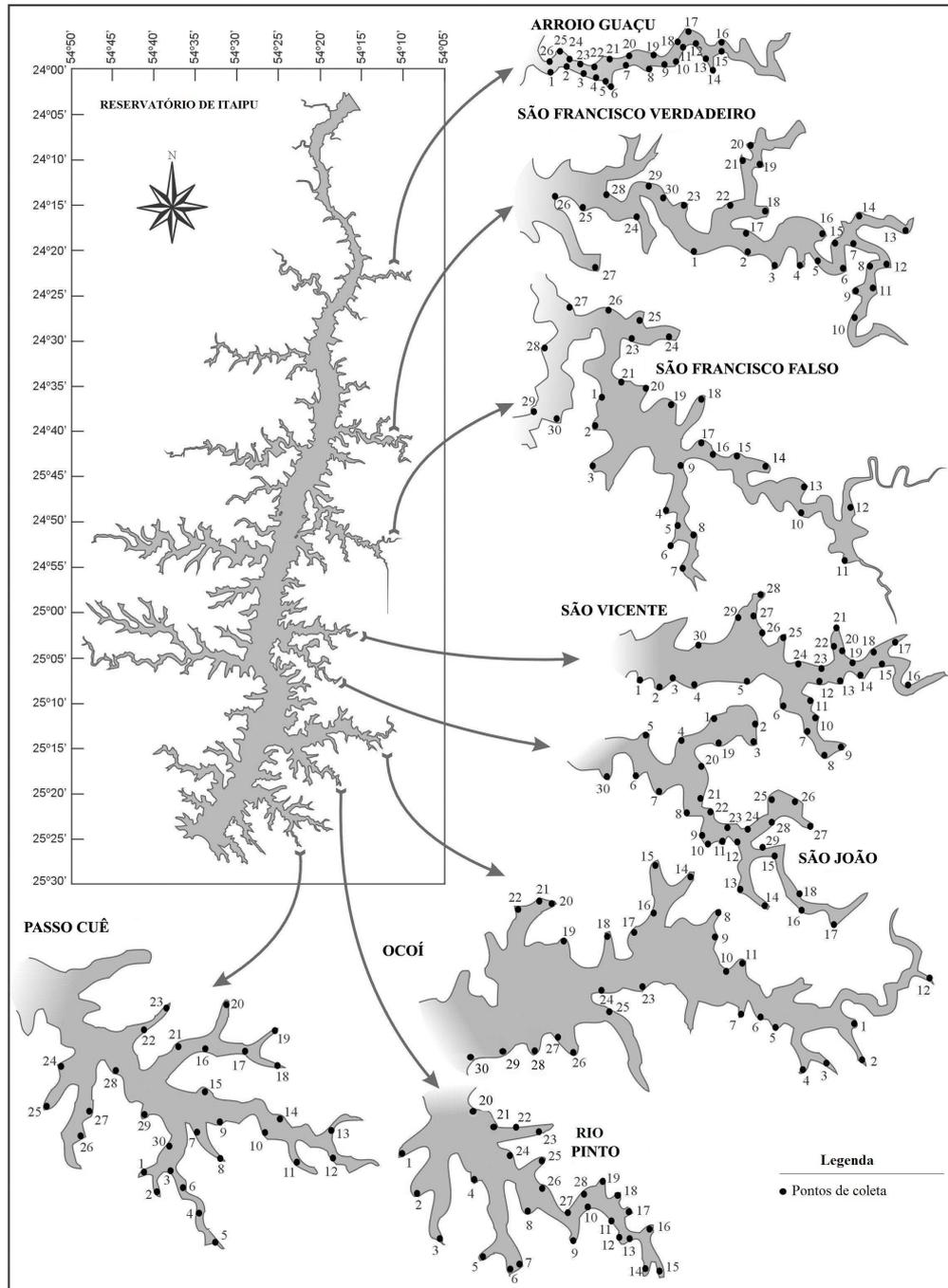


Figura 2. Localização do reservatório de Itaipu e dos pontos de coleta nos diferentes braços analisados.

Em cada braço foram analisados 30 pontos de coleta, sendo que em dois deles, com áreas menores, o número de locais de coleta foi menor (rio Arroio Guaçu e rio Pinto). Em cada ponto de coleta, a bordo de uma embarcação com velocidade constante, a presença de espécimes de macrófitas aquáticas foi avaliada visualmente e com o auxílio de um rastelo (para as plantas submersas). A distância percorrida, paralelamente à margem, foi de aproximadamente 100 m, com um tempo de amostragem que variava entre 10 e 15 minutos. A

posição geográfica (latitude e longitude) de cada um dos 235 locais foi obtida através de um aparelho GPS (“Global Position System”) marca Garmin®.

Os espécimes coletados, quando necessário, foram lavados em água corrente para remover o excesso do material aderido. A herborização foi feita dispendo o material botânico entre folhas de jornais, papelão, folhas de alumínio enelado e prensa botânica. Posteriormente, as prensas foram acondicionadas em estufa para completa desidratação. Macrófitas submersas foram conservadas em álcool 70%. A identificação final foi feita por consulta a especialistas e de acordo com a literatura especializada (Cook, 1990; Kissman, 1997; Lorenzi, 2000; Pott e Pott, 2000).

Durante a coleta, algumas variáveis ambientais foram obtidas. A transparência da coluna da água foi mensurada através do disco de Secchi (metros). Os valores de condutividade elétrica foram determinados através de um potenciômetro digital Digimed. O *fetch* (distância livre para a ação do vento) foi calculado utilizando a distância de cada ponto de coleta com a margem. Assim, em cada ponto uma linha vertical foi projetada na direção do centro do braço (90°) e as distâncias ( $x_i$ , em km) do banco de macrófitas para as margens ou ilhas ao redor foi mensurada para cada desvio do ângulo  $y_i$ , onde  $y_i = \pm 10^\circ, \pm 20^\circ, \dots \pm 80^\circ$ , totalizando 160°. A seguinte equação foi utilizada:

$$F = [(\sum x_i \cdot \cos y_i) / (\sum \cos y_i)] \cdot S'$$

onde  $S'$  é a escala do mapa para transformação do  $F$  em km (escala 1:20000). Utilizando-se este critério, o valor de  $F$  foi estimado para cada um dos 235 pontos. Note que essa medida não foi corrigida pela velocidade do vento, tendo em vista a presença de poucas estações que realizam essa medida no reservatório. O *fetch* pode ser considerado uma variável substituta (“surrogate”) que indica o distúrbio das ondas causado pelo vento, como demonstrado em outros trabalhos (Thomaz et al., 2003b).

### ***Análise dos dados***

No total, foram analisadas 16 amostragens referentes a um período de 99 meses, entre abril de 1999 e julho de 2007. Para a análise dos dados, alguns táxons foram definidos até o nível genérico, tendo em vista a falta de inflorescência e, conseqüente, dificuldade na identificação até o nível específico no início do monitoramento. Em função dessa resolução taxonômica limitada, optou-se por chamar tudo de “riqueza de táxons”, ao longo do texto.

Primeiramente, foi aplicada uma análise de correspondência com remoção do efeito de arco (DCA – Hill & Gauch, 1980; Gauch, 1994) com o objetivo principal de visualizar as

mudanças na composição das espécies de macrófitas aquáticas nos diferentes anos de coleta. Para a aplicação dessa técnica de ordenação, foram utilizados dados de presença e ausência das espécies de macrófitas aquáticas em cada um dos bancos analisados dentro de cada braço.

Com o objetivo de medir a estabilidade das comunidades de macrófitas aquáticas no reservatório de Itaipu diferentes critérios foram utilizados. O efeito dos anos de amostragem sobre a composição das comunidades foi testado através do procedimento de permutação multi-resposta (“Multi-response permutation procedures – MRPP”) (Biondini et al., 1985). Esse é um procedimento não-paramétrico para testar a significância de possíveis diferenças entre grupos (anos). A DCA e a análise MRPP foram realizadas no programa PC-ORD (versão 5; McCune & Mefford, 2006). De acordo com essas análises, a estabilidade estaria diretamente relacionada com as menores flutuações temporais, ou seja, menores diferenças entre os anos.

A estabilidade do padrão de frequência das espécies foi obtida através da estimativa do coeficiente de correlação de Spearman entre os meses amostrados, em cada braço do reservatório. Assim, para cada braço, foi organizada uma matriz com a frequência das espécies de macrófitas aquáticas ao longo do tempo (de 1999 a 2007). Posteriormente o coeficiente de correlação de Spearman foi calculado entre os meses de estudo, de maneira que foi possível obter um valor médio da matriz de correlação de Spearman. Quando o coeficiente de correlação de Spearman é alto (tendendo a 1,0), pode-se inferir que os meses (tempo) comparados apresentam comunidades com um padrão similar de distribuição da frequência de espécies.

A persistência da comunidade foi mensurada através de uma abordagem analítica de defasagem temporal proposta por Collins et al. (2000), através do coeficiente de dissimilaridade de Bray-Curtis, utilizando a frequência de ocorrência de cada táxon em cada braço do reservatório. Esta abordagem baseia-se na análise das diferenças da composição de espécies obtidas em amostras com defasagens temporais cada vez maiores. Em seguida, os valores da dissimilaridade entre amostras são relacionados com os valores da defasagem temporal obtidas para todas as combinações possíveis. Segundo Collins et al. (2000), esses resultados representam testes formais de hipóteses acerca da estabilidade de comunidades, resumidas a seguir. Caso a regressão linear seja positiva e significativa, a comunidade deve estar sofrendo alterações direcionais (e, portanto, condizente com a expectativa de Bengtsson et al., 1997). Caso a regressão linear seja negativa e significativa, a composição de espécies está convergindo para um tipo característico observado no início das amostragens. Esta resposta pode indicar alterações temporais não lineares, tais como as que ocorrem em

dinâmicas cíclicas ou resiliência da comunidade frente a alguma perturbação. Finalmente, uma regressão linear não significativa ou inclinação não diferente de zero implica em flutuações ou variação estocástica ao longo do tempo.

Posteriormente, a matriz de dissimilaridade foi correlacionada com a matriz de defasagem temporal através de um teste de Mantel (Mantel, 1967). As análises de dissimilaridade e o teste de Mantel foram realizados no programa Ntsys pc 2.1. A persistência das comunidades foi avaliada também para os diferentes tipos biológicos (isto é, emergente, flutuante e submersa), através do índice de dissimilaridade de Bray-Curtis. Essa abordagem procurou avaliar qual, dentre os tipos biológicos, contribuiu mais para as tendências gerais observadas para a comunidade como um todo.

Finalmente, a abordagem de “relógio de postos” (*rank clocks*) também foi utilizada (Collins et al., 2008). Nessa abordagem, os postos de cada espécie variam no sentido horário. A espécie com o posto igual 1 (mais freqüente) é localizada próxima ao centro de uma circunferência. Assim, as mudanças temporais nos postos das espécies podem ser visualizadas no sentido horário, do centro para os limites da circunferência. Para cada espécie, foi calculada uma diferença entre o posto no tempo 1 e o posto no tempo 2 e assim por diante. A média dessas diferenças (considerando todas as espécies) representa a variabilidade dos postos ao longo do tempo. Essa análise foi realizada para cada braço do reservatório, utilizando os dados de freqüência das espécies de macrófitas aquáticas. Através dessa análise, torna-se possível visualizar as mudanças nos postos das espécies ao longo do tempo. Caso nenhuma mudança ocorra, o relógio apresentará círculos concêntricos e que não se sobreponham. Foi utilizado um programa disponível no site do programa de pesquisas ecológicas de longa duração Sevilleta (Sevilleta LTER; <http://sev.lter.net.edu/RankClocks>).

A medida de persistência proporcional das espécies também foi aplicada para quantificar a mudança das comunidades (Collins et al., 2008). Essa medida teve o objetivo de quantificar o ganho e perda de espécies entre abril de 1999 (antes do distúrbio no reservatório) e os demais meses estudados. Para isso:

$$PP = (s_t \cap s_{t+i}) / S_{t+i}$$

onde  $s_t \cap s_{t+i}$  representa o número de espécies em comum nos meses  $t$  e  $t+i$  padronizados por  $S_{t+i}$ , o número total de espécies no mês  $t+i$ . Nesse estudo o mês  $t$  será sempre abril de 1999 e  $i$  representará os demais meses de estudo, até julho de 2007.

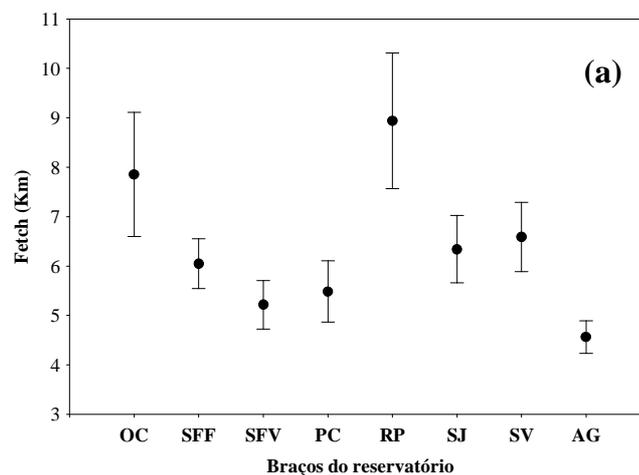
Com o objetivo de analisar a variabilidade temporal das condições limnológicas, os valores de transparência da água e condutividade elétrica foram correlacionados com a matriz de defasagem temporal, através da correlação de Pearson. Para tanto, a média obtida em cada

tempo  $t$ , considerando todos os braços do reservatório, foi subtraída do tempo  $t+1$ ,  $t+2$  e assim por diante. Diferenças positivas representam aumento dos valores de transparência da água e condutividade elétrica do tempo  $t$  para o tempo  $t+1$ .

## Resultados

O *fetch* dos locais monitorados variou entre 0,45 km (braço do rio São Francisco Verdadeiro) e 30,15 km (braço do rio Ocoí). Em média, os pontos de coleta estudados no rio Pinto apresentaram os maiores valores de *fetch* (média =  $8,94\text{km} \pm 7,38$  DP), enquanto que os menores estavam localizados no rio Arroio Guaçu (média =  $4,56\text{km} \pm 1,67$  DP) (Figura 3a).

Entre 1999 e 2007, os pontos de coleta com os menores valores médios de transparência da água do braço foram as do rio São Francisco Verdadeiro (média =  $1,21\text{m} \pm 0,7$  DP) e Arroio Guaçu (média =  $1,37\text{m} \pm 0,83$  DP), enquanto os maiores valores foram registrados nos braços do rio Passo Cuê (média =  $2,55\text{m} \pm 1,06$  DP), São Vicente (média =  $2,49\text{m} \pm 0,9$  DP) e Ocoí (média =  $2,48\text{m} \pm 1,2$  DP) (Figura 3b). Além disso, considerando todo o período estudado, pode-se observar que houve um aumento da transparência e da condutividade elétrica com o aumento dos intervalos temporais (Figura 4).



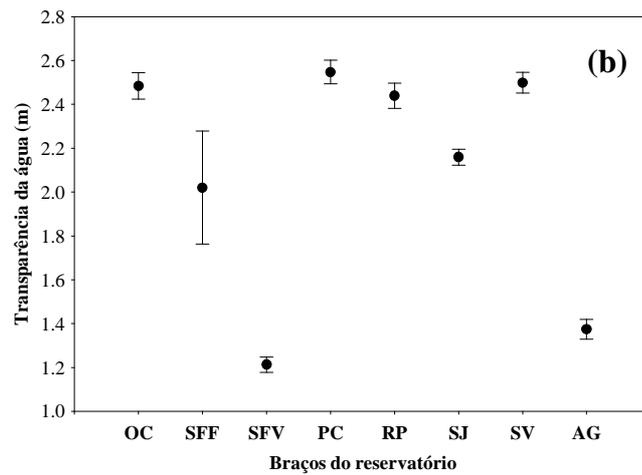


Figura 3. Valores médios e erro padrão do *fetch* (distância livre para a ação dos ventos) (a) e da transparência da água (b) em oito braços do reservatório de Itaipu. OC= rio Ocoí, SFF= rio São Francisco Falso, SFV= rio São Francisco Verdadeiro, PC= rio Passo Cuê, RP= rio Pinto, SJ = rio São João, SV = rio São Vicente, AG= rio Arroio Guaçu.

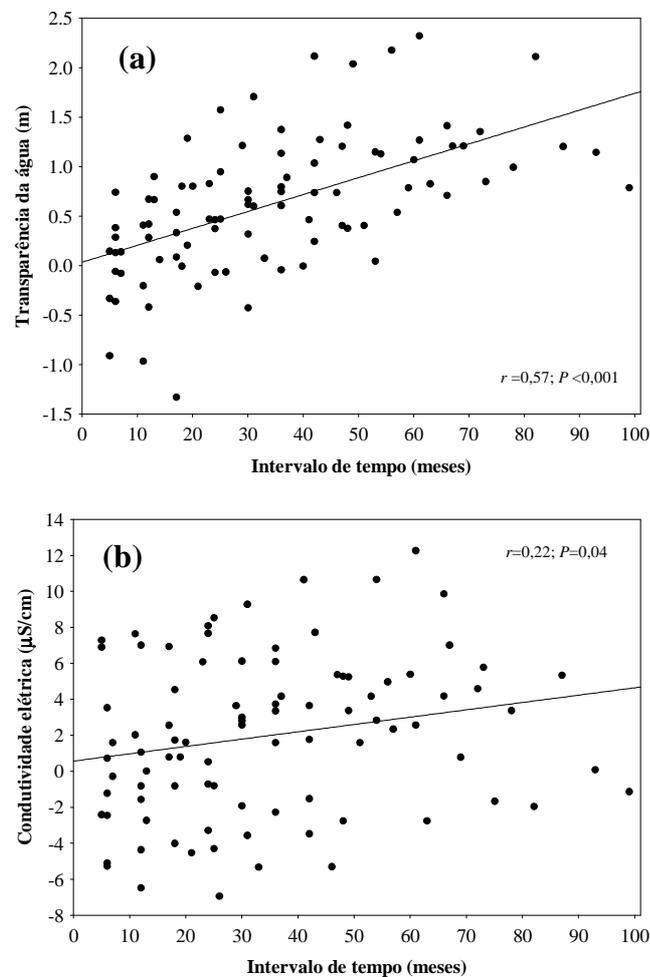
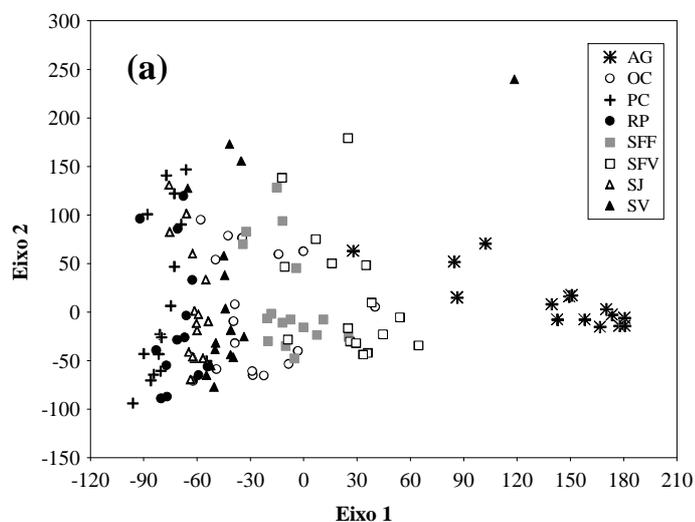


Figura 4. Variação nos valores de transparência da água (a) e condutividade elétrica (b) ao longo das diferentes defasagens temporais, no reservatório de Itaipu. Para a obtenção desses valores, a média obtida em cada tempo  $t$ , considerando todos os braços do reservatório, foi subtraída do tempo  $t+1$ ,  $t+2$  e assim por diante. Os valores dos coeficientes de correlação de Pearson ( $r$ ) estão inseridos nas figuras.

### *Frequência e composição de espécies*

Entre abril de 1999 e julho de 2007 foram identificados 68 táxons de macrófitas aquáticas, distribuídos em 27 famílias. De maneira geral, ao longo de todo o período estudado, a espécie mais frequente nos braços do reservatório foi *Urochloa subquadrifera* (Trin.) R. D. Webster (Poaceae) (média igual a 66,1%), seguido por *Hymenachne amplexicaulis* (Rudge) Nees (média igual a 36,2%). A partir de fevereiro de 2003, algumas espécies também passaram a apresentar maior frequência, tais como *Egeria najas* Planch. (29,3%) e *Egeria densa* Planch. (16,5%), principalmente a partir de fevereiro de 2006. *Polygonum acuminatum* H.B.K., *Polygonum ferrugineum* Wedd., *Oxycaryum cubense* (Poepp. & Kunth) Lye e *Pistia stratiotes* L. também foram frequentes nos braços do reservatório.

Considerando a frequência das espécies nos diferentes braços do reservatório, as espécies emergentes *U. subquadrifera* e *H. amplexicaule* foram frequentes em todos os braços estudados. A espécie submersa *Egeria najas* foi frequente no braço do rio Ocoí, São Francisco Falso, São João e São Vicente. A flutuante livre *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms também foi frequente no rio São Francisco Falso e Arroio Guaçu. Através da análise de ordenação (DCA) foi possível observar que a maior frequência de plantas flutuantes (principalmente as espécies *Salvinia biloba* Raddi emend. de la Sota, *Salvinia auriculata* Aubl. e *Salvinia minima* Bak.) foi registrada no braço do rio Arroio Guaçu (Figura 5). A espécie enraizada com folha flutuante *Nymphaoides indica* (L.) Kuntze foi frequente no rio Pinto, Passo Cuê e Ocoí.



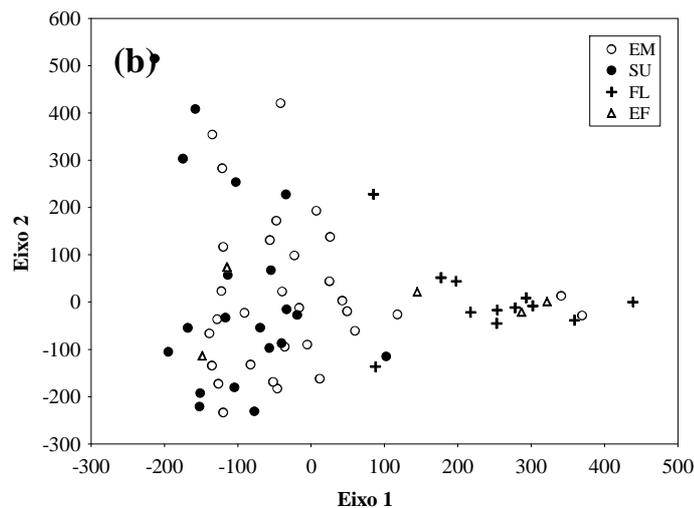


Figura 5. Diagramas de ordenação derivado da análise de correspondência (DCA) das comunidades de macrófitas aquáticas amostradas entre os anos de 1999 e 2007. Os escores ordenando os oito braços do reservatório (a) e os escores dos tipos biológicos (b) foram obtidos através da frequência das espécies nos braços do reservatório de Itaipu. AG= rio Arroio Guaçu; OC= rio Ocoí; PC= rio Passo Cuê; RP= rio Pinto; SFF= rio São Francisco Falso; SFV= rio São Francisco Verdadeiro; SJ= rio São João; SV= rio São Vicente; EM= táxons emergentes; SU= submersos; FL= flutuantes livres e EF= enraizadas com folha flutuante.

De acordo com os resultados do MRPP (“Multi-response permutation procedures”), a composição de espécies das comunidades de macrófitas aquáticas diferiu ao longo dos anos estudados ( $P < 0,001$ ), em todos os braços analisados do reservatório de Itaipu (Tabela 1).

Tabela 1. Resultado do procedimento de permutação multi-resposta (“Multi-response permutation procedures – MRPP”) para avaliar o efeito dos anos de amostragem sobre a composição das comunidades em cada braço do reservatório de Itaipu.

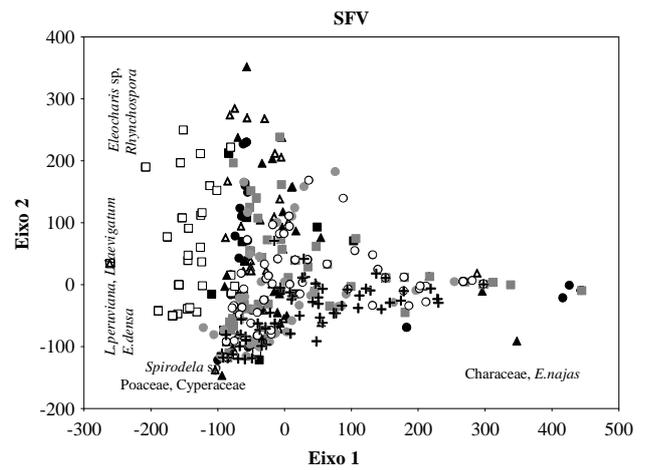
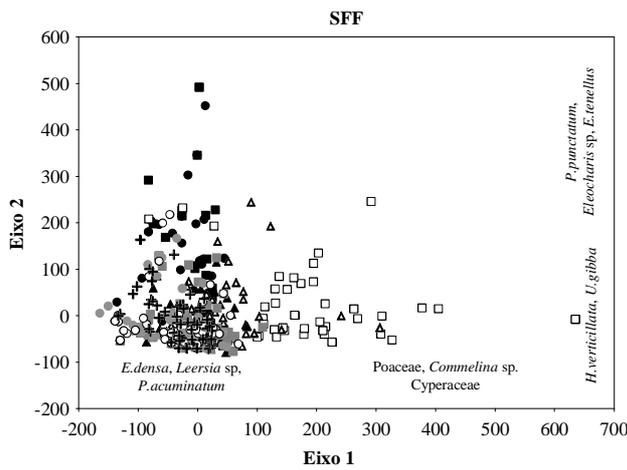
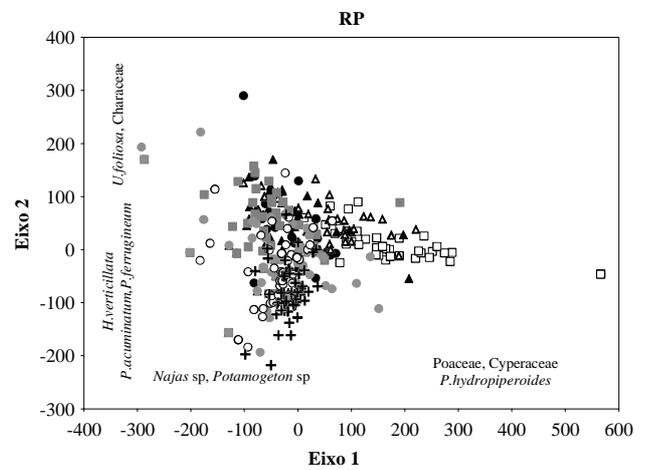
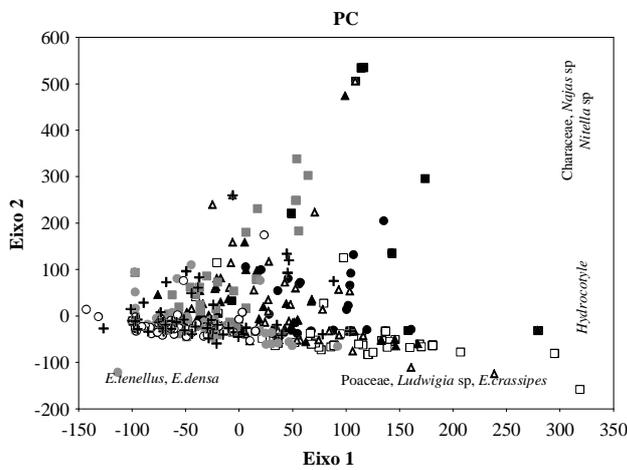
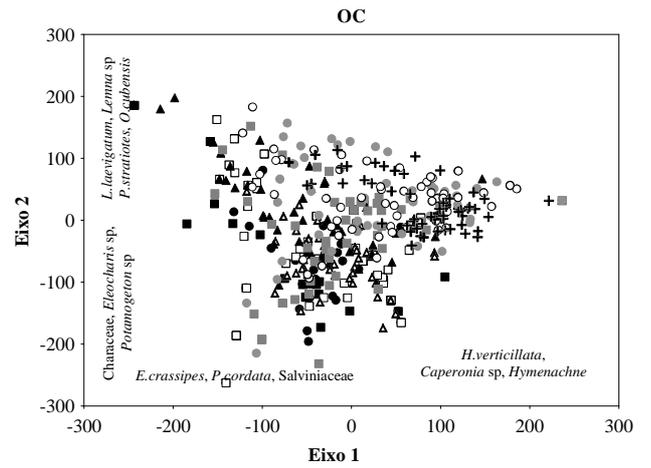
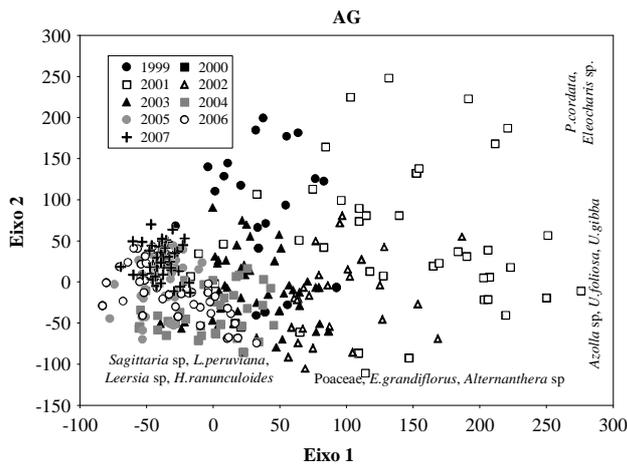
Braços do reservatório	<i>R</i>	<i>P</i>
Arroio Guaçu (AG)	0,307	<0,001
Ocoí (OC)	0,131	<0,001
Passo Cuê (PC)	0,139	<0,001
Rio Pinto (RP)	0,153	<0,001
São Francisco Falso (SFF)	0,123	<0,001
São Francisco Verdadeiro (SFV)	0,146	<0,001
São João (SJ)	0,128	<0,001
São Vicente (SV)	0,241	<0,001

A partir da análise da distribuição dos escores da DCA que foi realizada separadamente para cada braço (Figura 6), depreende-se que, de maneira geral, no braço do rio Arroio Guaçu, a composição de espécies entre 2001 e 2002 diferiu daquela encontrada nos

demais anos de estudo. Entre 2003 e 2007 esse braço foi caracterizado pela maior frequência de *Sagittaria montevidensis* Cham. & Schltdl., *Leersia* sp., *Hydrocotyle ranunculoides* L.f. e *Ludwigia cf. helmintorrhiza* (Mart.) Hara.

Considerando a magnitude da estatística *R* e a despeito da significância estatística, o braço do rio Ocoí apresentou maior similaridade relativa na composição de espécies entre os diferentes anos de estudo. No entanto, em 2007, destaca-se a presença da espécie submersa *Hydrilla verticillata* L.f. Royle nesse braço. Entre 2000 e 2001 o braço do rio Passo Cuê apresentou maior frequência de espécies emergentes, tais como *Ludwigia* sp. e táxons pertencentes à família Poaceae. De maneira similar, no braço do rio Pinto, entre 2001 e 2002, houve maior predominância de espécies pertencentes, principalmente, as famílias Poaceae, Cyperaceae e Polygonaceae. Além disso, em 2007 pode-se destacar a presença de *H. verticillata*, *Polygonum acuminatum* e *Polygonum ferrugineum* (Figura 6).

No braço do rio São Francisco Falso a composição de espécies em 2001 e 2002 também foi diferente das demais sendo caracterizada principalmente por táxons da família Poaceae e Cyperaceae, além do táxon *Commelina* sp. A partir de 2005 houve um aumento no número de locais colonizados pela espécie *Egeria densa* nesse rio. De maneira similar, a composição de espécies em 2001, no braço do rio São Francisco Verdadeiro, também foi diferente da composição observada nos demais anos. Entre 2005 e 2007 o braço do rio São João também apresentou maior frequência da espécie *Egeria densa* e de táxons pertencentes à família Salviniaceae. Finalmente, o braço do rio São Vicente apresentou diferentes composições de espécies de macrófitas aquáticas entre 2001 e 2007. Em 2001, os locais monitorados foram caracterizados pela presença de *Commelina* sp., *Polygonum punctatum* Elliot e táxons pertencentes à família Poaceae. Entre 2006 e 2007, as frequências de *Egeria densa*, *Polygonum acuminatum*, *Polygonum ferrugineum* e *Oxycaryum cubense* aumentaram nesse rio (Figura 6).



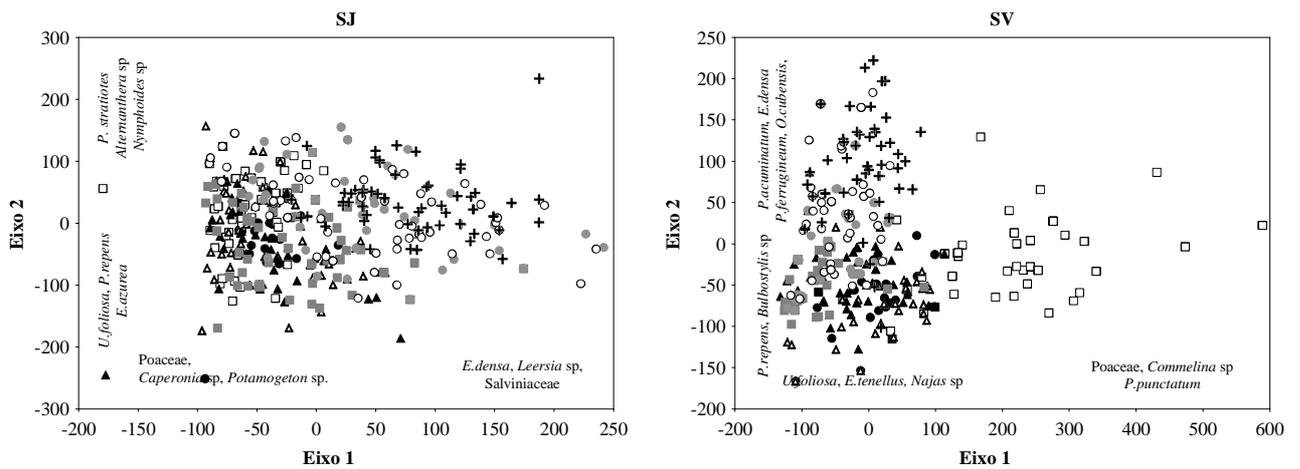


Figura 6. Diagrama de ordenação derivado da análise de correspondência (DCA) das comunidades de macrófitas aquáticas amostradas entre os anos de 1999 e 2007 nos oito braços do reservatório de Itaipu. AG= rio Arroio Guaçu; OC= rio Ocoí; PC= rio Passo Cuê; RP= rio Pinto; SFF= rio São Francisco Falso; SFV= rio São Francisco Verdadeiro; SJ= rio São João; SV= rio São Vicente.

### *Estabilidade das comunidades e influência do distúrbio*

Entre abril de 1999 e julho de 2007, o braço com menor riqueza de táxons foi aquele formado pelo rio Pinto (31 táxons), enquanto que o braço formado pelo rio São Francisco Falso apresentou o maior valor de riqueza (43 táxons). Em média, houve uma redução nos valores de riqueza de táxons após o decréscimo no nível de água do reservatório, comparando abril de 1999 (antes do distúrbio) e abril de 2000 (após o distúrbio). Em abril de 1999, os valores de riqueza de táxons variaram entre 12 (rio São Francisco Verdadeiro e São João) e 23 táxons (rio São Francisco Falso), enquanto que em abril de 2000, os valores de riqueza variaram entre 5 táxons no rio São Vicente e 15 táxons no rio Ocoí (Figura 7). Considerando os 235 pontos monitorados, o menor valor de riqueza de táxons foi observado em abril de 2000 (média igual a 2 táxons por ponto de coleta), após o decréscimo no nível d'água do reservatório, enquanto que o maior valor médio de riqueza foi obtido em janeiro de 2007 (média igual a 7 táxons).

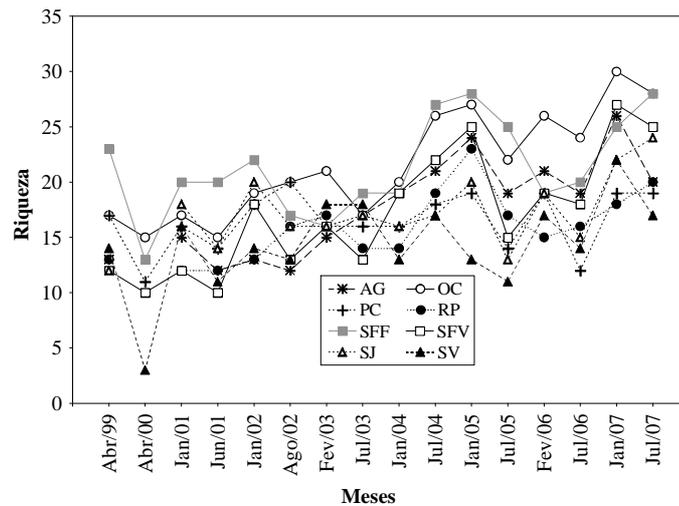
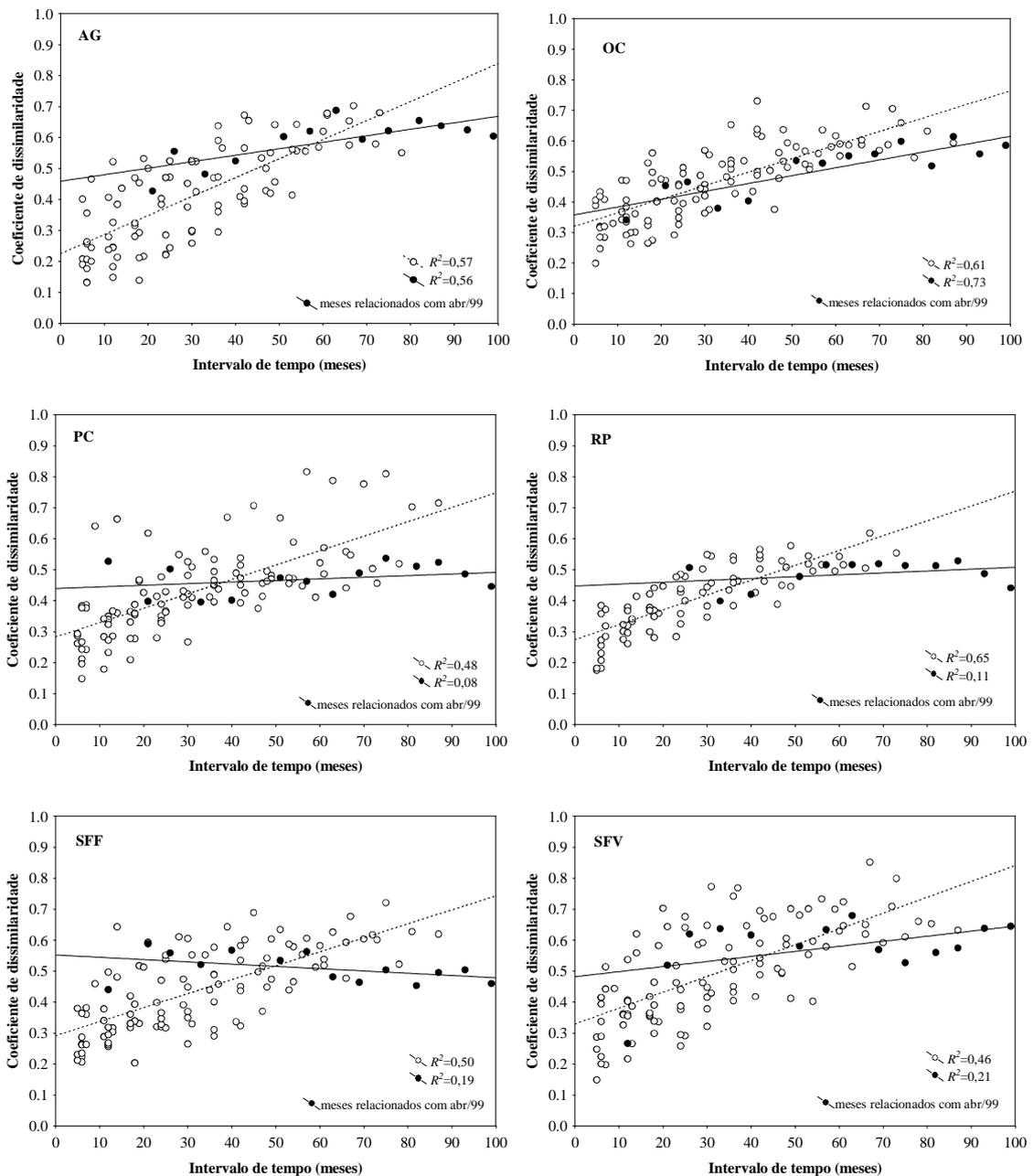


Figura 7. Riqueza mensal de táxons ao longo do tempo nos oito braços do reservatório de Itaipu. AG= rio Arroio Guaçu; OC= rio Ocoí; PC= rio Passo Cuê; RP= rio Pinto; SFF= rio São Francisco Falso; SFV= rio São Francisco Verdadeiro; SJ= rio São João; SV= rio São Vicente.

De acordo com o valor médio dos coeficientes de correlação de Spearman entre as freqüências das espécies em cada mês estudado, as comunidades de macrófitas aquáticas localizadas nos rios Passo Cuê (média dos coeficientes igual a 0,61) e São João (média dos coeficientes igual a 0,64) apresentaram um padrão similar de distribuição da freqüência de espécies. Em outras palavras, as espécies dominantes (que ocorrem em várias estações dentro desses braços) ou raras (que ocorreram em poucas estações dentro desses braços) em um determinado mês também o foram em outro mês qualquer.

Analisando a persistência da comunidade ao longo dos meses monitorados, foram observadas mudanças na composição de espécies (aumento nos valores de dissimilaridade – distância de Bray-Curtis) com o aumento dos intervalos de tempo, nos 8 braços do reservatório de Itaipu (Figura 8). As fortes relações entre as matrizes de dissimilaridade da flora e de distância temporal ( $r$  de Mantel variando entre 0,571 no rio São Vicente e 0,764 no rio Arroio Guaçu) sugerem que essas mudanças foram pronunciadas (Tabela 2). A mudança direcional na freqüência das espécies ao longo do tempo também foi refletida através da reta positiva e significativa da regressão linear. Através de uma abordagem independente, as freqüências dos táxons em abril de 1999 foram comparadas com os demais meses de estudo (círculo cheio da Figura 8). A relação negativa entre coeficiente de dissimilaridade e intervalo de tempo indicaria a convergência da comunidade em direção ao que foi observado em abril de 1999 (antes do distúrbio). Assim, foi possível observar que, em todos os braços do reservatório, não houve uma tendência de decréscimo dos valores de dissimilaridade ao longo dos maiores intervalos de tempo, demonstrando que essas comunidades não foram resilientes.

Considerando os valores dos coeficientes de dissimilaridade entre abril de 1999 (antes do distúrbio) e os demais meses de estudo, pode-se observar que o braço do rio São João e Paço Cuê apresentaram os menores valores médios de dissimilaridade. Assim, nesses braços a frequência das espécies obtida entre abril de 1999 e os demais meses estudados, foram similares, ou seja, tais locais foram pouco afetados pelo distúrbio de seca. Resultado similar foi obtido através dos valores de coeficiente de correlação de Spearman (comentado anteriormente).



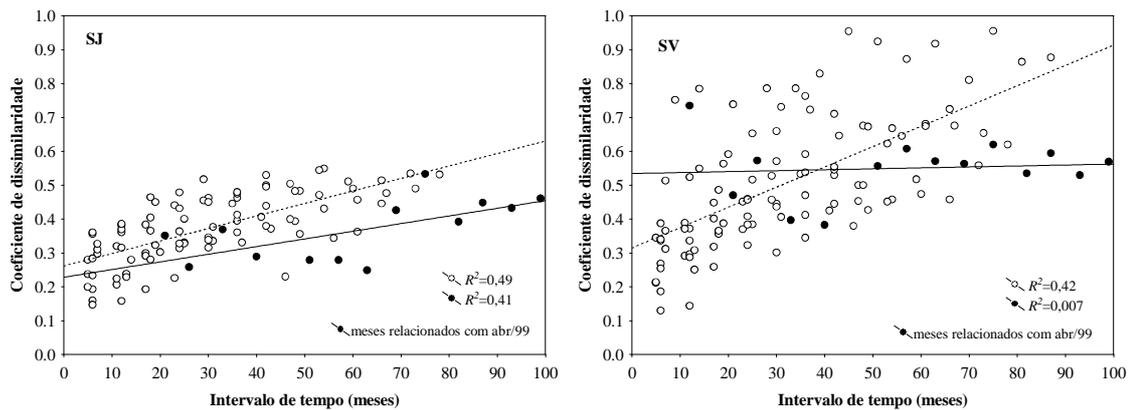


Figura 8. Relação entre os coeficientes de dissimilaridade de Bray-Curtis e a defasagem temporal, nos oito braços do reservatório de Itaipu Binacional. AG= rio Arroio Guaçu; OC= rio Ocoí; PC= rio Passo Cuê; RP= rio Pinto; SFF= rio São Francisco Falso; SFV= rio São Francisco Verdadeiro; SJ= rio São João; SV= rio São Vicente. Os valores dos coeficientes de determinação ( $R^2$ ) estão inseridos nas figuras.

Tabela 2. Valores do  $r$  de Mantel entre os coeficientes de dissimilaridade de Bray-Curtis e os intervalos de tempo, para cada braço do reservatório estudado.

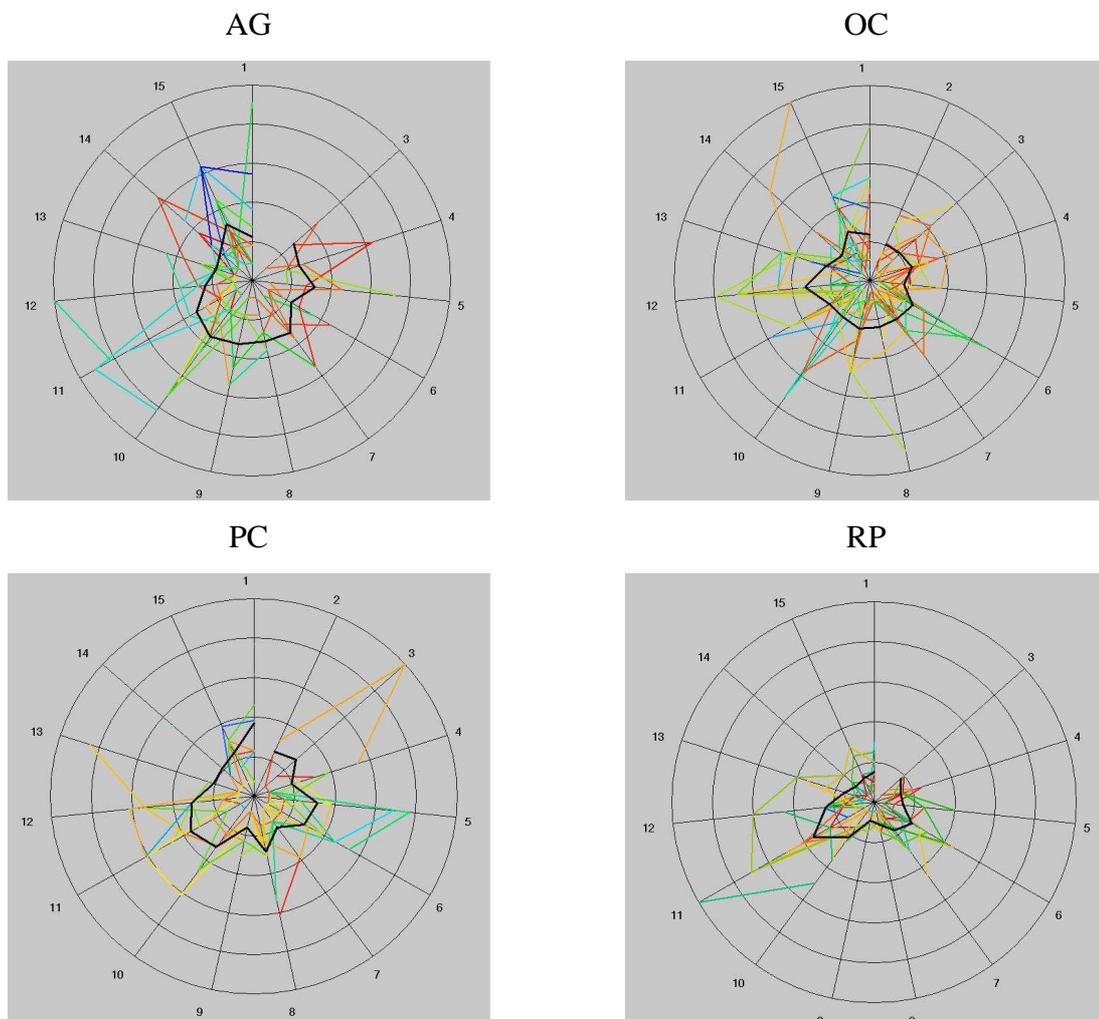
Braços do reservatório	$r$	$P$
Arroio Guaçu	0,764	<0,0001
Ocoí	0,761	<0,0001
Passo Cuê	0,627	<0,0001
Rio Pinto	0,733	<0,0001
São Francisco Falso	0,627	<0,0001
São Francisco Verdadeiro	0,653	<0,0001
São João	0,597	<0,0001
São Vicente	0,571	<0,0002

A correlação entre os valores médios de riqueza de espécies obtidos antes do distúrbio (abril de 1999) e os valores do ângulo da reta de regressão (entre coeficiente de dissimilaridade e tempo) não foi significativa ( $r = -0,57$ ;  $P = 0,14$ ), o mesmo quando considerado o valor total de riqueza por braço em abril de 1999 ( $r = -0,19$ ;  $P = 0,64$ ). Assim, ambientes com maior riqueza de espécies não apresentaram menor taxa de mudança na frequência das espécies.

Na Figura 9, que apresenta o “relógio dos postos”, a distância entre os postos, de cada espécie, obtida em abril de 1999 (tempo 1 no relógio) e abril de 2000 (tempo 2 no relógio) é demonstrada no eixo 2, enquanto a distância entre abril de 2000 (tempo 2) e janeiro de 2001 (tempo 3) é demonstrada no eixo 3, e assim por diante. A média dessas distâncias, considerando todas as espécies, é evidenciada pela linha mais escura do gráfico (Figura 9). De

maneira geral, os postos (de acordo com a frequência das espécies) tenderam a variar de um ano para outro. Assim, pode-se destacar que as comunidades de macrófitas aquáticas no reservatório de Itaipu apresentam flutuação contínua na frequência das espécies, variando entre períodos com maior dominância de algumas espécies (próximo ao centro do relógio) e períodos com menor dominância e maior riqueza.

Assim, através da análise da persistência das comunidades (Figura 8) foi possível verificar o decréscimo na similaridade da frequência e composição das espécies ao longo dos maiores intervalos de tempo, enquanto que o “relógio dos postos” (Figura 9) demonstrou que de um período para outro os postos das espécies variam.



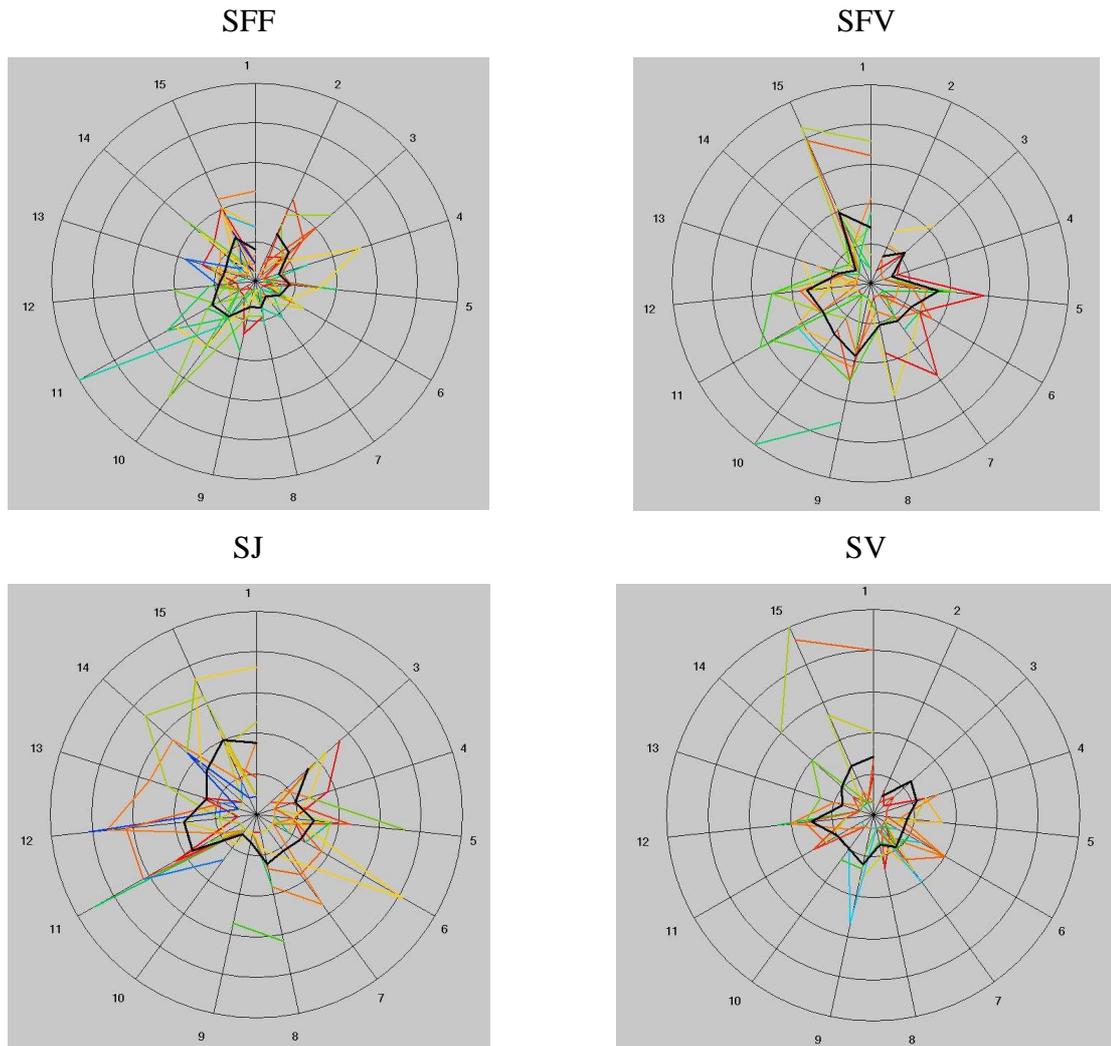


Figura 9. Dinâmica temporal da mudança dos postos (baseados nas frequências das espécies) nos oito braços do reservatório de Itaipu entre abril de 1999 (tempo 1) e julho de 2007 (tempo 16/1). Essa mudança ao longo do tempo é visualizada através de um relógio (*rank clocks*). Tempo 1 – abril de 1999; 2 = abr/2000; 3 = jan/2001; 4 = jun/2001; 5 = jan/2002; 6= ago/2002; 7 = fev/2003; 8 = jul/2003; 9 = jan/2004; 10 = jul/2004; 11 = jan/2005; 12 = jul/2005; 13 = fev/2006; 14 = jul/2006; 15 = jan/2007 e 16/1 = jul/2007. AG= rio Arroio Guaçu; OC= rio Ocoí; PC= rio Passo Cuê; RP= rio Pinto; SFF= rio São Francisco Falso; SFV= rio São Francisco Verdadeiro; SJ= rio São João; SV= rio São Vicente.

### ***Grupos funcionais e estabilidade***

Considerando a estabilidade temporal dos diferentes grupos funcionais de macrófitas aquáticas, foi possível observar diferentes respostas desses grupos frente ao distúrbio causado pelo decréscimo do nível da água, ocorrido em fevereiro de 2000. Os valores dos coeficientes de dissimilaridade (coeficiente de distância de Bray-Curtis) entre a frequência dos táxons emergentes em abril de 1999 e os demais meses de estudo demonstraram um aumento na dissimilaridade entre as comunidades até o intervalo de 63 meses (entre abril de 1999 e julho

de 2004). A partir de 2005, houve um decréscimo nos valores dos coeficientes de dissimilaridade, indicando maior semelhança entre as comunidades estudadas nos anos de 2005, 2006 e 2007, com aquelas observadas antes do distúrbio (abril de 1999) (Figura 10a).

Os valores de dissimilaridade (entre abril de 1999 e os demais meses) estimados com os táxons flutuantes aumentaram linearmente. Portanto, quanto maior o intervalo temporal entre abril de 1999 e os demais meses, maiores foram os valores de dissimilaridade (Figura 10b).

Em geral, para as plantas submersas, uma clara relação quadrática (negativa) foi observada entre os valores de dissimilaridade e os intervalos de tempo (Figura 10c). Assim, após o distúrbio (2001), houve um aumento dos valores dos coeficientes de dissimilaridade, que sofreu um decréscimo posterior, entre janeiro de 2002 e janeiro de 2005, quando a frequência desses táxons passou a ser similar àquela observada em abril de 1999 (intervalo de 69 meses). Após esse período, iniciou-se, novamente, o aumento dos valores de dissimilaridade.

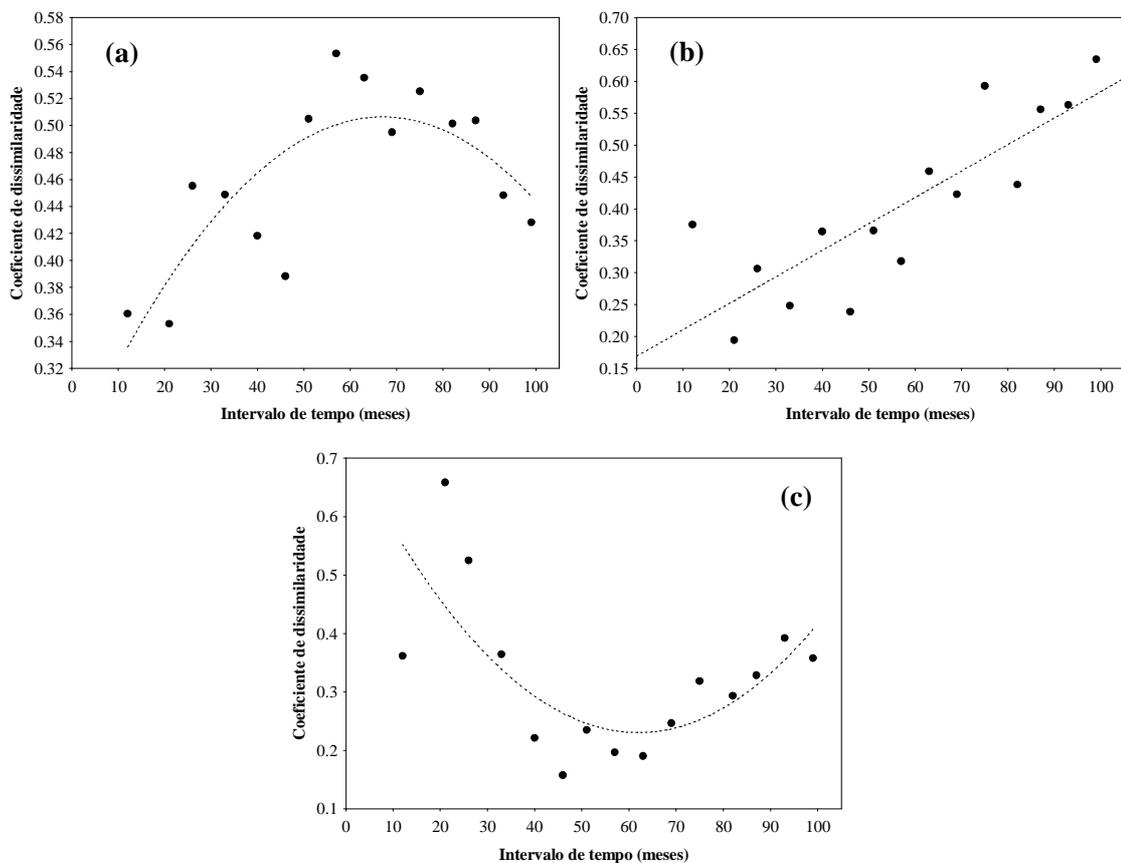


Figura 10. Coeficiente de dissimilaridade de Bray-Curtis entre as comunidades de macrófitas aquáticas amostradas em abril de 1999 (antes do distúrbio) com os demais meses estudados (após o distúrbio, a partir de abril de 2000), considerando os diferentes grupos funcionais: a) macrófitas aquáticas emergentes; b) flutuantes e c) submersas.

Alguns exemplos podem ser citados, considerando a maior similaridade na frequência das espécies submersas após o período aproximado de seis anos (Figura 10c): *Egeria densa* (maior similaridade com abril de 1999 após 63 meses no rio Ocoí, 69 meses no rio Passo Cuê, 75 meses no rio Pinto e 87 meses no rio São Francisco Falso), *Egeria najas* (57 meses no rio Arroio Guaçu e Passo Cuê, 46 meses no rio Ocoí, 40 meses no rio Pinto e rio São Vicente, 51 meses no rio SFF, 87 meses no rio São Francisco Verdadeiro) e *Nitella* sp. (40 meses no rio Arroio Guaçu, São João e São Vicente).

Assim, o grupo funcional das plantas submersas foi o que apresentou maior dissimilaridade logo após o distúrbio (menos resistentes), enquanto que os táxons flutuantes apresentaram menor resiliência, considerando o aumento contínuo dos valores de dissimilaridade ao longo do tempo, comparando com abril de 1999.

### ***Persistências das espécies após o distúrbio***

A análise da persistência proporcional foi realizada utilizando somente a matriz de presença e ausência das espécies em cada mês. Comparando a presença das espécies em todos os meses com aquela registrada em abril de 1999, essa análise indicou que o braço do rio São Vicente foi o mais afetado pelo distúrbio da seca, tendo em vista o decréscimo brusco no valor de persistência (Figura 11). Por outro lado, o braço do rio São Francisco Falso, seguido pelo rio Ocoí, apresentaram em abril de 2000, composição de espécies similar àquela observada antes do distúrbio, sendo os ambientes com maior resistência na mudança da comunidade de macrófitas aquáticas. Entretanto, pode-se considerar que todos os braços estudados apresentaram um decréscimo nos valores de persistência. Esse decréscimo nos valores de persistência da composição entre 1999 e os demais anos foi mais pronunciado no braço do rio Arroio Guaçu (média igual a 45,2% de persistência) (Figura 11).

Assim, os resultados indicaram que os locais com maior riqueza de espécies em abril de 1999 (braço dos rios São Francisco Falso e Ocoí) apresentaram maior resistência na mudança da composição de espécies (maior persistência). Além disso, a maior persistência média (69,5%) foi obtida no braço do rio Passo Cuê, que também apresentava elevada riqueza de espécies em abril de 1999 (similar ao rio Ocoí, com 17 espécies).

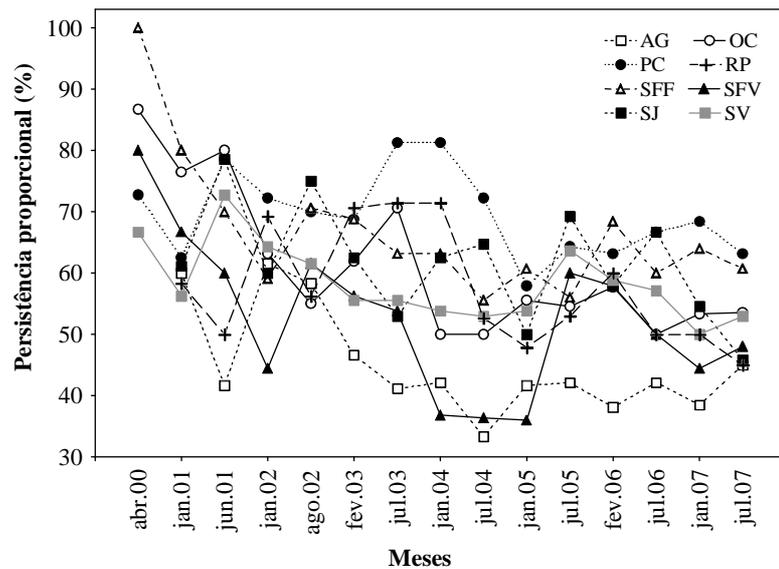


Figura 11. Persistência proporcional (%) das espécies de macrófitas aquáticas nos oito braços do reservatório de Itaipu, comparando com as espécies identificadas antes do distúrbio (abril de 1999). AG= rio Arroio Guaçu; OC= rio Ocoí; PC= rio Passo Cuê; RP= rio Pinto; SFF= rio São Francisco Falso; SFV= rio São Francisco Verdadeiro; SJ= rio São João; SV= rio São Vicente.

## Discussão

### *Frequência e composição de espécies*

Nos últimos anos, o número de estudos ecológicos de longa duração tem aumentado. Esses estudos demonstram a importância dessa abordagem para a compreensão da dinâmica dos ecossistemas (Jackson & Füreder, 2006). Além disso, escalas de tempo mais amplas tornam-se essenciais no estudo de mudanças lentas que ocorrem nos ecossistemas e comunidades ou no acompanhamento de eventos raros (Hobbie et al., 2003). O estudo de áreas amostrais fixas em longo prazo permite também avaliar a influência de algum impacto, provocado pelo Homem ou por uma espécie invasora, por exemplo, sobre a persistência ou estabilidade das comunidades de plantas.

A comunidade de macrófitas aquáticas torna-se propícia para os estudos abordando alterações de longo prazo em vegetais superiores, pois diferentemente de florestas, cujos organismos possuem longo ciclo de vida (até > 100 anos), as macrófitas são em sua maioria anuais. Assim, períodos relativamente curtos como os aqui enfocados (ca. 10 anos) representam várias gerações. No reservatório de Itaipu, o monitoramento de macrófitas aquáticas, realizado entre 1999 e 2007 em 235 unidades amostrais fixas, originou um banco de dados com o qual foi possível analisar a estabilidade temporal dessas comunidades, a

influência da diversidade de espécies sobre essa estabilidade e, por último a influência de um distúrbio sobre a mudança na composição dessas comunidades.

Ao longo dos oito anos de monitoramento, observou-se a mudança na composição dessas comunidades, com o aumento da frequência de ocorrência de algumas espécies (e.g., *Hymenachne amplexicaulis*, *Limnobium laevigatum* (Humb. & Bonpl. Ex Willd.) Heine, *Oxycaryum cubense*, *Sagittaria montevidensis*, *Egeria densa* e *Egeria najas*) e o decréscimo de outras (e.g., *Nitella* sp. e *Eleocharis* sp.). Além disso, em janeiro de 2007, a espécie exótica submersa *Hydrilla verticillata* passou a colonizar alguns braços do reservatório.

De maneira geral, a maior frequência de espécies flutuantes de macrófitas aquáticas foi obtida no braço do rio Arroio Guaçu, enquanto as espécies submersas foram mais frequentes nos braços do rio Ocoí, Passo Cuê, São João e São Vicente. Os menores valores de *fetch* (área para ação dos ventos) registrados nos pontos localizados no rio Arroio Guaçu são uma explicação parcimoniosa para a maior frequência de espécies flutuantes na região. De maneira similar, os maiores valores de transparência da água constatados nos braços dos rios Ocoí, São Vicente e Passo Cuê, explica a maior ocorrência de espécies submersas nesses locais, principalmente *Egeria najas*. O *fetch* é uma medida indireta que indica a ação do vento e essa variável afeta de forma negativa a abundância e riqueza de macrófitas (Riis & Hawes 2003; Thomaz et al., 2003a,b; Azza et al., 2007; Boschilia, 2007), embora exposição moderada ao vento possa contribuir para o aumento da abundância de algumas espécies em razão da remoção do perifíton de suas folhas (Scheffer et al., 1992) e a diminuição de competidores (Kreiling et al. 2007). No reservatório de Rosana (rio Paranapanema, SP/PR), por exemplo, locais com maior *fetch* são colonizados, principalmente, por macrófitas submersas, enquanto os locais menos expostos a ação dos ventos (menor *fetch*) são colonizados principalmente por espécies flutuantes (Boschilia, 2007). Além disso, vários estudos demonstram a relação positiva entre a radiação subaquática e o crescimento de macrófitas aquáticas submersas (Scheffer et al., 1992; Bini & Thomaz, 2005; Cheruvilil & Soranno, 2008).

Além das diferenças entre as espécies que predominam nos diferentes braços do reservatório, constatou-se também que a composição de espécies variou dentro de um mesmo braço entre os anos, pois na maioria deles a composição em 2001 e 2002 foi diferente dos demais anos. O decréscimo no nível de água que ocorreu entre novembro de 1999 e fevereiro de 2000 afetou as comunidades de macrófitas aquáticas em todos os braços do reservatório, o que refletiu nas distintas composições de espécies, principalmente em 2001, quando a comunidade estava se recuperando desse distúrbio. De fato, em 2001, os táxons mais

freqüentes nos trechos estudados pertenciam às famílias Poaceae e Cyperaceae, ou seja, táxons considerados anfíbios, mais resistentes ao decréscimo no nível de água. Posteriormente, entre 2005 e 2007, esses ambientes passaram a apresentar maior freqüência de outros grupos de macrófitas (euhidrófitas), tais como *Sagittaria montevidensis*, *Leersia* sp., *Hydrocotyle ranunculoides*, *Polygonum acuminatum*, *Polygonum ferrugineum*, *Egeria densa* e *Hydrilla verticillata*.

### ***Estabilidade das comunidades e influência do distúrbio***

Os efeitos dos distúrbios sobre os ecossistemas têm sido freqüentemente discutidos (Connell, 1978; Allison, 2004; Houseman et al., 2008; Jiang & Patel, 2008), no entanto, os efeitos de eventos grandes e imprevisíveis ainda não são bem compreendidos devido a escassez de estudos ecológicos de longa duração (Turner & Dale, 1998). De acordo com White e Pickett (1985) um distúrbio pode ser definido como “qualquer evento discreto no tempo que desorganiza a estrutura do ecossistema, comunidade ou população, além de alterar o ambiente físico e a disponibilidade de recursos”. De maneira complementar, Turner e Dale (1998) definem um distúrbio grande e raro como um evento maior, no sentido espacial ou temporal (p. ex. eventos de inundação). A percepção de um evento, em relação à escala humana também pode ser utilizada para identificar um distúrbio grande e infreqüente (“LID – large, infrequent disturbances”; Turner & Dale, 1998).

Muitos distúrbios não são catastróficos, tendo em vista a sobrevivência de alguns indivíduos e o efeito diferenciado sobre as espécies (Frelich & Reich, 1999; Platt & Connell, 2003). Assim, os ambientes que sofreram algum distúrbio podem se transformar em mosaicos de manchas (“patches”) possuindo diferentes composições de espécies (Platt & Connell, 2003). De acordo com esses autores, após um distúrbio, uma variedade de mudanças pode ocorrer nas comunidades, incluindo a substituição direcional.

Considerando-se somente os dados de incidência obtidos após o distúrbio da seca, as comunidades de macrófitas no reservatório de Itaipu apresentaram regressão positiva e significativa entre os coeficientes de dissimilaridade e o intervalo de tempo. Essa tendência indica uma mudança direcional na comunidade (Collins et al., 2000). Assim, após o distúrbio de seca, algumas espécies foram extintas localmente, principalmente as espécies submersas, cujas freqüências assemelharam-se àquelas observadas antes do distúrbio somente após cerca de 60 meses (ver Figura 10c). De fato, as espécies submersas, tais como *Egeria najas* e *Egeria densa* colonizavam regiões com profundidade máxima de 3 metros, enquanto que o decréscimo no nível de água do reservatório foi de aproximadamente 5 metros. Assim, o

decréscimo no nível de água afetou toda a área potencial de colonização dessas espécies no reservatório (Bini & Thomaz, 2005). Por outro lado, algumas espécies tiveram um aumento na frequência logo após o distúrbio (e.g., táxons pertencentes à família Cyperaceae, tais como *Rhynchospora* sp.). A mudança na frequência e composição das espécies de macrófitas aquáticas ao longo dos maiores intervalos de tempo também foi demonstrada pelo teste de Mantel entre a matriz dos coeficientes de dissimilaridade e a matriz dos intervalos de tempo. Além disso, comparando a frequência das espécies ao longo do tempo com aquela observada em abril de 1999 (antes do distúrbio), não foi possível observar a convergência das comunidades em direção a frequência analisada em 1999 (decréscimo dos coeficientes de dissimilaridade ao longo dos maiores intervalos de tempo).

Em geral, esses resultados estão de acordo com a proposição de que existe uma relação positiva entre a variabilidade das comunidades e o tempo de estudo (Bengtsson et al., 1997). Algumas evidências obtidas nesse estudo sugerem que os três mecanismos causais que explicariam essa relação são verossímeis. O primeiro, em ordem temporal, foi a inequívoca mudança nas condições ambientais provocada pela depleção do nível da água. Esse distúrbio provocou a extinção local de várias espécies e a mudança na estrutura dos bancos, e as manchas de macrófitas começaram um novo processo sucessional após o retorno das condições normais. Segundo, o incremento de propágulos advindos da planície de inundação do alto rio Paraná, incluindo a invasão de *Hydrilla verticillata* (detectada pela primeira vez em janeiro de 2007), que também explica o aumento continuado da variabilidade das comunidades de macrófitas aquáticas no reservatório de Itaipu. Terceiro, mas de modo contínuo, como a própria mudança na estrutura da comunidade de macrófitas aquáticas, foi o aumento da variabilidade ambiental (relação positiva entre diferenciação ambiental e intervalo de tempo). Especificamente, esse resultado foi detectado para as duas variáveis ambientais analisadas (transparência da água e condutividade elétrica – uma variável que reflete a disponibilidade de bicarbonato, mas principalmente para a primeira – Figura 4). De fato, essas variáveis abióticas afetam principalmente as espécies submersas, o que está de acordo com os resultados de mudança da composição de parte da assembléia pertencente a esse tipo biológico (ver Figura 10c e considerações abaixo). A influência desses mecanismos tem sido, em geral, estudada de modo isolado. Por exemplo, Šamonil e Vrška (2008) demonstraram que as mudanças ambientais influenciaram as mudanças na frequência de espécies da vegetação de uma floresta da República Checa. De maneira similar Oberdorff e colaboradores (2001) também demonstraram a influência da variabilidade ambiental sobre a estabilidade das comunidades de peixes ao longo de nove anos de estudo. Também de forma isolada, o efeito

da invasão de espécies sobre comunidades nativas foi demonstrado por Michelan e colaboradores (*in press*) em ambientes neotropicais, incluindo o próprio reservatório de Itaipu.

Comparando a frequência das espécies ao longo do tempo com aquela observada em abril de 1999 (antes do distúrbio), os menores valores de dissimilaridade foram mensurados nos braços dos rios São João e Passo Cuê. Resultado similar foi obtido através da correlação de Spearman entre as frequências das espécies. O braço do rio São João também apresentou a menor taxa de mudança ( $b$ ) na frequência das espécies ao longo dos maiores intervalos de tempo (Figura 8). No entanto, esses braços não apresentaram maior riqueza de táxons em 1999. A maior riqueza média de táxons em abril de 1999 (média igual a 5,2 espécies) foi observada no braço do rio Ocoí, que apresentou a maior mudança na estrutura da comunidade em relação ao período de pré-distúrbio (1999). Generalizando, a análise de correlação entre a riqueza média e riqueza total de espécies em cada braço em 1999 e o coeficiente angular da reta de regressão ( $b$ ) não foi significativa. Assim, essas análises indicam que a hipótese de que comunidades de macrófitas aquáticas mais diversas seriam mais resistentes a algum distúrbio foi rejeitada, pelo menos considerando a frequência das espécies em cada braço do reservatório de Itaipu.

De maneira geral, as comunidades de macrófitas aquáticas do reservatório de Itaipu são instáveis, ou seja, tais comunidades apresentaram uma mudança direcional ao longo tempo em todos os braços estudados. Além disso, nenhuma comunidade apresentou uma tendência de aumento da similaridade (decréscimo dos coeficientes de dissimilaridade) com relação a abril de 1999, ao longo do tempo.

### ***Grupos funcionais e estabilidade***

A despeito da instabilidade identificada para a comunidade como um todo, os grupos funcionais de plantas aquáticas apresentaram tendências temporais diferentes. Logo após o distúrbio, em janeiro e junho de 2001, o maior valor de dissimilaridade foi obtido considerando os táxons submersos (0,66 e 0,53, respectivamente), demonstrando que, inicialmente, esses táxons foram os mais afetados pelo distúrbio. De maneira geral, o decréscimo nos coeficientes de dissimilaridade de Bray-Curtis ocorreu somente quando foi analisada a estabilidade temporal na frequência dos táxons submersos, mesmo assim, essa tendência foi observada somente até julho de 2004, quando esse grupo apresentou maior similaridade com àquela obtida em abril de 1999 (menor dissimilaridade). No entanto, entre janeiro de 2005 e julho de 2007, iniciou-se um novo aumento nos coeficientes de

dissimilaridade, determinado pelo aumento na frequência de *Echinodorus tenellus* (Mart.) Buch. e *Egeria densa*, além da colonização da espécie *Hydrilla verticillata* em janeiro de 2007. As espécies flutuantes e emergentes apresentaram, com o passar do tempo, um aumento da dissimilaridade em relação a abril 1999. Considerando os táxons flutuantes, houve um aumento linear dos valores de dissimilaridade, resultando no maior valor quando se comparou abril de 1999 e julho de 2007 (0,64).

Esse aumento na frequência de espécies flutuantes (livres ou fixas com folhas flutuantes) demonstra a elevada taxa de colonização e dispersão de propágulos dessas espécies. Provavelmente, a ausência de grandes distúrbios no reservatório após o ano 2000, favoreceu a colonização de novos habitats pelas espécies flutuantes. Além disso, períodos prolongados de estabilidade hidrológica são importantes para a colonização e desenvolvimentos dessas espécies (Riis & Biggs, 2003). Alguns estudos (Barrat-Segretain & Amoros, 1996; Barrat-Segretain et al., 1998) têm demonstrado a importância da propagação vegetativa de algumas espécies de macrófitas aquáticas na rápida colonização de locais afetados por grandes distúrbios. Assim, a ausência de grandes distúrbios no reservatório entre os anos de 2000 e 2007 pode ter favorecido a colonização de diferentes espécies, incluindo espécies intolerantes a um distúrbio. Considerando todos os braços do reservatório de Itaipu, houve um aumento na frequência de algumas espécies, tais como *Hydrocotyle ranunculoides*, *Nymphoides indica*, *Pistia stratiotes* e *Salvinia* spp., enquanto novas espécies colonizaram alguns braços tais como *Lemna* sp. e *Limnobium laevigatum*.

### ***Persistências das espécies após o distúrbio***

Considerando somente a presença ou ausência das espécies em cada braço, pode-se afirmar que logo após o distúrbio, o local que apresentou a maior persistência das espécies identificadas em abril de 1999 foi o braço do rio São Francisco Falso. Nesse caso, o local com maior riqueza de espécies também apresentou maior resistência na composição das espécies, frente ao distúrbio de seca. Essa aparente contradição com o que foi discutido anteriormente em relação à figura 8 pode ser explicada pela diferença na análise utilizada. Assim, considerando a frequência das espécies em cada braço (Figura 8) não foi possível observar a relação entre riqueza de espécies e intercepto da reta de regressão. Por outro lado, considerando a persistência da composição das espécies em cada braço, comparando com 1999, foi possível observar que o local com maior riqueza apresentou maior resistência frente ao distúrbio, pelo menos a curto prazo (Figura 11). Posteriormente, todos os braços tenderam

a apresentar um decréscimo na persistência proporcional das espécies ao longo do tempo (Figura 11).

Elton (1958) já havia discutido a idéia de que comunidades com maior número de espécies são mais estáveis que comunidades menos diversas. Recentemente, vários estudos têm discutido e testado esse efeito, através de delineamentos experimentais em micro e mesocosmos (Cottingham et al., 2001; Stachowicz et al., 2008). Grande parte dos resultados desses experimentos coaduna com as expectativas teóricas. No reservatório de Itaipu, os dados de longo prazo demonstraram a variabilidade ao longo do tempo na composição e frequência das espécies, mesmo considerando as comunidades com maior diversidade. Pode-se afirmar, apenas, que após o distúrbio, em uma escala curta de tempo, as comunidades com maior número de espécies foram mais resistentes ao distúrbio, considerando a composição de espécies.

Dessa maneira, destaca-se a importância dos atributos estudados (p. ex. riqueza, abundância, frequência) nos estudos de estabilidade das comunidades. Logo após o distúrbio, a composição das espécies no braço do rio São Francisco Falso, por exemplo, foi similar àquela obtida antes do distúrbio (abril de 1999), resultando em 100% de persistência (Figura 11). No entanto, quando se analisa a frequência dessas espécies nesse braço, logo após o distúrbio, é verificado um alto valor de dissimilaridade, tendo em vista o decréscimo acentuado na frequência de algumas espécies, tais como *Egeria najas*, *Nitella* sp., *Eichhornia azurea* (Sw.) Kunth e *Eichhornia crassipes*. Assim, considerando somente a matriz de presença e ausência de espécies, em uma escala de tempo menor (e.g., entre abril de 1999 e janeiro de 2001), pode-se observar que os braços com maior riqueza de espécies apresentaram composição de espécies similar ao obtido antes do distúrbio. No entanto, ao longo de todo o intervalo de tempo, foi possível verificar um decréscimo na persistência dessa composição de espécies. Já quando a frequência de espécies é analisada, observa-se uma constante mudança ao longo do tempo e um elevado valor de dissimilaridade comparando com o período pré-distúrbio, mesmo considerando os locais com maior diversidade de espécies como o braço do rio São Francisco Falso e rio Ocoí.

De maneira geral, os resultados do presente trabalho demonstram que, em ampla escala temporal (entre abril de 2000 e julho de 2007), as comunidades de macrófitas aquáticas do reservatório de Itaipu não retornaram às características observadas antes do distúrbio (abril de 1999), considerando tanto a frequência quanto a composição de espécies. Analisando somente a composição de espécies, alguns braços do reservatório apresentaram maior resistência ao distúrbio, como comentado anteriormente, no entanto, houve uma mudança da

composição ao longo do tempo. Alguns autores questionam se, de fato, existe uma “comunidade clímax” na qual a composição deveria retornar (Wassenaar et al., 2005). Provavelmente, no reservatório de Itaipu, as comunidades estudadas em abril de 1999 não estavam em seu estado “clímax”, ou seja, essas comunidades sofreriam alterações em suas composições e frequências, independentemente do distúrbio ocorrido. Além disso, essas comunidades sofrem grande influência de processos regionais, como dispersão de propágulos ou fragmentos de outras espécies de outros ambientes que são capazes de colonizar os braços do reservatório, como ocorreu com a macrófita submersa *Hydrilla verticillata*.

Mensurar a estabilidade das comunidades é relevante para a conservação da biodiversidade e sua relação com o funcionamento do ecossistema (Tilman, 1996; Naeem & Li, 1997; Caldeira et al., 2005), no entanto, os conceitos de resistência e resiliência não podem ser discutidos se a dinâmica das comunidades, em ampla escala temporal, é desconhecida (Collins, 2000). Assim, os dados de longo prazo obtidos no reservatório de Itaipu demonstraram que as comunidades de macrófitas aquáticas foram altamente dinâmicas. Provavelmente, a ação de outros fatores que atuam em escala local (e.g., competição), mas que não foram avaliados nesse estudo, influenciam a estrutura das comunidades das macrófitas nesse ambiente.

## Referências

- Allison, G., 2004. The influence of species diversity and stress intensity on community resistance and resilience. *Ecol. Monogr.* 74, 117-134.
- Azza, N., van de Koppel, J., Denny, P., Kansime, F., 2007. Shoreline vegetation distribution in relation to wave exposure and bay characteristics in a tropical great lake, Lake Victoria. *J. Trop. Ecol.* 23, 353-360.
- Barrat-Segretain, M.H., 1996. Strategies of reproduction, dispersion, and competition in river plants: a review. *Vegetatio* 123, 13-37.
- Barrat-Segretain, M.H., Amoros, C., 1996. Recovery of riverine vegetation after experimental disturbance: a field test of the Path Dynamics Concept. *Hydrobiologia* 321, 53-68.
- Barrat-Segretain, M.H., Bornette, G., 2000. Regeneration and colonization abilities of aquatic plant fragments: effect of disturbance seasonality. *Hydrobiologia* 421, 31-39.

- Barrat-Segretain, M. H., Bornette, G., Hering-Vilas-Bôas, A., 1998. Comparative abilities of vegetative regeneration among aquatic plants growing in disturbed habitats. *Aquat. Bot.* 60, 201-211.
- Bengtsson, J., 1994. Temporal predictability in forest soil communities. *J. Anim. Ecol.* 63, 653-665.
- Bengtsson, J., Baillie, S.R., Lawton, J., 1997. Community variability increases with time. *Oikos* 78, 249-256.
- Bini, L.M., Thomaz, S.M., 2005. Prediction of *Egeria najas* and *Egeria densa* occurrence in a large subtropical reservoir (Itaipu Reservoir, Brazil-Paraguay). *Aquat. Bot.* 83, 227-238.
- Bini, L.M., Thomaz, S.M., Murphy, K.J., Camargo, A.F.M., 1999. Aquatic macrophytes distribution in relation to water and sediment conditions in the Itaipu Reservoir, Brazil. *Hydrobiologia* 415, 147-154.
- Biondini, M.E., Bonham, C.D., Redente, E.F., 1985. Secondary successional patterns in a sagebrush (*Artemisia tridentata*) community as they relate to soil disturbance and soil biological activity. *Vegetatio* 60, 25-36.
- Boschilia, S.M., 2007. Riqueza, composição e padrões de co-ocorrência da assembléia de macrófitas aquáticas no reservatório de Rosana (PR/SP). Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Maringá.
- Britton, A.J., Beale, C.M., Towers, W., Hewison, R.L., 2009. Biodiversity gains and losses: Evidence for homogenization of Scottish alpine vegetation. *Biol. Conserv.* 142, 1728-1739.
- Caldeira, M.C., Hector, A., Loreau, M., Pereira, J.S., 2005. Species richness, temporal variability and resistance of biomass production in a Mediterranean grassland. *Oikos* 110, 115-123.
- Cheruvilil, K.S., Soranno, P.A., 2008. Relationships between lake macrophyte cover and lake and landscape features. *Aquat. Bot.* 88, 219-227.
- Collins, S.L., 2000. Disturbance frequency and community stability in native tallgrass prairie. *Am. Nat.* 155, 311-325.
- Collins, S.L., Micheli, F., Hartt, L., 2000. A method to determine rates and patterns of variability in ecological communities. *Oikos* 91, 285-293.
- Collins, S.L., Suding, K.N., Cleland, E.E., Batty, M., Pennings, S.C., Gross, K.L., Grace, J.B., Gough, L., Fargione, J.E., Clark, C.M., 2008. Rank clocks and plant community dynamics. *Ecology* 89, 3534-3541.
- Combroux, I.C.S., Bornette, G., 2004. Propagule banks and regenerative strategies of aquatic plants. *J. Veg. Sci.* 15, 13-20.

- Connell, J.H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199, 1302-1310.
- Cook, C.D.K., 1990. Origin, autoecology, and spread of some of the world's most troublesome aquatic weeds. In: Pieterse, A.H., Murphy, K.J. (Eds.), *Aquatic weeds: the ecology and management of nuisance aquatic vegetation*. Oxford, Oxford Science Publications, pp. 31-38.
- Cottingham, K.L., Brown, B.L., Lennon, J.T., 2001. Biodiversity may regulate the temporal variability of ecological systems. *Ecol. Lett.* 4, 72-85.
- Elton, C.S. 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen, London. Reprinted 2000 by The University of Chicago Press.
- Fargione, J.E., Tilman, D., 2005. Diversity decreases invasion via both sampling and complementarity effects. *Ecol. Lett.* 8, 604-611.
- Frank, D.A., McNaughton, S.J., 1991. Stability increases with diversity in plant communities: empirical evidence from the 1988 Yellowstone drought. *Oikos* 62, 360-362.
- Frelich, L.E., Reich, P.B., 1999. Neighborhood effects, disturbance severity, and community stability in forests. *Ecosystems* 2, 151-166.
- Gauch, Jr., H. G., 1994. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hill, M.O., Gauch Jr, H.G., 1980. Detrended correspondence analysis: An improved ordination technique. *Plant Ecol.* 42, 47-58.
- Hobbie, J.E., Carpenter, S.R., Grimm, N.B., Gosz, J.R., Seastedt, T.R., 2003. The US Long Term Ecological Research Program. *BioScience* 53, 21-32.
- Holling, C.S., 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4, 1-23.
- Houseman, G.R., Mittelbach, G.G., Reynolds, H.L., Gross, K.L., 2008. Perturbations alter community convergence, divergence, and formation of multiple community states. *Ecology* 89, 2172-2180.
- Hummel, R.L., Walgenbach, J.F., Hoyt, G.D., Kennedy, G.G., 2002. Effects of production system on vegetable arthropods and their natural enemies. *Agr. Ecosyst. Environ.* 93, 165-176.
- Jackson, J.K., Füreder, L., 2006. Long-term studies of freshwater macroinvertebrates: a review of the frequency, duration and ecological significance. *Freshwater Biol.* 51, 591-603.
- Jiang, L., Patel, S.N., 2008. Community assembly in the presence of disturbance: A microcosm experiment. *Ecology* 89, 1931-1940.

- Kissman K.G., 1997. Plantas infestantes e Nocivas. 2ª Ed., Tomo I, II, III. Editora BASF, São Paulo.
- Knops, J.M.H., Tilman, D., Haddad, N.M., Naeem, S., Mitchell, C.E., Haarstad, J., Ritchie, M.E., Howe, K.M., Reich, P.B., Siemann, E., Groth, J., 1999. Effects of plant species richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insect abundances and diversity. *Ecol. Lett.* 2, 286-293.
- Kreiling, R.M., Yin, Y., Gerber, D.T., 2007. Abiotic influences on the biomass of *Vallisneria americana* Michx. in the Upper Mississippi River. *River Res. Appl.* 23,343-349.
- Levine, J.M., 2000. Species diversity and biological invasions: Relating local process to community pattern. *Science* 288, 852-854.
- Likens, G.E., 1989. Long-Term Studies in Ecology. Springer-Verlag, New York.
- Lorenzi, H., 2000. Plantas daninhas do Brasil: terrestres, aquáticas, parasitas e tóxicas. 3ª Ed. Nova Odessa, São Paulo.
- Maltchik, L., Rolon, A.S., Schott, P., 2007. Effects of hydrological variation on the aquatic plant community in a floodplain palustrine wetland of southern Brazil. *Limnology* 8, 23-28.
- Mantel, N., 1967. The detection of disease clustering and a generalized Regression approach. *Cancer Res.* 27, 209-220.
- McCann, K.S., 2000. The diversity-stability debate. *Nature* 405, 228-233.
- McCune, B., Mefford, M.J., 2006. PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data. Version 5.15. MjM software design, Gleneden Beach, Oregon, USA.
- McGrady-Steed, J., Harris, P.M., Morin, P.J., 1997. Biodiversity regulates ecosystem predictability. *Nature* 390, 162-165.
- Michelan, T.S., Thomaz, S.M., Mormul, R.P., Carvalho, P., *in press*. Effects of an exotic-invasive macrophyte (tropical signalgrass) on native plant community composition, species richness and functional diversity. *Freshwater Biol.*
- Naeem, S., Li, S., 1997. Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature* 390, 507-509.
- Naeem, S., Knops, J.M.H., Tilman, D., Howe, K.M., Kennedy, T., Gale, S., 2000. Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying extrinsic factors. *Oikos* 91, 97-108.
- Naeem, S., Loreau, M., Inchausti, P., 2002. Biodiversity and ecosystem functioning: the emergence of a synthetic ecological framework. In: Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P. (Eds.), *Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives*. Oxford University Press, Oxford, pp. 3–11.

- Oberdorff, T., Hugueny, B., Vigneron, T., 2001. Is assemblage variability related to environmental variability? An answer for riverine fish. *Oikos* 93, 419–428.
- Pfisterer, A.B., Schmid, B., 2002. Diversity-dependent production can decrease the stability of ecosystem functioning. *Nature* 416, 84–86.
- Pickett, S.T.A., White, P.S., 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, New York.
- Pistori, R.E.T., Camargo, A.F.M., Henry-Silva, G.G., 2004. Relative growth rate and doubling time of the submerged aquatic macrophyte *Egeria densa* Planch. *Acta Limnol. Bras.* 16, 77–84.
- Platt, W.J., Connell, J.H., 2003. Natural disturbances and directional replacement of species. *Ecol. Monogr.* 73, 507–522.
- Podani, J., Csontos, P., Tamás, J., Miklós, I., 2005. A new multivariate approach to studying temporal changes of vegetation. *Plant Ecol.* 181, 85–100.
- Pott V.J., Pott A., 2000. Plantas aquáticas do Pantanal. EMBRAPA, Brasília.
- Richardson, S.M., Hanson, J.M., Locke, A., 2002. Effects of impoundment and water-level fluctuations on macrophyte and macroinvertebrate communities of a dammed tidal river. *Aquat. Ecol.* 36, 493–510.
- Riddin, T., Adams, J.B., 2008. Influence of mouth status and water level on the macrophytes in a small temporarily open/closed estuary. *Estuar. Coast. Shelf S.* 79, 86–92.
- Riis, T., Biggs, B.J.F., 2003. Hydrologic and hydraulic control of macrophyte establishment and performance in streams. *Limnol. Oceanogr.* 48, 1488–1497.
- Riis, T., Hawes, I., 2003. Effect of wave exposure on vegetation abundance, richness and depth distribution of shallow water plants in a New Zealand lake. *Freshwater Biol.* 48, 75–87.
- Riis, T., Madsen, T.V., Sennels, R.S.H., 2009. Regeneration, colonisation and growth rates of allofragments in four common stream plants. *Aquat. Bot.* 90, 209–212.
- Robinson, G.R., Quinn, J.F., Stanton, M.L., 1995. Invasibility of experimental habitat islands in a California winter annual grasslands. *Ecology* 76, 786–794.
- Šamonil, P., Vrška, T., 2008. Long-term vegetation dynamics in the Šumava Mts. natural spruce-fir-beech forests. *Plant. Ecol.* 196, 197–214.
- Santamaría, L., 2002. Why are most aquatic plants widely distributed? Dispersal, clonal growth and small-scale heterogeneity in a stressful environment. *Acta Oecol.* 23, 137–154.
- Scheffer, M., de Redelijkheid, M.R., Noppert, F., 1992. Distribution and dynamics of submerged vegetation in a chain of shallow eutrophic lakes. *Aquat. Bot.* 42, 199–216.

- Silveira, M.J., Thomaz, S.M., Mormul, R.P., Camacho, F.P., 2009. Effects of desiccation and sediment type on early regeneration of plant fragments of three species of aquatic macrophytes. *Int. Rev. Hydrobiol.* 94, 169-178.
- Sekura, L.S., Mal, T.K., Dvorak, D.F., 2005. A long-term study of seedling regeneration for an oak forest restoration in Cleveland Metroparks Brecksville Reservation, Ohio. *Biodivers. Conserv.* 14, 2397-2418.
- Smith, R.S., Shiel, R.S., Bardgett, R.D., Millward, D., Corkhill, P., Evans, P., Quirk, H., Hobbs, P.J., Kometa, S.T., 2008. Long-term change in vegetation and soil microbial communities during the phased restoration of traditional meadow grassland. *J. Appl. Ecol.* 45, 670-679.
- Souza, D.C., 2000. Padrões de diversidade  $\alpha$  e  $\beta$  da assembléia de macrófitas aquáticas em diferentes escalas espaciais no reservatório de Itaipu. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Maringá.
- Stachowicz, J.J., Graham, M., Bracken, M.E.S., Szoboszlai, A.I., 2008. Diversity enhances cover and stability of seaweed assemblages: The role of heterogeneity and time. *Ecology* 89, 3008-3019.
- Steedman, R.J., Whillans, T.H., Behm, A.P., Bray, K.E., Cullis, K.I., Holland, M.M., Stoddart, S.J., White, R.J., 1996. Use of historical information for conservation and restoration of Great Lakes aquatic habitat. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53, 415-423.
- Symstad, A.J., Tilman, D., 2001. Diversity loss, recruitment limitation, and ecosystem functioning: Lessons learned from a removal experiment. *Oikos* 92, 424-435.
- Taylor, L.R., 1986. Synoptic dynamics, migration and the Rothamsted Insect Survey. *J. Anim. Ecol.* 55, 1-38.
- Thomas, S., Cecchi, P., Corbin, K., Lemoalle, J., 2000. The different primary producers in a small African tropical reservoir during a drought: temporal changes and interactions. *Freshwater Biol.* 45, 43-56.
- Thomaz, S.M., Bini, L.M., 1998. Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas em reservatórios. *Acta Limnol. Bras.* 10, 103-116.
- Thomaz, S.M., Bini, L.M., Souza, M.C., Kita, K.K., Camargo, A.F.M., 1999. Aquatic macrophytes of Itaipu Reservoir, Brazil: Survey of species and ecological considerations. *Braz. Arch. Biol. Techn.* 42, 15-22.
- Thomaz, S.M., Bini, L.M., Pagioro, T.A., 2003a. Macrófitas aquáticas em Itaipu: Ecologia e perspectivas para o manejo. In: Thomaz, S.M., Bini, L.M. (Eds.), *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas*. Eduem, Maringá, pp. 319-341.

- Thomaz, S.M., Souza, D.C., Bini, L.M., 2003b. Species richness and beta diversity of aquatic macrophytes in a large subtropical reservoir (Itaipu Reservoir, Brazil): the influence of limnology and morphometry. *Hydrobiologia* 505, 119-128.
- Thomaz, S.M., Pagioro, T.A., Bini, L.M., Murphy, K.J., 2006. Effects of reservoir drawdown on biomass of three species of aquatic macrophytes in a large sub-tropical reservoir (Itaipu, Brazil). *Hydrobiologia* 570, 53-59.
- Tilman, D., 1996. Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology* 77, 350-363.
- Tilman, D., Reich, P.B., Knops, J.M.H., 2006. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature* 441, 629-632.
- Townsend, C.R., Hildrew, A.G., Schofield, K.S., 1987. Persistence of stream invertebrate communities in relation to environmental variability. *J. Anim. Ecol.* 56, 597-613.
- Turner, M.G., Dale, V.H., 1998. Comparing large, infrequent disturbances: What have we learned? *Ecosystems* 1, 493-496.
- Turner, M.G., Collins, S.L., Lugo, A.L., Magnuson, J.J., Rupp, T.S., Swanson, F.J., 2003. Disturbance dynamics and ecological response: The contribution of long-term ecological research. *BioScience* 53, 46-56.
- Wassenaar, T.D., Van Aarde, R.J., Pimm, S.L., Ferreira, S.M., 2005. Community convergence in disturbed subtropical dune forests. *Ecology* 86, 655-666.
- Yachi, S., Loreau, M., 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *P. Natl. Acad. Sci. USA* 96, 1463-1468.

## **Capítulo II**

**Estabilidade de comunidades de macrófitas aquáticas: um estudo de longo prazo na planície de inundação do alto rio Paraná**

## RESUMO

A análise de persistência permite levar em consideração alguma forma de distúrbio na mudança temporal das comunidades, além de ser uma importante ferramenta na aplicação de modelos preditivos. Dados de presença-ausência e valor de cobertura (medida indireta de abundância) das comunidades de macrófitas aquáticas na planície de inundação do alto rio Paraná foram obtidos, entre março de 2002 e março de 2008, em seis lagoas conectadas aos três principais rios da planície. Os eventos de cheia que ocorreram em janeiro de 2005 e janeiro de 2007 podem ser classificados como distúrbios em função de suas magnitudes (maiores que as médias históricas) e, dessa forma, poderiam afetar as estruturas das comunidades de plantas aquáticas. A persistência da comunidade foi mensurada através de uma abordagem analítica de defasagem temporal, utilizando o índice de similaridade de Jaccard (para os dados de presença- ausência) e índice de dissimilaridade de Bray Curtis (para os valores de cobertura das espécies). De maneira geral, esse estudo demonstrou uma mudança direcional da comunidade ao longo dos maiores intervalos de tempo. No entanto, as baixas relações entre as matrizes de similaridade da flora e de distância temporal, sugerem que essas mudanças não foram pronunciadas. Esses resultados indicam que outros processos de longo prazo, e não somente um efeito de distúrbio isolado, estruturaram as comunidades de plantas aquáticas na planície de inundação do alto rio Paraná. Os dados obtidos em longo período de tempo (72 meses) corroboram a hipótese de que as comunidades de macrófitas são resistentes a distúrbios naturais provocados por grandes inundações, principalmente nas lagoas conectadas diretamente ao rio principal. Além disso, os ambientes com maior diversidade de macrófitas aquáticas apresentaram maior similaridade ao longo dos intervalos de tempo, ou seja, maior estabilidade temporal, considerando apenas os dados de presença-ausência das espécies.

**Palavras-chave:** estabilidade, distúrbio, macrófitas aquáticas, planície de inundação.

### ***ABSTRACT***

Temporal variability in ecological communities can be quantified by using the analysis of persistence of species composition over time. Temporal trends in aquatic macrophyte communities in the Paraná River floodplain were examined in six lakes, to investigate the influence of two major flood disturbances on community composition. Presence-absence data of aquatic macrophytes species and the species cover using a quadrat 0,5m x 0,5m, were obtained between March 2002 and March 2008. To assess the temporal variability in species composition, we used Jaccard index to measure similarity of community samples (presence-absence data) and Bray-Curtis index (species cover) at increasing time lags. Results indicated that there was a directional change in community structure as time lag increased, in most of the lakes studied (Mantel test;  $P < 0.05$ ). However, the weak relationship between community similarity and time lag (indicated by the great dispersion of the scatterplots) suggests that these changes were not conspicuous. Our results suggest that long-term processes rather than an isolated extreme flood may drive plant community structure in the Paraná River floodplain. In summary, our long-term data (72 months) demonstrates the resistance of aquatic macrophytes communities to extreme flood events, mainly for the lagoons directly connected to the main river. Besides, the higher diversity lagoons showed higher similarity between months (higher stability), considering the presence-absence data.

***Keywords:*** stability, disturbance, aquatic macrophytes, floodplain.

## Introdução

Mudanças temporais na composição das comunidades têm sido amplamente discutidas na ecologia (Podani et al., 2005; Collins et al., 2000; Wassenaar et al., 2005; Soinen et al., 2007). A composição das comunidades varia ao longo do tempo em resposta a fatores internos (e.g. competição, facilitação) e externos (e.g. inundação, seca). Em geral, comunidades influenciadas principalmente por eventos meteorológicos tendem a apresentar composição menos estáveis (Grossman et al., 1982; Matthews & Marsh-Matthews, 2006).

Um dos atributos de uma comunidade é a estabilidade de sua composição, que pode ser avaliada de duas maneiras: em termos de variabilidade temporal de longo prazo e em termos de resistência e resiliência a perturbações ambientais de curto prazo (Pfisterer & Schmid, 2002). Um importante elemento na análise temporal das comunidades é a persistência, definida como a presença continuada das espécies (e.g. composição de espécies) ao longo do tempo (Holling, 1973). A persistência envolve elementos de dois atributos mensuráveis, ou seja, a resistência (na qual o atributo da comunidade permanece praticamente inalterado após um distúrbio) e resiliência (velocidade com a qual um atributo da comunidade retorna ao nível original após um distúrbio). A compreensão da persistência de uma comunidade tem importantes implicações na ecologia, como no desenvolvimento e aplicação de modelos de predição. Assim, estudos da mudança temporal nas comunidades devem levar em consideração a existência de alguma forma de distúrbio, que pode ser definido como “qualquer evento discreto no tempo que interfira na estrutura das populações, comunidades e ecossistemas” (Pickett & White, 1985).

Tendo em vista que a compreensão da estabilidade de comunidades depende de estudos envolvendo múltiplas gerações, em geral esses estudos requerem conjuntos de dados obtidos em longo prazo. Ainda, tais estudos são limitados quando o ciclo de vida dos organismos envolvidos é muito longo (e.g., florestas), mas comunidades compostas por populações anuais são ideais para estas investigações. Talvez por essa razão os primeiros estudos conclusivos acerca da estabilidade de comunidades vegetais envolveram populações de plantas anuais em condições naturais (e.g., Frank & MacNaughton, 1991; Tilman, 1996). A partir dos experimentos pioneiros desses autores, as investigações acerca da estabilidade de comunidades aumentaram, enfocando em especial aspectos relacionados às formas pelas quais os distúrbios afetam a persistência, resistência e resiliência de comunidades com diferentes diversidades de espécies (e.g., Naeem et al., 2002). Em ambientes aquáticos, esses estudos

foram iniciados somente na última década, mas concentraram-se principalmente em ecossistemas temperados (Cardinale et al., 2005; Soinen et al., 2005; Lind et al., 2006), embora alguns tenham focado ambientes tropicais (Maltchik & Pedro, 2001; Maltchik et al., 2005).

Dentre as assembléias aquáticas, as macrófitas podem ser consideradas um excelente grupo para o teste de hipóteses relacionadas com estabilidade, pois as mesmas são macroscópicas, relativamente fáceis de coletar e possuem, em sua maioria, ciclos de vida relativamente curtos, respondendo rapidamente às interações bióticas (e.g., herbivoria e competição) e abióticas (e.g., oscilações de nível de água e aportes de nutrientes). Ainda, as macrófitas são abundantes em sistemas rios - planícies de inundação (Thomaz et al., 2004), as quais possuem cheias e secas como distúrbios naturais.

Mesmo considerando a importância dos estudos de longa duração, estes ainda são escassos em estudos limnológicos (Jackson & Füreder, 2006). Como uma exceção, estudos dessa natureza estão sendo realizados na planície de inundação do alto rio Paraná, o site 6 do Programa Ecológico de Longa Duração (PELD) brasileiro. Este trabalho utilizou dados desse programa, obtidos em uma ampla escala espacial (6 lagoas, ligadas a 3 rios diferentes) e temporal (72 meses), para avaliar a estabilidade na composição das espécies de macrófitas aquáticas em lagoas dessa planície de inundação frente aos distúrbios provocados por grandes cheias. Particularmente, testou-se a hipótese de que as comunidades de macrófitas são estáveis frente aos distúrbios naturais provocados por inundações.

## **Área de Estudo**

A bacia do Rio Paraná abrange uma área de aproximadamente 802.150 km<sup>2</sup>. Em sua porção superior existe uma planície de inundação que representa o último trecho do rio Paraná sem a presença de barragens. Possui uma ampla variedade de ambientes aquáticos, terrestres e de transição, com uma grande diversidade de espécies terrestres e aquáticas. Além disso, foram criadas três unidades de conservação na região (Agostinho et al., 2000).

O presente estudo está vinculado ao “Programa de Estudos de Longa Duração” (PELD – site 6). No total, foram estudadas seis lagoas da planície de inundação do alto rio Paraná, conectadas a três rios (Paraná, Ivinheima e Baía) (Figura 1). De maneira geral, os rios Paraná e Ivinheima são caracterizados pelos valores de pH entre neutro e alcalino, elevados valores de condutividade elétrica, alcalinidade e oxigênio dissolvido, além de baixas concentrações de

clorofila-*a* (Thomaz et al., 2004). O rio Paraná apresenta ainda elevada transparência da água e baixas concentrações de fósforo total e nitrogênio total, enquanto que o rio Baía apresenta menor velocidade da água e maiores concentrações de fósforo e nitrogênio (Thomaz et al., 2004; Roberto et al., 2009).

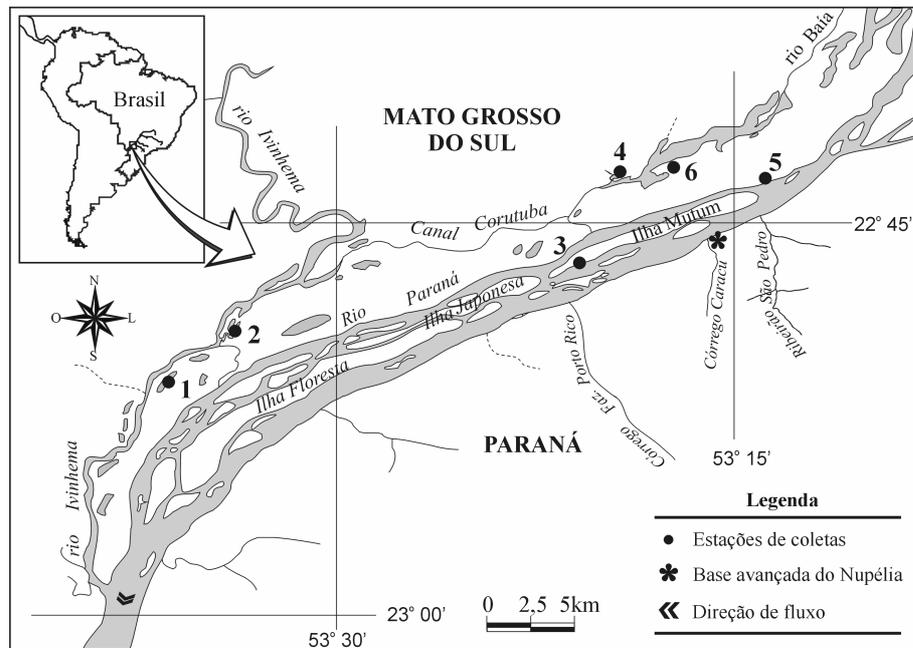


Figura 1. Localização dos pontos de coleta na planície de inundação do alto rio Paraná. 1= Lagoa Ventura; 2= Lagoa dos Patos; 3= Lagoa do Osmar; 4= Lagoa do Guaraná; 5= Lagoa das Garças; 6= Lagoa Fechada. As lagoas 1 e 2 são conectadas ao rio Ivinhema (conecção indireta e direta, respectivamente); as lagoas 4 e 6 são conectadas ao rio Baía (conecção direta e indireta, respectivamente); e as lagoas 3 e 5 são conectadas ao rio Paraná (conecção indireta e direta, respectivamente).

## Material e Métodos

### *Macrófitas aquáticas*

A presença de macrófitas aquáticas foi registrada nas seis lagoas amostradas. Em cada amostragem, as margens das lagoas foram vistoriadas com uma embarcação, mantida a baixa velocidade. Um rastelo foi utilizado para coletar exemplares de macrófitas submersas. Tendo em vista a reduzida área das lagoas e o fato de que as coletas foram efetuadas na extensão completa das margens, considerou-se que as espécies coletadas representam a riqueza de espécies de cada ambiente e, por essa razão, não foram empregados métodos de estimativa de riqueza (e.g., Bini et al., 2001).

Além disso, em cada lagoa foram demarcados dois bancos permanentes de macrófitas aquáticas. Em cada banco foram realizadas transecções perpendiculares à margem, onde um quadrado 0,5m x 0,5m foi amostrado a cada 2 metros de distância. Foram atribuídos valores de importância de cada espécie dentro de cada quadrado, de acordo com uma escala de Dromin-Kajima modificada: 0 = ausente; 1 = 0-20% de cobertura; 2 = 21-40% de cobertura; 3 = 41-60% de cobertura; 4 = 60-80% de cobertura; 5 = 80-100% de cobertura.

A hipótese de persistência das comunidades nestes ambientes foi testada utilizando os dados obtidos entre março de 2002 e março de 2008. Durante este período, ocorreram dois eventos de cheia (janeiro de 2005 e janeiro de 2007), que podem ser classificados como distúrbios, em função de suas magnitudes (maiores que as médias históricas). Esse último evento foi especialmente pronunciado, estando relacionado ao fenômeno *El Niño* (Figura 2). Cabe ressaltar que durante esse período, não foram constatadas secas históricas, como as observadas em 2000-2001 (e.g., Padial & Thomaz, 2006). Desta maneira, a ocorrência desses dois eventos foi considerada uma oportunidade ímpar para avaliar os efeitos do distúrbio de cheias extremas sobre a estabilidade das comunidades de macrófitas aquáticas na planície de inundação do alto rio Paraná.

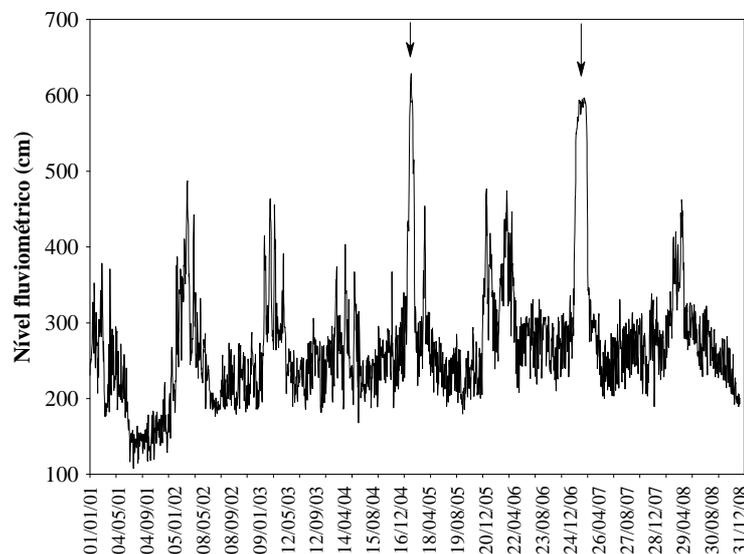


Figura 2. Níveis fluviométricos mensurados na planície de inundação do alto rio Paraná entre janeiro de 2001 e dezembro de 2008. As flechas indicam os dois eventos de cheia (janeiro de 2005 e 2007), classificados como distúrbios, em função de suas magnitudes.

### ***Dados físicos e químicos***

Amostras de água foram coletadas na zona pelágica de cada lagoa estudada. Simultaneamente, foram mensurados os valores de pH, condutividade elétrica ( $\mu\text{S}/\text{cm}$ ;

potenciômetros digitais Digimed<sup>®</sup>), temperatura da água (°C), oxigênio dissolvido (mg/L; oxímetro YSI<sup>®</sup>), transparência da água (metros, disco de Secchi), turbidez (NTU; turbidímetro LaMotte<sup>®</sup>) e alcalinidade total (µEq/L; titulação Gran; Carmouze, 1994).

Parte das amostras foi filtrada, no mesmo dia da coleta, em membranas Whatman GF/C, e armazenadas em freezer a -20°C para posterior determinação das concentrações de material em suspensão total, orgânico, inorgânico e clorofila-*a*. O material em suspensão foi estimado por gravimetria, sendo que a separação entre a fração orgânica e inorgânica foi realizada por calcinação a 500°C (mg/L; Wetzel & Likens, 2000). A clorofila-*a* foi quantificada através da extração com acetona (90%) e leitura em espectrofotômetro (µg/L; Golterman et al., 1978). A concentração de nitrogênio total (µg/L) foi obtida através do método do persulfato com a oxidação de todos os compostos nitrogenados a nitrato e determinação deste em espectrofotômetro, utilizando um sistema de injeção de fluxo (FIA = “Flow Injection Analyses”) (Bergamin et al., 1978; Zagatto et al., 1981). O fósforo total (µg/L) foi obtido através de espectrofotômetro, de acordo com Golterman et al. (1978).

### **Análise dos dados**

No total, foram analisados 23 meses referentes a um período de 6 anos. Para os dados de presença e ausência, foram utilizadas diferentes abordagens para medir a estabilidade das comunidades de macrófitas aquáticas.

A análise de correspondência com remoção de efeito do arco (DCA) foi aplicada com o objetivo principal de visualizar os padrões de mudança na composição das espécies ao longo do tempo (Hill & Gauch, 1980). A diferença entre a composição das comunidades entre os anos foi testada através do procedimento de permutação multi-resposta (“Multi-response permutation procedures – MRPP”) (Biondini et al., 1985). Esse é um procedimento não-paramétrico para testar a significância de possíveis diferenças entre grupos. Estas análises foram realizadas pelo programa PC-ORD (McCune & Mefford, 2006).

A persistência da comunidade foi medida através de uma abordagem analítica de defasagem temporal proposta por Collins et al. (2000), utilizando o índice de similaridade de Jaccard (entre pares de meses):

$$J(AB) = \frac{j}{(a + b + j)}$$

no qual *a* representa o número de táxons encontrados somente no mês A, *b* é o número de táxons exclusivos do mês B e *j* representa o número de táxons presentes nos dois meses em comparação. Esta abordagem baseia-se na análise das diferenças da composição de espécies

obtidas em amostras com defasagens temporais crescentes. Assim, os valores da similaridade entre meses foram relacionados com os valores da defasagem temporal obtidos para todas as combinações possíveis, obtendo-se três possíveis respostas: aumento, redução ou nenhuma mudança da similaridade com a defasagem temporal. Segundo Collins et al. (2000), esses resultados representam testes formais de hipóteses acerca da estabilidade de comunidades, resumidas a seguir. Uma relação positiva entre similaridade florística e intervalos de tempo ou defasagens temporais indicaria que a composição de espécies está convergindo para um tipo característico observado no início das amostragens. Esta resposta pode indicar maior resiliência da comunidade frente a alguma perturbação. Se a relação é negativa pode-se inferir que a comunidade está sofrendo alterações direcionais. A ausência de relação (coeficiente de correlação nulo) indicaria variações estocásticas das composições de espécies ao longo do tempo. O teste de Mantel (1967), com 10000 permutações, foi utilizado para testar a significância das relações. O programa NTSYS pc 2.1. (Rohlf, 2000) foi empregado para esse fim.

As mudanças temporais na composição de espécies ou as porcentagens de substituição das espécies (“turnover”) também foram utilizadas como um índice de persistência da comunidade. Essa taxa de substituição de espécies foi calculada através da seguinte equação:

$$T = \frac{(G + L)}{(S_1 + S_2)} \times 100$$

onde  $G$  e  $L$  representam os táxons recebidos (“gained”) e perdidos (“lost”) entre os períodos amostrados, e  $S_1$  e  $S_2$  indicam os táxons presentes em ambos os períodos (Diamond & May, 1977; Soininen et al., 2005).

A persistência das comunidades com diferentes formas de crescimento (e.g. emergente, flutuante e submersa), também foi avaliada através do índice de similaridade de Jaccard. Posteriormente, essa matriz foi correlacionada com a matriz de defasagem temporal, utilizando o teste de Mantel, com o objetivo de verificar a importância dos grupos funcionais na estabilidade das comunidades.

A medida de persistência proporcional das espécies também foi aplicada para quantificar a mudança das comunidades. O objetivo dessa medida é o de quantificar o ganho e perda de espécies entre os períodos pré-distúrbio (primeiro: dezembro de 2004; segundo: novembro de 2006) e os períodos pós-distúrbio (primeiro: entre março de 2005 e dezembro de 2006; segundo: entre março de 2007 e março de 2008). Para isso, a seguinte equação foi utilizada:

$$PP = (s_t \cap s_{t+i}) / S_{t+i}$$

onde  $s_t \cap s_{t+i}$  representa o número de espécies ( $S$ ) em comum nos meses  $t$  e  $t+i$ , respectivamente (Collins et al., 2008).

Os dados referentes ao grau de dominância das espécies (cobertura) nos quadrados obtidos ao longo de uma transecção foram analisados, de maneira similar à matriz de presença-ausência, utilizando a abordagem analítica de defasagem temporal proposta por Collins et al. (2000). Para tanto, foi utilizado o índice de dissimilaridade de Bray Curtis:

$$d_{ij} = \frac{\sum |x_{ik} - x_{jk}|}{\sum (x_{ik} + x_{jk})}$$

onde  $d$  representa a distância entre os meses  $i$  e  $j$  e  $x$  representa a cobertura da espécie  $k$  nesses meses.

Em seguida, os valores da dissimilaridade entre amostras foram correlacionados com os valores da defasagem temporal obtidos para todas as combinações possíveis.

### ***Variação na composição de espécies e variação nas características limnológicas***

Os valores das variáveis físicas e químicas obtidas em cada mês foram log-transformados (com exceção dos valores de pH) e, em seguida, padronizados. Posteriormente foi utilizado o índice de distância Euclidiana, para verificar a dissimilaridade ambiental entre os meses de coleta.

A matriz de dissimilaridade ambiental foi correlacionada com a matriz de defasagem temporal e com a matriz de similaridade de Jaccard das comunidades de macrófitas aquáticas, através de um teste de Mantel (Mantel, 1967).

## **Resultados**

Ao longo dos seis anos de amostragem, foram identificados 50 táxons de macrófitas aquáticas. O número de táxons por ambiente variou entre 5 (lagoa do Osmar em março de 2006 e março de 2007) e 24 (na lagoa do Guaraná em dezembro de 2004). Em média, a menor riqueza de táxons foi observada na lagoa do Osmar (lagoa isolada do rio Paraná; média = 8,4 espécies), enquanto que a maior riqueza foi obtida na lagoa do Guaraná (conectada diretamente ao rio Baía; média = 17 espécies). Não foi identificado nenhum padrão de variação temporal da riqueza de táxons dos seis locais monitorados (Figura 3). As principais espécies, em termos de frequência de ocorrência ao longo dos meses, foram as emergentes *Polygonum ferrugineum* Wedd., *Eichhornia azurea* (Sw.) Kunth, *Polygonum stelligerum*

Cham. e *Oxycaryum cubense* (Poepp. & Kunth) Lye e as flutuantes livres *Salvinia auriculata* Aubl. e *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms.

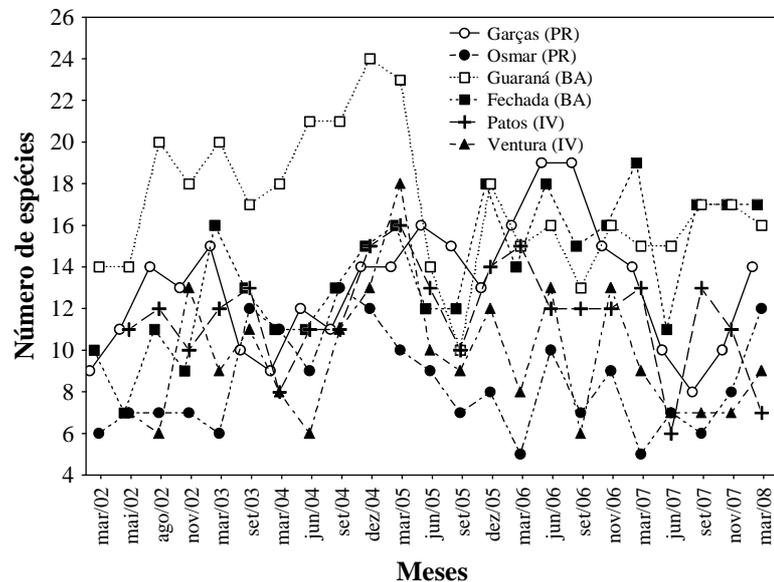


Figura 3. Variação temporal da riqueza de espécies de macrófitas aquáticas, entre março de 2002 e março de 2008.

A análise de ordenação (DCA) demonstrou diferenças na composição das espécies de macrófitas aquáticas entre as lagoas conectadas ao rio Paraná e as demais, tendo em vista que lagoas conectadas com esse rio foram caracterizadas pela presença de espécies submersas, tais como *Nitella furcata* (J. Groves) R.D. Wood, *Egeria najas* Planch., *Cabomba furcata* Schult. & Schult. f. e *Hydrilla verticillata* L.f. Royle (Figura 4). A lagoa Ventura, conectada ao rio Ivinheima, foi diferenciada, principalmente, pela presença de *Thalia* sp.

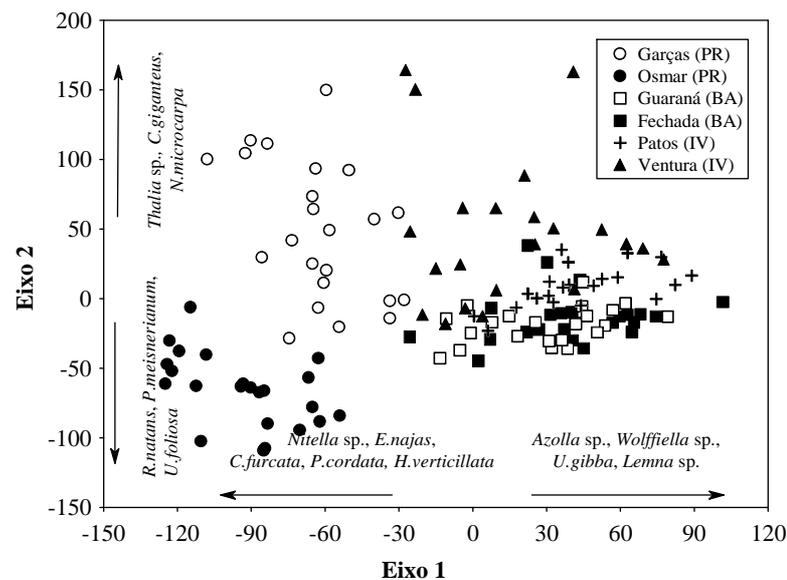


Figura 4. Ordenação das lagoas estudadas entre março de 2002 e março de 2008, baseada na análise de correspondência (DCA) das comunidades de macrófitas aquáticas. Cada ponto do gráfico representa um mês de coleta. PR= rio Paraná; BA= rio Baía e IV= rio Ivinheima.

#### ***Variação temporal das comunidades de macrófitas aquáticas***

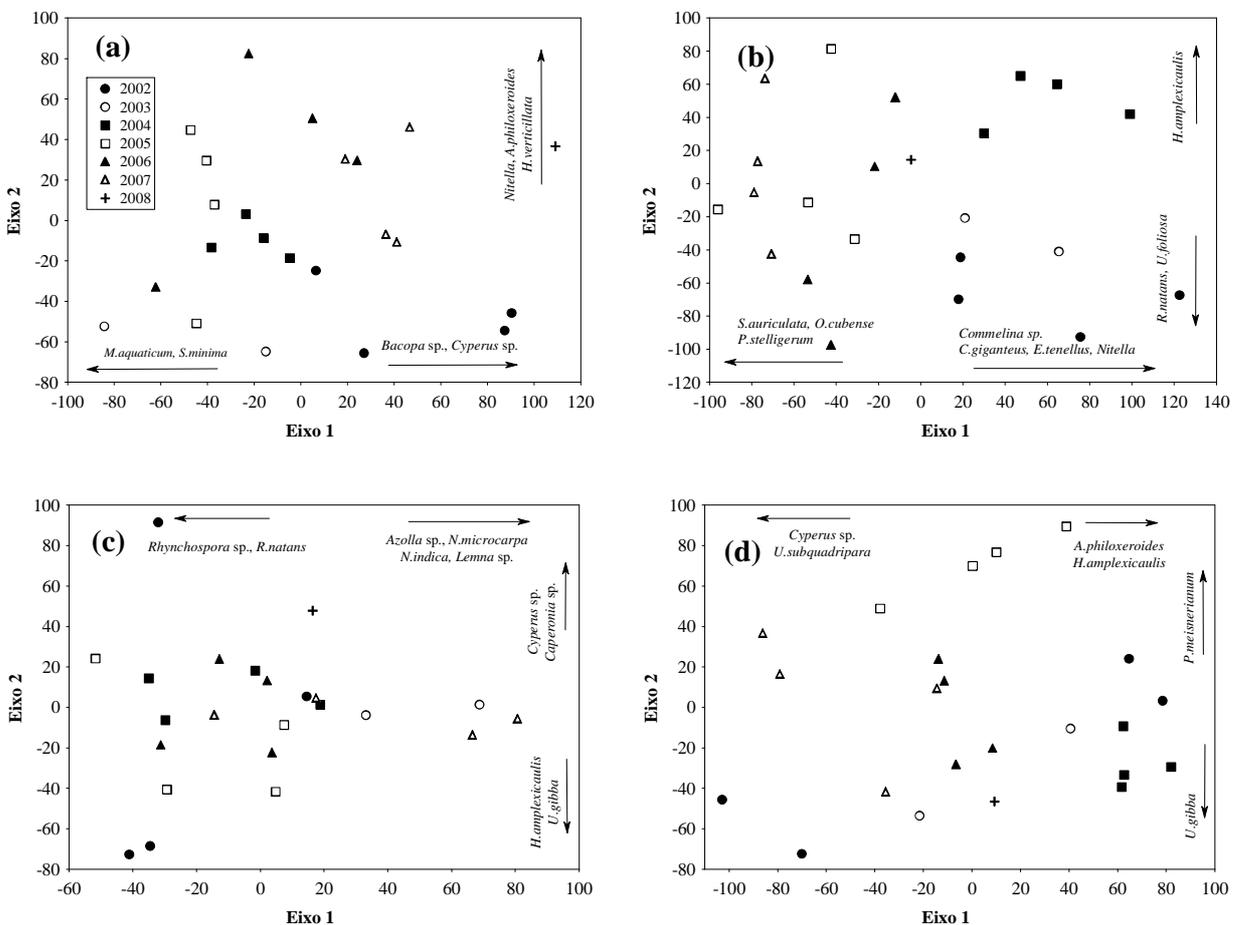
A composição de espécies das comunidades de macrófitas aquáticas, em cada lagoa, diferiu ao longo dos anos estudados, de acordo com os resultados do MRPP ( $P < 0,05$ ; Tabela 1). De maneira geral, a composição de espécies na lagoa das Garças (conectada diretamente ao rio Paraná), entre os anos de 2004 e 2005, foi similar, havendo maior mudança na composição de espécies quando comparados com os anos de 2006, 2007 e março de 2008. Entre 2006 e 2008 essa lagoa foi caracterizada pela presença de *Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb., *Nitella furcata* e *Hydrilla verticillata* (Figura 5a). Os anos de 2002, 2003 e 2004, na lagoa do Osmar, foram caracterizados pela presença dos táxons *Commelina* sp., *Cyperus giganteus* Vahl, *Echinodorus tenellus* (Mart.) Buch., *Nitella furcata* e *Rhynchospora* sp., enquanto que os anos de 2005, 2006 e 2007 foram caracterizados pelas espécies *Salvinia auriculata*, *Oxycaryum cubense* e *Polygonum stelligerum* (Figura 5b).

As lagoas conectadas ao rio Baía não apresentaram um padrão nítido de variação temporal. A lagoa do Guaraná apresentou maior diferenciação na composição das espécies em 2003, considerando a presença das espécies *Azolla* sp., *Najas microcarpa* K. Schum. e *Nymphoides indica* (L.) Kuntze (Figura 5c). O ano de 2005, na lagoa Fechada, foi caracterizado pela presença de *Polygonum meisnerianum* Cham. & Schltdl., enquanto que em

2004 destaca-se a presença de *Alternanthera philoxeroides*, *Hymenachne amplexicaulis* (Rudge) Nees e *Utricularia gibba* L. (Figura 5d).

Na lagoa dos Patos, conectada ao rio Ivinheima, os anos de 2006 e 2007 foram caracterizados pela presença de *A. philoxeroides*, *Limnobium laevigatum* (Humb. & Bonpl. Ex Willd.) Heine e *U. gibba* (Figura 5e). Na lagoa Ventura, o ano de 2004 diferenciou-se dos demais pela presença de *Cyperonia* sp., *Hymenachne amplexicaulis*, *Salvinia biloba* Raddi emend. de la Sota e *Rhynchospora* sp. (Figura 5f).

Desta maneira, considerando-se somente os dados de incidência (presença/ausência de espécies por lagoa), não foi possível identificar efeito dos distúrbios ocorridos em janeiro de 2005 e janeiro de 2007 sobre a composição de espécies desses ambientes.



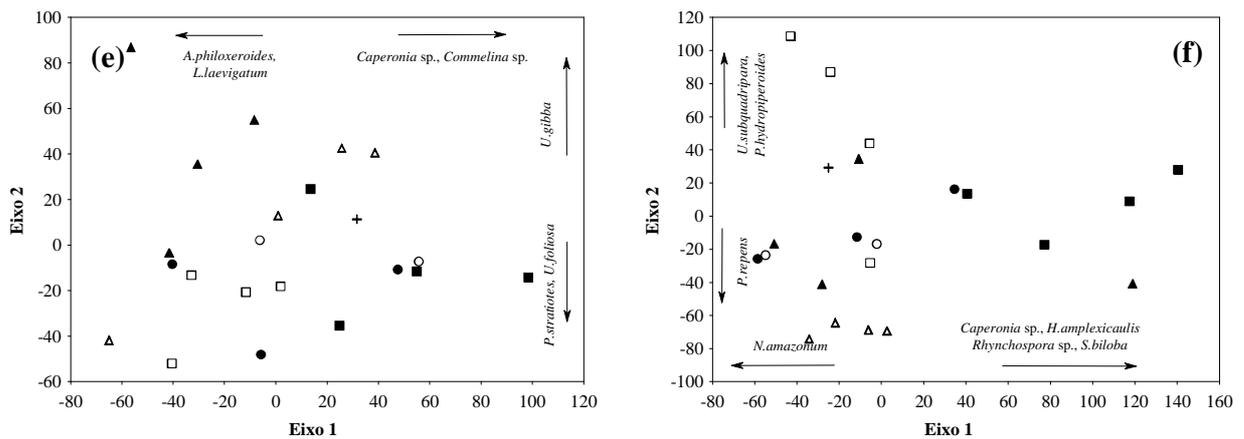


Figura 5. Diagrama de ordenação derivado da análise de correspondência (DCA) que representa a variação temporal (entre 2002 e 2008) das comunidades de macrófitas aquáticas das lagoas das Garças (a), Osmar (b), Guaraná (c), Fechada (d), Patos (e) e Ventura (f).

Tabela 1. Resultados do teste MRPP avaliando a diferença entre as comunidades registradas nos diferentes anos de amostragem; e resultados do teste de Mantel calculados com base na matriz de similaridade de Jaccard e a matriz de defasagem temporal.

Lagoas	$R$ (MRPP)	$P$	$r$ de Mantel	$P$
Garças	0,236	<0,0001	-0,528	<0,0001
Osmar	0,226	<0,0001	-0,431	<0,0001
Guaraná	0,152	<0,0001	-0,225	0,0062
Fechada	0,209	<0,0001	-0,404	0,0002
Patos	0,080	0,021	-0,309	0,0004
Ventura	0,092	0,023	-0,196	0,021

Analisando a persistência da comunidade ao longo dos meses monitorados, observaram-se decréscimos nos valores de similaridade com o aumento dos intervalos de tempo, à exceção da lagoa Ventura, conectada ao rio Ivinheima. No entanto, os baixos coeficientes de correlação matricial (Tabela 1), além dos baixos valores do coeficiente de determinação ( $R^2$ ), sugerem que as mudanças nas composições de espécies ocorreram lentamente, além de indicarem uma grande variação estocástica entre os intervalos de tempo (Figura 6).

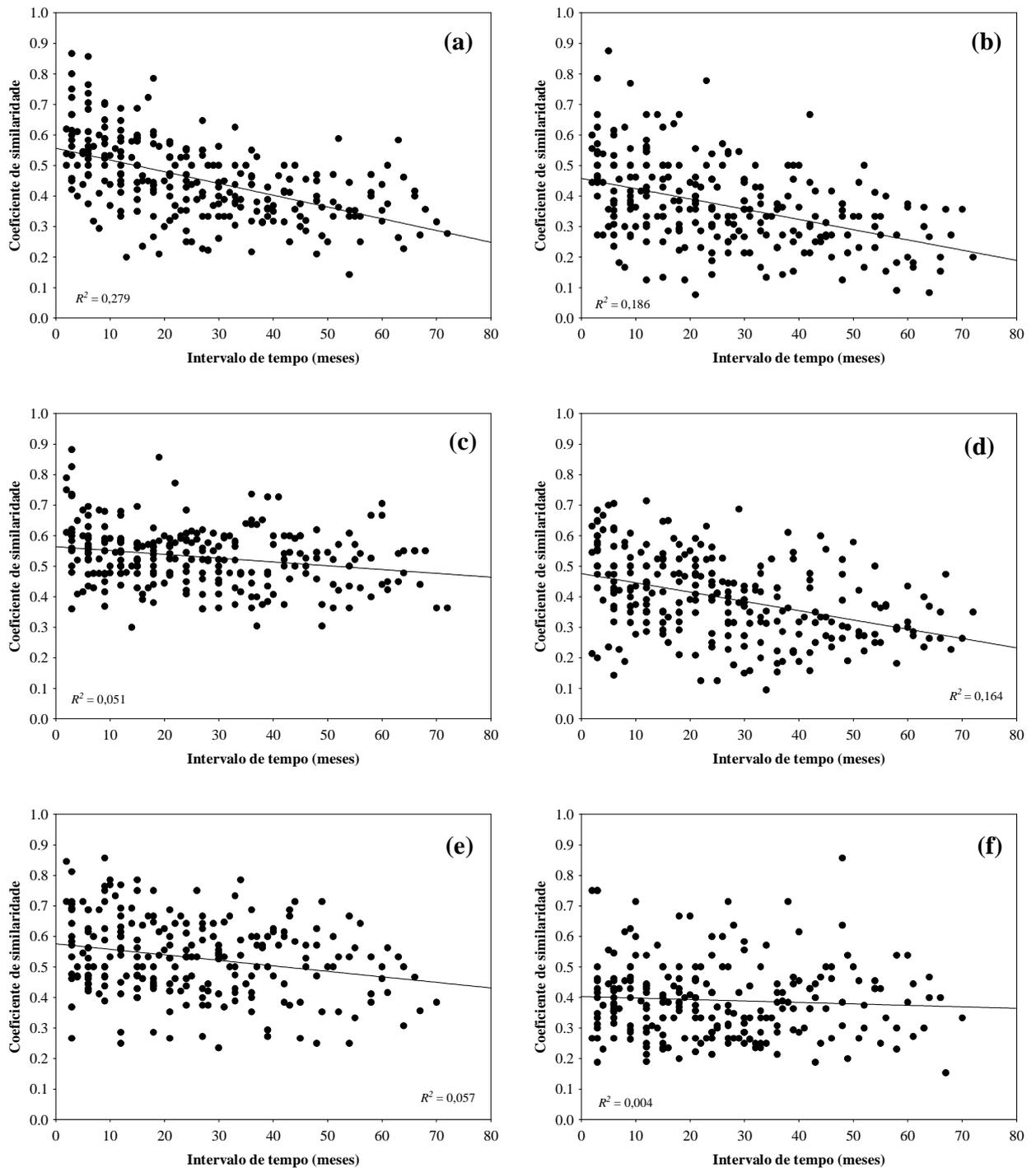


Figura 6. Relações entre as matrizes de similaridade e intervalos de tempo entre as amostragens em seis lagoas da planície de inundação do alto rio Paraná. Lagoas das Garças (a), Osmar (b), Guaraná (c), Fechada (d), Patos (e) e Ventura (f). Os valores dos coeficientes de determinação da reta ( $R^2$ ) estão inseridos nas figuras.

Em média, os maiores valores de similaridade foram mensurados na lagoa do Guaraná (média igual a 0,53), lagoa dos Patos (média igual a 0,53) e lagoa das Garças (média igual a 0,46), enquanto o menor foi obtido na lagoa do Osmar (média igual a 0,37), refletindo menor diversidade beta nas lagoas conectadas diretamente ao rio principal (Figura 7). Desta maneira, apesar de haver um decréscimo temporal nos valores de similaridade na lagoa das Garças, tais valores continuam sendo altos, representando a baixa diversidade beta nesse ambiente.

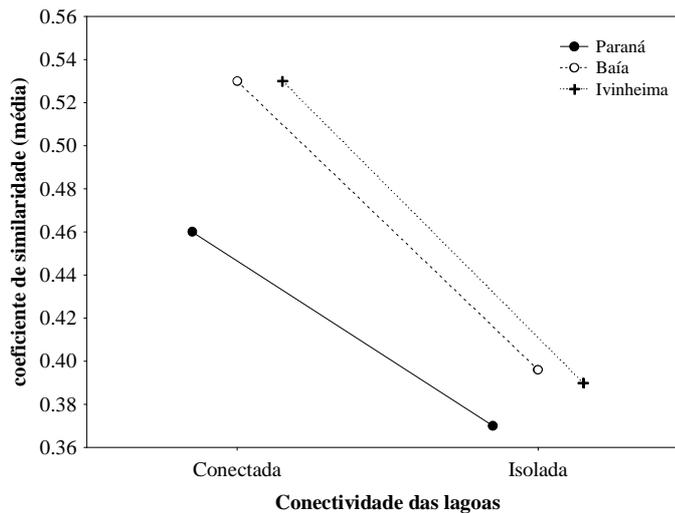


Figura 7. Valores médios dos coeficientes de similaridade de Jaccard para cada lagoa estudada. As lagoas das Garças (Paraná), Guaraná (Baía) e Patos (Ivinheima) são diretamente conectadas ao rio principal (lagoas conectadas), enquanto que as lagoas do Osmar (Paraná), Fechada (Baía) e Ventura (Ivinheima) são lagoas isoladas.

Em média, a taxa de substituição de espécies (“turnover” -  $T$ ) ao longo dos meses de amostragem foi maior nas lagoas do Osmar (47,5%) e lagoa Ventura (44,8%), enquanto a lagoa do Guaraná apresentou o menor valor médio (31,1%), coadunando com os resultados obtidos através do índice de similaridade de Jaccard. Assim, as maiores taxas de substituição de espécies ocorreram nas lagoas que não são conectadas diretamente ao rio (lagoas isoladas).

Para testar se a diversidade de espécies está relacionada à estabilidade das comunidades, os valores totais e médios de riqueza de espécies obtidos antes do primeiro distúrbio (entre março de 2002 e dezembro de 2004) foram correlacionados com os valores do coeficiente angular da reta de regressão ( $b$  - entre o coeficiente de similaridade e tempo; Figura 6). De maneira geral, apesar de haver uma tendência de menores valores de  $b$  em ambientes com maior diversidade de espécies, essa relação não foi significativa ( $P > 0,05$ ) (Figura 8). Assim, ambientes com maior riqueza, total ou média, de espécies não apresentaram menor taxa de mudança na composição das espécies (maior estabilidade). As

relações entre riqueza total e média de espécies e os valores médios de similaridade de Jaccard para cada lagoa também não foram significativas.

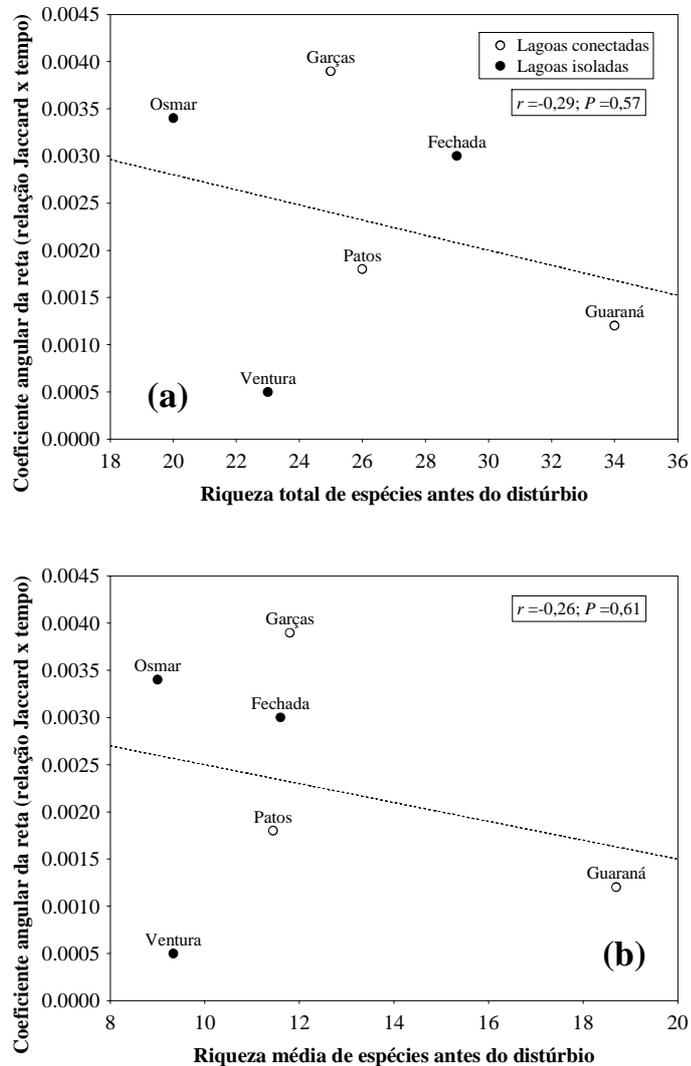


Figura 8. Correlação entre os valores de riqueza total (a) e média (b) antes do distúrbio (entre março de 2002 e dezembro de 2004) e os valores do coeficiente angular da reta (relação entre os valores de similaridade de Jaccard e tempo), nas seis lagoas estudadas. Os valores dos coeficientes de correlação de Pearson ( $r$ ) estão inseridos nas figuras.

### *Variação temporal e grupos funcionais*

Considerando os diferentes grupos funcionais, grande parte dos táxons amostrados foram classificados como emergentes (23 táxons) seguidos pelos táxons flutuantes livres (13 táxons). De maneira geral, a lagoa Fechada apresentou a maior diversidade de táxons emergentes, enquanto que a lagoa Guaraná apresentou maior diversidade de táxons flutuantes livres e a lagoa das Garças maior diversidade de táxons submersos.

Considerando a similaridade na composição das espécies entre os meses, houve um decréscimo da similaridade ao longo dos intervalos de tempo considerando, principalmente, os táxons emergentes. A similaridade na composição das espécies flutuantes livres decresceu significativamente ao longo do tempo apenas nas lagoas do Osmar e lagoa Fechada. A similaridade na composição das espécies submersas decresceu significativamente ao longo do tempo apenas nas lagoas das Garças e Guaraná (Tabela 2).

Tabela 2. Resultados do teste de Mantel calculados com base na matriz de similaridade de Jaccard para cada grupo funcional e a matriz de defasagem temporal. EM= emergentes; FL = flutuantes livres e SU= submersas. Os valores em negrito representam valores significativos.

	EM	FL	SU
Garças	<b>-0,427</b>	-0,113	<b>-0,247</b>
Osmar	<b>-0,366</b>	<b>-0,199</b>	-0,107
Guaraná	<b>-0,229</b>	-0,061	<b>-0,189</b>
Fechada	<b>-0,38</b>	<b>-0,299</b>	-0,0079
Patos	<b>-0,261</b>	-0,0062	-
Ventura	<b>-0,167</b>	0,079	-

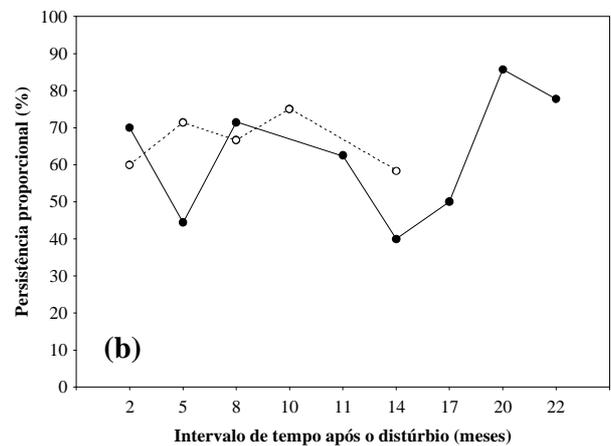
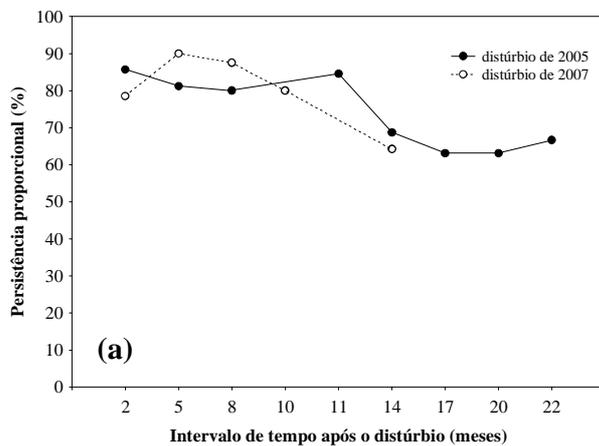
### ***Influência dos distúrbios ocorridos em 2005 e 2007***

Comparando os valores de similaridade obtidos entre março de 2005 e março de 2007 (coleta realizada dois meses após o distúrbio de cheia) com os demais meses de estudo, foi possível observar que, em média, os menores valores de similaridade entre os tempos foram obtidos comparando as coletas com março de 2005. Assim, provavelmente, as comunidades de macrófitas aquáticas nas 6 lagoas estudadas foram mais afetadas pelo distúrbio provocado pela cheia de 2005. Além disso, considerando ambos os distúrbios, o menor valor médio de similaridade foi obtido na lagoa Ventura (igual a 0,32 comparando com março de 2005 e 0,33 comparando com março de 2007), enquanto que o maior valor médio foi obtido na lagoa do Guaraná (0,53 comparando com março de 2005 e 0,56 comparando com março de 2007).

A persistência proporcional das espécies após o primeiro distúrbio (janeiro de 2005) foi calculada comparando as espécies presentes em dezembro de 2004, enquanto que a persistência proporcional das espécies após o segundo distúrbio (janeiro de 2007) foi calculada comparando com a composição das comunidades em novembro de 2006. Em média, considerando os dois distúrbios, os maiores valores de persistência proporcional foram

observados nas lagoas das Garças (77,1%) e do Guaraná (76,6%), enquanto que o menor valor de persistência foi estimado para a lagoa do Osmar (64%) (Figura 9). Após o primeiro distúrbio (em 2005), os valores de persistência proporcional estimados para a lagoa das Garças indicaram a maior resistência na mudança da composição das espécies (PP = 85,7%), com, no entanto, um decréscimo posterior. A lagoa do Guaraná também apresentou elevada resistência, que se manteve ao longo do tempo. Logo após esse primeiro distúrbio, as lagoas isoladas (lagoa Fechada e lagoa Ventura) apresentaram baixos valores de persistência proporcional, no entanto, houve um aumento nesses valores ao longo do tempo, chegando a 100% na lagoa Ventura em setembro de 2006 (20 meses após o primeiro distúrbio). A lagoa dos Patos apresentou um baixo valor de persistência logo após o distúrbio que se manteve ao longo do tempo.

Após o segundo distúrbio (em 2007), as lagoas apresentaram maiores valores de persistência do que àqueles obtidos após o primeiro distúrbio, com exceção somente da lagoa do Guaraná (Figura 9). Em março de 2007 (2 meses após o distúrbio da cheia) o menor valor de persistência (menor resistência; 60%) foi observado na lagoa do Osmar e lagoa do Guaraná. Os valores de persistência aumentaram ao longo do tempo somente na lagoa dos Patos e lagoa Ventura (Figura 9).



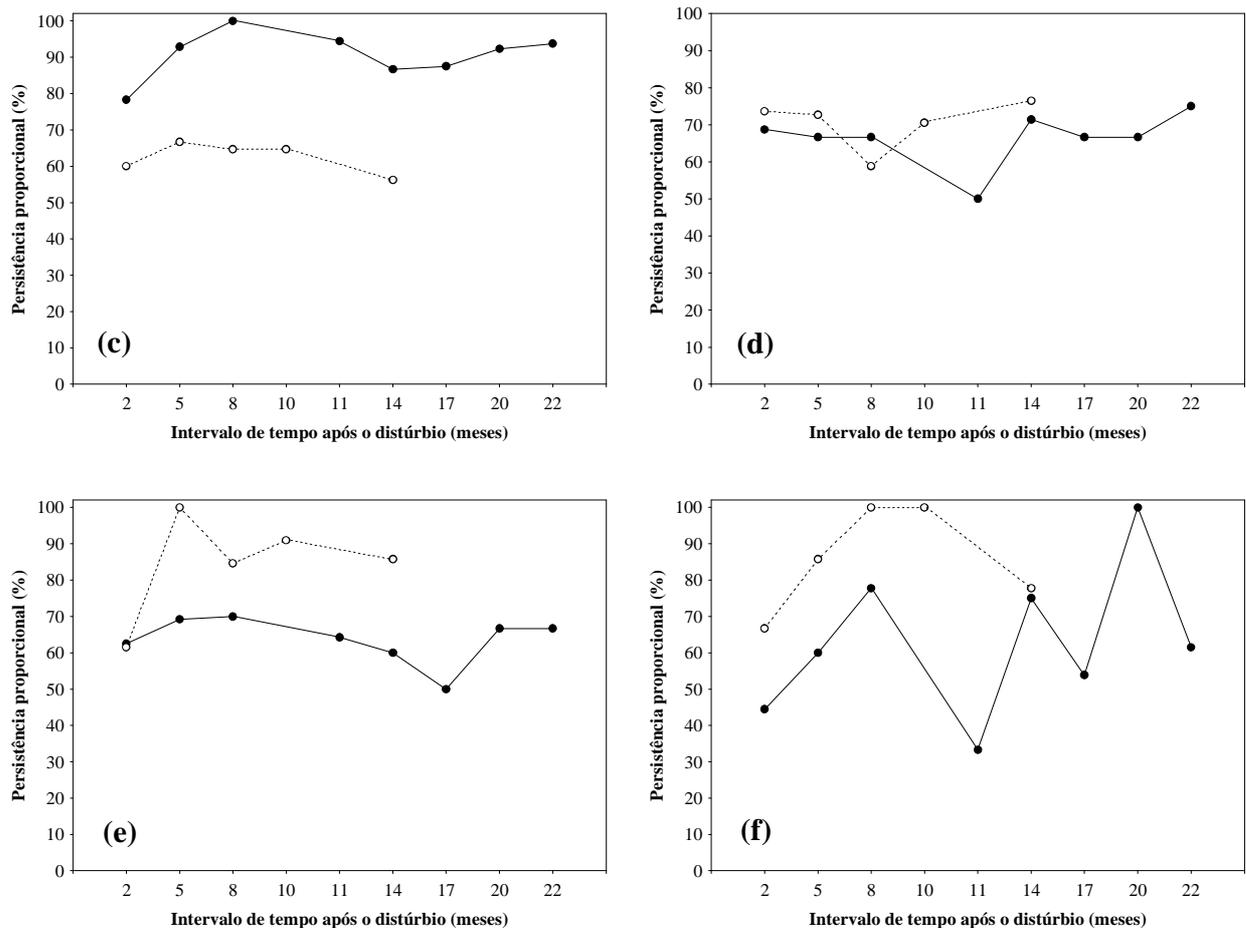


Figura 9. Persistência proporcional (%) das espécies de macrófitas aquáticas nas seis lagoas estudadas na planície de inundação do alto rio Paraná, comparando com as espécies identificadas antes do primeiro distúrbio (dezembro de 2004) e antes do segundo distúrbio (novembro de 2006). Lagoas das Garças (a), Osmar (b), Guaraná (c), Fechada (d), Patos (e) e Ventura (f).

Assim, os resultados indicaram que os locais com maior riqueza média de espécies antes de janeiro de 2005 (primeiro distúrbio), tais como a lagoa das Garças e lagoa do Guaraná, apresentaram maior resistência na mudança da composição de espécies (maior persistência).

A variação temporal dos dois primeiros eixos derivados da DCA (Figura 5) demonstrou que, apesar da flutuação ao longo do tempo, aparentemente, a composição das comunidades (observada principalmente através do eixo 1 da DCA) nas lagoas do Osmar, Fechada e Patos foi influenciada pelo distúrbio ocorrido em 2005 e 2007, demonstrando a maior susceptibilidade desses ambientes frente ao distúrbio de grandes inundações (Figura 10).

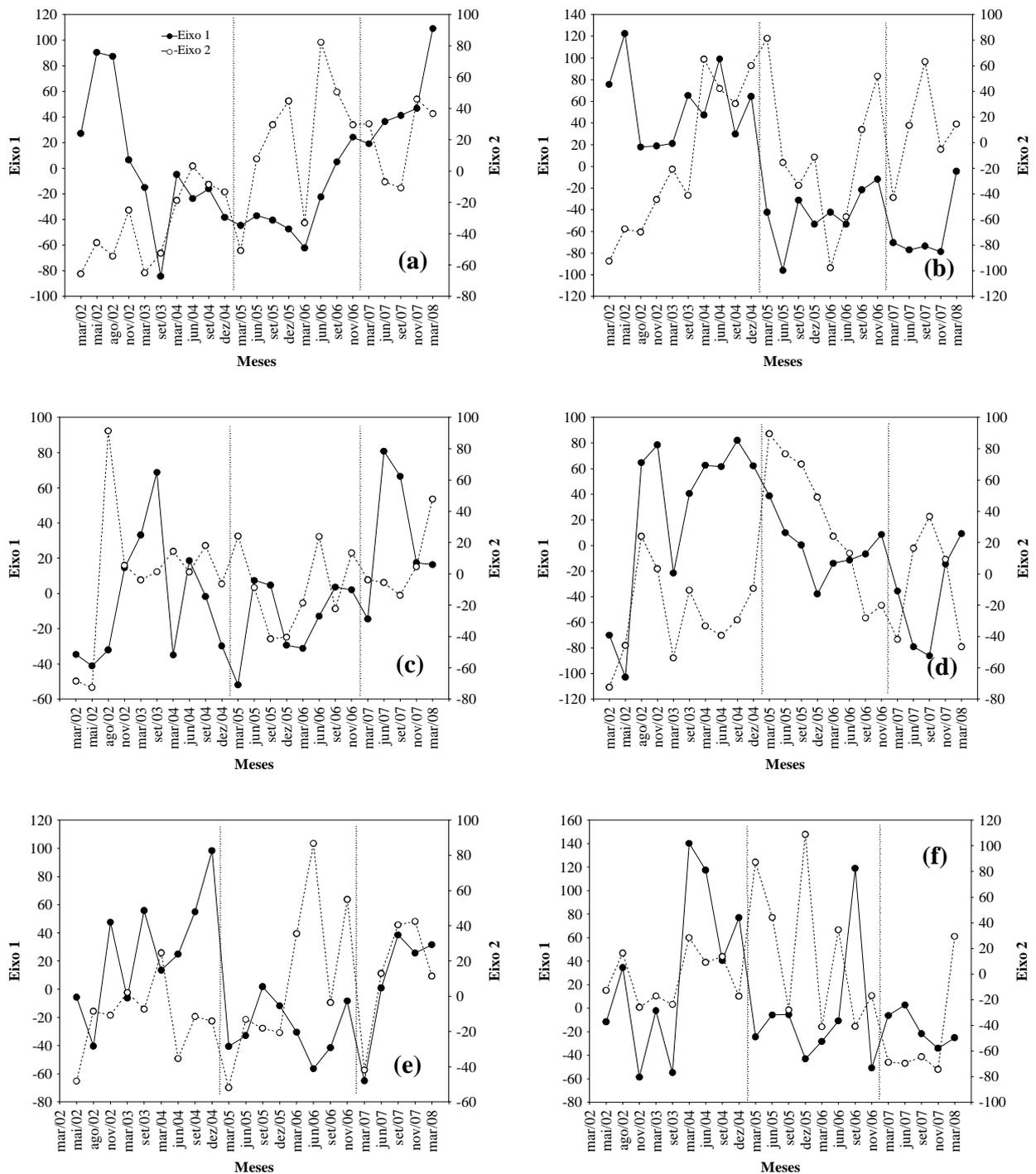


Figura 10. Variação dos valores dos escores 1 e 2 da análise de correspondência (DCA) ao longo do tempo, nas seis lagoas estudadas. Lagoas das Garças (a), Osmar (b), Guaraná (c), Fechada (d), Patos (e) e Ventura (f).

Analisando a variação temporal da riqueza de espécies para cada grupo funcional, constata-se que os dois distúrbios não afetaram a proporção de espécies de macrófitas aquáticas emergentes (EM), enraizadas com folhas flutuantes (FF), flutuantes livres (FL) e

submersas (SU) (Figura 11). Em geral, a comunidade de macrófitas foi dominada por táxons emergentes durante todo o período.

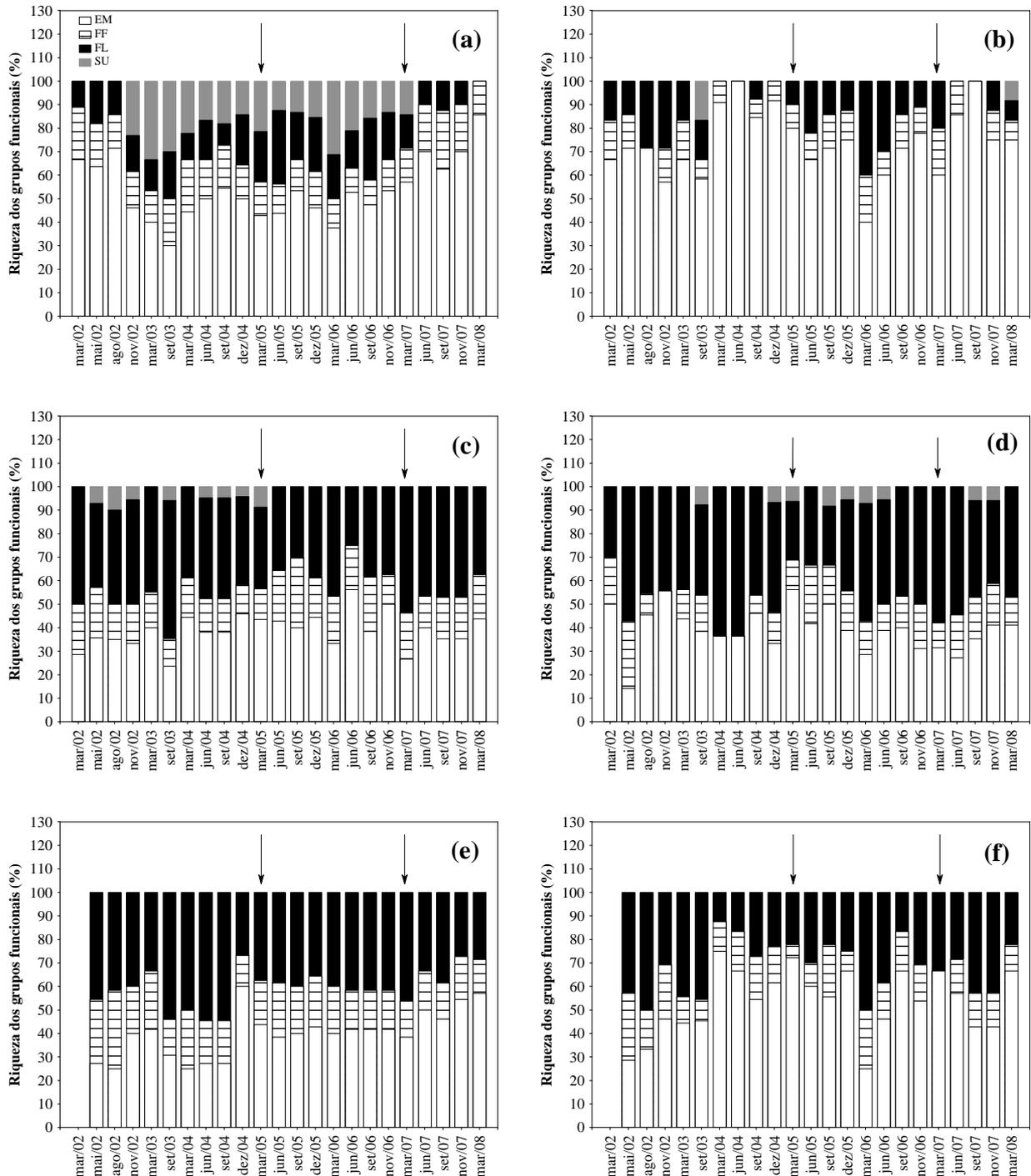


Figura 11. Riqueza proporcional de espécies dentro de cada grupo funcional, durante os meses de amostragem. EM= emergentes; FF = enraizadas com folhas flutuantes; FL = flutuantes livres e SU= submersas. As flechas representam os meses logo após o distúrbio. Lagoas das Garças (a), Osmar (b), Guaraná (c), Fechada (d), Patos (e) e Ventura (f).

### *Cobertura das espécies*

Os dados de cobertura das espécies de macrófitas aquáticas em duas transecções em cada lagoa foram analisados utilizando-se o índice de dissimilaridade de Bray-Curtis. No entanto, com o objetivo de comparar os resultados obtidos através do índice de similaridade de Jaccard (dados de presença-ausência) e através do índice de dissimilaridade de Bray-Curtis (dados de cobertura), esse último foi transformado em valores de similaridade (1-valores dos coeficientes de dissimilaridade de Bray-Curtis).

A análise da cobertura das espécies demonstrou que houve um decréscimo nos valores de similaridade ao longo do intervalo de tempo, com exceção da lagoa do Osmar e Guraraná (Figura 12 e Tabela 3). Logo após os dois distúrbios, a lagoa do Osmar apresentou alguns meses com ausência de plantas nas transecções, o que impossibilitou a comparação com os meses posteriores, e resultou em valores mínimos de similaridade (iguais a 0,0). Em média, os menores valores de similaridade foram registrados na lagoa do Guaraná (0,16), seguida pela lagoa Fechada (0,17). O maior valor médio de similaridade foi obtido na lagoa Ventura (coeficiente de similaridade igual a 0,46).

Comparando os resultados das análises utilizando os dados de composição de espécies (presença-ausência) e os dados de cobertura, constatou-se que os maiores valores de similaridade entre os meses de coleta foram obtidos utilizando os dados da composição de espécies de macrófitas aquáticas (Figura 13). Além disso, diferentemente do observado através dos valores do índice de similaridade de Jaccard (utilizando os dados de presença-ausência), os valores de cobertura não indicaram maior similaridade entre os meses nas lagoas conectadas diretamente ao rio principal. De fato, a lagoa do Guaraná apresentou o menor valor médio de similaridade ( $1 - \text{Bray-Curtis} = 0,16$ ). Assim, dependendo da resolução numérica utilizada (presença-ausência ou cobertura das espécies), a análise da estabilidade das comunidades de macrófitas aquáticas na lagoa do Guaraná apresentou diferentes respostas.

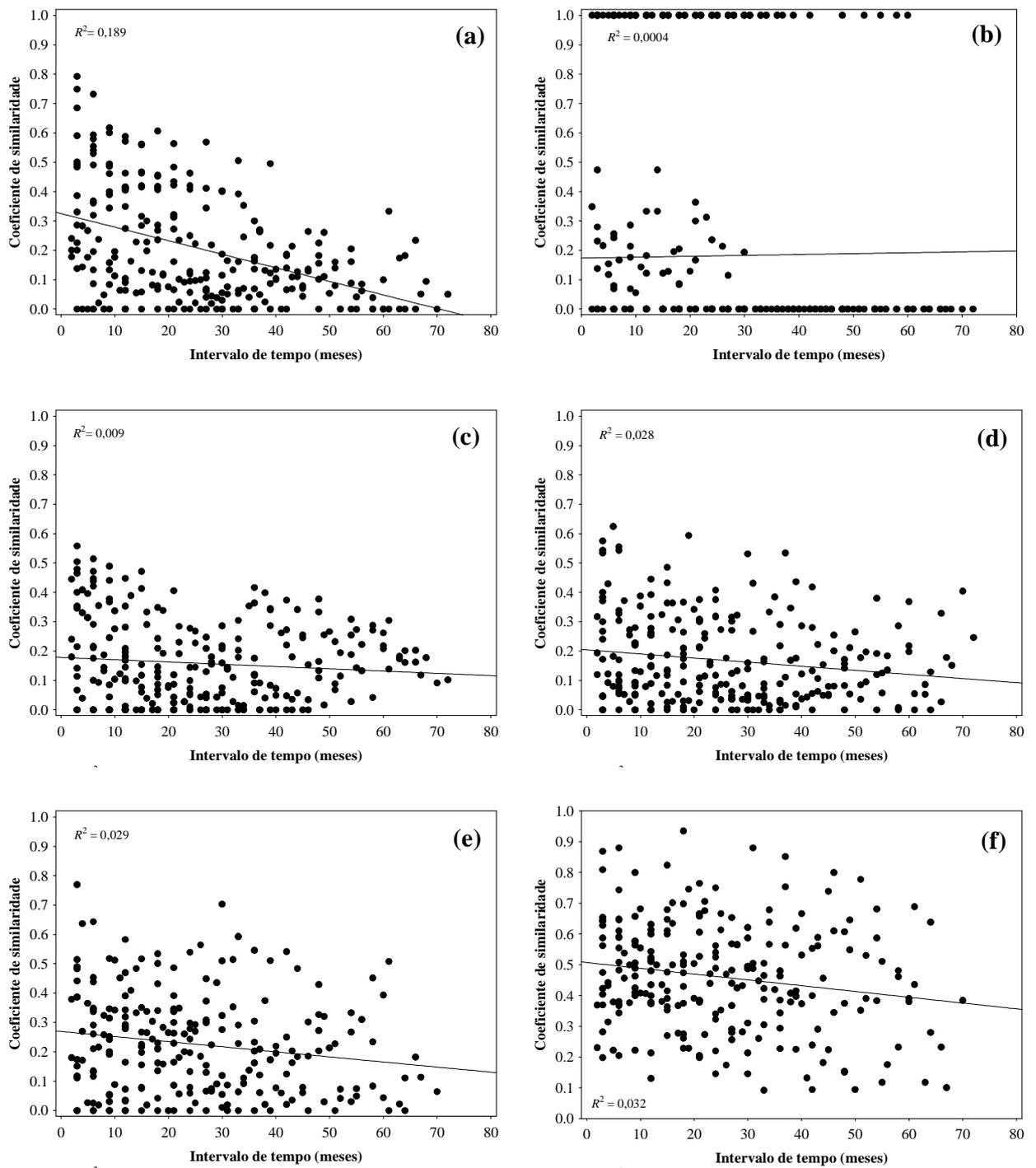


Figura 12. Similaridade na composição das espécies de macrófitas aquáticas amostradas entre março de 2002 e março de 2008 (intervalo igual a 72 meses) em seis lagoas da planície de inundação do alto rio Paraná. Lagoas das Garças (a), Osmar (b), Guaraná (c), Fechada (d), Patos (e) e Ventura (f).

Tabela 3. Resultados do teste de Mantel calculados com base na matriz de similaridade (1-valores dos coeficientes de dissimilaridade de Bray-Curtis) e a matriz de defasagem temporal.

Lagoas	$r$ de Mantel	$P$
Garças	-0,435	<0,0001
Osmar	0,021	0,467
Guaraná	-0,119	0,080
Fechada	-0,169	0,025
Patos	-0,170	0,041
Ventura	-0,179	0,039

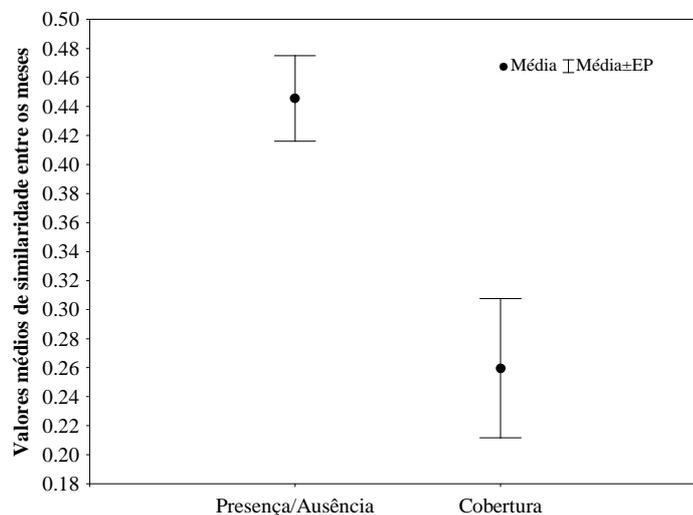


Figura 13. Valores médios de similaridade entre os meses estudados, considerando as seis lagoas da planície, utilizando dados de presença e ausência (similaridade de Jaccard) e dados de cobertura das espécies (1-coeficientes de dissimilaridade de Bray-Curtis) (ver Figura 6 e 12), para cada lagoa estudada.

Assim como observado para os valores de similaridade de Jaccard, não foi observada relação significativa entre a diversidade total ou média de espécies nas lagoas e o coeficiente angular da reta de regressão (entre o coeficiente de dissimilaridade de Bray-Curtis e tempo), considerando os dados de cobertura das espécies ( $P > 0,05$ ).

### ***Varição na composição de espécies e variação nas características limnológicas***

De maneira geral, as menores concentrações de nutrientes foram mensuradas nas lagoas conectadas ao rio Paraná, principalmente na lagoa das Garças (Tabela 4). Além disso, esses ambientes apresentaram os menores valores de turbidez e, conseqüentemente, os

maiores valores de transparência da coluna da água. Por outro lado, as maiores concentrações de fósforo total e nitrogênio total foram mensuradas na lagoa Fechada (lagoa isolada pertencente ao rio Baía), enquanto os maiores valores de turbidez foram observados na lagoa Ventura (Tabela 4).

Para os dados coletados nas lagoas dos rios Paraná e Ivinheima, as dissimilaridades ambientais entre os meses aumentaram significativamente com o aumento dos intervalos temporais (Tabela 5). No entanto, somente para as lagoas conectadas ao rio Paraná, as similaridades entre os meses, considerando os dados de presença e ausência de macrófitas aquáticas, foram significativamente e negativamente correlacionadas com as dissimilaridades entre os meses, considerando os dados ambientais. Assim, nessas lagoas (Osmar e Garças) quanto maior a dissimilaridade nas características limnológicas entre dois meses, menor a similaridade da flora entre esses meses (Tabela 5). Provavelmente as mudanças na composição das espécies de macrófitas aquáticas nas lagoas conectadas ao rio Paraná são ao menos parcialmente explicadas por alterações das características limnológicas.

Tabela 4. Valores médios e desvio padrão (DP) das variáveis limnológicas mensuradas entre março de 2002 e março de 2008 nas 6 lagoas da planície de inundação do alto rio Paraná. PR=rio Paraná; BA= rio Baía; IV= rio Ivinheima; Temp.=temperatura da água (°C); OD= oxigênio dissolvido (mg/L); Cond.= condutividade elétrica ( $\mu\text{S}/\text{cm}$ ); Alc.= alcalinidade ( $\mu\text{Eq}/\text{L}$ ); Secchi = transparência da água (m); Turb. = turbidez (NTU); MST = material em suspensão total (mg/L); MSI= material em suspensão inorgânico; MSO= material em suspensão orgânico; Clor.= clorofila-*a* ( $\mu\text{g}/\text{L}$ ); NT= nitrogênio total ( $\mu\text{g}/\text{L}$ ) e PT= fósforo total ( $\mu\text{g}/\text{L}$ ).

	Garças (PR)		Osmar (PR)		Guaraná (BA)		Fechada (BA)		Patos (IV)		Ventura (IV)	
	média	DP	média	DP	média	DP	média	DP	média	DP	média	DP
Temp.	25,53	4,12	24,60	4,36	25,13	3,74	25,15	3,73	25,36	3,99	25,49	4,31
OD	5,94	1,51	4,10	1,86	5,13	2,13	5,63	1,73	5,62	2,33	6,66	1,36
pH	6,62	0,45	6,19	0,35	6,16	0,55	6,17	0,40	6,71	0,68	6,78	0,52
Cond.	54,43	5,84	49,23	9,48	37,28	9,14	30,06	9,21	38,79	7,12	41,00	8,33
Alc.	351,1	65,0	270,0	106,6	191,4	79,7	158,7	86,9	272,3	77,5	254,6	101,0
Secchi	1,45	0,68	0,89	0,54	0,68	0,29	0,41	0,24	0,59	0,30	0,50	0,55
Turb.	9,40	15,57	15,43	19,86	16,08	16,26	42,20	33,08	29,98	30,55	73,97	63,67
MST	2,14	1,06	2,08	1,77	1,58	1,14	1,81	1,01	2,25	2,33	2,76	1,78
MSI	1,27	0,71	1,18	0,97	1,00	0,93	1,27	0,79	1,60	2,00	2,05	1,51
MSO	0,88	0,54	0,96	0,81	0,58	0,37	0,58	0,36	0,65	0,43	0,71	0,38
Clor.	7,18	7,93	18,11	26,83	9,99	7,73	11,74	10,12	9,26	11,79	10,18	12,46
NT	407,2	319,5	617,7	504,2	746,2	413,9	1159,2	967,7	658,9	379,9	934,1	646,4
PT	41,63	57,69	70,39	46,76	48,91	19,07	109,45	47,54	52,76	18,70	79,09	40,83

Tabela 5. Resultados do teste de Mantel entre a matriz de dissimilaridade ambiental e o intervalo de tempo entre os meses. Os valores da estatística de Mantel também são apresentados para as relações entre dissimilaridade ambiental e similaridade da composição florística (Jaccard) entre meses. Os valores em negrito representam valores significativos. PR=rio Paraná; BA= rio Baía; IV= rio Ivinheima.

Lagoas	Dissimilaridades ambientais × intervalos de tempo		Dissimilaridades ambientais × similaridades florísticas (composição)	
	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>
Garças (PR)	<b>0,189</b>	0,014	<b>-0,251</b>	0,004
Osmar (PR)	<b>0,314</b>	<0,001	<b>-0,239</b>	0,013
Guaraná (BA)	0,066	0,237	0,091	0,232
Fechada (BA)	0,124	0,086	0,028	0,425
Patos (IV)	<b>0,353</b>	0,0005	0,009	0,484
Ventura (IV)	<b>0,215</b>	0,019	-0,161	0,054

## Discussão

A análise da estabilidade das comunidades tem recebido especial atenção nos últimos anos (Rahel, 1990; Bengtsson et al., 1997; Brewin et al., 2000; Acuña et al., 2005; Lind et al., 2006). As seis lagoas analisadas nesse estudo representam as comunidades de macrófitas aquáticas dos três principais rios da planície de inundação do alto rio Paraná (rios Paraná, Baía e Ivinheima), sendo lagoas diretamente conectadas a esses rios ou não (lagoas isoladas). Além disso, a amplitude da escala temporal desse estudo, com coletas ao longo de seis anos, também deve ser destacada uma vez que os estudos dessa natureza que foram realizados em outras regiões tropicais, ainda são escassos (e.g., Covich et al., 2003; Turner et al., 2003).

De maneira geral, a diferença na composição das espécies entre as lagoas conectadas aos diferentes rios, principalmente ao rio Paraná, sugerem a influência de fatores limnológicos (Thomaz et al., 2004; 2009; Roberto et al., 2009). Por exemplo, as lagoas conectadas ao rio Paraná possuem elevada transparência da água e menores concentrações de nutrientes o que favorece a colonização por macrófitas submersas enraizadas, tais como *Egeria najas* e *Hydrilla verticillata*. Outro indicativo da importância de fatores locais, tais como a limnologia de cada sub-sistema, é o fato de que a estrutura das comunidades de macrófitas aquáticas da

planície de inundação do alto rio Paraná não seguem um padrão similar de variabilidade temporal nas diferentes lagoas amostradas, indicando ausência de coerência temporal (Magnuson et al., 1990).

De acordo com Collins (2000), mudanças direcionais em uma comunidade ao longo do tempo podem representar a sua instabilidade. Segundo esses autores, uma comunidade pode apresentar um padrão de variação ao longo do tempo e mesmo assim ser estável, em termos de trajetória média ao longo do tempo. Considerando a composição de espécies nas lagoas da planície de inundação do alto rio Paraná, todas as lagoas apresentaram um decréscimo da similaridade entre os meses com o aumento dos intervalos temporais, com exceção da lagoa Ventura (lagoa isolada pertencente ao rio Ivinheima). No entanto, apesar desse decréscimo, os valores médios do índice de similaridade indicaram que as três lagoas conectadas diretamente aos rios (Patos, conectada ao rio Ivinheima, Guaraná ao rio Baía e Garças ao rio Paraná) apresentaram pequena substituição de espécies ao longo do tempo (maiores valores de similaridade entre os meses ou baixa diversidade beta). Comparando os meses de março de 2005 e março de 2007, com os demais períodos, o maior valor médio de similaridade foi obtido na lagoa do Guaraná (conectada diretamente ao rio Baía). Além disso, a taxa de substituição das espécies (“turnover”) foi maior nas lagoas que não são conectadas diretamente ao rio (lagoas isoladas). As comunidades de macrófitas nas lagoas isoladas apresentam maior sensibilidade aos distúrbios de inundação, tendo em vista que muitos desses ambientes podem, eventualmente, secar durante os períodos de estiagem (Thomaz et al., 2009). Assim, a estabilidade na composição de espécies de macrófitas aquáticas na planície de inundação do alto rio Paraná está provavelmente relacionada ao gradiente de conectividade e, conseqüentemente, à frequência de distúrbio. As oscilações no nível de água, que representa uma força seletiva favorecendo alguns grupos de espécies, além da constante entrada de propágulos provenientes de outros ambientes podem explicar a maior estabilidade desses ambientes.

De acordo com Collins et al. (2008), a persistência proporcional das espécies após algum evento de distúrbio é uma medida adequada para avaliar a estabilidade de uma comunidade. Nesse estudo, a persistência proporcional das espécies comparando o período pré-distúrbio com os períodos pós-distúrbio (considerando os dois distúrbios ocorridos), também indicou maior valor médio de persistência nas lagoas das Garças e Guaraná (conectadas diretamente ao rio Paraná e Baía, respectivamente). Considerando somente o primeiro distúrbio (ocorrido em janeiro de 2005), foi possível verificar que os locais com maior riqueza média de espécies antes de janeiro de 2005, tais como a lagoa das Garças e

lagoa do Guaraná, apresentaram maior resistência na mudança da composição de espécies (maior persistência). No entanto, logo após esse primeiro distúrbio, as lagoas estudadas apresentaram valores similares de riqueza de espécies (com exceção da lagoa do Osmar), não sendo então possível corroborar a relação entre maior riqueza e maior resistência ao distúrbio. Além disso, a lagoa do Guaraná não recuperou a riqueza observada no período pré-distúrbio de 2005 (ver Figura 3), o que pode ter favorecido os baixos valores de persistência proporcional das espécies após o segundo distúrbio em janeiro de 2007. A lagoa Ventura apresentou elevada resiliência aos distúrbios ocorridos em 2005 e 2007 (Figura 9), provavelmente devido à ausência de espécies submersas nesses ambientes, que são mais susceptíveis a grandes eventos de cheia (Sousa et al., 2009). De maneira geral, os dois grandes distúrbios de cheia que ocorreram na planície de inundação do alto rio Paraná apresentaram diferentes influências sobre a comunidade de macrófitas aquáticas.

Os resultados da análise de correspondência (DCA) e da análise de similaridade na composição de espécies entre os meses indicaram que os distúrbios que ocorreram em janeiro de 2005 e janeiro de 2007 não foram os responsáveis pela diferenciação temporal da composição de espécies. Somente em uma lagoa (Osmar) foi possível observar uma separação entre os anos pré-distúrbio (2002, 2003 e 2004) e os anos pós-distúrbios (2005, 2006, 2007 e 2008) (Figuras 5 e 10). Ilg et al. (2008) também encontram grande resistência na estrutura da vegetação aquática frente a um grande distúrbio de cheia em uma planície de inundação na Europa. Essa resistência foi explicada pelas adaptações morfológicas e reprodução dessas plantas.

Enquanto o processo de recolonização após um distúrbio em ambientes terrestres tem sido frequentemente discutido, poucos estudos têm avaliado essa questão para as macrófitas aquáticas (Barrat-Segretain, 1996). Apesar de uma mudança na composição das espécies com o aumento dos intervalos temporais (Figura 6), os dados de presença-ausência demonstraram maior estabilidade das comunidades de macrófitas, principalmente nas lagoas conectadas diretamente ao rio principal (maiores valores de similaridade ao longo dos intervalos de tempo). Maltchik et al. (2005) também encontraram alta estabilidade das comunidades de macrófitas aquáticas frente às inundações de lagoas associadas ao rio dos Sinos (Rio Grande do Sul).

Algumas possíveis explicações para a elevada resistência ao distúrbio da cheia podem ser aventadas: primeiramente, a existência de interações na forma de facilitação entre algumas espécies, possibilitam sua co-existência diante de grandes distúrbios, elevando a resistência à mudança. Um exemplo pode ser a co-ocorrência de espécies flutuantes livres (e.g., *E.*

*crassipes*, *Lemna* sp., *Azolla* sp. etc.) e outras emergentes flutuantes (*E. azurea*, por exemplo) (Boschilia et al., 2008). *Eichhornia azurea* fornece locais de abrigo para as primeiras, possibilitando que as mesmas sejam pouco afetadas pela correnteza, num típico processo de facilitação física (Thomaz et al., 2005). Nesse caso, o distúrbio da cheia seria atenuado e as espécies flutuantes permaneceriam no ambiente.

Uma segunda possibilidade é que as comunidades de macrófitas sejam altamente resilientes frente ao distúrbio da cheia, recuperando-se rapidamente de seus efeitos. Formas de resistência, como por exemplo, rizomas e sementes, podem auxiliar na recuperação das populações de várias espécies (Barrat-Segretain, 1996). Muitas espécies de plantas aquáticas se propagam, predominantemente, através de formas vegetativas (e.g. via estolões, rizomas ou fragmentos; Sculthorpe, 1967). Através de um distúrbio de cheia, tais plantas podem ser fragmentadas e dispersadas para outros habitats. Barrat-Segretain et al. (1998) demonstraram que a fragmentação de algumas espécies de plantas aquáticas é uma adaptação eficiente aos distúrbios de inundações imprevisíveis.

Assim, as cheias podem alterar a estrutura das comunidades de macrófitas aquáticas (atuando como um distúrbio), mas também são importantes para explicar o padrão de ocupação desses vegetais, em grandes escalas espaciais, por causa da dispersão de propágulos entre ambientes (Barrat-Segretain, 1996). Assim, a reprodução vegetativa no ambiente aquático favorece o rápido desenvolvimento da comunidade, o que pôde ser visualizado na planície de inundação do alto rio Paraná, principalmente nas lagoas diretamente conectadas ao rio principal. De acordo com Townsend (1989), em ambientes que sofrem freqüentes distúrbios de cheias, muitas espécies são consideradas colonizadoras eficientes.

Através dos dados de cobertura das espécies de macrófitas (valor de importância) em dois transectos dentro de cada lagoa, também foi possível verificar o aumento da dissimilaridade (decréscimo da similaridade) ao longo dos maiores intervalos de tempo em todos os ambientes estudados. Comparando a similaridade na estrutura das comunidades de macrófitas entre os meses utilizando dados de presença-ausência e os dados de cobertura das espécies, pode-se observar que os maiores valores de similaridade entre os meses foi obtido considerando os dados de presença- ausência. De fato, alguns autores sugerem que flutuações sazonais no nível da água afetam a vegetação aquática mais em termos de abundância do que em termos de composição de espécies (Silvertown, 1987; Trémolières, 2004). Dessa maneira, os distúrbios de inundação ocorridos na planície de inundação do alto rio Paraná tenderam a reduzir a abundância da maior parte das espécies, resultando na maior dissimilaridade nos valores de cobertura das espécies ao longo dos maiores intervalos de tempo. Por outro lado, os

dados de incidência representam a presença da espécie, independentemente da redução da biomassa, onde a presença de um único indivíduo é levada em consideração na análise.

Assim, o decréscimo da similaridade (para dados de presença e ausência) ou aumento da dissimilaridade (para dados de cobertura) da flora entre meses com o aumento dos intervalos temporais indica que outros processos de longo prazo (e não somente um efeito de distúrbio isolado), estruturam a comunidade de plantas aquáticas na planície de inundação do alto rio Paraná (Grossman et al., 1982; Vervuren et al., 2003; Ilg et al., 2008). Considerando as características limnológicas dos ambientes estudados, somente as lagoas conectadas ao rio Paraná apresentaram relação entre a variação nos valores de similaridade e a variabilidade nas características limnológicas. Provavelmente, esses ambientes vêm sendo fortemente influenciados pelo reservatório a montante da planície (UHE Porto Primavera), com o conseqüente aumento nos valores de transparência da água e decréscimo nas concentrações de nutrientes nos ambientes conectados ao rio Paraná (Roberto et al., 2009). De fato, a retenção de nutrientes e material em suspensão em reservatórios tem sido freqüentemente discutida em estudos que avaliam os efeitos das cascatas de reservatórios (Barbosa et al., 1999; Nogueira et al., 2006). Assim, essas constantes alterações limnológicas vêm resultando em mudanças nas comunidades de macrófitas aquáticas, principalmente com a colonização de espécies submersas, como *Hydrilla verticillata*, que se tornou freqüente após o ano de 2005 (Thomaz et al., 2009; Sousa et al. 2009). Além disso, houve uma forte estrutura de correlação (relação negativa) entre os valores de similaridade na composição de espécies submersas e a matriz de distância temporal na lagoa das Garças (conectada diretamente ao rio Paraná).

A relação entre diversidade e estabilidade das comunidades tem gerado inúmeros debates (MacArthur, 1955; May, 1972; Tilman, 1996; Tilman et al., 1998; McCann, 2000; Loreau et al., 2002). De acordo com esses autores, em ambientes com maior diversidade, a probabilidade de haver espécies com maior resistência a um distúrbio é maior, resultando em uma maior similaridade na composição das espécies ao longo do tempo. Neste estudo, os ambientes com maior diversidade (riqueza média antes do primeiro distúrbio) de macrófitas aquáticas (e.g. lagoa do Guaraná e lagoa das Garças) apresentaram maior similaridade na composição das espécies ao longo dos maiores intervalos de tempo, considerando apenas os dados de presença-ausência das espécies. No entanto, a relação entre riqueza média ou total de espécies antes do primeiro distúrbio (entre março de 2002 e dezembro de 2004) e o coeficiente angular da relação entre similaridade de Jaccard e intervalo temporal, não foi significativa.

Em resumo, os dados obtidos em longo período de tempo (72 meses) demonstraram que as comunidades de macrófitas aquáticas foram altamente dinâmicas, em termos de composição, proporção dos grupos funcionais e cobertura das espécies, provavelmente devido às variações sazonais nos níveis hidrológicos, ou, como observado nas lagoas do rio Paraná, devido a mudanças nas características limnológicas desses ambientes. Por outro lado, essas comunidades podem ser consideradas resistentes aos distúrbios naturais provocados por grandes inundações, principalmente nas lagoas conectadas diretamente ao rio principal.

## Referências

- Acuña, V., Muñoz, I., Giorgi, A., Omella, M., Sabater, F., Sabater, S., 2005. Drought and postdrought recovery cycles in an intermittent Mediterranean stream: structural and functional aspects. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 24, 919-933.
- Agostinho, A.A., Thomaz, S.M., Minte-Vera, C.V., Winemiller, K.O., 2000. Biodiversity in the high Paraná River floodplain. In: Gopal, B., Junk, W.J., Davis, J.A. (Eds.), *Biodiversity in wetlands: assesment, function and conservation*. Backhuys Publisher, Leiden, pp. 89-118.
- Barbosa, F.A.R., Padisák, J., Espíndola, E.L.G., Borics, G., Rocha, O., 1999. The Cascading Reservoir Continuum Concept (CRCC) and its application to the Tietê River-basin, São Paulo State, Brazil. In: Tundisi, J.G., Straskraba, M. (Eds), *Theoretical reservoir and its applications*. Brazilian Academy of Science, Backhuys Publishers, International Institute of Ecology, pp. 425–438.
- Barrat-Segretain, M.H., 1996. Strategies of reproduction, dispersion, and competition in river plants: A review. *Vegetatio* 123, 13-37.
- Barrat-Segretain, M.H., Bornette, G., Hering-Vilas-Boas, A., 1998. Comparative abilities of vegetative regeneration among aquatic plants growing in disturbed habitats. *Aquat. Bot.* 60, 201-211.
- Bengtsson, J., Baillie, S.R., Lawton, J., 1997. Community variability increases with time. *Oikos* 78, 249-256.
- Bergamin, H., Reis, B.F., Zagatto, E.A.G., 1978. A new device for improving sensitivity and stabilization in flow injection analysis. *Anal. Chim. Acta* 97, 63-70.
- Bini, L.M., Thomaz, S.M., Souza, D.C., 2001. Species richness and beta-diversity of aquatic macrophytes in the Upper Paraná River floodplain. *Arch. Hydrobiol.* 151, 511-525.

- Biondini, M.E., Bonham, C.D., Redente, E.F., 1985. Secondary successional patterns in a sagebrush (*Artemisia tridentata*) community as they relate to soil disturbance and soil biological activity. *Vegetatio* 60, 25-36.
- Boschilia, S.M., Oliveira, E.F., Thomaz, S.M., 2008. Do aquatic macrophytes co-occur randomly? An analysis of null models in a tropical floodplain. *Oecologia* 156, 203-214.
- Brewin, P.A., Buckton, S.T., Ormerod, S.J., 2000. The seasonal dynamics and persistence of stream macroinvertebrates in Nepal: do monsoon floods represent disturbance? *Freshwater Biol.* 44, 581-594.
- Carmouze, J.P., 1994. O metabolismo dos ecossistemas aquáticos: fundamentos teóricos, métodos de estudo e análises químicas. Editora Edgard Blücher, Fapesp, São Paulo.
- Collins, S.L., 2000. Disturbance frequency and community stability in native tallgrass prairie. *Am. Nat.* 155, 311-325.
- Cardinale, B.J., Palmer, M.A., Ives, A.R., Brooks, S.S., 2005. Diversity–productivity relationships in streams vary as a function of the natural disturbance regime. *Ecology* 86, 716-726.
- Collins, S.L., Micheli, F., Hartt, L., 2000. A method to determine rates and patterns of variability in ecological communities. *Oikos* 91, 285-293.
- Collins, S.L., Suding, K.N., Cleland, E.E., Batty, M., Pennings, S.C., Gross, K.L., Grace, J.B., Gough, L., Fargione, J.E., Clark, C.M., 2008. Rank clocks and plant community dynamics. *Ecology* 89, 3534-3541.
- Covich, A.P., Crowl, T.A., Scatena, F.N., 2003. Effects of extreme low flows on freshwater shrimps in a perennial tropical stream. *Freshwater Biol.* 48, 1199-1206.
- Diamond, J.M., May, R.M., 1977. Species turnover rates on islands: dependence on census interval. *Science* 197, 266–270.
- Frank, D.A., McNaughton, S.J., 1991. Stability increases with diversity in plant communities: empirical evidence from the 1988 Yellowstone drought. *Oikos* 62, 360-362.
- Golterman, H.L., Clymo, R.S., Ohmstad, M.A.M., 1978. Methods for physical and chemical analysis of freshwaters. Blackwell Scientific Publication, Oxford.
- Grossman, G.D., Moyle, P.B., Whitaker, J.O., 1982. Stochasticity in structural and functional-characteristics of an Indiana stream fish assemblage - a test of community theory. *Am. Nat.* 120, 423-454.
- Hill, M.O., Gauch, Jr., H.G., 1980. Detrended Correspondence Analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio* 42, 47-58.

- Holling, C.S., 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4, 1-23.
- Ilg, C., Dziock, F., Foeckler, F., Follner, K., Gerisch, M., Glaeser, J., Rink, A., Schanowski, A., Scholz, M., Deichner, O., Henle, K., 2008. Long-term reactions of plants and macroinvertebrates to extreme floods in floodplain grasslands. *Ecology* 89, 2392-2398.
- Jackson, J.K., Füreder, L., 2006. Long-term studies of freshwater macroinvertebrates: a review of the frequency, duration and ecological significance. *Freshwater Biol.* 51, 591-603.
- Lind, P.R., Robson, B.J., Mitchell, B.D., 2006. The influence of reduced flow during a drought on patterns of variation in macroinvertebrate assemblages across a spatial hierarchy in two lowland rivers. *Freshwater Biol.* 51, 2282-2295.
- Loreau, M., Downing, A., Emmerson, M., Gonzalez, A., Hughes, J., Inchausti, P., Joshi, J., Norberg, J., Sala, O., 2002. A new look at the relationship between diversity and stability. In: Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P. (Eds.), *Biodiversity and Ecosystem functioning: synthesis and perspectives*. Oxford University Press, Oxford, pp. 79-91.
- Magnuson, J.J., Benson, B.J., Kratz, T.J., 1990. Temporal coherence in the limnology of a suite of lakes in Wisconsin, U.S.A. *Freshwater Biol.* 23, 145-159.
- Maltchik, L., Pedro, F., 2001. Responses of aquatic macrophytes to disturbance by flash floods in a Brazilian semiarid intermittent stream. *Biotropica* 33, 566-572.
- Maltchik, L., de Oliveira, G.R., Rolon, A.S., Stenert, C., 2005. Diversity and stability of aquatic macrophyte community in three shallow lakes associated to a floodplain system in the south of Brazil. *Interciencia* 30, 166-170.
- Matthews, W.J., Marsh-Matthews, E., 2006. Temporal change in replicated experimental stream fish assemblages: Predictable or not? *Freshwater Biol.* 51, 1605-1662.
- MacArthur, R.H., 1955. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology* 36, 533-536.
- Mantel, N., 1967. The detection of disease clustering and a generalized Regression approach. *Cancer Res.* 27, 209-220.
- May, R.M., 1972. Will a large complex system be stable? *Nature* 238, 413-414.
- McCann, K.S., 2000. The diversity-stability debate. *Nature* 405, 228-233.
- McCune, B., Mefford, M.J., 2006. PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data. Version 5.15. MjM software design, Gleneden Beach, Oregon, USA.
- Naeem, S., Loreau, M., Inchausti, P., 2002. Biodiversity and ecosystem functioning: the emergence of a synthetic ecological framework. In: Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P.

- (Eds.), *Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives*. Oxford University Press, Oxford, pp. 3-11.
- Nogueira, M.G., Jorcín, A., Vianna, N.C., Britto, Y.C.T., 2006. Reservatórios em cascata e os efeitos na limnologia e organização das comunidades bióticas (fitoplâncton, zooplâncton e zoobentos) - Um estudo de caso no rio Paranapanema (SP/PR). In: Nogueira, M.G., Henry, R., Jorcín, A. (Eds.), *Ecologia de reservatórios: Impactos potenciais, ações de manejo e sistemas em cascata*. 2 ed. RiMa, São Carlos, pp. 83-126.
- Padial, A.A., Thomaz, S.M., 2006. Effects of flooding regime upon the decomposition of *Eichhornia azurea* (Sw.) Kunth measured on a tropical, flow-regulated floodplain (Paraná River, Brazil). *River Res. Appl.* 22, 791-801.
- Pfisterer, A.B., Schmid, B., 2002. Diversity-dependent production can decrease the stability of ecosystem functioning. *Nature* 416, 84-86.
- Pickett, S.T.A., White, P.S., 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York.
- Podani, J., Csontos, P., Tamás, J., Miklós, I., 2005. A new multivariate approach to studying temporal changes of vegetation. *Plant Ecol.* 181, 85-100.
- Rahel, F.J., 1990. The hierarchical nature of community persistence: a problem of scale. *Am. Nat.* 136, 328-344.
- Roberto, M.C., Santana, N.F., Thomaz, S.M., 2009. Limnology in the Upper Paraná River floodplain: large-scale spatial and temporal patterns, and the influence of reservoirs. *Braz. J. Biol.* 69(2, Suppl.), 717-725.
- Rohlf, F.J., 2000. *NTSYSpc. Numerical taxonomy and multivariate analysis system*. Version 2.1., New York.
- Sculthorpe, C.D., 1967. *The biology of aquatic vascular plants*. St. Martin's Press, New York.
- Silvertown, J., 1987. Ecological stability: a test case. *Am. Nat.* 130, 807-810.
- Soininen, J., Tallberg, P., Horppila, J., 2005. Phytoplankton community assembly in a large boreal lake – deterministic pathways or chaotic fluctuations? *Freshwater Biol.* 50, 2076-2086.
- Soininen, J., McDonald, R., Hillebrand, H., 2007. The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography* 30, 3-12.
- Sousa, W.T.Z., Thomaz, S.M., Murphy, K.J., Silveira, M.J., Mormul, R.P. 2009. Environmental predictors of the occurrence of exotic *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle and native *Egeria najas* Planch. In a sub-tropical river floodplain: the Upper River Paraná, Brazil. *Hydrobiologia* 632, 65-78.

- Thomaz, S.M., Bini, L.M., Pagioro, T.A., Murphy, K.J., Santos, A.M., Souza, D.C., 2004. Aquatic macrophytes: diversity, biomass and decomposition. In: Thomaz, S.M., Agostinho, A.A., Hahn, N.S. (Eds.), *The upper Paraná River and its floodplain: Physical Aspects, Ecology and Conservation*. Backhuys Publishers, Leiden., pp. 331-352.
- Thomaz, S.M., Pagioro, T.A., Bini, L.M., Roberto, M.C., 2005. Ocorrência e distribuição especial de macrófitas aquáticas em reservatórios. In: Rodrigues, L., Thomaz, S.M., Agostinho, A.A., Gomes, L.C. (Eds.), *Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais*. RiMa, São Carlos, pp. 165-181.
- Thomaz, S.M., Carvalho, P., Padial, A.A., Kobayashi, J.T., 2009. Temporal and spatial patterns of aquatic macrophyte diversity in the Upper Paraná River floodplain. *Braz. J. Biol.* 69(2, Suppl.), 617-625.
- Tilman, D., 1996. Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology* 77, 350-363.
- Tilman, D., Lehman, C.L., Bristow, C.E., 1998. Diversity-Stability relationships: statistical inevitability or ecological consequence? *Am. Nat.* 151, 277-282.
- Townsend, C.R., 1989. The patch dynamic concept of stream community ecology. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 8, 36-50.
- Trémolières, M., 2004. Plant response strategies to stress and disturbance: the case of aquatic plants. *J. Biosci.* 29, 461-470.
- Turner, M.G., Collins, S.L., Lugo, A.L., Magnuson, J.J., Rupp, T.S., Swanson, F.J., 2003. Disturbance dynamics and ecological response: the contribution of long-term ecological research. *BioScience* 53, 46-56.
- Vervuren, P.J.A., Blom, C.W.P.M., De Kroon, H., 2003. Extreme flooding events on the Rhine and the survival and distribution of riparian plant species. *J. Ecol.* 91, 135-146.
- Wassenaar, T.D., Van Aarde, R.J., Pimm, S.L., Ferreira, S.M., 2005. Community convergence in disturbed subtropical dune forests. *Ecology* 86, 655-666.
- Wetzel, R.G., Likens, G.E., 2000. *Limnological Analyses*. Third edition. Springer, New York.
- Zagatto, E.A.G., Jacintho, A.O., Reis, B.F., Krug, F.J., Bergamin, H., Pessenda, L.C.R., Mortatti, J., Giné, M.F., 1981. *Manual de análises de plantas empregando sistemas de injeção em fluxo*. Universidade de São Paulo, Piracicaba-SP.

## **Capítulo III**

**A diversidade aumenta a resiliência das comunidades de plantas  
aquáticas: uma abordagem experimental *in situ***

## RESUMO

A relação entre diversidade e estabilidade/funcionamento dos ecossistemas tem ocupado lugar central nas discussões da teoria ecológica. Esse estudo teve o objetivo principal de examinar, através de um experimento realizado em campo (planície alagável do rio Paraná), as respostas das comunidades de macrófitas aquáticas frente a um distúrbio. Particularmente, foi avaliada a relação entre riqueza de espécies e resiliência das comunidades de macrófitas. Foram demarcados 18 quadrados de 1m x 1m, com diferentes números de espécies. Em cada quadrado foram obtidos os seguintes dados: i) número de espécies; ii) porcentagem de cobertura do solo pelas plantas; iii) valor de cobertura ocupada por cada espécie e iv) biomassa das espécies. Inicialmente, a biomassa das plantas foi removida, simulando um distúrbio severo (ex., cheia prolongada). A recuperação da vegetação foi avaliada ao longo de 3 meses. De acordo com a análise de regressão linear, a recuperação das comunidades de macrófitas (medida pela biomassa final) foi positivamente afetada pela riqueza de espécies. Esses resultados corroboraram a hipótese de que comunidades com maior diversidade são mais resilientes após um distúrbio. Provavelmente, o mecanismo de complementaridade entre as espécies é o responsável por essa resposta.

**Palavras-chave:** diversidade, resiliência, distúrbio, macrófitas aquáticas, experimento.

### ***ABSTRACT***

The relationship between diversity and stability/ecosystem function has been widely discussed in the last decades and has become a central issue in ecology. Here we assessed the relationship between aquatic macrophyte diversity and the community resilience after a disturbance. The experiment was carried out *in situ* (18 quadrats with 1m x 1m, with richness varying from 1 to 18) in the Upper Paraná River floodplain. In each quadrat we measured the i) number of species; ii) percentage of soil cover; iii) cover value of each species; iv) biomass of each species. The biomass of aquatic macrophytes was removed simulating a disturbance by cattle trampling or an extreme flood. The recover of vegetation was accomplished for tree months. According to the linear regression, the recover of aquatic macrophytes was positively affected by diversity. Results suggest that the richer communities are more resilient after a disturbance, probably due to the “complementarity effect” between species.

***Keywords:*** diversity, resilience, disturbance, aquatic macrophytes, field experiment.

## Introdução

O efeito da diversidade sobre a estabilidade de comunidades é um enfoque há muito abordado por naturalistas e ecólogos (p. ex., Darwin, 1859; Forbes, 1887; Elton, 1958). Nas últimas duas décadas, inúmeros estudos têm discutido a relação entre diversidade de espécies e algumas propriedades do ecossistema, tais como a produtividade (Tilman et al., 1996; Naeem et al., 1994, 1996; Engelhardt & Ritchie, 2001; Engelhardt & Kadlec, 2001), resistência a invasões de espécies (Naeem et al., 2000; Fargione & Tilman, 2005; Lanta & Lepš, 2008), retenção de nutrientes (Engelhardt & Ritchie, 2001), e estabilidade (Frank & McNaughton, 1991; McGrady-Steed et al., 1997; Fox & McGrady-Steed, 2002). Além disso, a perda acelerada da biodiversidade devida às atividades humanas (Sala et al., 2000; Dudgeon et al. 2006) aumenta o interesse sobre como a redução da diversidade poderia afetar as funções dos ecossistemas. Assim, a relação entre diversidade e funcionamento dos ecossistemas ocupa lugar central nas discussões da teoria ecológica.

A partir da década de 90, a relação entre a diversidade de espécies e o funcionamento dos ecossistemas começou a ser testada empiricamente, principalmente em ecossistemas terrestres (Naeem et al., 1994, 1995; Tilman et al., 1996; Loreau & Hector, 2001; Symstad & Tilman, 2001). Nesse período, os experimentos de Tilman (Tilman & Downing, 1994; Tilman, 1999; Tilman et al., 1996; 2006) representaram um avanço nas pesquisas sobre a relação diversidade-funcionamento e estabilidade dos ecossistemas, tendo em vista que seus experimentos foram realizados em ampla escala temporal e espacial.

Dentre as funções investigadas, a produtividade assume importância por representar a síntese de matéria orgânica que será disponibilizada para outros níveis tróficos. Duas hipóteses principais são sugeridas para explicar o aumento da produtividade em ambientes mais diversos: i) a complementaridade de nichos, ou seja, a maior diversidade resulta na maior eficiência na utilização de recursos (por exemplo, luz e nutrientes), e, conseqüentemente, maior produtividade (Naeem et al., 2002), ou ii) efeito da amostragem, o qual sugere que, em uma comunidade com elevada diversidade de espécies, a probabilidade de encontrar uma espécie altamente produtiva ou dominante é maior que em comunidades com baixa diversidade (Huston, 1997).

Em uma rápida revisão utilizando a base de dados do *ISI Web of Science* (Institute for Scientific Information) com as palavras chave “biodiversity” e “ecosystem function” ou “ecosystem processes”, até dezembro de 2007, foi possível verificar que apenas 10% dos

artigos foram realizados em ecossistemas aquáticos continentais. Srivastava e Vellend (2005) realizaram uma compilação de 100 estudos que analisavam a relação diversidade-funcionamento dos ecossistemas. Dentre os estudos analisados, somente 14% foram realizados em ambientes aquáticos. Assim, pode-se verificar que os estudos que avaliam a relação diversidade-funcionamento nos ecossistemas aquáticos ainda são escassos (McGrady-Steed et al., 1997; Jonsson & Malmqvist, 2000; Engelhardt & Kadlec, 2001; Engelhardt & Ritchie, 2002; Cardinale et al., 2005; Ptacnik et al., 2008; Hargrave, 2009), mesmo considerando a maior simplicidade na realização desses experimentos em microcosmos e a elevada diversidade, por unidade de área ocupada por esses ecossistemas (Balian et al., 2008). Além disso, os ambientes aquáticos continentais têm sofrido grande pressão antropogênica, incluindo a adição de nutrientes (eutrofização) e poluentes, construção de barragens, sobrepesca e introdução de espécies invasoras (Sala et al., 2000; Jenkins, 2003). Em decorrência, as extinções em ecossistemas aquáticos continentais têm ocorrido a uma velocidade maior que aquela observada no ambiente terrestre ou marinho (Jenkins, 2003). Dessa maneira, é necessário um maior número de estudos empíricos para compreender os efeitos negativos dessa perda de diversidade sobre as funções dos ecossistemas aquáticos. Estudos em ambientes aquáticos continentais também contribuirão para verificar se há consistência nos resultados obtidos entre os diferentes ecossistemas (aquático continental, marinho e terrestre).

Esse estudo teve o objetivo principal de examinar, através de um experimento realizado em campo, as respostas das comunidades de macrófitas aquáticas frente a um distúrbio pontual e intenso. Particularmente, foi avaliada a relação entre riqueza de espécies e resiliência da comunidade de macrófitas. Experimentos em laboratório com plantas aquáticas foram previamente realizados (Engelhardt & Ritchie, 2001, 2002), no entanto, essas comunidades artificiais possuem um menor número de espécies que aquele observado no sistema natural, além de algumas combinações de espécies serem improváveis na natureza (Lepš, 2004; Ptacnik et al., 2008). Esses fatores acabam gerando algumas dúvidas com relação às respostas do experimento. Além do mais, nos ambientes naturais, as espécies estão coexistindo em intervalos de tempo maiores (Flombaum & Sala, 2008). Estudos em ambientes aquáticos que avaliam a relação diversidade-productividade em substratos naturais ainda são escassos (Allison, 2004; Stachowicz et al., 2008), havendo pouco consenso sobre como a biodiversidade afeta a produtividade e estabilidade nas comunidades naturais (Cardinale et al., 2005; Maltchik et al., 2005). As macrófitas aquáticas são morfologicamente e funcionalmente diversas (Sculthorpe, 1967), o que pode resultar em um efeito de complementaridade de nichos nessas comunidades. Assim, testou-se a hipótese de que existe

uma relação positiva entre a diversidade e a estabilidade de uma comunidade de plantas aquáticas.

### **Área de Estudo**

O presente trabalho foi realizado na planície alagável do alto rio Paraná. A bacia do rio Paraná abrange uma área de aproximadamente 802.150 km<sup>2</sup>. Sua porção superior está associada com uma planície de inundação que representa o último trecho do rio Paraná sem a presença de barragens. Possui uma ampla variedade de ambientes aquáticos, terrestres e de transição, conservando uma grande diversidade de espécies terrestres e aquáticas. Além disso, foram criadas três unidades de conservação na região, o que foi importante para a preservação da biodiversidade representativa e das funções ecológicas do rio Paraná e sua planície alagável (Agostinho et al., 2000). Estudos ecológicos na Planície de Inundação do alto rio Paraná estão inseridos no “Programa de Estudos de Longa Duração” (PELD – site 6), abrangendo diferentes ambientes, como rios (Rio Paraná, Baía e Ivinheima), lagoas, ressacos e canais.

O experimento foi executado nas áreas alagáveis posicionadas nas margens do rio Baía, um tributário do rio Paraná que flui na planície desse rio. Está localizado na margem direita do rio Paraná (Estado do Mato Grosso do Sul), com uma extensão de aproximadamente 70 km (22°25'16"e 22°45'20"S e 53°01'15" e 53°19'55"W) (Figura 1). O Rio Baía apresenta baixa velocidade da água (0,11-0,50 m/s na cabeceira; Thomaz et al., 1997), profundidade média de 3,2 metros, alta concentração de compostos húmicos dissolvidos na água, em determinados períodos do ano, e várias lagoas ao longo do seu curso. Tendo em vista a baixa velocidade da água, durante o período de estiagem na região, são encontrados grandes bancos de macrófitas aquáticas compostas principalmente por *Eichhornia azurea*, *Cyperus* spp., *Eichhornia crassipes*, *Salvinia auriculata*, *Pistia stratiotes* (Bialecki et al., 2004; Santos & Thomaz, 2007). Em alguns trechos do rio, suas margens são baixas, resultando em uma vegetação de campo inundado.

### **Material e Métodos**

O experimento foi realizado em setembro de 2007, durante o período de estiagem. As unidades amostrais consistiram de 18 quadrados de 1m x 1m, dispostos ao longo de

aproximadamente 13 km ao longo do rio (Figura 1). Cada quadrado foi colocado em lugares previamente selecionados, com o objetivo de obter diferentes riquezas de espécies. A vantagem desse trabalho foi sua realização *in situ*, mantendo duas características: realismo e generalidade (Lepš, 2004). Em outras palavras, o protocolo empregado representa um avanço no sentido de que o mesmo foi empregado a comunidades reais, com combinações reais das espécies, permitindo a extrapolação dos resultados para a planície de inundação. Por outro lado, não foi possível selecionar réplicas dos tratamentos.

Os espécimes coletados foram herborizados, desidratados e identificados através de consulta a especialistas e de acordo com a seguinte literatura básica: Cook (1990), Kissman (1997), Lorenzi (2000) e Pott e Pott (2000).

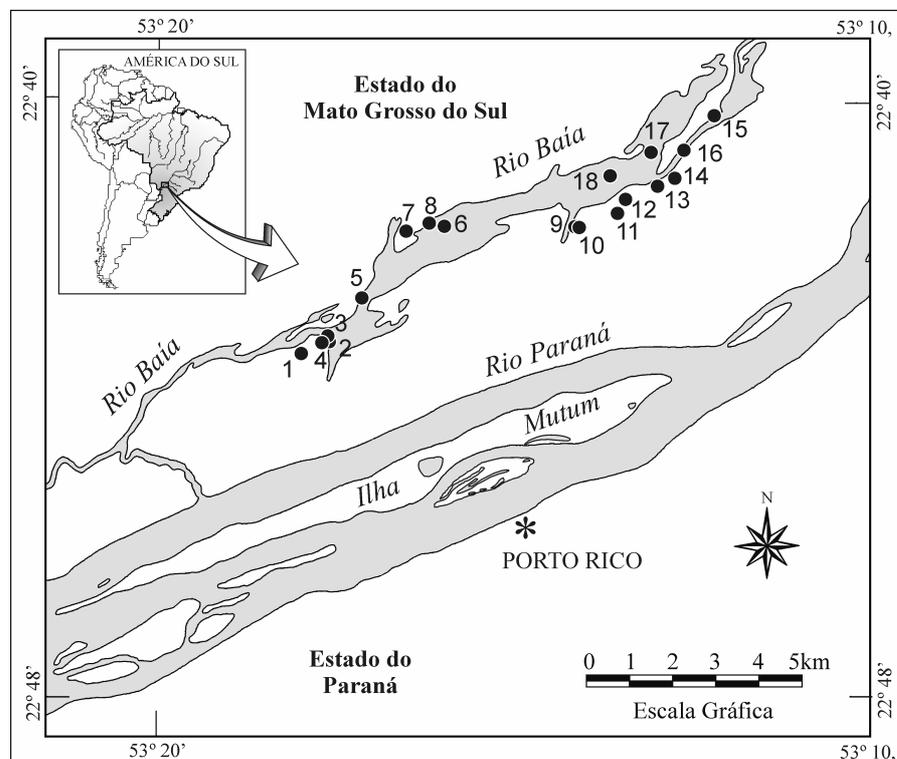


Figura 1. Planície de Inundação do Alto Rio Paraná. Os pontos pretos indicam a localização das unidades experimentais no Rio Baía.

O número de espécies em cada quadrado, avaliado no início do experimento, variou entre uma e 18 espécies, pertencentes a diferentes tipos biológicos. Nesse aspecto, esse trabalho apresentou outra vantagem: considerando que as planícies de inundação são ambientes com elevada diversidade, trabalhar com unidades experimentais com três ou quatro

espécies (como a maior parte dos experimentos; p. ex., Engelhardt & Ritchie, 2001, 2002), não reproduziria o sistema natural.

Somente uma espécie foi encontrada em monocultura, *Polygonum stelligerum*. Os quadrados com maior riqueza (> 8 espécies) foram selecionados sem réplicas. Assim, foi possível obter réplicas de quadrados com uma espécie, três, sete e oito espécies. No total, foram selecionados três quadrados com apenas uma espécie (monocultura).

### ***Obtenção das variáveis***

Em cada quadrado foram obtidos os seguintes dados: i) número de espécies; ii) porcentagem de cobertura do solo pelas plantas; iii) altura média dos indivíduos e iv) valor de cobertura ocupada por cada espécie. O valor de cobertura de cada espécie foi estimado através de um quadrado de 1m x 1m subdividido em 25 unidades de 20 cm x 20 cm cada.

Em setembro de 2007, após a realização das medidas, a biomassa das plantas foi coletada. A retirada da biomassa total acima do solo simulou um distúrbio agudo e intenso, que poderia ter sido causado, por exemplo, por pisoteio de gado ou herbivoria. A biomassa de cada espécie foi separada, seca (60°C por 72 h) e pesada para a obtenção da biomassa inicial. A recuperação da vegetação foi avaliada mensalmente, em outubro, novembro e dezembro. A porcentagem de cobertura e altura média de cada espécie, que já havia sido medida antes da retirada da biomassa, foi obtida novamente em outubro (27 dias após o distúrbio), novembro (57 dias após o distúrbio) e dezembro (91 dias após o distúrbio). Assim, a porcentagem de cobertura de cada espécie foi considerada como uma medida indireta de abundância das espécies, tendo em vista que não foi possível coletar a biomassa em outubro e novembro. Em dezembro de 2007 a biomassa das plantas foi novamente cortada e pesada para a obtenção da biomassa final de cada espécie.

### ***Análise dos dados***

A porcentagem de cobertura total do solo pelas macrófitas foi relacionada com a riqueza de espécies através da correlação de Spearman, para todos os meses estudados. Essa análise visou avaliar se a cobertura total recupera-se mais rapidamente (um indicativo de maior resiliência) em quadrados com maior riqueza de espécies.

O efeito da riqueza de espécies e da diversidade de Shannon sobre a recuperação da biomassa total e da altura (duas medidas da estabilidade – ver abaixo) foi testado com uma análise de regressão linear simples. O índice de diversidade de Shannon Wiener ( $H'$ ) também foi utilizado como uma variável independente porque o mesmo computa a equitabilidade

(outro importante atributo da diversidade), além da riqueza de espécies. Esse índice foi calculado como:

$$H' = \sum p_i * \ln p_i$$

onde  $p_i$  representa a contribuição proporcional da espécie  $i$ th para a comunidade.

Utilizou-se como uma das medidas da estabilidade, a recuperação da biomassa total que foi calculada através da diferença entre a biomassa inicial e a final em cada quadrado, representando uma medida indireta da resiliência da comunidade. O mesmo procedimento foi empregado para a altura da vegetação. Valores menores que 1 indicam que o tratamento ainda não recuperou a biomassa ou a altura que ocorriam antes do distúrbio, enquanto valores maiores que 1 indicam que esses atributos já superam os valores que precediam o distúrbio.

A estabilidade na composição das espécies foi também estimada através de uma medida da resistência, que considera a mudança na contribuição relativa das diferentes espécies em relação a toda a comunidade, entre os diferentes meses. Essa medida de estabilidade foi estimada pela equação:

$$R = \sum \text{minimum} (p_{ii}, p_{if}),$$

onde  $R$  é a resistência na mudança da composição de espécies,  $p_{ii}$  representa a cobertura relativa da espécie  $i$ th em Setembro de 2007 (antes do distúrbio) e  $p_{if}$  representa a cobertura relativa da espécie  $i$ th após o distúrbio (outubro, novembro e dezembro de 2007) (Sankaran & McNaughton, 1999).

Para verificar a complementaridade entre as espécies, a biomassa das espécies nas monoculturas foram comparadas com as biomassas das culturas mistas. Como nesse estudo só foi possível obter quadrados monoespecíficos (monoculturas) de uma espécie (*Polygonum stelligerum*), foi, então, calculado a produção relativa (“relative yield”; RY) de *P. stelligerum*. O efeito da amostragem (“sampling effect”) é confirmado quando as culturas mistas produzem mais biomassa que as monoespecíficas (Engelhardt & Ritchie, 2002). Espécies competitivamente superiores tendem a apresentar um elevado valor de RY. Para o cálculo do RY, a biomassa de *P. stelligerum* nos quadrados mistos foi dividida pela biomassa dessa espécie nos quadrados monoespecíficos (monoculturas), após controle dos diferentes números de espécies (Engelhardt & Ritchie, 2002). Assim:

$$\text{Produção da espécie (RY)} = O_i / (Y_i/x)$$

onde,  $O_i$  é a biomassa observada da espécie  $i$  na comunidade mista;  $Y_i$  é a biomassa da espécie  $i$  na monocultura e  $x$  representa o número de espécies presentes na comunidade mista em

estudo. A espécie da monocultura terá elevada produtividade nos quadrados mistos quando  $RY > 1$ .

## Resultados

No total, nos 18 quadrados analisados, foram identificados 29 táxons de macrófitas aquáticas, pertencentes a 16 famílias. A maior parte dos táxons pertencem à família Cyperaceae e Polygonaceae (31,2% cada). Considerando os quatro meses de estudo, as espécies mais freqüentes foram *Polygonum acuminatum* (72,2%), *Polygonum stelligerum* (69,4%) e *Hygrophila costata* (51,4%).

A porcentagem de cobertura do solo pelas plantas foi fortemente influenciada pela riqueza de espécies. Um mês após o distúrbio (outubro de 2007), os quadrados com maior riqueza de espécies tiveram a maior cobertura do solo, indicando maior resiliência dessas comunidades ( $r$  de Spearman= 0,64;  $P=0,004$ ) (Figura 2).

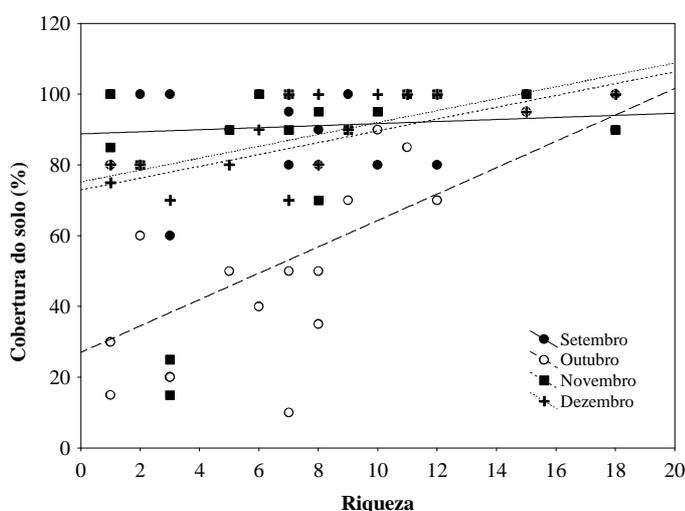


Figura 2. Relação entre a porcentagem de cobertura do solo pela vegetação e a riqueza dos quadrados nos diferentes meses de estudo. Outubro de 2007 representa o primeiro mês após o distúrbio causado pelo corte das plantas.

De acordo com a análise de regressão linear, houve relação positiva entre a riqueza de espécies e a recuperação da biomassa, medida no final do experimento, indicando haver maior resiliência nos quadrados com maior riqueza (Figura 3a). Obteve-se um outlier (quadrado com 18 espécies) que, quando excluído da análise, torna a regressão altamente significativa ( $P=0,001$ ), enquanto sua permanência deixa a regressão marginalmente significativa ( $P=0,08$ ). De maneira geral, as comunidades com nove espécies produziram, aproximadamente 32% a mais de biomassa, comparando com as comunidades com apenas

uma espécie. A análise de regressão entre o índice de diversidade de Shannon ( $H'$ ) e a recuperação da biomassa das comunidades também indicou uma relação positiva e significativa, independentemente da inclusão ou não do outlier (Figura 3b).

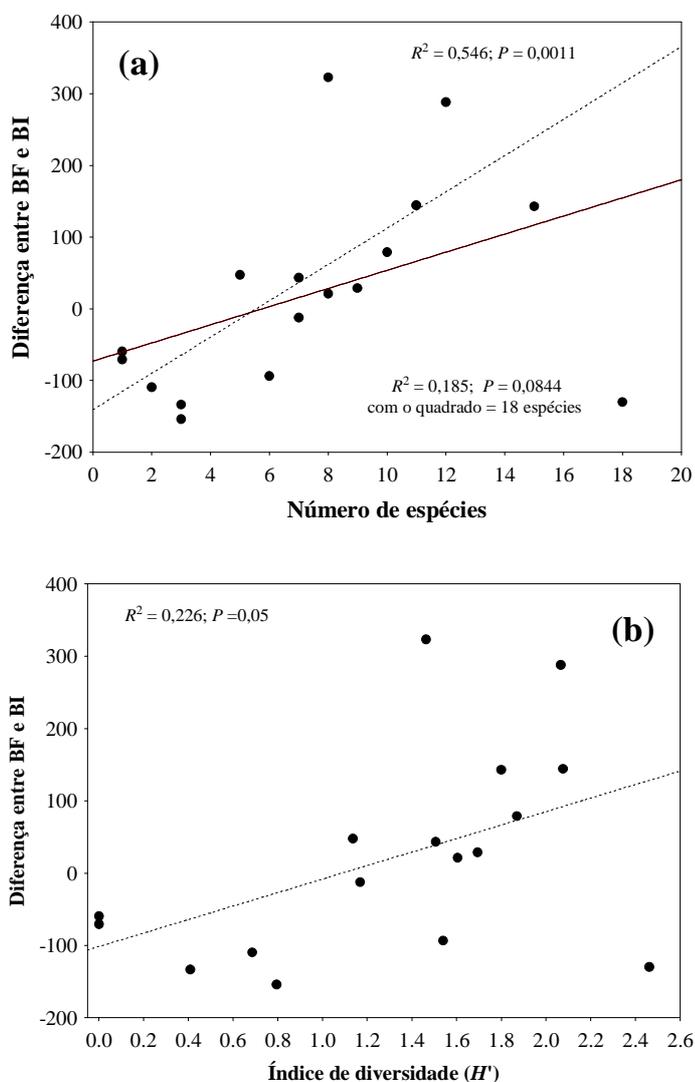


Figura 3. Efeito da riqueza de espécies de plantas aquáticas (a) e índice de diversidade (b) sobre a recuperação da biomassa vegetal. Os círculos negros representam cada unidade experimental dos tratamentos. BF = biomassa final; BI = biomassa inicial.

A diferença entre a altura final e inicial das plantas não foi relacionada significativamente com a riqueza de espécies (Figura 4a) ou com o índice de diversidade (Figura 4b). Assim, o crescimento dessas plantas foi similar entre os ambientes mais e menos diversos, principalmente levando em consideração que grande parte das espécies dos diferentes quadrados pertenciam às famílias Polygonaceae, Cyperaceae e Onagraceae.

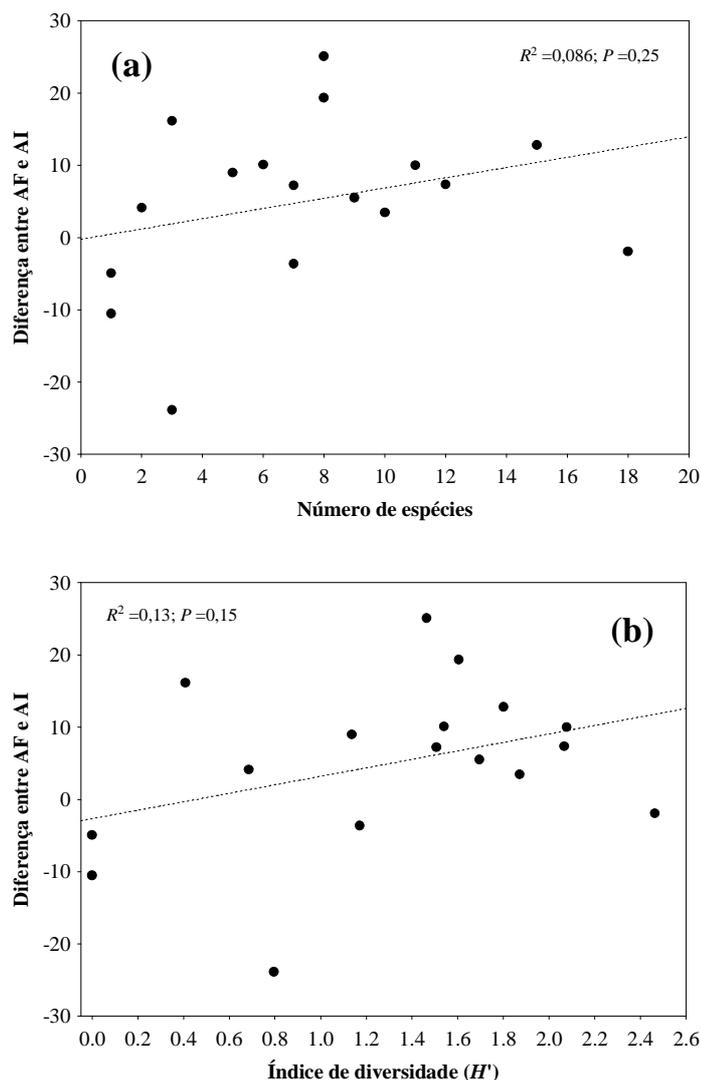


Figura 4. Efeito da riqueza de espécies de plantas aquáticas (a) e índice de diversidade (b) sobre a recuperação da altura das plantas. Os círculos negros representam cada unidade experimental dos tratamentos. AF = altura média final; AI = altura média inicial.

A estabilidade na composição de espécies de macrófitas aquáticas, medida através do valor de  $R$ , foi afetada negativamente pela riqueza de espécies por quadrado (Figura 5a) e pelo índice de diversidade de Shannon (Figura 5b). Assim, a cobertura relativa das espécies após o distúrbio teve maior mudança nos quadrados com maior diversidade. Entretanto, o coeficiente angular ( $b$ ) da reta da regressão demonstrou que três meses após o distúrbio (entre setembro e dezembro) a mudança na porcentagem de cobertura ocorreu lentamente, comparando com o primeiro mês após o distúrbio (Figura 5). Provavelmente, após um intervalo de tempo maior, a cobertura relativa das espécies seria similar àquela observada no início do experimento (setembro de 2007).

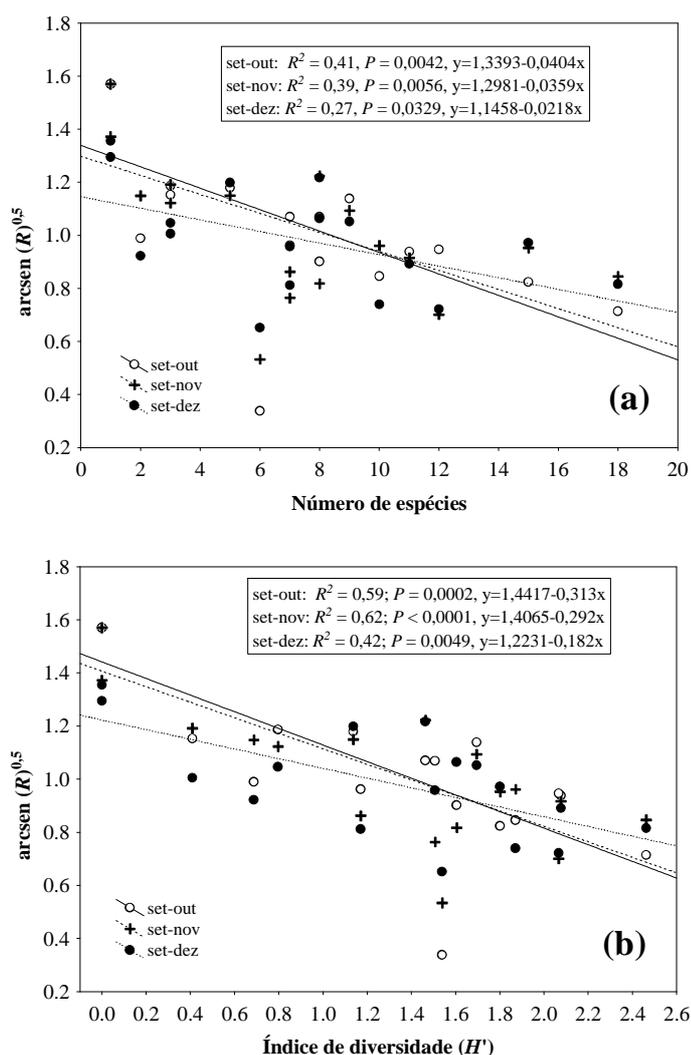


Figura 5. Relação entre a resistência na mudança da cobertura relativa das espécies e o número de espécies (a) e o índice de diversidade de Shannon Wiener ( $H'$ ; b). A medida de resistência ( $R$ ) foi transformada usando o arcoseno de  $(R)^{0.5}$ , assim como sugerido por Frank e McNaughton (1991) e Sankaran e McNaughton (1999). Nessa regressão, foi comparado o período antes do distúrbio (Setembro de 2007) com os meses após o distúrbio (Outubro, Novembro e Dezembro). Set = Setembro; Out = Outubro e Dez = Dezembro.

A espécie *Polygonum stelligerum* foi a única encontrada em ambiente natural em quadrados monoespecíficos (monoculturas). Assim, com o objetivo de verificar a influência dessa espécie sobre a produtividade primária da comunidade foi calculada a produção relativa (“relative yield”; RY) de *P. stelligerum* nos quadrados mistos e nas monoculturas. As comunidades mistas com a presença de *P. stelligerum* que produziram maior biomassa comparando com as comunidades monoespecíficas (RY >1), apresentaram riqueza de espécies variáveis (riqueza igual a cinco, oito, doze e dezoito espécies) (Figura 6). No entanto, a hipótese de ter ocorrido um efeito de amostragem (“sampling effect”) nessas comunidades, pode ser rejeitada, tendo em vista que, considerando todas as comunidades com presença de

*P. stelligerum*, somente em duas comunidades, essa espécie foi dominante (quadrado 11, com 5 espécies e no quadrado 13, com 8 espécies). Com exceção dessas duas comunidades, a média da produção relativa (RY) de *P. stelligerum* foi inferior a 1 (0,64), ou seja, baixa produção de *P. stelligerum* nas comunidades mistas, comparando com as monoculturas. Além disso, a área de cobertura de *P. stelligerum* nas comunidades estudadas decresceu ao longo do tempo, alcançando menores valores em dezembro de 2007 (Figura 7), indicando que essa espécie apresenta um rápido incremento inicial, mas posteriormente é, ao menos parcialmente, inibida pelas demais espécies.

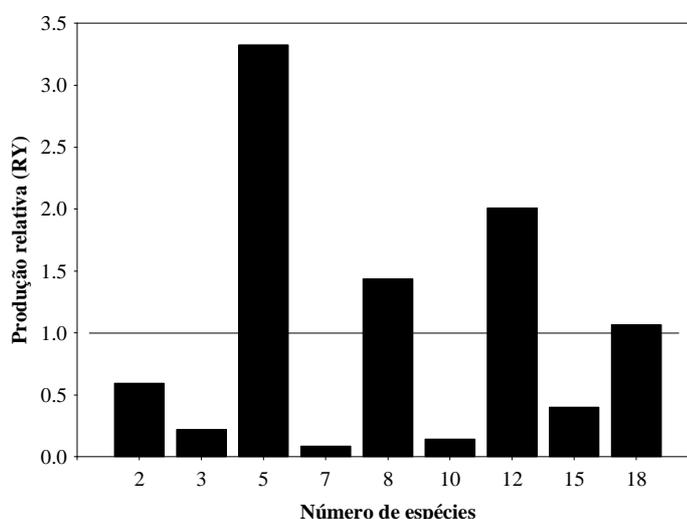


Figura 6. Valores da produção relativa de biomassa da espécie *P. stelligerum* em comunidades com diferentes riquezas de espécies. A produção relativa (RY) representa a razão entre a biomassa de *P. stelligerum* nas comunidades mistas ( $O_i$ ) e sua biomassa nas monoculturas ( $Y_i$ ).

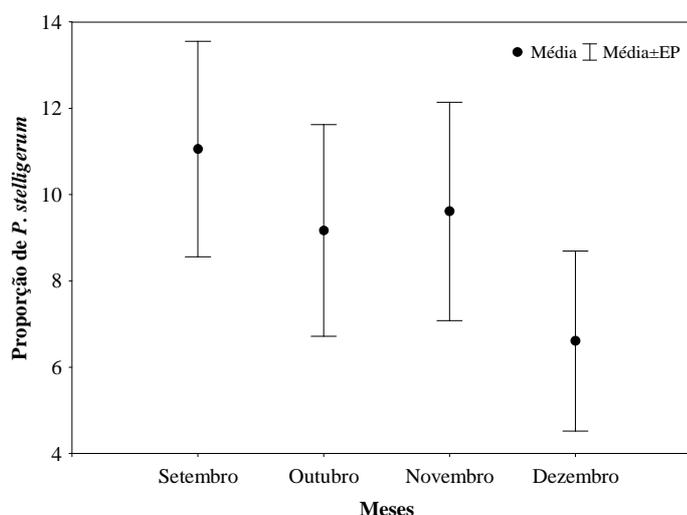


Figura 7. Cobertura de *P. stelligerum* (número de quadrados ocupados pela espécie) no quadrado subdividido de 1m x 1m, ao longo do tempo.

## Discussão

Apesar dos inúmeros experimentos que avaliam a relação diversidade – estabilidade, esse tema ainda é controverso. Alguns estudos têm demonstrado que, de fato, o aumento na riqueza de espécies e/ou a riqueza de grupos funcionais está associado com o aumento da produtividade (Tilman, 1999; Tilman et al. 1996; 2001; Bouchard et al., 2007; Flombaum & Sala, 2008) e estabilidade (McGrady-Steed et al., 1997; Sankaran & McNaughton, 1999), enquanto outros não encontraram relações significativas (Maltchik et al., 2005; Zhang, 2006).

Os resultados do presente estudo corroboraram a hipótese de que a diversidade está positivamente relacionada com a cobertura do solo e com a produção de biomassa das plantas aquáticas na planície de inundação do alto rio Paraná. Esses resultados também suportam a idéia de que comunidades com maior diversidade, considerando tanto o número de espécies quanto o índice de diversidade, são mais resilientes a um distúrbio, isto é, se recuperam mais rapidamente. Provavelmente, as interações entre as espécies em comunidades com maior diversidade sejam responsáveis pela relação positiva encontrada nesse estudo entre diversidade e resiliência, ou seja, nas comunidades com maior diversidade há uma complementaridade no uso dos diferentes recursos, como por exemplo, luz e nutrientes, o que resultaria na maior biomassa e taxa de recuperação dessas comunidades. Resultados similares também foram obtidos por outros experimentos (Aguilar & Sala, 1994; Cardinale et al., 2002; Flombaum & Sala, 2008; Stachowicz et al., 2008). Nesse experimento, as comunidades mais diversas foram compostas por diferentes grupos funcionais, como por exemplo, plantas herbáceas (e.g. Polygonaceae, Onagraceae), arbustivas (e.g. Fabaceae) e espécies com rizomas (e.g. Alismataceae). Assim, a rápida recuperação da biomassa nas comunidades mais diversas pode ser explicada pela complementaridade das espécies na utilização dos recursos ambientais. Flombaum e Sala (2008), também demonstraram a interação positiva entre gramíneas e plantas arbustivas em um experimento na Patagônia, destacando a importância da partição do nicho na utilização de água e nutrientes no ambiente natural, o que explicou a relação positiva entre diversidade de espécies e produção primária.

A importância da complementaridade no uso de recursos também é indicada pelos resultados que avaliaram o efeito da amostragem (“sampling effect”), que sugere que em ambientes mais diversos existe maior probabilidade de ocorrer uma espécie altamente produtiva ou um competidor superior (Huston, 1997; Tilman et al., 1997). O efeito da amostragem não foi considerado o principal mecanismo que afetou a relação diversidade - estabilidade no presente estudo, pois a produção relativa (RY) de *Polygonum stelligerum*

indicou elevada biomassa dessa espécie em quatro quadrados com múltiplas espécies, comparando com as monoculturas. No entanto, dentre esses quadrados com valor de RY >1, somente em dois essa espécie foi a espécie dominante. Dessa maneira, essa espécie não pode ser considerada a responsável pela maior taxa de recuperação da biomassa nas comunidades com maior diversidade. O efeito de amostragem é tipicamente observado em comunidades com elevada competição interespecífica (Engelhardt & Ritchie, 2002). No entanto, nesse estudo *P. stelligerum* foi dominante em somente duas comunidades (com 5 e 8 espécies), o que não afetaria o resultado positivo da relação diversidade – produtividade. Assim, a hipótese da complementaridade das espécies parece ser a mais plausível, tendo em vista que em ambientes de planície de inundação, as diferentes adaptações fisiológicas entre as espécies, permitem a complementaridade no uso dos recursos nas comunidades com maior diversidade. Além disso, em ambientes naturais, ao contrário dos experimentos realizados *in vitro*, a partição de nicho entre as espécies é maior, tendo em vista a coexistência das espécies ao longo de longos intervalos de tempo (Flombaum & Sala, 2008). Através de um experimento em mesocosmos, simulando uma planície de inundação, Engelhardt e Kadlec (2001) também demonstraram a importância da diversidade no preenchimento das diferentes funções nos ecossistemas.

Nos estudos experimentais tem sido sugerida a aplicação do cálculo da produção relativa (RY) de cada espécie, com a inclusão de monoculturas para todas as espécies estudadas (Berendse, 2005). Nesse estudo, mesmo não sendo possível realizar o cálculo da produção relativa (RY) de todas as espécies investigadas, observou-se que a espécie *P. stelligerum* foi dominante somente em duas comunidades estudadas, não afetando a relação diversidade – estabilidade. Além disso, grande parte das comunidades estudadas não apresentou uma única espécie dominante, ou seja, em alguns locais houve elevadas abundâncias de *Polygonum acuminatum* e *Eleocharis* sp., enquanto em outros locais houve maior abundância de *Polygonum ferrugineum* juntamente com *Hygrophila costata*. Assim, as comunidades estudadas não foram influenciadas pela presença de uma única espécie. Além disso, a vantagem desse estudo foi sua realização em um ambiente natural, com comunidades reais, onde não foi possível observar monoculturas de todas as espécies. Considerando que na planície de inundação foi possível encontrar somente a espécie *P. stelligerum* em monocultura, e que, no entanto, essa espécie crescendo juntamente com outras espécies (comunidades mistas) não afetou a relação diversidade – estabilidade, tendo em vista que a maior parte dos quadrados apresentou baixo valor de RY, pode-se afirmar que a hipótese de “efeito de amostragem” foi rejeitada nesse estudo.

Além disso, a cobertura das espécies (número de quadrados com a presença de uma espécie dentro da unidade amostral de 1m x 1m) ao longo do tempo variou. A espécie *P. stelligerum* apresentou maior dominância logo após o distúrbio, havendo um decréscimo posteriormente, principalmente em dezembro de 2007 (Figura 7). Fargione e colaboradores (2007) demonstraram um decréscimo no “efeito de amostragem” e um aumento do efeito da complementaridade entre as espécies ao longo do tempo. De maneira geral, em estudos com ampla escala temporal, o “efeito de amostragem” pode afetar a comunidade inicialmente, tendo em vista que poucas espécies são capazes de apresentar uma elevada taxa de crescimento logo após um distúrbio (Fargione et al., 2007).

A inexistência de relação significativa entre riqueza de espécies e altura média das espécies pode ser explicada pelas diferentes formas de crescimento das plantas nas comunidades mais ricas. Algumas espécies, tais como *Bacopa* sp. ou *Echinodorus grandiflorus* não afetaram significativamente a altura dos quadrados mais ricos, no entanto, afetaram a biomassa total produzida nesses quadrados. De fato, essas diferenças na altura e na forma de crescimento das macrófitas aquáticas nos quadrados com maior diversidade indicam a complementaridade dessas espécies na utilização dos recursos do ambiente, como discutido anteriormente. Assim, a altura não é uma variável apropriada para prever a resiliência das comunidades.

Mesmo considerando os efeitos positivos entre diversidade e a cobertura total do solo (Figura 2) e a produtividade das macrófitas aquáticas (Figura 3), esse experimento demonstrou uma relação negativa e significativa entre riqueza de espécies e a resistência na mudança da cobertura das espécies ( $R$ ). Assim, foi observada uma mudança na área de cobertura das espécies nas comunidades mais diversas, comparando com o período pré – distúrbio. De fato, nas comunidades com maior diversidade (maior que 8 ou 9 espécies) houve dominância de algumas espécies logo após o distúrbio, ou seja, poucas espécies apresentaram um rápido crescimento inicial, tais como *Hygrophila costata*, *Polygonum acuminatum*, *Polygonum stelligerum*, *Caperonia* sp. e *Eleocharis* sp. Por outro lado, seria esperado que ambientes com menor riqueza demonstrassem maior estabilidade na área de cobertura ocupada pelas espécies, no entanto, tal estabilidade não implica maior produtividade dessas comunidades.

Além disso, destaca-se que o ângulo da reta de regressão ( $b$ ) entre resistência na mudança da área de cobertura das espécies ( $R$ ) e riqueza de espécies decresceu ao longo do tempo, principalmente quando foi comparado o mês de Setembro (período pré -distúrbio) e Dezembro (período pós -distúrbio). Esse resultado indica que ao longo dos maiores intervalos

de tempo, provavelmente, a área de cobertura das espécies nas comunidades com maior diversidade serão semelhantes àquela observada antes do distúrbio. Em outras palavras, a relação entre resistência ( $R$ ) e diversidade de espécies provavelmente é dependente da escala temporal do estudo. A diversidade de espécies é resultado de aspectos históricos, e interações bióticas e abióticas (Ricklefs, 1987; Sankaran & McNaughton, 1999). Assim, as espécies raras, que apresentavam pequena área de cobertura antes do distúrbio, irão crescer e se desenvolver após condições favoráveis do ambiente, ou seja, o retorno de todas as espécies na proporção similar do observado no período pré-distúrbio será dependente do tempo de estudo. Os estudos que avaliam a relação diversidade –estabilidade, enfocando a constância da proporção das espécies presentes na comunidade, ainda são escassos (Frank & McNaughton, 1991; Sankaran & McNaughton, 1999). Mesmo considerando os menores valores de resistência ( $R$ ) nas comunidades com maior diversidade, os resultados desse estudo demonstram que as comunidades com maior riqueza apresentam um efeito de compensação, pois nessas comunidades há maior probabilidade de ocorrer a presença de espécies com rápido crescimento após um distúrbio, ou com características de pioneiras (Naeem & Li, 1997). Assim, o elevado desenvolvimento dessas espécies, com o posterior crescimento das demais ao longo do tempo (aumento do valor de  $R$  nos maiores intervalos de tempo) resulta na maior produtividade dessas comunidades, comparando com aquelas com menor riqueza. Como demonstrado por Sankaran e McNaughton (1999), as medidas da estabilidade das comunidades variam dependendo das variáveis mensuradas.

Em suma, os resultados desse estudo demonstraram que as comunidades com maior diversidade de macrófitas aquáticas na planície de inundação do alto rio Paraná apresentam maior resiliência frente a um distúrbio agudo e intenso, comparando com as comunidades com menor diversidade. Provavelmente, o mecanismo de complementaridade entre as espécies é o responsável por essa resposta. Experimentos em ecossistemas artificiais também têm demonstrado a importância da riqueza de espécies no funcionamento de ambientes de planícies de inundação (Engelhardt & Kadlec, 2001; Engelhardt & Ritchie, 2001; 2002). Assim, esses resultados obtidos *in situ*, juntamente com outros estudos obtidos em sistemas artificiais, demonstram a importância da biodiversidade no funcionamento desses ecossistemas, e sugerem que a habilidade desses ambientes em se manterem estáveis frente a algumas mudanças globais pode ser inibida pela contínua perda de espécies.

## Referências

- Agostinho, A.A., Thomaz, S.M., Minte-Vera, C.V., Winemiller, K.O., 2000. Biodiversity in the high Paraná River floodplain. In: Gopal, B., Junk, W.J., Davis, J.A. (Eds.), Biodiversity in wetlands: Assessment, function and conservation. Backhuys Publishers, Leiden, pp 89–118.
- Aguiar, M.R., Sala, O.E., 1994. Competition, facilitation, seed distribution and the origin of patches in a Patagônia steppe. *Oikos* 70, 26-34.
- Allison, G., 2004. The influence of species diversity and stress intensity on community resistance and resilience. *Ecol. Monogr.* 74, 117–134.
- Balian, E.V., Segers, H., Lévêque, C., Martens, K., 2008. The freshwater animal diversity assessment: An overview of the results. *Hydrobiologia* 595, 627-637.
- Berendse, F., 2005. Impacts of global change on plant diversity and *vice versa*: old and new challenges for vegetation scientists. *J. Veg. Sci.* 16, 613-616.
- Bialetzki, A., Nakatani, K., Sanches, P.V., Baumgartner, G., 2004. Eggs and larvae of the “Curvina” *Plagioscion squamosissimus* (Heckel, 1840) (Osteichthyes, Sciaenidae) in the Baía River (Mato Grosso do Sul State, Brazil). *J. Plankton Res.* 26, 1327-1336.
- Bouchard, V., Frey, S.D., Gilbert, J.M., Reed, S.E., 2007. Effects of macrophyte functional group richness on emergent freshwater wetland functions. *Ecology* 88, 2903-2914.
- Cardinale, B.J., Palmer, M.A., Collins, S.L., 2002. Species diversity increases ecosystem functioning through interspecific facilitation. *Nature* 415, 426-429.
- Cardinale, B.J., Palmer, M.A., Ives, A.R., Brooks, S.S., 2005. Diversity-productivity relationships in streams vary as a function of the natural disturbance regime. *Ecology* 86, 716-726.
- Cook, C.D.K., 1990. Origin, autoecology, and spread of some of the world’s most troublesome aquatic weeds. In: Pieterse, A.H., Murphy, K.J. (Eds.), *Aquatic weeds: the ecology and management of nuisance aquatic vegetation*. Oxford, Oxford Science Publications, pp. 31-38.
- Darwin, C., 1959. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. Murray, London.
- Dudgeon, D., 2006. The impacts of human disturbance on stream benthic invertebrates and their drift in North Sulawesi, Indonesia. *Freshwater Biol.* 51, 1710-1729.
- Elton, C.S., 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen, London. Reprinted 2000 by The University of Chicago Press.

- Engelhardt, K.A.M., Kadlec, J.A., 2001. Species traits, species richness and the resilience of wetlands after disturbance. *J. Aquat. Plant Manage.* 39, 36-39.
- Engelhardt, K.A.M., Ritchie, M.E., 2001. Effects of macrophyte species richness on wetland ecosystem functioning and services. *Nature* 411, 687-689.
- Engelhardt, K.A.M., Ritchie, M.E., 2002. The effect of aquatic plant species richness on wetland ecosystem processes. *Ecology* 83, 2911-2924.
- Fargione, J. E., Tilman, D., 2005. Diversity decreases invasion via both sampling and complementarity effects. *Ecol. Lett.* 8, 604-611.
- Fargione, J., Tilman, D., Dybzinski, R., Lambers, J. H. R., Clark, C., Harpole, W. S., Knops, J. M. H., Reich, P. B., Loreau, M., 2007. From selection to complementarity: Shifts in the causes of biodiversity-productivity relationships in a long-term biodiversity experiment. *Proc. R. Soc. B.* 274, 871-876.
- Flombaum, P., Sala, O.E., 2008. Higher effect of plant species diversity on productivity in natural than artificial ecosystems. *P. Natl Acad. Sci. USA* 105, 6087-6090.
- Forbes, S.A., 1887. The lake as a microcosm. *Bull. Sci. Assoc.*, 77-87. Reprinted in *Illinois Nat. Hist. Survey Bulletin* 15(9), 537-550.
- Fox, J.W., McGrady-Steed, J., 2002. Stability and complexity in microcosm communities. *J. Anim. Ecol.* 71, 749-756.
- Frank, D.A., McNaughton, S.J., 1991. Stability increases with diversity in plant communities: empirical evidence from the 1988 Yellowstone drought. *Oikos* 62, 360-362.
- Hargrave, C.W., 2009. Effects of fish species richness and assemblage composition on stream ecosystem function. *Ecol. Freshw. Fish* 18, 24-32.
- Huston, M.A., 1997. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia* 110, 449-460.
- Jenkins, M., 2003. Prospects for biodiversity. *Science* 302, 1175-1177.
- Jonsson, M., Malmqvist, B., 2000. Ecosystem process rate increases with animal species richness: evidence from leaf-eating, aquatic insects. *Oikos* 89, 519-523.
- Kissman K.G., 1997. *Plantas infestantes e Nocivas*. 2ª Ed. Tomo I, II, III. Editora BASF, São Paulo.
- Lanta, V., Lepš, J., 2008. Effect of plant species richness on invisibility of experimental plant communities. *Plant. Ecol.* 198, 253-263.
- Lepš, J., 2004. What do the biodiversity experiments tell us about consequences of plant species loss in the real world? *Basic Appl. Ecol.* 5, 529-534.

- Loreau, M., Hector, A., 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412, 72-76.
- Lorenzi, H., 2000. *Plantas Daninhas do Brasil: Terrestres, Aquáticas, Parasitas e Tóxicas*. 3rd ed. Instituto Plantarum de Estudos da Flora, Nova Odessa (SP).
- Maltchik, L., Oliveira, G.R., Rolon, A.S., Stenert, C., 2005. Diversity and stability of aquatic macrophyte community in three shallow lakes associated to a floodplain system in the South of Brazil. *Interciência* 30, 166-170.
- McGrady-Steed, J., Harris, P.M., Morin, P.J., 1997. Biodiversity regulates ecosystem predictability. *Nature* 390, 162-165.
- Naeem, S., Li, S., 1997. Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature* 390, 507-509.
- Naeem, S., Thompson, L.J., Lawler, S.P., Lawton, J.H., Woodfin, R.M., 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* 368, 734-737.
- Naeem, S.; Thompson, L.J.; Lawler, S.P.; Lawton, J.H.; Woodfin, R.M., 1995. Empirical-evidence that declining species-diversity may alter the performance of terrestrial ecosystems. *Philos. T. Roy. Soc. B.* 347, 249-262.
- Naeem, S., Hakansson, K., Lawton, J.H., Crawley, M.J., Thompson, L.J., 1996. Biodiversity and plant productivity in a model assemblage of plant species. *Oikos* 76, 259-264.
- Naeem, S., Knops, J.M.H., Tilman, D., Howe, K.M., Kennedy, T., Gale, S., 2000. Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying extrinsic factors. *Oikos* 91, 97-108.
- Naeem, S., Loreau, M., Inchausti, P., 2002. Biodiversity and ecosystem functioning: The emergence of a synthetic ecological framework. In: Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P. (Eds.), *Biodiversity and ecosystem functioning: Synthesis and perspectives*. Oxford University Press, Oxford, pp. 3-11.
- Pott, V.J., Pott, A., 2000. *Plantas Aquáticas do Pantanal*. Embrapa, Brasília.
- Ptacnik, R., Solimini, A.G., Andersen, T., Tamminen, T., Brettum, P., Lepistö, L., Willén, E., Rekolainen, S., 2008. Diversity predicts stability and resource use efficiency in natural phytoplankton communities. *P. Natl. Acad. Sci. USA* 105, 5134-5138.
- Ricklefs, R.E., 1987. Community diversity: Relative roles of local and regional processes. *Science* 235, 167-171.
- Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M., Wall, D.H., 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287, 1770-1774.

- Sankaran, M., McNaughton, S. J., 1999. Determinants of biodiversity regulate compositional stability of communities. *Nature* 401, 691-693.
- Santos, A.M., Thomaz, S.M., 2007. Aquatic macrophytes diversity in lagoons of a tropical floodplain: the role of connectivity and water level. *Austral Ecol.* 32, 177-190.
- Sculthorpe, C.D., 1967. *The biology of aquatic vascular plants.* Edward Arnold, London.
- Srivastava, D.S., Vellend, M., 2005. Biodiversity-Ecosystem Function Research: Is It Relevant to Conservation? *Annu. Rev. Ecol. Evol. S.* 36, 267-294.
- Stachowicz, J.J., Best, R.J., Bracken, M.E.S. Graham, M.H., 2008. Complementarity in marine biodiversity manipulations: Reconciling divergent evidence from field and mesocosm experiments. *P. Natl. Acad. Sci. USA* 105, 18842-18847.
- Symstad, A.J., Tilman, D., 2001. Diversity loss, recruitment limitation, and ecosystem functioning: lessons learned from a removal experiment. *Oikos* 92, 424-435.
- Tilman, D., 1999. Diversity and production in European grasslands. *Science* 286, 1099-1100.
- Tilman, D., Downing, J.A., 1994. Biodiversity and stability in grassland. *Nature* 367, 363-365.
- Tilman, D., Wedin, D., Knops, J., 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 379, 718-720.
- Tilman, D., Lehman, C.L., Thompson, K.T., 1997. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *P. Natl. Acad. Sci. USA* 94, 1857-1861.
- Tilman, D., Reich, P.B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T., Lehman, C., 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* 294, 843-845.
- Tilman, D., Reich, P.B., Knops, J.M.H., 2006. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature* 441, 629-632.
- Zhang, Q.G., Zhang, D.Y., 2006. Species richness destabilizes ecosystem functioning in experimental aquatic microcosms. *Oikos* 112, 218-226.

# 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](#)