



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

JOEMÍLIA CONCEIÇÃO ARAÚJO MACÊDO

**DIVERSIDADE FUNCIONAL DE ASSEMBLEIAS DE PLANTAS AQUÁTICAS EM
LAGOAS RASAS DA REGIÃO SEMIÁRIDA BRASILEIRA**

FORTALEZA
2020

JOEMÍLIA CONCEIÇÃO ARAÚJO MACÊDO

DIVERSIDADE FUNCIONAL DE ASSEMBLEIAS DE PLANTAS AQUÁTICAS EM
LAGOAS RASAS DA REGIÃO SEMIÁRIDA BRASILEIRA

Tese de doutorado submetida à Coordenação do Curso de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais, da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial à obtenção do título de doutora. Área de concentração: Ecologia de plantas aquáticas.

Orientadora: Prof.^a Dr.^a Lígia Queiroz Matias.

FORTALEZA

2020

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Biblioteca Universitária

Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

M121d Macêdo, Joemília Conceição Araújo.

Diversidade funcional de assembleias de plantas aquáticas em lagoas rasas da região semiárida brasileira / Joemília Conceição Araújo Macêdo. – 2020.

80 f. : il.

Tese (doutorado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Fortaleza, 2020.

Orientação: Prof. Dr. Lígia Queiroz Matias.

1. Sazonalidade. 2. Grupos funcionais. 3. Hidrófitas. 4. Áreas alagadas. I. Título.

CDD 577

JOEMÍLIA CONCEIÇÃO ARAÚJO MACÊDO

DIVERSIDADE FUNCIONAL DE ASSEMBLEIAS DE PLANTAS AQUÁTICAS EM
LAGOAS RASAS DA REGIÃO SEMIÁRIDA BRASILEIRA

Aprovada em 28/07/2020

Tese de doutorado submetida à
Coordenação do Curso de Pós-graduação
em Ecologia e Recursos Naturais, da
Universidade Federal do Ceará, como
requisito parcial à obtenção do título de
doutora. Área de concentração: Ecologia de
plantas aquáticas

BANCA EXAMINADORA

Prof^a. Dr^a. Lígia Queiroz Matias
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof. Dr. Waldir Mantovani
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof. Dr. Rafael Carvalho da Costa
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof. Dr. Eliseu Marlônio Pereira de Lucena
Universidade Estadual do Ceará (UECE)

Prof^a. Dr^a. Andrea Pereira Silveira
Universidade Estadual do Ceará (UECE)

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal do Ceará e ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais por proporcionar todas as condições necessárias para a realização do doutorado.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - CAPES, pelo apoio financeiro com a manutenção da bolsa de estudo.

À Professora Dr^a. Lígia Queiroz Matias pela excelente orientação e a Dr^a. Julia Caram Sfair pela excelente contribuição.

Ao Instituto Federal do Ceará (IFCE) Campus Cajazeiras, Cidade de Iguatu, CE, na pessoa do Dr. Dijauma Honório Nogueira, pela disponibilidade em ceder à casa de hóspedes da referida instituição para permanência nas atividades de campo realizadas durante o ano de 2016.

Ao laboratório de Solos da Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária – Embrapa coordenado pelo Dr. Carlos Alberto Kenji Taniguchi e pela orientação na coleta e análises de solo.

À prof^a. Dr^a. Helena Becker pelas análises limnológicas e orientação nas coletas.

Aos membros da banca por todas as considerações para a melhoria da tese: Andrea Pereira Silveira, Eliseu Marlônio Pereira de Lucena, Rafael Carvalho da Costa e Waldir Mantovani.

Aos colegas do laboratório de Taxonomia de Angiospermas: Dayse Farias e André Cardoso pelas inúmeras conversas.

A todos os meus professores que foram fundamentais durante toda essa jornada de aprendizado da graduação até o doutorado. Muitos foram as inspirações como ser humano e como profissionais. Meu maior respeito a todos vocês.

Aos colegas e amigos do PPGERN, que de alguma forma foram importantes para que eu conseguisse sempre seguir em frente. Essas pessoas são o exemplo prático de empatia, de apoio e solicitude.

“Tentar ver o ambiente com “olho de verme” ou “olho de planta”: enxergar o mundo como os outros o enxergam.”

Michael Begon, Colin R. Townsend e John L. Harper

RESUMO

A sazonalidade climática pode desencadear mudanças abióticas em ambientes aquáticos do semiárido, que influencia a ocorrência das espécies e a seleção de atributos, assim como os padrões dos grupos funcionais. Portanto, objetivamos com esta tese analisar a influência da sazonalidade pluviométrica sobre a riqueza e diversidade funcional de plantas aquáticas, em níveis de grupo e de traço funcional, considerando as mudanças abióticas entre os períodos chuvoso e seco, em três lagoas rasas permanentes do semiárido brasileiro. Para isto, as hipóteses testadas foram: a) existe mudança abiótica entre os períodos analisados, em que há maior concentração de nutrientes e redução da profundidade na estação seca; b) a riqueza de espécies é menor na estação seca; c) ocorre colapso dos grupos funcionais na estação seca; d) as espécies possuirão menor porte com valores de tamanho e índice morfológico reduzidos, assim como as formas de crescimento predominantes na estação seca serão as flutuantes livres (submersas e emergentes), a forma de vida terofítica, reprodução vegetativa e dispersão anemocórica serão mais abundantes nesta estação; também ocorrerá maior dissimilaridade entre as espécies no período seco. A partir disto, nós concluímos que a diversidade funcional dos grupos e em nível de traço é influenciada pelas variáveis abióticas, que também sofrem mudanças com a variação de período, selecionam determinadas características que são mais abundantes em determinado período, e ainda, que a diversidade funcional é diretamente influenciada pela riqueza de espécie, o que leva ao colapso de grupos quando a riqueza de espécies diminui.

Palavras-chave: Sazonalidade. Grupos funcionais. Hidrófitas. Áreas alagadas.

ABSTRACT

Climatic seasonality can trigger abiotic changes in aquatic environments in the semiarid region, which influences the occurrence of species and the selection of attributes, as well as the patterns of functional groups. Therefore, we aim with this thesis to analyze the influence of pluviometric seasonality on the richness and functional diversity of aquatic plants, at group and functional trait levels, considering the abiotic changes between the rainy and dry periods, in three shallow permanent lagoons in the Brazilian semiarid region. For this, the hypotheses tested were: a) there is an abiotic change between the periods analyzed, in which there is a greater concentration of nutrients and a reduction in depth in the dry season; b) species richness is lower in the dry season; c) functional groups collapse in the dry season; d) the species will have smaller size with reduced values of size and morphological index, as well as the predominant forms of growth in the dry season will be the free floating ones (submerged and emerging), the therophytic life form, vegetative reproduction and anemochoric dispersion will be more abundant this season; greater dissimilarity between species will also occur in the dry period. From this, we conclude that the functional diversity of the groups and at the trait level is influenced by the abiotic variables, which also undergo changes with the period variation, select certain characteristics that are more abundant in a certain period, and furthermore, that the diversity functional is directly influenced by the species richness, which leads to the collapse of groups when the species richness decreases.

Keywords: Seasonality. Functional groups. Hydrophytes. Wetlands.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL.....	10
2	CAPÍTULO I - COLLAPSE OF AQUATIC PLANT FUNCTIONAL GROUPS IN PERMANENT PONDS DURING THE DRY SEASON IN SEMIARID BRAZIL.....	14
2.1	Introduction	17
2.2	Material and Methods.....	18
2.3	Results	22
2.4	Discussion	24
3	CAPÍTULO II - COMO A SAZONALIDADE INFLUENCIA A ESTRUTURA FUNCIONAL DE PLANTAS AQUÁTICAS NA REGIÃO SEMIÁRIDA BRASILEIRA?.....	50
3.1	Introdução	52
3.2	Material e Métodos.....	53
3.3	Resultados	57
3.4	Discussão	65
4	PERSPECTIVAS FUTURAS	73
5	CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	74
	REFERÊNCIAS	75

1 INTRODUÇÃO GERAL

As plantas aquáticas são organismos diversos quanto às características morfofuncionais (MONÇÃO; SANTOS; BINI, 2012), o que favorece a ocupação espacial e temporal associada às condições abióticas específicas em ambientes aquáticos sazonais (FERREIRA *et al.*, 2015). As características das plantas ou traços funcionais consistem em estruturas morfológicas, anatômicas, fisiológicas e fenológicas, que determinam como as espécies respondem a fatores ambientais, como influenciam os processos e os serviços ecossistêmicos, fornecendo um elo entre riqueza de espécies e diversidade funcional dos ecossistemas (GLOBAL CHANGE BIOLOGY, 2011).

As características das plantas como as formas de crescimento e de vida, o crescimento clonal, a altura dos indivíduos, as formas de dispersão e a arquitetura (ramificação e pontos de crescimento), foram relacionados aos regimes de distúrbios (eventos naturais ou não que removem os indivíduos das comunidades), condições do clima, do solo e as formas de competição (LAVOREL, *et al.* 2007). Por exemplo, considerando os traços de plantas em ambiente aquático, as formas de vida de Raunkiaer (1934), classificadas em terofíticas, criptofíticas, hemicriptofíticas, caméfitas e fanerofíticas, foram consideradas em análises de estratégias de sobrevivência frente às condições climáticas prevalentes na região tropical semiárida (TABOSA; MATIAS; MARTINS, 2012) e na região Mediterrânea (BAGELA; CARIA, 2013).

As formas de crescimento descritas por Cook (1996), que classificou a flora aquática como (1) Hidrófitos submersos (enraizados, livres flutuantes e haptófitos); (2) Hidrófitos emergentes (enraizados, livres flutuantes e enraizados com folhas e caules flutuantes) e as (3) Helófitas (plantas essencialmente terrestres que resistem a longos períodos de inundação), são encontradas nos mais diversos ambientes aquáticos continentais sazonais relacionados às específicas condições de inundações (VAN der VALK, 1981; MONÇÃO; SANTOS; BINI, 2012).

Os traços de folhas e caules que refletem a biomassa das plantas foram essenciais para explicar sobre os efeitos da redução na disponibilidade de luz e de oxigênio na flora aquática em relação a flora terrestre, em que os organismos aquáticos apresentaram maior investimento nessas estruturas, possuindo maior

biomassa do que os organismos terrestres (ANGOVE; NORKKO; GUSTAFSSON, 2018).

Traços como o índice morfológico (WILLBY *et al.*, 2000) e a altura dos indivíduos, por exemplo, são características de plasticidade por variarem conforme as mudanças abióticas (FU *et al.*, 2013) e refletem o porte dos indivíduos (MONÇÃO; SANTOS; BINI, 2012). Os pontos de crescimento apical, as formas de dispersão e de reprodução revelam a história de vida e respondem sobre a seleção de espécies que compõem as assembleias e as estratégias utilizadas pelas espécies para colonização dos ambientes (WEBB; WALLIS; STEWARDSON, 2012). O estudo sobre a ecologia funcional que utiliza os traços das espécies como ferramenta de resposta para o entendimento do funcionamento do ecossistema nos fornece também, evidências sobre a história evolutiva das assembleias em cada ambiente analisado (LIU; WANG, 2018).

Os ambientes aquáticos sazonais que possuem menor profundidade e extensão ocorrem em diversas regiões do mundo (SCHEFFER *et al.*, 2002; FISCHER *et al.*, 2016; FU *et al.*, 2018). No semiárido brasileiro, estes ambientes aparecem como corpos d'água isolados e situados nas depressões do relevo, possuindo uma ampla borda sob o efeito recorrente do dessecamento e em conformidade com as condições climáticas caracterizadas pela imprevisibilidade pluviométrica, com períodos de seca prolongados e temperaturas elevadas (JUNK, 2014). Estes ambientes possuem dinâmica sazonal diferenciada daquelas registradas em lagos mais profundos, uma vez que não apresentam estratificação térmica bem definida, existindo constantemente uma mistura vertical das camadas mais profundas com as mais rasas, sensíveis às mudanças de temperatura (ESTEVES, 1998).

As variações climáticas desencadeiam mudanças ambientais acentuadas nestes ambientes, como a grande amplitude de expansão e a retração da lâmina d'água nos períodos chuvoso e seco. Isto pode influenciar os padrões de ocorrência das espécies e as interações bióticas e abióticas nas assembleias destes corpos d'água (VAN DER VALK, 1981; ALAHUHTA *et al.*, 2013), por exercerem a função de um filtro sobre os traços funcionais, selecionando-os de maneira determinística (VIOLLE *et al.*, 2007).

Se por um lado a inundação ocasionada pelas chuvas é considerada um distúrbio, que pode restringir a ocorrência de espécies herbáceas por causa do

aumento da profundidade da coluna d'água (FISCHER *et al.*, 2016), por outro, ela também pode proporcionar maiores oportunidades de nicho através da expansão da área molhada, resultando em maior riqueza funcional e de espécie. Então o período seco em ambientes sazonais, caracterizado pela falta ou a pouca ocorrência de chuva, é o fator limitante que reduz a riqueza e a diversidade funcional de espécies. Ao analisar e comparar os períodos sazonais a partir dos componentes abióticos, supomos que um mesmo ambiente possui características abióticas completamente diferentes e que o período seco é responsável por influenciar a ocorrência de espécies e reduzir a diversidade funcional.

Ao relacionar as espécies através dos traços às condições abióticas, na descrição das assembleias pela seleção de grupos funcionais, podemos encontrar espécies com traços distintos compondo diferentes grupos, e ocorrendo em períodos distintos, logo indicando que estão associadas às condições abióticas diferenciadas (FU *et al.*, 2014b). Sendo assim, as mudanças que ocorrem nos ecossistemas podem ser evidenciadas através da análise da estrutura funcional das assembleias nas comunidades (HART *et al.*, 2016; KRAFT *et al.*, 2015).

A seleção de traços das plantas aquáticas que possui variação tanto intraespecífica, como por exemplo, um maior tamanho de indivíduos encontrados em maiores profundidades da coluna d'água e vice versa (FU *et al.*, 2014) e, a variação na ocorrência de grupos formados por diferentes espécies, variação interespecífica, associada a variação climática (TABOSA; MATIAS; MARTINS, 2012) nos fornece a ideia de como a seleção de traços funcionais, cujos processos podem resultar na permanência ou não de indivíduos frente as mudanas abióticas existentes, que pode variar no tempo e no espaço (FU *et al.*, 2015). Dependentemente do ambiente, diante de situações desfavoráveis e/ou distúrbios, algumas espécies deixam de ocorrer, por possuir traços específicos relacionados às condições abióticas mais favoráveis ou por maiores oportunades de nicho (MAYFIELD; LEVINE, 2010).

Diante dessas considerações, não ficou claro como as comunidades de plantas aquáticas nas regiões semiáridas são afetadas em termos de riqueza de espécies, de diversidade funcional em nível de grupos e de traços e como ocorrem as modificações abióticas desses ambientes, entre as estações chuvosa e seca. Nós objetivamos analisar se existe e como ocorrem mudanças no cenário abiótico de lagoas rasas permanentes do semiárido, analisando os componentes físico-químicos da água e do sedimento nos dois períodos; se as mudanças dos períodos sazonais

influenciam a riqueza de espécies e o número de grupos funcionais; e avaliar a diversidade funcional das espécies através do valor médio ponderado dos atributos, assim como a dispersão dos caracteres na comunidade.

Sendo assim, as nossas hipóteses foram: a - que existe mudança abiótica entre os períodos analisados, em que há maior concentração de nutrientes e redução da profundidade na estação seca; b - a riqueza de espécies é menor na estação seca; c - ocorre colapso dos grupos funcionais na estação seca; d - as espécies possuirão menor porte com valores de tamanho e índice morfológico reduzidos, assim como as formas de crescimento predominantes na estação seca serão as flutuantes livres (submersas e emergentes), a forma de vida terofítica, reprodução vegetativa e dispersão anemocórica serão mais abundantes nesta estação; também ocorrerá maior dissimilaridade entre as espécies no período seco.

Esta tese é composta por dois capítulos, em que no Capítulo 1. testamos como a sazonalidade climática afeta as características das plantas, em que, durante a estação chuvosa, a assembleia de espécies aquáticas é dominada por plantas com crescimento vegetativo e diferentes grupos funcionais que se complementam. Durante a estação seca, o número de espécies tende a diminuir e, conseqüentemente, o número de grupos funcionais.

No Capítulo 2. testamos como a estação seca, com habitat reduzido pela regressão e modificação dos componentes abióticos da lâmina d'água, provavelmente, como o aumento na concentração de nutrientes, existe uma diminuição na diversidade funcional em relação à estação chuvosa. Nossa predição foi que as plantas apresentariam menor porte e ramificação vegetativa, maior ocorrência de formas flutuantes (emergentes e submersas), e terofíticas, com propagação vegetativa e dispersão anemocórica na estação seca.

2 CAPÍTULO I - COLLAPSE OF AQUATIC PLANT FUNCTIONAL GROUPS IN PERMANENT PONDS DURING THE DRY SEASON IN SEMIARID BRAZIL

Manuscrito submetido ao periódico Rodriguésia

(Impact Factor: 0.740) <http://rodriguesia.jbrj.gov.br/>

Qualis: A3

Colapso de grupos funcionais de plantas aquáticas durante a estação seca em lagoas permanentes da região semiárida do Brasil

Collapse of aquatic plant functional groups in permanent ponds during the dry season in semiarid Brazil

Joemília Conceição Araújo Macêdo¹, Carlos Alberto Kenji Taniguchi², Helena Becker³, Julia Caram Sfair^{1,4} & Lúgia Queiroz Matias¹

¹Universidade Federal do Ceará, Depto. de Biologia, Av. Engenheiro Humberto Monte s/n, 60440-900, Pici, Fortaleza, CE, Brazil.

²EMBRAPA Agroindústria Tropical, Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, R. Pernambuco 2270, 60020-181, Pici, Fortaleza, CE, Brazil.

³Universidade Federal do Ceará, Depto. de Química Analítica e Físico-Química, Av. Engenheiro Humberto Monte s/n, 60440-900, Fortaleza, CE, Brazil.

⁴Corresponding author: juliacaram@gmail.com

ABSTRACT

Ponds in semiarid tropical regions are influenced by seasonal rainfall, which affects the water and soil characteristics. We documented the abiotic changes occurring in three permanent ponds in semiarid Brazil to investigate the influence of seasonal variations in water and soil on aquatic plant assemblages. We hypothesized that during the dry season the assemblages would be more vulnerable to the loss of species and functional groups. The ponds were sampled in both the dry and rainy seasons, using transects to obtain data on the functional traits (growth and life forms, vertical architecture, dispersion and reproduction types and life cycle), and physico-chemical variables of the water and sediment. Paired t-tests were used to analyse the abiotic changes and variation in species richness. The functional groups were determined through hierarchical clustering (UPGMA - unweighted pair group method with arithmetic mean) between traits, followed by the analysis of similarity (ANOSIM). The three ponds demonstrate significant abiotic changes between the two seasons, constituting functional groups, predominantly hydrophytes characterized by the growth forms rooted emergent, free-floating emergent and rooted submerged, and the life forms cryptophytic and therophytic, and a predominance of stoloniferous and rhizomatous species in the rainy season. Thus, the ponds in semiarid Brazil have a dynamic related to aquatic macrophyte diversity, that tends to increase in the rainy season, but decrease in the dry season, leading to the loss of functional groups.

Keywords: Aquatic plants, seasonality, semiarid region, species richness.

RESUMO

As lagoas situadas em regiões semiáridas tropicais são influenciadas pela sazonalidade pluviométrica, que afeta as características da água e do sedimento. Nós acompanhamos as mudanças abióticas ocorrentes em três lagoas permanentes do semiárido brasileiro de modo a investigar a influência das variáveis sazonais presentes na água e no sedimento sobre as assembleias de plantas aquáticas. A hipótese foi de que, durante a estação seca, as assembleias estariam mais vulneráveis à perda de espécies e grupos funcionais. As lagoas foram amostradas via transectos, nos períodos chuvoso e seco, obtendo dados de atributos funcionais (forma de crescimento e de vida, arquitetura vertical, tipos de dispersão e de reprodução e ciclo de vida) e de variáveis físico-químicas da água e do sedimento. As análises das mudanças abióticas e da variação da riqueza de espécies foram realizadas via testes t- pareados. Os grupos funcionais foram determinados através de agrupamento hierárquico UPGMA) entre os atributos, seguido por análise de similaridade (ANOSIM). As três lagoas demonstraram alterações abióticas significativas entre as duas estações, apresentando grupos funcionais, predominantemente de hidrófitas caracterizadas pelas formas de crescimento emergente enraizada, emergente flutuante livre e submersa enraizada, por formas de vida criptofítica e terofítica e pela predominância de espécies estoloníferas e rizomatosas na estação chuvosa. Dessa maneira, em lagoas sazonais do semiárido brasileiro, ocorre uma dinâmica relacionada à diversidade de plantas aquáticas, que tende a aumentar na estação chuvosa, e diminuir na estação seca, levando à perda de grupos funcionais.

Palavras-chave: Plantas aquáticas, sazonalidade, região semiárida, riqueza de espécies.

2.1 Introduction

Variation in climate can trigger local abiotic changes that, in turn, influence plant communities during a seasonal cycle, altering the taxonomic and functional diversity (Tang et al. 2016; Rudolf 2019). During unfavourable conditions (e.g., drought), escape mechanisms (Tang et al. 2016) can result on different plasticity and sensitivity to environmental conditions of plants (Chmura et al. 2019), affecting the organization of communities.

In ponds, the water column and sediment interact and change with the alternating dry and rainy seasons (Ferreira et al. 2015), such that the physico-chemical variables of the water and soil are important predictors of the distribution, diversity and abundance of aquatic plant species (Bini et al. 1999; Alahuhta et al. 2013). During the expansion of water surface and depth, there is a mobilization of the chemical components of the water and sediment (Fu et al. 2014b). As the water level gradually decreases, the concentration of chemical elements increases and, consequently, changes the species composition of aquatic plants (Ferreira et al. 2015). Therefore, the strong species replacement in a community varies in accordance with the water column seasonality, so that some species are present only during the beginning of the rainy season (early species), several species occur when the column reaches its highest level (late and sporadic species), whilst a small group occur along the year (permanent species) (Tabosa et al. 2012).

In this way, ponds can be very dynamic, with a rapid substitution of species throughout the year, and the predominance of emergent therophytes and cryptophytes in rainy and dry seasons (Tabosa et al. 2012). Concomitant with species diversity, functional diversity tends to increase in the rainy season and decrease in the dry season (Mormul et al. 2015) at a local (Fu et al. 2014a) and regional scale (Monção et al. 2012). During the dry season, when the ponds are smaller, fewer species can survive and, generally, they tend to have similar traits (Alahuhta & Heino 2013; Adams et al. 2016), forming only one functional group because only species with certain traits can survive with the decrease of water level (Pérez-Ramos et al. 2019), such as those ones with amphibious habits (Ferreira et al. 2015; Mormul et al. 2015). With the increase on water level, the richness increases due to population fluctuations (Tabosa et al. 2012; Ferreira et al. 2015) and

species with different traits can survive. Eventually, some species can have similar traits (Mormul et al. 2015) constituting functional groups.

In semiarid Brazil, the constant high temperature and incident light throughout the year contrasts with unpredictable rainfall due to an irregular distribution over space and time (Marengo et al. 2017). These conditions trigger abiotic changes accentuated in aquatic environments with the expansion and retraction of the water surface (Van der Valk 1981), and by the exchange of aquatic plant populations over a short time period (Tabosa et al. 2012). This environmental constraint related to aridity influencing the dynamic of aquatic ecosystems, resulted on plant species with ruderal or ruderal/competidor strategies, and small species with large leaves (Albuquerque et al. 2019). However, it is not clear how the unpredictability of the rainy season affects aquatic plant functional groups in permanent ponds in semiarid regions, particularly on how some species are favoured in dry or wet season.

Thus, we recorded abiotic variation, species richness and the functional groups of aquatic plants to evaluate seasonal effects in permanent ponds in semiarid Brazil. Considering that the climatic seasonality affect the traits of plants, during the wet season, the aquatic species assemblage are dominated by plants with vegetative growth and different functional groups that complement each other. During the dry season, the number of species tend to drop and, consequently, the number of functional groups.

2.2 Material and Methods

2.2.1 Study Area

The study was conducted in three permanent ponds located in Northeast Brazil (Acopiara: 6°14'41,93" S 39°22'5,78" O, Alencar: 6°24'11,50" S 39°9'58,65" O, Iguatu: 6°23'47,82" S 39°10'49,09" O) (Fig. S1, supplementary material). The predominant terrestrial vegetation in the region is xerophilous, deciduous thorny savannah (Cole 1960), known locally as Caatinga. The ponds are formed by a superficial flow of rainwater accumulating in land depressions, and are commonly found in regions of impermeable soil, possessing an oscillating water-level that varies according the the volume of rainfall, being classified as humid zones situated in little depressions in the semi-arid landscape (Junk et al. 2014). The permanent ponds

have an area of less than one hectare in the rainy season (Acopiara from 0.10 (rainy) to 0.02 (dry season) ha; Alencar from 0.20 to 0.07 ha; Iguatu from 0.17 ha to 0.07 ha), and are oval in shape, with no indents in the margins. They reach a maximum depth of 5 meters during the rainy season and one meter in the dry season.

The region has a semi-arid climate (BSh, according to Köppen-Geiger classification) (Alvares et al. 2013), with an average annual precipitation of 927.3 mm (Funceme 2017). According to the historical average (Funceme 2017), rainfall is seasonal, with the rainy season beginning in January and extending until May, with the highest rainfall indices occurring in March and April; followed by the dry season (absence of rainfall, or isolated rainfall below 50 mm) that occurs between June and December (Fig. 1). However, this seasonality is unpredictable, as rainfall is not always sufficient to increase pond surface area during the rainy season.

2.2.3 Flora and Vegetation Structure

Sampling was conducted in March and April 2016, the months with the greatest rainfall volumes, and October and November, in the dry season. Rainfall in 2016 was similar to the historical averages (Funceme 2016). A total of 30 transects, 20 m in length, parallel and equidistant by 2 m, were established perpendicular to the margin and directed to the limnetic region of the ponds, at the same locations in both seasons (Fig. S2, supplementary material). The depth varied from less than 0.5 m close to the margin, up to 2 m in the distal portion of the transect during the rainy season, within the range of occurrence for aquatic plant assemblages (Fu et al. 2014a). For each transect, 10 points were sampled at intervals of 2 m, giving a total of 300 points in each pond and totalling 900 points per season (Fig. S2, supplementary material).

Assemblages were sampled using a variation of the “point-sample” or “needle method” (Yarranton 1966), using only a single isolated needle in a vertical position that increases the accuracy of the method and allows quantitative data, mainly in herbaceous and non-homogeneous vegetation (Cockaine 1926; Mantovani & Martins 1990). We made an apparatus formed by a long, retractable metal needle with a tip of diameter 3 mm, which was coupled to an L-shaped rod constructed of PVC tubes with a bubble level attached to keep the needle at 90 degrees to the ground, similar to the apparatus used by Tabosa et al. (2012) and Paiva et al. (2014).

At each sampling point, we recorded the species and the number of individuals touched by the needle.

All sampled species were collected and herbarized by the usual techniques (Haynes 1984; Bridson & Forman 1998), and subsequently identified and deposited in the Prisco Bezerra Herbarium. Taxonomic identification was performed using specialized literature (Cook 1996). Taxonomic terminology and author name abbreviations are given in accordance with the International Plant Names Index (IPNI 2018).

2.2.4 Sampling of Functional Traits

We sampled 10 individuals of each species from each pond, constituting a total of 430 individuals in the two seasons in the three areas. Functional traits (Table 1) are related to competitive ability, resource use and colonization (Westoby 1998) through the 1. the growth forms: rooted submerged hydrophytes (RS), rooted emergent hydrophytes (RE), rooted emergent hydrophytes with floating stems and / or leaves (RLF), free floating submerged hydrophytes (FS), free floating emergent hydrophytes (FE), and Helophytes (Hel), according to Cook (1996); 2. protection of vegetative shoots was classified according to Raunkiaer's life forms (1934) in Phanerophyte (Fane), Therophyte (Tero), Cryptophyte (Crip), Hemicryptophyte (Hemi) and Camephyte (Came); 3. plant architecture: was analysed in situ, considering the vertical and horizontal growth points of the plants, in accordance with Monção et al. (2012): single apical growth point (SAGP), single basal growth point (SBGP), multiple apical growth points (MAGP); 4. species dispersal mode: was also analysed in situ by the presence of vegetative propagules of dispersion by fragmentation (Frag), stolons (Estol), rhizomes (Rhiz); and by reproductive propagation indicated by the presence of seeded fruits (Seed). These, in turn, were analysed for 5. dispersion by hydrochory (Hydr), anemochory (Anem) or zoochory (Zooc) 6. life cycle: annual (Annu) or perennial (Pere) according to Monção *et al.* (2012).

2.2.5 Abiotic Variables

The water and sediment collections were made at the end of the rainy and dry seasons (June and November 2016, respectively). The sampling points were situated 0 m, 10 m and 20 m from the margin of the 10 transects (Fig. S2,

supplementary material) and these were equidistant by 6 m, totalling 30 collection points in each pond, 90 samples per seasonal period (Fig. S2, supplementary material).

The variables of water and sediment were chosen as they influence assemblages of aquatic macrophytes (Lopes et al. 2011; Mormul et al. 2015). Water sampling was performed using a multiparameter YSI 6600 V2-2 sonde (Ysi 2011) to survey the physical (temperature (T) (°C), depth (D) (m), turbidity (Tu) (NTU) and electrical conductivity (ECw) ($\mu\text{S}/\text{cm}$)), chemical (dissolved oxygen (DO) (mg/L), hydrogen potential (pHw)) and biological (chlorophyll a (Ca) (mg/L)) parameters. Additional water samples were collected in plastic vials and transported to the laboratory at low temperature in thermal containers to analyse the nutrient concentration (total nitrogen (TNw) (mg/L), and total phosphorus (TPw) (mg/L)) according to APHA (1998). Depth was measured using a 50 m measuring tape attached to a 1 kg weight.

Sediment sampling included three simple collections performed after water sampling at the same points (Fig. S1). The sediment samples were obtained at a depth of 0-20 cm, using a sampler made of PVC pipe 1 m in length and 55 mm in diameter. The sediment was evaluated considering its chemical composition, with parameters related to salinity (electrical conductivity (ECs) (mS/cm) and sodium (Na) (mg/dm³)), macronutrients (total nitrogen (TNs) (mg/dm³), total phosphorus (TPs) (mg/dm³), potassium (K) (mg/dm³), calcium (Ca) (mg/dm³), magnesium (Mg) (mg/dm³)), potential of nutrient exchange for plants (cation exchange capacity (CEC) (mmolc/kg)), soil acidity, neutrality and alkalinity (hydrogen potential (pHs)), sources of the inorganic nutrients, ammonia, nitrate and nitrite (inorganic nitrogen (IN) (mg/dm³)), soil toxicity (aluminium (Al) (mg/dm³)) and the source of organic matter (organic matter (OM) (g/kg)). The samples were analysed in the laboratory according to Carter & Gregorich (2007)

2.2.6 Data Analysis

The abiotic differences (in water and sediment) and in the richness that occurred in the ponds between seasons were analysed using the paired t-test (Zar 2010), using the statistical software Past 2.17 (Hammer et al. 2001).

Functional similarity between species was assessed by hierarchical classical cluster analysis using categorical matrices for the presence or absence of the

functional trait (Table 1). We used the unweighted pair group method with arithmetic mean (UPGMA), where species groups are formed based on the average distance using the Jaccard distance (Legendre & Legendre 2012). In a complementary manner, the similarity analysis (ANOSIM) was used to infer the consistency of the groupings (Legendre & Legendre 2012).

2.3 Results

2.3.1 Abiotic Dynamics

In the three ponds there was variation in the water and sediment parameters between the two seasons (Table 2). In general, the water column depth, temperature and dissolved oxygen were greater in the rainy season, and there were also different values of electrical conductivity, pH, turbidity, chlorophyll a, nitrogen and phosphorus between rainy and dry seasons (Table 2). However, whereas in Acopiara and Alencar electrical conductivity was higher in rainy season, in Iguatu it was higher in dry season (Table 2). On the other hand, the pH and turbidity were higher in dry season in Alencar and Iguatu, but lower in Acopiara (Table 2).

In the sediment, there was no pattern of variable difference between the two seasons and the three ponds (Table 2). Whereas soil was more basic in Alencar and Iguatu, it was more basic in rainy season in Acopiara (Table 2). On the other hand, phosphorous, electrical conductivity and magnesium were higher in Acopiara and Alencar, but lower in Iguatu in dry season. In the rainy season, aluminium was higher in Acopiara and Alencar but lower in Iguatu (Table 2). Cation exchange was higher in rainy season in Acopiara and Iguatu (Table 2).

2.3.2 Species Richness

The aquatic flora recorded over the 1800 sampling points in the three ponds consisted of 18 species, with a significant reduction in species richness in the dry compared to the rainy season only in Iguatu pond (from 13 to 6 species) (Table 3). For Acopiara (from 9 in rainy to 5 species in dry season) and Alencar pond (from 7 to

5 species) the difference on species richness was not significant between seasons (Table 3). The species present in the dry season were: *Ceratophyllum demersum*, *Utricularia gibba*, *Salvinia auriculata*, *Nymphaea amazonum* and *Nymphaea lasiophylla* in Acopiara pond; *Hymenachne amplexicaulis*, *U. gibba*, *S. auriculata*, *Aeschynomene fluminensis* and *Nymphaea lingulata* in Alencar pond and *U. gibba*, *C. demersum*, *S. auriculata*, *Ludwigia helminthorrhiza*, *N. lingulata* and *Oxycaryum cubense* in Iguatu pond (Table 3).

2.3.3 Functional groups

Considering the three ponds together, the species are organized into three functional groups: 1. *Aeschynomene* sp., *O. cubense*, *Cyperus* sp., *C. esculentus*, *N. lingulata*, *N. lasiophylla*, *N. amazonum*, *E. heterosperma*, *E. subalatus*; 2. *L. minuta*, *W. columbiana*, *S. auriculata*, *P. stratiotes*; 3. *H. amplexicaule*, *A. fluminensis*, *L. helminthorrhiza*, *U. gibba* and *C. demersum* (Fig. 2; $R = 0.91$; $P = 0.001$). Functional groups were only significant in the three ponds during the rainy season (Fig. 3). Three functional groups were formed in Acopiara pond (Fig. 3a; $R = 0.94$; $P = 0.005$): 1 – *S. auriculata*, *L. minuta* and *W. columbiana*, that are free floating, phanerophytes and hydrochoric; 2 – *H. amplexicaule*, *C. demersum* and *U. gibba* that are therophytes and annuals; and 3 - *Cyperus* sp. L., *N. amazonum* and *N. lasiophylla* that are cryptophytes, perennials, of basal growth, rhizomatous and also reproduce by seeds.

Three functional groups also formed in Alencar pond during the rainy season (Fig. 3c; $R = 0.95$; $P = 0.008$): 1 - *L. minuta* and *S. auriculata* that are free floating, phanerophytes and hydrochoric; 2 – *A. fluminensis*, *H. amplexicaule* and *U. gibba* that are therophytes and annuals and reproduce by seeds; and 3 – *N. lingulata* and *E. heterosperma* that are cryptophytes, perennials, of basal growth, rhizomatous and zoochoric.

Four groups were formed in Iguatu pond in the rainy season (Fig. 3e; $R = 0.95$; $P = 0.001$): 1 – *O. cubense* and *C. esculentus* L. that are emergent plants, cryptophytes, perennials, of basal growth, reproduce by seeds and anemochoric; 2 – *E. subalatus* (Mart.) Griseb., *E. heterosperma*, *N. lingulata* and *Aeschynomene* sp. cryptophytes, perennials and rhizomatous; 3 - *S. auriculata*, *P. stratiotes* L. and *L. minuta* that are free floating, phanerophytes and hydrochoric; and 4 - *U. gibba*, *H.*

amplexicaule, *C. demersum* and *L. helminthorrhiza* that are therophytes and annuals and reproduce by seeds. No functional groups were found during the dry season for any of the three ponds (Fig. 3b,d,f; $P > 0.05$).

2.4 Discussion

Rainfall seasonality influenced the physical and chemical components of the water column and sediment in these ponds in semiarid Brazil, so that during the rainy season, with the greater water volume and temperature, there was a greater amount of dissolved oxygen. This increase on water volume and the mobilization of nutrients, in turn influenced the organization of aquatic plant communities due to the increase of functional groups number, which tended to break down during the dry season due to species loss.

During the seasonal cycle, environmental changes occur both horizontally, with the expansion and regression of the water surface, and vertically, with increasing and decreasing depth (Scheffer 1998). With the increase in pond volume (Bezerra-Neto *et al.* 2019), there is an increase in the number of species (Mormul *et al.* 2015) due to the species-volume relationship (analogous to the species-area theory; Arrhenius 1921; Lomolino 2001). The larger volume of ponds and lakes during the rainy season may also result in greater spatial heterogeneity leading to greater richness (Holtmann *et al.* 2019). In the dry season, stressors such as decreasing water depth (Nikolic *et al.* 2011; Chappuis *et al.* 2014) lead to variation in local abiotic components, such as a lower amount of dissolved oxygen and total nitrogen in the water, and a greater amount of total phosphorus in the sediment, implying less richness of aquatic plants.

During the seasonal cycle, environmental changes occur both horizontally, with the expansion and regression of the water surface, and vertically, with increasing and decreasing depth (Scheffer 1998). With the increase in pond volume (Bezerra-Neto *et al.* 2019), there is an increase in the number of species (Mormul *et al.* 2015) due to the species-volume relationship (analogous to the species-area theory; Arrhenius 1921; Lomolino 2001). The larger volume of ponds and lakes during the rainy season may also result in greater spatial heterogeneity leading to greater richness (Holtmann *et al.* 2019). In the dry season, stressors such as decreasing water depth (Nikolic *et al.* 2011; Chappuis *et al.* 2014) lead to variation in

local abiotic components, such as a lower amount of dissolved oxygen and total nitrogen in the water, and a greater amount of total phosphorus in the sediment, implying less richness of aquatic plants.

With the loss of species in the dry season, there was a reduction in functional diversity (Fu *et al.* 2018) and the functional groups collapsed (this study). Particularly, some species, such as, *Aeschynomene* sp., *W. columbiana*, *L. minuta*, and *P. stratiotes* end to occur only in wet season, whereas *O. cubense*, *N. lasiophylla*, *N. ligulata* and *N. amazonum* end to occur in both seasons, indicating that the species that occur in dry season are a subset of species assemblage of the wet season, not a different species assemblage, as proposed by Scheffer *et al.* (1993). Besides the species-volume relationship, the higher richness and the formation of functional groups in rainy season indicate a differential occupation of space associated with the species coexistence (Tabosa *et al.* 2012) because there are more habitats and resources that the species can use in the rainy than in the dry season (Fares *et al.* 2020).

On the other hand, decreased richness in the dry season indicates that species resistant to soil and water modifications are favoured, such as *A. fluminensis*, *C. demersum*, *H. amplexicaulis* and *L. helminthorrhiza*. These species have common growth (emergent rooted with and without floating leaves, free floating emergent and free floating submerged) and life forms (therophytic and cryptophytic) (Tabs. S1, S2 and S3, supplementary material). For example, even if free floating emergent and free-floating submerged growth forms occur in the deepest locations in ponds or lakes (Van der Valk 1981), they are driven by water flow and movement (Monção *et al.* 2102) and so follow the regression of the water surface as the dry season sets in. However, rooted emergent and rooted emergent with floating leaves species are indicative of shallow areas, having a flood tolerance range (Van der Valk 1981; Warwick & Brock 2003), so they tend to occur in shallower locations of the ponds during the dry season. In aquatic plants, therophytic and cryptophytic life forms are typical of regions with strong seasonality, since they can survive in both dry and rainy seasons (Tabosa *et al.* 2012).

Species that persist through periods of stress tend to be generalists (Alahuhta *et al.* 2014), ruderal (Somodi & Botta-Dukát 2004) or plastic (Fazlioglu & Bonser 2016). Ruderal species, such as *N. lasiophylla*, *N. ligulata* and *L. helminthorrhiza*, become predominant in semi-arid environmental conditions (Cardoso *et al.* 2019),

whilst generalist species, such as *C. demersum* occur in highly variable environments (Alahuhta *et al.* 2014). Other species, such as *H. amplexicaulis* and *O. cubense* end to be plastic in adjusting their morphology to the expansion and contraction of the water (Boeger & Poulson 2003) due to their cryptophytic life form, the multiple apical growth points, and the clonal reproduction by rhizomes and stolons of these rooted emergents, such as grasses and sedges (Por 1995). *S. auriculata* propagates by fragmentation and spores (Coelho *et al.* 2000) and is also favourable in these environments. On the other hand, some species such as *U. gibba*, maybe favoured during the dry season by specialising in resource use (Alahuhta *et al.* 2014) and being a carnivorous species (Porembski *et al.* 2005).

Specifically, in the ponds studied, there was a loss of the most specialized and redundant species in the dry season, such as *L. minuta*, *W. columbiana*, *P. stratiotes* and *S. auriculata*, free hydrophytes (Groups 1 in Acopiara and Alencar, group 3 in Iguatu), that occur in fertile lakes with high temperatures (Landolt 1999; Scheffer *et al.* 2003; Roman & Brennan 2019). *P. stratiotes* are also more abundantly found in environments with higher nutrient availability and even occur under conditions of eutrophication (Andrade *et al.* 2013). On the other hand, *Aeschynomene* sp., *C. esculentus*, *Cyperus* sp., *E. subalatus*, *E. heterosperma* have rooted emergent growth forms (Tabs. S1, S2 and S3, supplementary material), occurring preferentially in locations where depth is less than one meter (Im *et al.* 2019) so that, with the retraction of water in the dry season, these species probably suffered dessication. Unlike other rooted emergent species that occurred during the dry season, such as *A. fluminensis* and *H. amplexicaulis* (Tabs. S1, S2 and S3, supplementary material) which have a more branched vertical architecture, these species lose their aerial parts and remain dormant underground in the face of long periods of dessication and an absence of flooding (Zang *et al.* 2019).

We observed that seasonal changes between the rainy and dry seasons changed the water and sediment abiotic variables. With this, not only was there species loss, but also a collapse of functional groups.

Acknowledgments

We are grateful to the Coordination for the Improvement of Higher Education Personnel (CAPES) for scholarship grant, Federal Institute of Ceara, Iguatu Campus, for the infrastructure provided.

References

- Adams JB, Veldkornet D & Tabot P (2016) Distribution of macrophyte species and habitats in South African estuaries. *South African Journal of Botany* 107: 5–11.
- Albuquerque AC, Rodrigues-Filho CAS & Matias LQ (2020) Influence of climatic variables on CSR strategies of aquatic plants in a semiarid region. *Hydrobiologia* 847:61-74.
- Andrade IM, Mayo SJ, Silva MFS, Sousa DJL, Matias LQ & Ribeiro TA (2013) The Araceae in Ceará, Brazil: humid forest plants in a semiarid region. *Rodriguésia* 64(3): 445-477.
- Alahuhta J, Kanninen A & Vuori KM (2012) Response of macrophyte communities and status metrics to natural gradients and land use in boreal lakes. *Aquatic Botany* 103: 106–114.
- Alahuhta J, Kanninen A, Hellsten S, Vuorif KM, Kuoppalae M & Hämäläinen H (2013) Environmental and spatial correlates of community composition, richness and status of boreal lake macrophytes. *Ecological Indicators* 32: 172–181.
- Alahuhta J, Johnson LB, Olker J & Heino J (2014) Species sorting determines variation in the community composition of common and rare macrophytes at various spatial extents. *Ecological Complexity* 20: 61-68.
- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, Gonçalves JLM & Sparovek G. (2014) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* 22: 711–728.

- Alves JAA, Tavares AS & Trevisan R (2011) Composição e distribuição de macrófitas aquáticas na lagoa da Restinga do Massiambu, Área de Proteção Ambiental Entorno Costeiro, SC. *Rodriguésia* 62:785-801.
- Arrhenius O (1921) Species and Area. *Journal of Ecology* 9:95-99.
- Bell AD & Bryan A (2008) *Plant Form: An Illustrated Guide to Flowering Plant Morphology*. Oxford University Press, Oxford. 431p.
- Bezerra-Neto JF, Gagliardi LM, Brandão LPM, Brighenti LS & Barbosa FAR (2019) Effects of precipitation on summer epilimnion thickness in tropical lakes. *Limnologia* 74:42-50.
- Bini LM, Thomaz SM & Murphy KJ (1999) Aquatic macrophyte distribution in relation to water and sediment conditions in the Itaipu Reservoir, Brazil. *Hydrobiologia* 415:147–154.
- Bridson D & Forman L (1998) *The herbarium handbook*. The Royal Botanical Garden, Kew. 303p.
- Boeger MRT & Poulson ME (2003) Morphological adaptations and photosynthetic rates of amphibious *Veronica anagallis-aquatica* L. (Scrophulariaceae) under different flow regimes. *Aquatic Botany* 75: 123–135.
- Carter MR & Gregorich EG (2007) *Soil Sampling and Methods of Analysis*. Canadian Society of Soil Science, Canada. 1262p.
- Chappuis E, Gacia E & Ballesteros E (2014). Environmental factors explaining the distribution and diversity of vascular aquatic macrophytes in a highly heterogeneous Mediterranean region. *Aquatic Botany* 113:72–82.
- Chmura HE, Kharouba HM, Ashander J, Ehman SM, Rivest EB & Yang LH (2019) The mechanisms of phenology: the patterns and processes of phenological shifts. *Ecological Monographs* 89: e01337.

- Clesceri LS, Greenberg AE & Eaton AD (1998) APHA Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater. American Public Health Association, Washington. 1220p.
- Cockaine L (1926) Tussock grassland investigations. In: Tansley AG, Chipp TF (eds) Aims and methods in the study of vegetation. Crow, London, pp 349-361.
- Coelho FF, Lopes FS & Sperber CF (2000) Density-dependent morphological plasticity in *Salvinia auriculata* Aublet. *Aquatic Botany* 66:273–80.
- Cook CDK (1996) Aquatic plant book. SPB Academic Publishing, Amsterdam/New York. 228p.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, Steege H, Morgan HD, Van der Heijden MG A, Pausas JG & Poorter H (2003) A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- Fares ALB, Calvão LB, Torres NR, Gurgel ESC & Michelin TS (2020). Environmental factors affect macrophyte diversity on Amazonian aquatic ecosystems inserted in an anthropogenic landscape. *Ecological Indicators* 113:106231.
- Fazlioglu F & Bonser SP (2016) Phenotypic plasticity and specialization in clonal versus non-clonal plants: an occurrence of data. *Acta Oecologica* 77: 193-200.
- Ferreira FS, Tabosa AB, Bemvindo GR, Martins FR & Matias LQ (2015) Spatiotemporal ecological drivers of an aquatic plant community in a temporary tropical pool. *Journal of Arid environments* 115:66-72.
- Fischer FM, Wright AJ, Eisenhauer N, Ebeling A, Roscher C, Wagg C, Weigelt A, Weisser WW & Pillar VD (2016) Plant species richness and functional traits affect community stability after a flood event. *Philosophical Transactions The Royal Society B* 371: 20150276.

- Fu H, Zhong J, Yuan G, Ni L, Xie P & Cao T (2014a) Functional traits composition predict macrophytes community productivity along a water depth gradient in a freshwater lake. *Ecology and Evolution* 4: 1516–1523.
- Fu H, Zhong J & Yuan G (2014b) Trait-based community assembly of aquatic macrophytes along a water depth gradient in a freshwater lake. *Freshwater Biology* 59:2462–2471.
- Fu H, Yuan Q & Lou Q (2018) Functional traits mediated cascading effects of water depth and light availability on temporal stability of a macrophyte species. *Ecological Indicators* 89: 168–174.
- Funceme (2017) Dados de séries históricas de chuva. Available at <<http://www.funceme.br/index.php/areas/tempo/grafico-de-chuvas-dos-postos-pluviometricos>>. Accessed on 13 November 2017.
- Grace JB (1993) The adaptive significance of clonal reproduction in angiosperms: a aquatic perspective. *Aquatic Botany* 44: 159 -180.
- Hammer Ø, Harper DAT & Ryan PD (2001) Past: Paleontological Statistics Software Package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 1-9.
- Haynes RR & Holm-Nielsen LB (1984) Techniques for collecting aquatic and marsh plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 71: 229–231.
- Holtmann L, Kerler K, Wolfgart L, Schmidt C & Fartmann T (2019) Habitat heterogeneity determines plant species richness in urban stormwater ponds. *Ecological Engineering* 138: 434–443.
- Im S, Lee BE, Lee HG, Bae YJ & Kim JG (2019) Perennial emergent macrophytes as the main determinant of *Hydrochara affinis* inhabitation. *Journal of Asia-Pacific Entomology* 22: 1070–1081.

IPNI The International Plant Names Index (2012) Published on the Internet.

Available at <<http://www.ipni.org>>. Access on 22 January 2018

Junk WJ, Piedade MTF, Lourival R, Wittmann F, Kandus P, Lacerda LD, Bozelli RL, Esteves FA, Cunha CN, Maltchik L, Schöngart J, Schaeffer-Novelli Y & Agostinho AA (2014) Brazilian wetlands: their definition, delineation, and classification for research, sustainable management, and protection. *Aquatic Conservation* 24: 5-22.

Klimesova J & Bello F (2009) CLO-PLA: The database of clonal and bud bank traits of Central European flora. *Journal of Vegetation Science* 20: 511–516.

Landolt E (1999) Pleustonic communities with Lemnaceae in South America. *Journal of Vegetation Science* 2: 7-16.

Legendre P & Legendre L (2012) *Numerical ecology*. Elsevier. Amsterdam, Netherlands. 1006p.

Lomolino MVV (2001) The species-area relationship: new challenges for an old pattern. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment* 25: 1–21.

Lopes PM, Caliman A, Carneiro LS, Bini LM, Esteves FA, Farjalla V & Bozellia RL (2011) Concordance among assemblages of upland Amazonian lakes and the structuring role of spatial and environmental factors. *Ecological Indicators* 11: 1171–1176.

Mantovani W & Martins FR (1990) O método de pontos. *Acta Botanica Brasilica* 4:95–122.

Marengo JA, Alves LM, Alvala RCS, Cunha AP, Brito S & Moraes OLL (2017) Climatic characteristics of the 2010-2016 drought in the semiarid Northeast Brazil region. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 90: 1973-1985.

- Monção FS, Santos AM & Bini LM (2012) Aquatic macrophyte traits and habitat utilization in the Upper Paraná River floodplain. Brazil. *Aquatic Botany* 102: 50–55.
- Mormul RP, Esteves FA & Farjalla VF (2015) Space and seasonality effects on the aquatic macrophyte community of temporary Neotropical upland lakes. *Aquatic Botany* 126: 54-59.
- Nikolic L, Cobanovic K & Nicin S (2011) Relationships between plant life forms and ecological indices in a lacustrine ecosystem. *Central European Journal of Biology* 6: 275–282.
- Paiva JRA, Matias LQ, Martins FR & Becker H (2014) Does distance between aquatic plant assemblages matter in defining similarity between them during high water-level periods? *Lake and Reservoir Management* 19: 37-45.
- Pedro F, Maltchick L & Bianchini Jr I (2006) Hydrologic cycle and dynamics of aquatic macrophytes in two intermittent rivers of the semi-arid region of Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 66: 575–585.
- Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte MS, Cornwell WK, Craine JM, Gurvich DE, Urcelay C, Veneklaas EJ, Reich PB, Poorter L, Wright IJ, Ray P, Enrico L, Pausas JG, Vos AC, Buchmann N, Funes G, Quétier FA, Hodgson JG, Thompson K, Morgan HD, Steege H, Van der Heijden MGA, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti MV, Conti G, Staver AC, Aquino S. & Cornelissen JHC (2013) New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61: 167-234.
- Pérez-Ramos IM, Cambrollé J, Hidalgo-Galvez MD, Matías L, Montero-Ramírez A, Santolaya S & Godoyd Ó (2019) Phenological responses to climate change in communities of plants species with contrasting functional strategies. *Environmental and Experimental Botany* 103852, 103852.

- Por FD (1995) The Pantanal of Mato Grosso (Brazil): World's largest wetlands. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, The Netherlands. 122p.
- Porembski S, Theisen I & Barthlott W (2005) Biomass allocation patterns in terrestrial, epiphytic and aquatic species of *Utricularia* (Lentibulariaceae). *Flora* 201: 477–482.
- Raunkiaer C (1934) The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography. Clarendon Press, Oxford. 632p.
- Roman B & Brennan RA (2019) A Beneficial By-Product of Ecological Wastewater Treatment: an Evaluation of Wastewater-Grown Duckweed as a Protein Supplement for Sustainable Agriculture. *Ecological Engineering* 1:100004.
- Rudolf VHW (2019) The role of seasonal timing and phenological shifts for species coexistence. *Ecology Letters* 22: 1324–1338.
- Somodi I & Botta-Dukát Z (2004) Determinants of floating island vegetation and succession in a recently flooded shallow lake, Kis-Balaton (Hungary). *Aquatic Botany* 79: 357-366.
- Scheffer M, Carpenter S, Foley JA, Folke C & Walker B (2001) Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413: 591-596.
- Scheffer M, Szabó S, Gagnani A, Nes EH, Rinaldi S, Kautsky N, Norberg J, Roijackers RMM & Franken RJM (2003) Floating plant dominance as a stable state. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100: 4040–4045.
- Tabosa AB, Matias LQ & Martins FR (2012) Live fast end die young: The aquatic macrophyte dynamics in a temporary pool in the Brazilian semiarid region. *Aquatic Botany* 102: 71-78.
- Tang J, Körner C, Muraoka H, Piao S, Shen M, Thackeray SJ & Yang X (2016) Emerging opportunities and challenges in phenology: a review. *Ecosphere* 7:

e01436.

Van der Valk AG (1981) Succession in wetlands: a gleasonian approach. *Ecology* 62: 688–696.

Yarranton GA (1966) A plotless method of sampling vegetation. *Journal of Ecology* 54: 229–237.

YSI (2011) 6-Series multiparameter water quality sondes user manual. Yellow Springs, Ohio. 377p.

Warwick NWM & Brock MA (2003) Plant reproduction in temporary wetlands: the effects of seasonal timing, depth, and duration of flooding. *Aquatic Botany* 77: 153–167.

Westoby M (1998) A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant Soil* 199: 213–227.

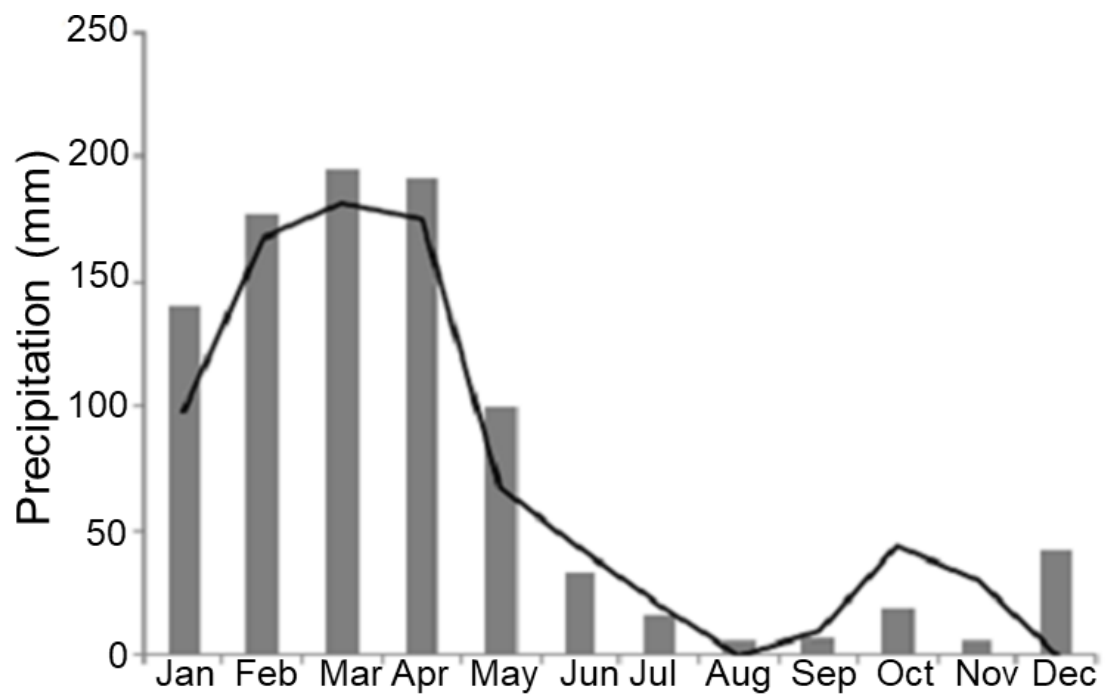
Zar JH (2010) *Biostatistical analysis*. Upper Saddle River, Nova Jersey. 944p.

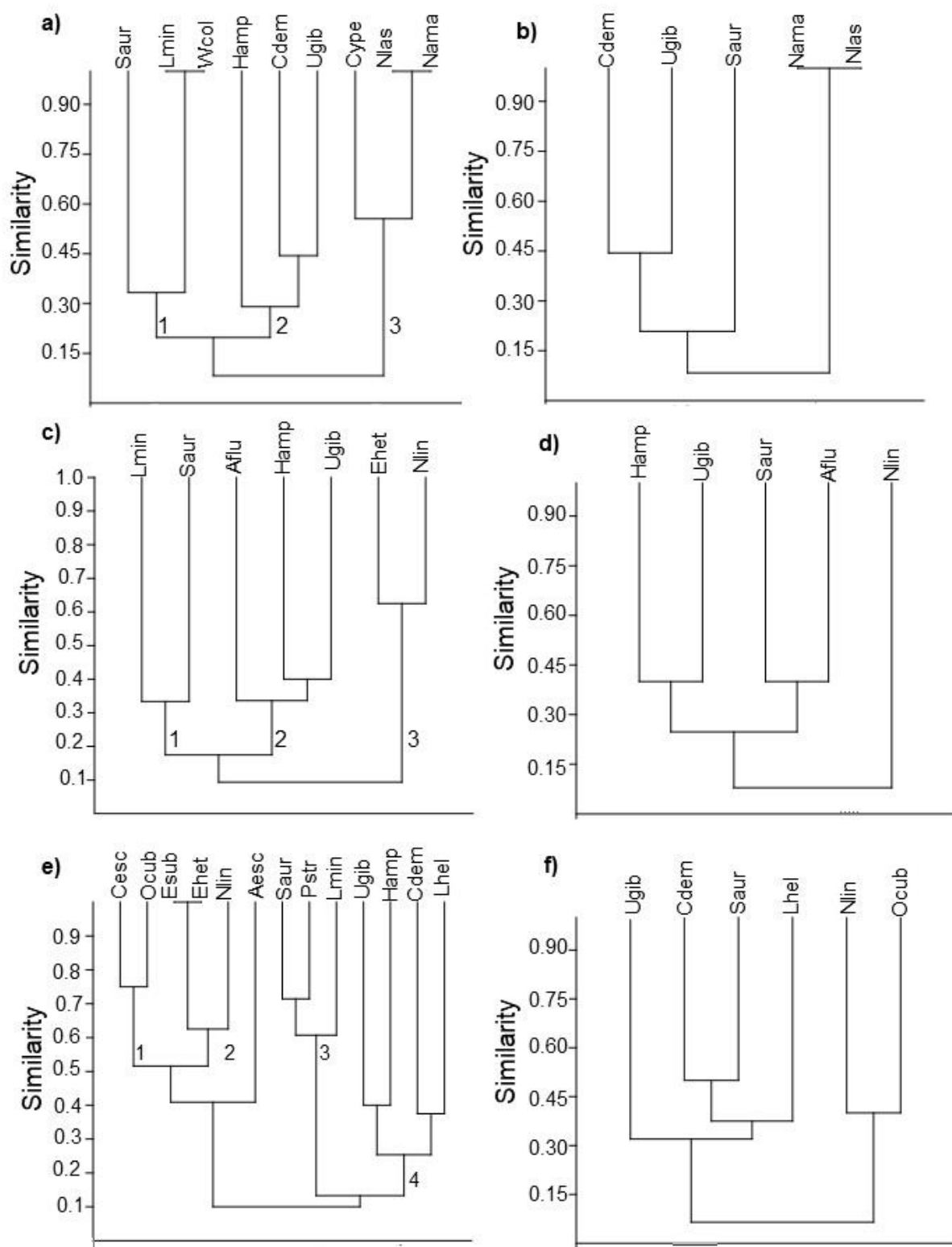
Zhang D, Tong S, Qi Q, Zhang M, An Y, Wang X & Lu X (2019) Effects of drought and re-flooding on growth and photosynthesis of *Carex schmidtii* Meinsh: Implication for tussock restoration. *Ecological Indicators* 140: 134-144.

Figure 1- Rainfall in Iguatu, Ceará, Brazil over 2016 (from January to December) (line) Historical rainfall averages from 1991 to 2015 (bars) (Source: FUNCEME 2016).

Figure 2 - Cluster analysis of functional traits showing the grouping of the species assemblages of the three ponds (Acopiara, Alencar and Iguatu) and the two seasons (rainy and dry) together. ($R = 0.91$; $P = 0.001$).

Figure 3 - Cluster analysis of functional traits showing the grouping of species in the ponds in different seasons. Acopiara pond: a. rainy season ($R = 0.94$; $P = 0.005$), b. dry season ($R = 0.75$; $P = 0.20$); Alencar pond: c. rainy season ($R = 0.95$; $P = 0.008$), d. dry season ($R = 0.37$; $P = 0.20$); Iguatu pond: e. rainy season ($R = 0.95$; $P = 0.001$), f. dry season ($R = 1$; $P = 0.067$). Acronyms according to Table 3.





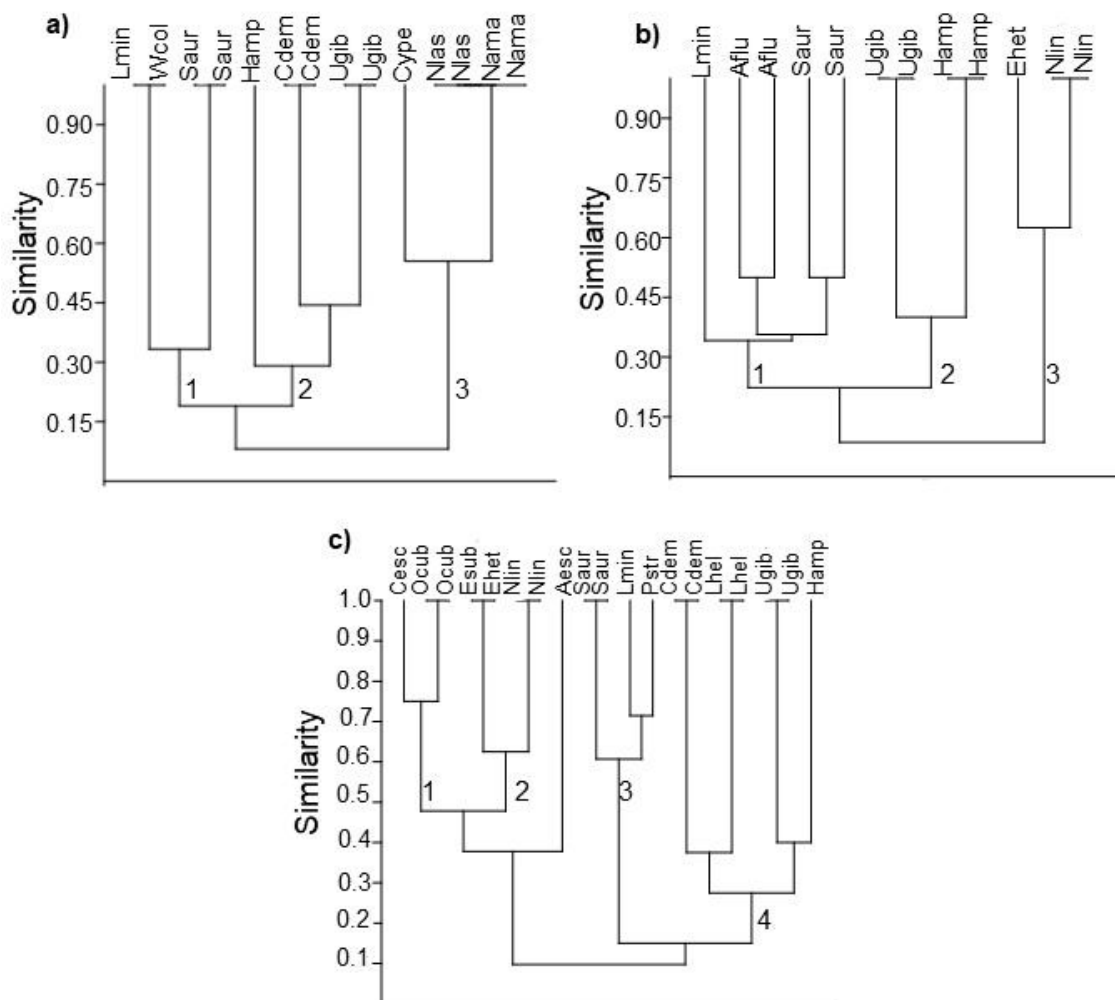


Table 1 Traits and their attributes used in the hierarchical cluster analysis

TRAITS	ATTRIBUTES	ACRONYM
1. Growth form	Rooted submerged hydrophytes	RS
	Free floating submerged hydrophytes	FS
	Rooted emergent hydrophytes	RE
	Free floating emergent hydrophytes	FE
	Rooted emergent hydrophytes with floating leaves	RLF Hel
	Helophytes	
2. Life form	Phanerophyte	Fane
	Therophyte	Tero
	Cryptophyte	Crip
	Hemicryptophyte	Hemi
	Camephyte	Came
3. Vertical stem architecture	Single apical growth point	SAGP
	Single basal growth point	SBGP
	Multiple apical growth points	MAGP
4. Mode of dispersal	Fragmentation	Frag
	Stolons	Stol
	Rhizomes	Rhiz
	Seeds	Seed
5. Seed dispersal	Hydrochory	Hydr
	Anemochory	Anem
	Zoochory	Zooc
6. Life cycle	Annual	Annu
	Perennial	Pere

Table 2. Abiotic dynamics availed for test-t realized with water and soil variables between the dry and rainy seasons in the three ponds analysed. Significant differences ($P < 0.05$), evidenced by paired t -tests for each variable and higher averages are shown in bold, relative standard deviation (RSD).

Ponds	Acopiara					Alencar					Iguatu				
	<i>P</i>	Rainy MEAN	Dry MEAN	Rainy RSD	Dry RSD	<i>P</i>	Rainy MEAN	Dry MEAN	Rainy RSD	Dry RSD	<i>P</i>	Rainy MEAN	Dry MEAN	Rainy RSD	Dry RSD
WATER															
D (m)	9.0⁻⁶	73.5	45.9	44.1	27.0	9.0⁻⁶	61.1	35.9	42.7	17.2	6.0⁻³	52.3	38.9	41.3	26.1
T (°C)	3.0⁻⁴	31.4	29.6	551.8	1.2	6.7⁻⁶	29.9	28.1	2.5	2.1	1.5⁻³	31.1	28.2	3.0	2.3
ECw (mS/cm)	6.9⁻¹⁸	1237.9	81.6	217.9	13.7	6.3⁻⁴²	309.2	73.1	59.0	15.3	1.3⁻³	420.8	676.5	198.1	222.4
DO (mg/L)	1.4⁻⁷	50.7	0.7	15.6	0.6	1.2⁻¹⁷	175.2	2.3	158.1	2.4	0.01	74.9	55.9	40.1	25.8
pHw	3.0⁻⁵	9.5	8.7	1.7	0.3	0.01	7.6	8.5	1.3	0.4	3.6⁻⁶	7.1	8.8	1.1	1.0
Tu (NTU)	1.8⁻⁷	3.8	1.5	2.7	3.2	3.6⁻⁵	1.6	5.6	1.0	29.8	0.00	3.2	29.1	2.42	40.6
Ca (mg/L)	5.0⁻⁴	11.1	7.4	5.8	3.7	1.4⁻²	22.6	13.0	10.9	180.3	2.4⁻³³	16.7	533.9	12.9	111.6
TNw (mg/L)	2.2⁻¹¹	3.1	1.9	1.4	0.6	8.5⁻³	3.1	0.7	1.4	0.27	0.03	2.7	2.2	1.31	1.3
TPw (mg/L)	1.0⁻⁹	0.4	0.2	0.6	0.1	0.08	2.5	0.6	1.4	0.27	0.2	0.4	0.2	0.3	0.1
SOIL															
pHs	0.00	5.8	6.1	0.2	0.5	4.7⁻²⁰	5.6	4.8	0.1	0.1	0.00	4.9	4.8	0.2	0.1
OM (g/kg)	0.23	28.7	25.1	10.7	12.6	0.005	37.2	43.8	10.0	6.8	8.2⁻⁷	22.9	13.5	6.4	4.0
TPs (mg/dm3)	1.4⁻⁵¹	0.31	5.4	0.1	0.0	1.4⁻⁹	0.4	3.9	0.1	2.1	9.6⁻⁵⁴	0.2	5.4	0.0	0.0
CEC (mmolc/kg)	7.8⁻⁶	138.0	87.4	39.7	29.1	1.2⁻⁶	167.6	207.5	25.2	24.9	0.00	281.4	218.2	8.9	51.1
ECs (mS/cm)	8.6⁻⁵	527.8	736.8	106.9	238.5	0.01	350.4	380.6	57.4	39.9	0.91	246.6	244.8	6.8	63.1
Al (mg/dm3)	0.03	1.0	0.8	0.4	0.55	1.0⁻⁵	1.0	0.6	0.3	0.2	0.04	0.8	1.9	0.5	2.7
Ca (mg/dm3)	0.06	8.4	10.9	2.8	7.11	2.4⁻³	4.9	6.4	1.9	0.9	0.3	2.3	2.6	1.0	1.1
K (mg/dm3)	0.47	3.5	3.4	0.9	1.0	2.3⁻⁹	2.3	3.1	0.3	0.4	0.2	1.2	1.3	0.4	0.3
Na (mg/dm3)	4.2⁻⁶	5.6	12.6	1.3	3.04	5.3⁻⁵	1.9	2.2	0.6	0.4	0.2	2.6	2.8	0.7	0.9
Mg (mg/dm3)	0.00	4.7	6.4	1.5	6.5	4.0⁻³	2.9	3.7	0.3	0.2	0.09	2.4	2.7	1.1	0.5
TNs (mg/dm3)	0.25	128.5	100	65.9	111.0	0.35	35.8	27.3	29.2	38.4	0.8	71.3	69.0	67.2	71.0
IN (mg/dm3)	0.04	42.7	27.0	38.7	18.4	0.00	28.3	56.0	22.7	36.1	0.00	48.1	88.2	51.4	49.9

Table 3 List of species and richness in each pond by season. Significant differences between seasons ($P < 0.05$, t -test) shown in **bold**.

Lake species	Acronym	Season		P
		Rainy	Dry	
Acopiara				
<i>Utricularia gibba</i> L.	Ugib	+	+	
<i>Nymphaea lasiophylla</i> Mart. & Zucc.	Nlas	+	+	
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	Cdem	+	+	
<i>Nymphaea amazonum</i> Mart. & Zucc.	Nlas	+	+	
<i>Hymenachne amplexicaule</i> (Rudge) Nees	Hamp	+		
<i>Cyperus</i> sp.	Cype	+		
<i>Salvinia auriculata</i> Aubl.	Saur	+	+	
<i>Lemna minuta</i> Kunth.	Lmin	+		
<i>Wolffia columbiana</i> Karsten	Wcol	+		
Richness		9	5	0.03
Alencar				
<i>Nymphaea lingulata</i> Mart. & Zucc	Nlin	+	+	
<i>Hymenachne amplexicaule</i> (Rudge) Nees.	Hamp	+	+	
<i>Eichhornia heterosperma</i> Alexander	Ehet	+		
<i>Lemna minuta</i> Kunth.	Lmin	+		
<i>Aeschynomene fluminensis</i> Vell.	Aflu	+	+	
<i>Salvinia auriculata</i> Aubl.	Saur	+	+	
<i>Utricularia gibba</i> L.	Ugib	+	+	
Richness		7	5	0.07
Iguatu				
<i>Ludwigia helminthorrhiza</i> (Mart.)	Lhel	+	+	
<i>Hymenachne amplexicaule</i> (Rudge) Nees.	Hamp	+		
<i>Aeschynomene</i> sp.	Aesc	+		
<i>Cyperus esculentus</i> L.	Cesc	+		
<i>Nymphaea lingulata</i> Mart. & Zucc	Nlin	+	+	
<i>Pistia stratiotes</i> L.	Pstr	+		
<i>Utricularia gibba</i> L.	Ugib	+	+	
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	Cdem	+	+	
<i>Eichhornia heterosperma</i> Alexander	Ehet	+		
<i>Echinodorus subalatus</i> (Mart.) Griseb.	Esub	+		
<i>Lemna minuta</i> Kunth.	Lmin	+		
<i>Salvinia auriculata</i> Aubl.	Saur	+	+	
<i>Oxycaryum cubense</i> Palla	Ocub	+	+	
Richness		13	6	0.01

Table 4 Analysis of similarity (ANOSIM) results of the functional groups, with p-values for each pond and season (species that occurred only in the dry season, rainy season and the assemblage of species in the pond (rainy + dry seasons). Significant values in **bold**.

LAKE	Season	P-VALUES ANOSIM
Acopiara	rainy	0.005
	dry	0.202
	rainy + dry	0.0001
Alencar	rainy	0.009
	dry	0.489
	rainy + dry	0.0001
Iguatu	rainy	0.0001
	dry	0.063
	rainy + dry	0.0001

SUPPLEMENTARY MATERIAL**Colapso de grupos funcionais de plantas aquáticas durante a estação seca em lagoas permanentes da região semiárida****Collapse of aquatic plant functional groups in permanent ponds during the dry season in semiarid Brazil**

Joemília Conceição Araújo Macêdo¹, Carlos Alberto Kenji Taniguchi², Helena Becker³, Julia Caram Sfair^{1,4} & Lígia Queiroz Matias¹

¹Universidade Federal do Ceará, Depto. de Biologia, Av. Engenheiro Humberto Monte s/n, 60440-900, Pici, Fortaleza, CE, Brazil.

²EMBRAPA Agroindústria Tropical, Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, R. Pernambuco 2270, 60020-181, Pici, Fortaleza, CE, Brazil.

³Universidade Federal do Ceará, Depto. de Química Analítica e Físico-Química, Av. Engenheiro Humberto Monte s/n, 60440-900, Fortaleza, CE, Brazil.

⁴Corresponding author: juliacaram@gmail.com; Tel.: + 55 85 981195656; Fax.: + 55 853366980

e-mails:

JCS - juliacaram@gmail.com

JCAM – joemiliamcdo@gmail.com

Fig 1 Location map of ponds in semiarid Northeast Brazil (a. pond Acopiara: $6^{\circ}14'41''$, $93''$ S $39^{\circ}22'5,78''$ O; b. pond Alencar: $6^{\circ}24'11,50''$ S $39^{\circ}9'58,65''$ O; c. pond Iguatu: $6^{\circ}23'47,82''$ S $39^{\circ}10'49,09''$ O)

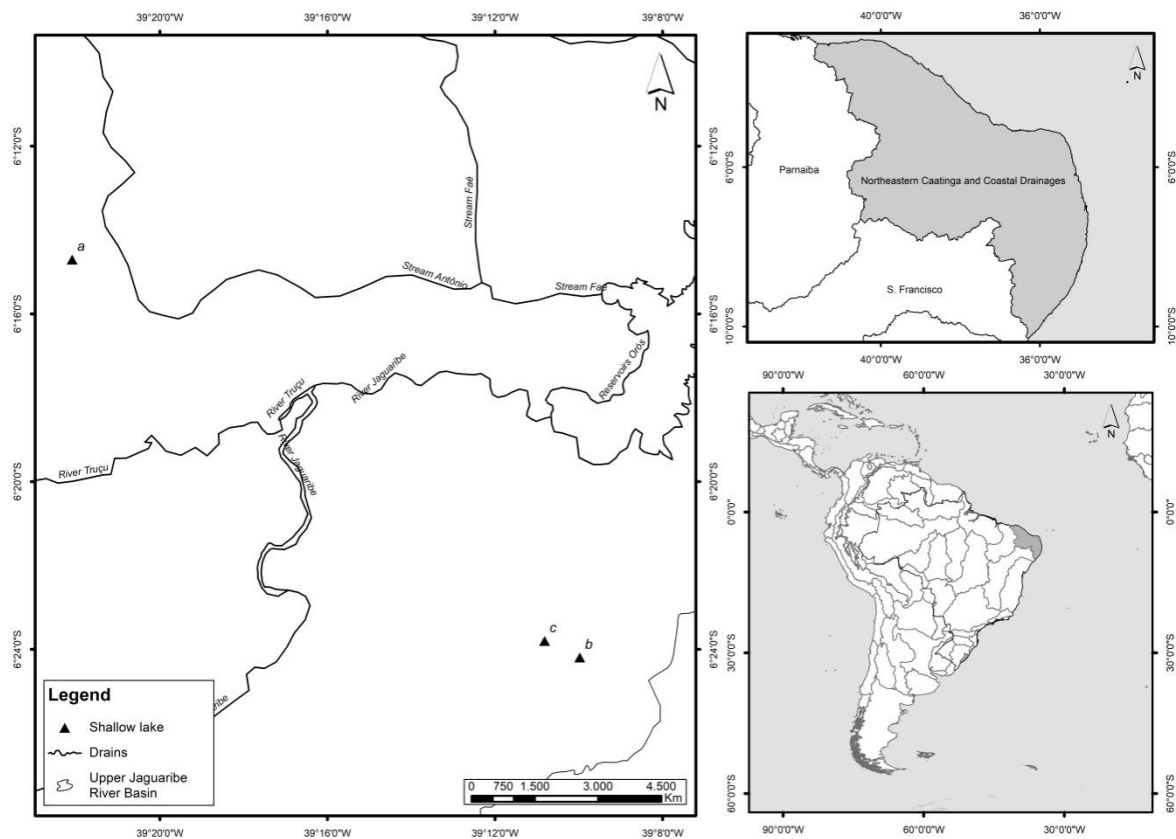


Figure S2. Sample design of data collection in permanent ponds of the semiarid.

○: lagoon; ● : collect points e sampling traits; ★: sampling traits, water and sediment.

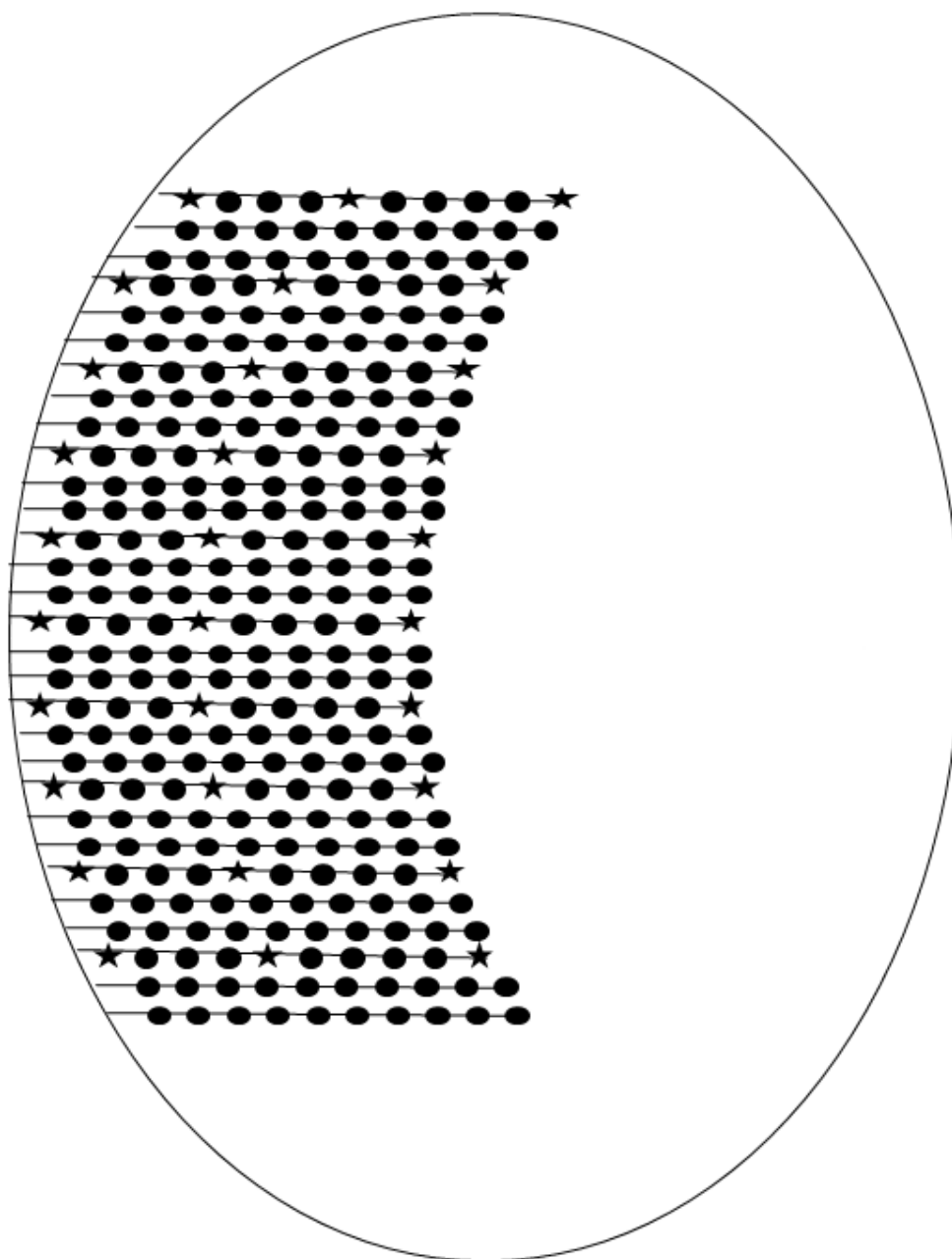


Table S1. Data matrix (species x traits) used in Cluster analysis of the rainy and dry periods of permanent pond Acopiara

Rainy	FS	RE	FE	RLF	Hel.	Phan	Ther	Cryp	Year	Pere	SAGP	SBGP	MPAG	Frag	Stol	Rhiz	Seed	Hydr	Anem	Zooc
Ugib	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1
Nlas	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1
Cdem	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
Nama	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1
Hamp	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0
Cype	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0
Saur	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
Lmin	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0
Wcol	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0
Dry																				
Nlas	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1
Cdem	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
Nama	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1
Saur	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
Ugib	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1

FS - Floating free submerged hydrophytes

RE - Rooted emerging hydrophytes

FE - Floating free emerging hydrophytes

RLF - Emerging hydrophytes rooted with floating leaves

Hel. – Helophytes Phan - hanerophyte

Ther - Therophyte

Crip – cryptophyte

SAGP -single apical growth point

SBGP - single basal growth point

MAGP - multiple apic growth points Frag -

Fragmentation

Stol - Stolons Rhiz - hizomes Seed – Seeds

Hydr - Hydrocoria

Anem - Anemocoria

Zooc - Zoocoria

Table S2. Data matrix (species x traits) used in Cluster analysis of the rainy and dry periods of permanent pond Alencar

Rainy	FS	RE	FE	RLF	Hel.	Phan	Ther	Cryp	Year	Pere	SAGP	SBGP	MPAG	Frag	Stol	Rhiz	Seed	Hydr	Anem	Zooc
Nlin	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1
Hamp	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0
Ehet	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1
Lmin	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0
Aflu	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0
Saur	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
Ugib	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1
Dry																				
Saur	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
Hamp	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0
Nlin	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1
Ugib	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1
Aflu	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0

FS - Floating free submerged hydrophytes

RE - Rooted emerging hydrophytes

FE - Floating free emerging hydrophytes

RLF - Emerging hydrophytes rooted with floating leaves

Hel. – Helophytes

Phan - Phanerophyte

Ther - Therophyte

Crip – cryptophyte

SAGP -single apical growth point

SBGP - single basal growth point

MAGP - multiple apic growth points

Frag - Fragmentation

Stol - Stolons

Rhiz - Rhizomes

Seed – Seeds

Hydr - Hydrocoria

Anem - Anemocoria

Zooc - Zoocoria

Table S3. Data matrix (species x traits) used in Cluster analysis of the rainy and dry periods of permanent pond Iguatu

Rainy	FS	RE	FE	RLF	Hel.	Phan	Ther	Cryp	Cham	Year	Pere	SAGP	SBGP	MPAG	Frag	Stol	Rhiz	Seed	Hy	Ane	Zooc
Lhel	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0
Hamp	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0
Aesc	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0
Cesc	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0
Nlin	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1
Pstr	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0
Ugib	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1
Cdem	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
Ehet	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1
Esub	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1
Lmin	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0
Saur	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
Ocub	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0
Dry																					
Nlin	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
Ugib	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Cdem	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0
Lhel	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Ocub	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0
Saur	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0
FS - Floating free submerged hydrophytes									Hel. - Helophytes			MAGP - multiple apic growth points				Stol - Stolons		Hydr - Hydrocoria Anem -			
RE - Rooted emerging hydrophytes									Phan - Phanerophyte			SAGP -single apical growth point				Rhiz - Rhizomes		Anemocoria			
FE - Floating free emerging hydrophytes									Ther -Therophyte			SBGP - single basal growth point				Seed - Seeds		Zooc - Zoocoria			
RLF - Emerging hydrophytes rooted with floating leaves									Crip -Cryptophyte			Frag - Fragmentation									

3 CAPÍTULO II - COMO A SAZONALIDADE INFLUENCIA A ESTRUTURA FUNCIONAL DE PLANTAS AQUÁTICAS NA REGIÃO SEMIÁRIDA BRASILEIRA?

Manuscrito submetido ao periódico Aquatic Ecology

(Impact Factor: 1.800)

<http://www.springerlink.com/openurl.asp?genre=journal&issn=1386-2588>

Qualis: A3

Como a sazonalidade influencia a estrutura funcional de plantas aquáticas na região semiárida brasileira?

Joemília Conceição Araújo Macêdo¹. Dayse Leone dos Santos Farias¹. Julia Caram Sfair¹. Lígia Queiroz Matias^{1*}

¹ Department of Biology, Center of Sciences, Federal University of Ceará, Fortaleza, CE, 60440-900, Brazil. ORCID 0000-0002-1026-0100

*Corresponding author: E-mail address: lqmatias@ufc.br, Fone +5588999833003

Resumo

A variação climática regional modifica os fatores ambientais locais de ambientes aquáticos que influenciam a composição e a diversidade funcional das comunidades de plantas aquáticas. Nós propomos que existe uma diminuição na diversidade funcional de plantas aquáticas em lagoas permanentes da região semiárida brasileira, de modo que, durante a estação seca, as plantas com os seguintes atributos seriam favorecidas: plantas de menor tamanho e índice morfológico menor, com um único ponto de crescimento apical, com formas flutuantes (emergentes e submersas), com forma de vida terófitica, propagação vegetativa e dispersão anemocórica. Nós analisamos três lagoas permanentes no Nordeste brasileiro, num total de 450 amostras por estação, em *quadrats* de dois metros quadrados ao longo de transectos. Nós utilizamos a média do atributo ponderado pela abundância das espécies (CWM) juntamente com coeficiente de Rao, visando a análise das mudanças de características nas comunidades associada à seleção ambiental e os padrões de convergência ou divergência destas. As populações mais abundantes durante o período seco apresentaram porte reduzido, predominado as hidrófitas livre flutuantes (submersas e emergentes), terófitas, com propagação por estolões e fragmentação. Portanto, plantas com determinados atributos são favorecidas, bem como há diminuição no valor da diversidade funcional na estação seca.

Palavras-Chave: diversidade funcional, lagoas rasas, região semiárida.

3.1 Introdução

A variação climática pode influenciar fatores bióticos locais, de maneira que afete a organização de comunidades e o funcionamento de ecossistemas (Suárez-Castro et al. 2018). Os eventos naturais relacionados ao clima são considerados distúrbios quando removem indivíduos ou diminuem a biomassa das comunidades ecológicas (Grime 1977). As comunidades são constantemente moldadas por estes eventos que podem ser sazonais (Lavorel et al. 2007) e que também selecionam características funcionais específicas ao meio ambiente em determinados períodos (Keddy 1992).

Nos ambientes aquáticos continentais, com a variação climática ao longo do ano, há flutuações no nível da água com a inundação na estação chuvosa a evaporação na seca que modificam os componentes abióticos destes ambientes, influenciando a diversidade taxonômica e funcional das plantas aquáticas ((Van der Valk 1981; Alahuhta et al. 2012; Mormul et al. 2015; Fischer et al. 2016). Isso porque, em comunidades de plantas aquáticas, a distribuição no tempo e no espaço das plantas no ambiente está constantemente relacionada às características morfológicas, fisiológicas e de história de vida das espécies (Keddy 1992). Dessa maneira, os traços (ou atributos funcionais) seguem a sazonalidade climática das lagoas temporárias.

Por exemplo, durante a estação chuvosa, o tamanho dos indivíduos tende a ser maior com o aumento da profundidade (Fu et al. 2014) e mais ramificadas com maior porte porque os ambientes são sem correnteza (Monção et al. 2012). Já a forma de crescimento tende a ser do tipo emergente (flutuantes livre e enraizada) ao final de inundações periódicas com maiores volumes de água no corpo hídrico, sendo mais abundantes nessas condições (Vander Valk 1981). Durante a estação chuvosa, com a coluna d'água maior e menor concentração de nutrientes, a reprodução sexuada, a dispersão hidrocórica e o ciclo de vida permanente são mais comuns (Willby et al. 2000).

Na região semiárida brasileira, as plantas aquáticas ocorrem em diversos ambientes, desde poças temporárias (Tabosa et al. 2012) a reservatórios permanentes (Paiva et al. 2012). A alternância entre estação favorável (chuvosa), em que ocorrem os maiores índices de precipitação pluviométrica aumentando o volume de água dos ambientes, diminuindo a concentração de nutrientes em relação

à estação desfavorável (seca), modificam a estrutura das comunidades de plantas aquáticas que ocorrem nestes ambientes, impulsionando a alternância de populações (Ferreira et al. 2015). Porém, a diversidade em nível de atributos funcionais das espécies, relacionados alternância de período chuvoso e seco da região, não foi ainda esclarecida nestes ambientes semiáridos.

Partindo do pressuposto que a diversidade funcional de comunidades vegetais em função da variação ambiental permite a relação da distribuição de valores de traços de espécies em uma comunidade (Grime 1998; 2006; Díaz e Cabido 2001), nos perguntamos se existe mudança na composição e diversidade funcional de plantas aquáticas entre as estações chuvosa e seca, em lagoas permanentes da região semiárida brasileira. Considerando a estação seca, com habitat reduzido pela regressão e modificação dos componentes abióticos da lâmina d'água, provavelmente, como o aumento na concentração de nutrientes, prevemos uma diminuição na diversidade funcional em relação à estação chuvosa. Nossa predição é que as plantas apresentariam menor porte, maior ocorrência de formas flutuantes (emergentes e submersas), e terofíticas, com propagação vegetativa e dispersão anemocórica na estação seca.

3.2 Material e Métodos

3.2.1 Área de estudo

Três lagoas permanentes situados no Nordeste brasileiro (lago Acopiara: 6°14'41,93" S 39°22'5,78" O, lago Alencar: 6°24'11,50" S 39°9'58,65" O, lago Iguatu: 6°23'47,82" S 39°10'49,09" O) foram analisadas. Estas lagoas possuem menos de um hectare de área, são formados e abastecidos apenas pelo escoamento superficial das águas das chuvas que se acumulam nas depressões do relevo. Estas ondulações no relevo e o solo pouco permeável, dão origem a estes ambientes, que segundo Junk et al. (2014), são classificados como zonas úmidas situadas em pequenas depressões da paisagem. Com forma oval, sem presença de reentrâncias nas suas margens, atingem profundidade máxima de cinco metros durante os picos pluviométricos da estação chuvosa e um metro na estação seca.

A pluviometria dessa região é composta por períodos da pré-estação chuvosa (novembro e dezembro) caracterizada por volumes pluviométricos abaixo de 50 mm

e, pela estação chuvosa (janeiro a maio) em que se concentram os maiores volumes pluviométricos, sendo março e abril os meses mais chuvosos. Historicamente, essas médias anuais não ultrapassam os 927,3 (mm/ano) (Funceme 2017). A estação seca estende-se de junho a outubro, caracterizada por baixa ocorrência ou nenhum registro de chuva e as temperaturas diurnas podem atingir 38°-39°C (Funceme 2017).

O clima da região é semiárido, com altas temperaturas e incidência luminosa o ano inteiro, elevados índices de evaporação e imprevisibilidade sazonal (BSh, segundo a classificação de Köppen-Geiger) (Alvares et al. 2013), uma vez que o volume das chuvas oscilam influenciando no volume de água dos lagos rasos. As amostragens foram realizadas em 2016 nos meses de março e abril, que registraram os maiores volumes pluviométricos. E em setembro e outubro, nos meses da estação seca. O ano de 2016 não foi um ano que apresentou padrão pluviométrico semelhante às médias históricas (927,3 mm/ano) (Funceme 2016).

3.2.2 Amostragem da flora aquática

Um total de 15 transectos de 20 m de comprimento, paralelos e equidistantes em 2 m foram estabelecidos perpendiculares à margem e em direção à região limnética das lagoas, nos dois períodos. Ao longo de cada transecto, 10 pontos de 2 m² (quadrat 2mx2m) foram amostrados, de modo a obter um total de 150 *quadrats* em cada lago, totalizando 450 amostras por estação. Na estação chuvosa, a profundidade variou desde menos de 0,5 m próxima à margem até 2 m na porção distal do transecto, contemplando a faixa de ocorrência das assembleias, devido à limitação da ocorrência das plantas em relação à profundidade (Fu et al. 2014a). Na estação seca, a variação foi de solos encharcados nos pontos iniciais dos transectos próximos a margem, até um metro na porção distal dos transectos.

A amostragem das assembleias foi realizada considerando todo o *quadrat*, de 2 m² em 2 m² (*quadrat* 1: 0-2; *quadrat* 2: 2.1-4.0; *quadrat* 3: 4.1-6.0; *quadrat* 4: 6.1-8.0; *quadrat* 5: 8.1-10.0; *quadrat* 6: 10.1-12.0; *quadrat* 7: 12.1-14.0; *quadrat* 8: 14.1-16.0; *quadrat* 9: 16.1-18.0; *quadrat* 10: 19.1-20.0), em que todas as espécies identificadas nos *quadrats* foram analisadas quanto às características dos traços funcionais e registradas quanto a sua ocorrência nos *quadrats* ao longo dos transectos (Fig 1).

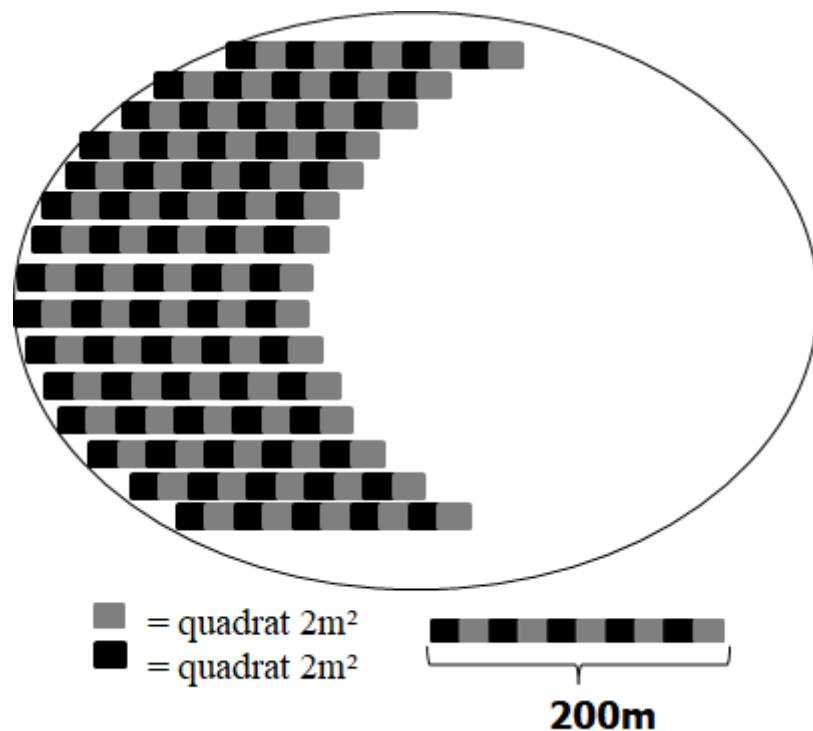


Fig.1 Amostragem da flora aquática por meio de quadrats em transecções nas três áreas analisadas

Todas as espécies amostradas foram coletadas e herborizadas pelas técnicas usuais (Haynes, 1984; Bridson e Forman 1998), posteriormente identificadas e depositadas no Herbário EAC. A identificação taxonômica foi realizada utilizando literatura especializada (Cook, 1996). A terminologia taxonômica e abreviaturas de nomes de autores estão de acordo com o International Plant Names Index (IPNI 2018) e Angiosperm Phylogeny Group (APG IV 2016).

3.2.3 Atributos funcionais

Os traços analisados nas espécies estão relacionados ao porte com os traços de tamanho (cm) e de índice morfológico ($(\text{size} + \text{lateral extension})/2$ (cm²) (Willby et al. 2000); a ocupação do ambiente com as formas de crescimento (hidrófita submersas enraizadas, hidrófitas emergente enraizada, hidrófitas emergentes enraizada com folhas e/ou caules flutuantes, hidrófitas submersas livre-flutuantes, hidrófitas emergentes flutuantes livres e helofitas, seguindo Cook (1996) as características fitoclimáticas, utilizando as formas de vida de Raunkiaer (1934): fanerófito, terófito, criptófito, hemicriptófitos e caméfito; quanto a arquitetura das plantas: considerando a disposição dos pontos de crescimento vertical e horizontal das plantas conforme Monção et al. (2012): único ponto de crescimento apical, único ponto de crescimento basal, múltiplos pontos de crescimento apical; à dispersão das espécies: considerando a presença de propágulos de dispersão vegetativa por fragmentação, estolões, rizomas; e por propagação reprodutiva indicada pela presença de frutos com sementes. Estas, por sua vez, foram analisadas quanto às síndromes de dispersão: hidrocoria, anemocoria ou zoocoria.

Os traços de tamanho, e a extensão lateral dos indivíduos utilizados para o cálculo do índice morfológico, foram medidos por meio de uma fita métrica *in situ*. Assim como os pontos de crescimento da arquitetura caulinar e a presença dos propágulos reprodutivos, também foram analisados *in situ*. As informações obtidas *in situ* foram complementadas pela literatura específica (Grace 1993; Bell e Bryan 1991; Cornelissen et al. 2003; Klimesova e Bello 2009; Pérez-Harguindeguy et al. 2013; Jitka e Francesco 2009).

3.2.4 Análises dos dados

Considerando a ocorrência das espécies ao longo dos transectos em cada área e em cada período, construímos matrizes (quadrat x espécie) de frequência, para a estação chuvosa e para a estação seca, em cada lagoa. Assim como também, para a descrição dos traços, construímos matrizes (espécie x traços) de valores mistos (contínuos e categóricos).

A diversidade funcional foi calculada cruzando as duas matrizes ([local x espécie]x[espécie x traços]) para obter o CWM que é o valor médio ponderado do atributo e quantifica o traço funcional de uma determinada espécie, sendo esta, a média dos valores presentes na comunidade, ponderada pela abundância relativa da

espécie (Garnier et al. 2004). E calculamos também o Rao, baseado no índice da entropia quadrática de Rao (Rao 1982), que reflete a dissimilaridade entre as espécies. Para isto, nós usamos o pacote *library* (FD) utilizando a distância de Gower para dados mistos. Tanto o CWM quanto o Rao foram calculados no R v. 3.4.4 (R Core Team, 2018).

Nós calculamos a média total dos valores do CWM dos traços e o desvio padrão e calculamos, através de Paired t-tests, a diferença do CWM de cada traço entre as duas estações. Da mesma forma, calculamos a média e o desvio padrão do Rao e, através de Paired t-tests, nós calculamos a diferença entre os períodos. Estas análises foram realizadas no programa estatístico Past 2.17 (Hammer et al. 2001).

3.3 Resultados

3.3.1 Composição da flora aquática

A flora aquática registrada nas três áreas amostradas foi constituída por 18 espécies na estação chuvosa e 10 na estação seca (Tabela 1). Acopiara teve nove espécies, Alencar, sete espécies e Iguatu, 13 espécies (Tabela 1). Na estação seca, Acopiara e Alencar apresentaram cinco espécies cada e a lagoa Iguatu seis espécies (Tabela 1).

Table 1 Lista das espécies de plantas aquáticas nas lagoas Acopiara, Alencar e Iguatu nos períodos chuvoso e seco. Os números indicam a abundância das espécies nos respectivos períodos.

Lagoa espécies	Período	
	Chuvoso	Seco
Acopiara		
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	189	175
<i>Cyperus</i> sp.	5	-
<i>Hymenachne amplexicaule</i> (Rudge) Nees	9	-
<i>Lemna minuta</i> Kunth.	28	-
<i>Nymphaea amazonum</i> Mart. & Zucc.	132	63
<i>Nymphaea lasiophylla</i> Mart. & Zucc.	145	62
<i>Salvinia auriculata</i> Aubl.	75	90
<i>Utricularia gibba</i> L.	41	50
<i>Wolffia columbiana</i> Karsten	12	-
Alencar		
<i>Aeschynomene fluminensis</i> Vell.	3	29
<i>Eichhornia heterosperma</i> Alexander	8	-
<i>Hymenachne amplexicaule</i> (Rudge) Nees.	59	20
<i>Lemna minuta</i> Kunth.	1	-
<i>Nymphaea lingulata</i> Mart. & Zucc	147	117
<i>Salvinia auriculata</i> Aubl.	5	7
<i>Utricularia gibba</i> L.	1	79
Iguatu		
<i>Aeschynomene</i> sp. L.	6	-
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	3	2
<i>Cyperus esculentus</i> L.	5	-
<i>Echinodorus subalatus</i> (Mart.) Griseb.	103	-
<i>Eichhornia heterosperma</i> Alexander	2	-
<i>Hymenachne amplexicaule</i> (Rudge) Nees.	20	-
<i>Lemna minuta</i> Kunth.	2	-
<i>Ludwigia helminthorrhiza</i> (Mart.)	128	73
<i>Nymphaea lingulata</i> Mart. & Zucc	65	64
<i>Oxycaryum cubense</i> Palla	3	150
<i>Pistia stratiotes</i> L.	1	-
<i>Salvinia auriculata</i> Aubl.	8	7
Abundância total de espécies	1207	1136
Total de espécies	18	10

3.3.2 Estrutura funcional

A diferença representada pelo teste-t entre as estações seca e chuvosa na lagoa Acopiara foi representada pelos atributos quantitativos de tamanho e índice morfológico e, para os qualitativos de hidrófitas emergentes flutuantes livres, de

fanerófitas, de terófitas, com múltiplos pontos de crescimento apical, fragmentação, e dispersão por sementes e zoocoria (Tabela 2). Além disto, os atributos de hidrófitas emergentes flutuantes livres, de fanerófitas, de terófitas, com múltiplos pontos de crescimento apical e fragmentação foram maiores na estação seca (Tabela 2). Na estação chuvosa, a dispersão por semente e zoocoria foi maior (Tabela 2). O tamanho dos indivíduos foi menor no período seco com o índice morfológico maior (Tabela 2). Os demais traços não apresentaram diferença entre os períodos.

Tabela 2 Média e o desvio padrão do CWM das características funcionais das plantas aquáticas utilizadas neste estudo e os resultados da lagoa Acopiara. Teste-t do CWM entre as estações chuvosa e seca

Traço funcional de planta aquática	Tipo de dados	Estados	Chuvoso		Seco		Teste-t
			Média	Desv.Padrão	Média	Desv.Padrão	
Tamanho	Quantitativo	(cm)	76.28	21.51	46.93	30.33	8.69*
Índice Morfológico	Quantitativo	(size+lateral extension)/2(cm ²)	71.28	24.20	87.99	60.83	-3.06*
Formas de crescimento	Binário	Hidrófitos submersos enraizados	-	-	-	-	-
		Hidrófitos emergentes enraizados	0.01	0.12	0	0	0.15
		Hidrófitos emergentes enraizados com folhas flutuantes	0.63	0.48	0.59	0.49	0.67
		Hidrófitos submersos livre flutuantes	0.18	0.39	0.24	0.43	-128
		Hidrófitos emergentes livres flutuantes	0.05	0.23	0.14	0.35	-2.70*
		Helófitas	0.00	0.08	0	0	-1
Formas de vida	Binário	Fanerófitas	0.04	0.21	0.13	0.34	2.65*
		Terófitas	0.18	0.39	0.28	0.45	-2.16*
		Criptófitas	0.62	0.49	0.54	0.49	1.36
		Hemicriptófitas	-	-	-	-	-
		Camefitas	-	-	-	-	-
Ciclo de vida	Binário	Anual (Year),	0.24	0.43	0.28	0.45	-0.68
		Perene (Pere)	0.74	0.44	0.69	0.46	1.11
Arquitetura caulinar	Binário	Único ponto de crescimento apical	0.02	0.14	0	0	-1.74
		Único ponto de crescimento basal	0.62	0.49	0.59	0.49	0.45
		Múltiplos pontos de crescimento apical	0.26	0.44	0.49	0.49	-2.88*
Modo de dispersão	Binário	Fragmentação	0.20	0.41	0.40	0.49	-3.57*
		Estolões	0.03	0.18	0.39	0.19	4.50*
		Rizomas	0.64	0.48	0.56	0.49	1.19
		Sementes	0.76	0.42	0.56	0.49	3.68*
Dispersão de sementes	Binário	Hidrocoria	0.28	0.45	0.49	0.39	1.90
		Anemocoria	0.02	0.14	0	0	-1.74
		Zoocoria	0.68	0.47	0.54	0.49	2.26*

* = significativo; *t* com grau de liberdade (n-1).

Na lagoa Alencar, o tamanho e de índice morfológico foram menores na estação seca, evidenciando um menor porte das espécies neste período (Tabela 3). Os atributos qualitativos de hidrófitas submersas livre-flutuantes, de terófitas com múltiplos pontos de crescimento apical e propagação por estolões foram maiores na estação seca (Tabela 3). E os atributos de um único ponto de crescimento apical e sementes foram maiores na estação chuvosa (Tabela 3). Os demais atributos não apresentaram variação significativa.

Tabela 3 Média e o desvio padrão do CWM das características funcionais das plantas aquáticas utilizadas neste estudo e os resultados da lagoa Alencar. Teste-t do CWM entre as estações chuvosa e seca

Traço funcional de planta aquática	Tipo de dados	Estados	Chuvoso		Seco		Teste-t
			Média	Desv.Padrão	Média	Desv.Padrão	
Tamanho	Quantitativo	(S) (cm)	39.42	38.61	15.89	21.33	6.61*
Índice Morfológico	Quantitativo	(cm)	46.50	23.26	6.20	8.58	20.66*
Formas de crescimento	Binário	(size+lateral extension)/2(cm ²)	-	-	-	-	-
		Hidrófitos submersos enraizados	0.09	0.28	0.05	0.22	1.09
		Hidrófitos emergentes enraizados	0.76	0.42	0.78	0.41	-0.54
		Hidrófitos emergentes enraizados com folhas flutuantes	0.00	0.00	0.12	0.32	-4.50*
		Hidrófitos submersos livre flutuantes	0.01	0.08	0.01	0.11	0.57
		Hidrófitos emergentes livres flutuantes	0.01	0.11	0	0	-1.41
Formas de vida	Binário	Helófitas	0.01	0.08	0.01	0.11	0.57
		Fanerófitas	0.10	0.30	0.18	0.39	-2.22*
		Terófitas	0.76	0.42	0.78	0.41	-0.38
		Criptófitas	-	-	-	-	-
		Hemicriptófitas	-	-	-	-	-
Ciclo de vida	Binário	Camefitas	0.09	0.29	0.18	0.38	-2.37*
		Anual (Year),	0.77	0.42	0.78	0.41	-0.13
Arquitetura caulinar	Binário	Perene (Pere)	0.09	0.29	0.03	0.18	2.08*
		Único ponto de crescimento apical	0.76	0.42	0.76	0.76	-0.12
		Único ponto de crescimento basal	0.01	0.08	0.18	0.39	-5.47*
Modo de dispersão	Binário	Múltiplos pontos de crescimento apical	0.01	0.11	0.03	0.18	-1.13
		Fragmentação	0.09	0.29	0.16	0.37	-2.06*
		Estolões	0.76	0.42	0.76	0.42	-0.12
		Rizomas	0.96	0.19	0.86	0.34	2.96*
Dispersão de sementes	Binário	Sementes	0	0	0.03	0.18	1.53
		Hidrocoria	0.09	0.29	0.04	0.21	-1.53
		Anemocoria	0.77	0.42	0.90	0.29	-3.15*

* = significativo; t com grau de liberdade (n-1).

Na lagoa Iguatu, o tamanho e o índice morfológico tiveram valores reduzidos no período seco, indicando menor porte das plantas neste período (Tabela 4). Os atributos qualitativos maiores na estação chuvosa foram plantas helófitas e caméfitas, com múltiplos pontos de crescimento apical e propagação por rizomas, sementes e hidrocoria (Tabela 4). As características mais abundantes na estação seca foram as plantas hidrófitas submersas livre flutuantes, terófitas, com um único ponto e crescimento apical e propagação por estolões e anemocoria (Tabela 4). Os demais atributos não apresentaram variação significativa.

Tabela 4 Média e o desvio padrão do CWM das características funcionais das plantas aquáticas utilizadas neste estudo e os resultados da lagoa Iguatu. Teste-t do CWM entre as estações chuvosa e seca

Traço funcional de planta aquática	Tipo de dados	Estados	Chuvoso		Seco		Teste-t
			Média	Desv.Padrão	Média	Desv.Padrão	
Tamanho	Quantitativo	(cm)	26.59	26.97	12.60	13.81	-6.13*
Índice Morfológico	Quantitativo	(size+lateral extension)/2(cm ²)	35.77	23.21	19.12	20.73	6.71*
Formas de crescimento	Binário	Hidrófitos submersos enraizados	-	-	-	-	-
		Hidrófitos emergentes enraizados	0.22	0.41	0.15	0.36	1.55
		Hidrófitos emergentes enraizados com folhas flutuantes	0.10	0.30	0.11	0.31	0.39
		Hidrófitos submersos livre flutuantes	0	0	0.28	0.45	7.73*
		Hidrófitos emergentes livres flutuantes	0	0.08	0.	0.08	0
		Helófitas	0.04	0.19	0	0	-2.49*
Formas de vida	Binário	Fanerófitas	0	0.08	0	0	-1
		Terófitas	0.04	0.21	0.28	0.45	5.91*
		Criptófitas	0.35	0.47	0.28	0.45	-1.29
		Hemicriptófitas	-	-	-	-	-
		Camefitas	0.32	0.47	0.10	0.30	-4.76*
Ciclo de vida	Binário	Anual (Year),	0.38	0.48	0.73	0.44	5.79*
		Perene (Pere)	0.36	0.48	0.47	0.50	1.95
Arquitetura caulinar	Binário	Único ponto de crescimento apical	0.04	0.21	0.26	0.44	5.50*
		Único ponto de crescimento basal	0.35	0.47	0.28	0.45	-1.29
		Múltiplos pontos de crescimento apical	0	0	0.36	0.48	9.28*
Modo de dispersão	Binário	Fragmentação	0.02	0.14	0	0.08	-1
		Estolões	0.04	0.21	0.47	0.50	9.54*
		Rizomas	0.34	0.47	0.12	0.32	5.05*
		Sementes	0.54	0.50	0	0	13.22
Dispersão de sementes	Binário	Hidrocoria	0.36	0.48	0.1	0.30	5.56*
		Anemocoria	0.05	0.22	0.14	0.34	-2.45*
		Zoocoria	0.34	0.47	0.34	0.49	-1.21

* = significativo; t com grau de liberdade (n-1).

A diversidade foi maior no período chuvoso representadas por um maior Rao nas lagoas Acopiara e Iguatu, indicando maior dissimilaridade entre as espécies (Tabela 5). Porém, na lagoa Alencar, o Rao foi maior na estação seca, apresentando maior diversidade (Tabela 5).

Tabela 5 Resultado do *p*-valor do teste-t utilizando o resultado do Rao comparando os períodos chuvoso e seco de cada lagoa.

Lagoa	Chuvoso		Seco		Teste-t
	Média	Des. Padrão	Média	Desv. Padrão	
Acopiara	1462.47	6.37	1114.39	6.89	2.87*
Alencar	303.03	4.50	536.90	5.19	-2.80*
Iguatu	899.88	5.88	413.83	4.89	5.68*

3.4 Discussão

A sazonalidade pluviométrica da região semiárida influenciou a diversidade funcional das plantas aquáticas em lagoas permanentes, de modo que o perfil de atributos foi diferente entre os períodos chuvoso e seco. A diversidade funcional foi maior na estação chuvosa, indicando que há um aumento de funções nessa estação devido à maior disponibilidade de espaço e nutrientes. Entretanto, em uma das lagoas a maior diversidade funcional ocorre na estação seca, provavelmente porque há uma redução de similaridade entre os pares de espécies. De forma geral, na estação chuvosa há predomínio de plantas maiores que se dispersam por sementes, enquanto que na estação seca, há predomínio de terófitos, com múltiplos pontos de crescimento apical e com estolões.

Na estação chuvosa, houve predomínio na produção de sementes nas três áreas analisadas, enquanto que na estação seca, a reprodução vegetativa foi maior com aumento na emissão de estolões. A produção de sementes pelas plantas e os meios sexuais de reprodução estão associados à maior disponibilidade de recurso, já a reprodução vegetativa, que é comum em espécies de plantas aquáticas, é um modo de reprodução associado às condições com menor disponibilidade de recursos e mais estressantes (Eckert et al. 2016).

Durante a estação chuvosa, a coluna d'água chegando a 5m, há o estabelecimento de plantas maiores. Segundo Fu et al. (2014b), o tamanho dos indivíduos está associado a profundidade dos ambientes, pois, a variação funcional

do atributo está diretamente relacionada com a disponibilidade de recurso e de espaço. Por exemplo, as *Nymphaea*, plantas emergentes enraizadas com folhas flutuantes, foram mais abundantes na estação chuvosa. Essas plantas podem utilizar melhor os recursos do ambiente, porque possuem uma faixa de crescimento variado, podendo ser encontradas em diversas profundidades (0.5 – 3m) (Spence 1982). Assim como o aumento da profundidade favorece além da alocação de biomassa para as folhas, o comprimento do pecíolo que é significativamente maior com o aumento do nível da água (Richards et al. 2011).

Um perfil de atributos na estação seca foi definido pelo predomínio de plantas pequenas, terofíticas, ramificadas com múltiplos pontos de crescimento apical e com emissão de estolões. A espécie *U. gibba* é uma espécie submersa flutuante livre que aumentou consideravelmente a sua abundância na estação seca, quando há maiores concentrações de nutrientes na água e/ou no sedimento dos lagos (McCann 2016). As espécies de *Utricularia* aquáticas também possuem emissão de estolões, dependendo de fragmentos vegetativos para reprodução e dispersão (Porembski et al. 2006). Além disso, os estolões são um modo de reprodução vegetativa que garantem a sobrevivência em ambientes aquáticos sazonais, pois permitem a fixação das plantas e os ajustes às modificações espaciais que são constantes durante a expansão e regressão da lâmina d'água (Grace 1993).

Os múltiplos pontos de crescimento apical, predominantes na estação seca, refletem a ramificação das espécies e a ocupação do espaço horizontal da lâmina d'água (Monção et al. 2012). As maiores concentrações de nutrientes na água, também favorecem o crescimento dessas espécies flutuantes que se desenvolvem lateralmente e ocupam o espaço horizontal dos lagos (McCann 2016) como as espécies *S. auriculata* e *U. gibba* que tiveram maior abundância nessa estação. Com a ausência de chuva que resulta na diminuição da coluna d'água, há uma maior concentração de nutrientes e redução do espaço e a competição tende a ser maior (McCreary 1991; Seto et al. 20013). Dessa maneira, plantas que investem em crescimento lateral e crescimento vegetativo, podem ser superiores competitivamente e dominar esses ambientes (Grace 1993).

A predominância de terófitos, ou seja, plantas anuais que crescem e se reproduzem em uma única estação favorável ao seu desenvolvimento e são encontradas nos ambientes mais áridos e quentes (Raunkiaer 1934), é comum em

lagoas sazonais semiáridas (Tabosa et al. 2012), principalmente durante a estação seca (Ferreira et al. 2015). Isso porque a maior proteção da gema (Raunkiaer 1934) permite que suportem as altas temperaturas e o maior déficit hídrico quando há redução da lâmina d'água (Rooyen et al. 1990). Por exemplo, a espécie *U. gibba* e *A. fluminensis* que foram mais abundantes na estação seca. Porém, os terófitos *H. amplexicaule* e *C. demersum* estiveram presentes principalmente na estação chuvosa, constatando assim a característica dos terófitos de completar o seu ciclo em uma única estação favorável, seja ela chuvosa ou seca. Tabosa et al. (2012) também evidenciaram terófitos que só ocorreram no início e durante a estação chuvosa (por exemplo *Echinochloa colona*, *Heliotropium elongatum*, *Callisia filiformis*) e terófitos que ocorreram no início e durante a estação seca (*Apalante granatensis*, *Paspalum orbiculatum*, *Utricularia hydrocarpa*). Segundo os autores, a variação sazonal das chuvas é a principal variável que influencia a ocorrência dos terófitos em lagoas rasas, mas, a temperatura média anual e a temperatura média do trimestre mais chuvoso do ano na região semiárida, também influenciam a ocorrência dessas formas de vida nestes ambientes.

Ao constatamos que a maior diversidade funcional ocorreu no período chuvoso nas lagoas Acopiara e Iguatu, sendo este o período de maior número de espécies nas três lagoas, o que poderia explicar a maior variação nas funções (i.e., maior diversidade funcional). Porém, na lagoa Alencar, a diversidade funcional foi maior na estação seca, com menor número de espécies. Provavelmente, a maior abundância das espécies *A. fluminensis* e *U. gibba* pode ter levado a uma maior variação dos atributos funcionais, uma vez que as espécies possuem formas de crescimento distintas, emergente enraizada e submersa flutuante livre, respectivamente (Mota e Zappi 2018, Hartmann et al. 2019) e ocupam diferentes espaços da lagoa. Nós registramos também que *E. heterosperma* e *L. minuta* não ocorreram na seca, isso pode ter contribuído para uma menor similaridade entre os pares de espécies, aumentando significativamente a dissimilaridade. As funções diferenciadas, além de aumentar a dissimilaridade entre as espécies, também contribuem para uma maior diversidade funcional (Laliberté e Legendre 2009).

Em conclusão, podemos constatar que a sazonalidade climática de regiões semiáridas tropicais influencia a comunidade de plantas aquáticas devido a mudanças em atributos funcionais e na diversidade funcional. A sazonalidade das chuvas favorece o maior tamanho dos indivíduos e a reprodução sexuada, enquanto

que na estação seca plantas com atributos relacionados ao menor porte dos indivíduos, às estratégias de resistência e colonização por reprodução vegetativa são favorecidos. A diversidade funcional tende a ser maior na estação chuvosa, quando há maior disponibilidade de recurso, com exceção da Lagoa Alencar, provavelmente porque espécies com estratégias diferentes na aquisição de recurso e reprodução são favorecidas, devido a seleção de espécies funcionalmente distintas, que reduziu a similaridade entre os pares de espécies.

Referências

Alahuhta J, Kanninen A, Vuori KM (2012) Response of macrophyte communities and status metrics to natural gradients and land use in boreal lakes. *Aquat Bot* 103: 106–114. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2012.07.003>

Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC et al (2014) Koppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, 22(6):711–728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>

APG IV (2016) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Bot. J.* 181:1–20

Bell AD, Bryan A (1991) *Plant Form: An Illustrated Guide to Flowering Plant Morphology*. Publisher: Oxford University Press. <https://doi.org/10.2307/2807042>

Bridson D, Forman L (1998) *The herbarium handbook*. Kew: Royal Botanical Garden, Kew

Botta-Dukat Z (2005) Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *J Veg Sci* 16:533–540. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02393.x>

Cook CDK (1996) *Aquatic plant book*. Amsterdam/New York: SPB Academic Publishing

Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E et al (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 51: 335-380. <https://doi.org/10.1071/BT02124>

Díaz S, Cabido M (2001) Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16:646–655. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2)

Díaz S, Lavorel S, de Bello F, Quetier F, Grigulis K, Robson TM (2007) Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proc Natl Acad Sci USA* 104:20684–20689. <http://www.jstor.org/stable/25450961>

Eckert CG, Dorken ME, Barrett SCH (2016) Ecological and evolutionary consequences of sexual and clonal reproduction in aquatic plants. *Aquat. Bot.* 135:46–61. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2016.03.006>

Ferreira FS, Tabosa AB, Bemvindo GR et al (2015) Spatiotemporal ecological drivers of an aquatic plant community in a temporary tropical pool. *J. of Aird Env.* 115: 66-72. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2015.01.001>

Fischer FM, Wright AJ, Eisenhauer N et al (2016) Plant species richness and functional traits affect community stability after a flood event. *Phil Trans R Soc B* 371:20150276. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0276>

Fu H, Zhong J, Yuan G et al (2014a) Functional traits composition predict macrophytes community productivity along a water depth gradient in a freshwater lake. *Ecology and Evolution* 4: 1516–1523. <https://doi.org/10.1002/ece3.1022>

Fu H, Zhong J, Yuan G (2014b) Trait-based community assembly of aquatic macrophytes along a water depth gradient in a freshwater lake. *Freshwater Biol* 59:2462–2471. <https://doi.org/10.1111/fwb.12443>

Funceme (2017) Gráfico de chuva dos postos pluviométricos. <http://www.funceme.br/index.php/areas/tempo/grafico-de-chuvas-dos-postos-pluviometricos>. Accessed November 13, 2017

Garnier E, Cortez J, Billes G, Navas ML, Roumet C, Debussche M, Laurent G, Blanchard A, Aubry D, Bellmann A, Neill C, Toussaint JP (2004) Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85:2630– 2637. <http://www.jstor.org/stable/3450259>

Grace JB (1993) The adaptive significance of clonal reproduction in angiosperms: a aquatic perspective. *Aquat. Bot.* 44:159 -180. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(93\)90070-D](https://doi.org/10.1016/0304-3770(93)90070-D)

Grime, J.P. (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *J. Ecol.* 86:902–906. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00306.x>

Grime, J.P. (2006) Trait convergence and trait divergence in the plant community: mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*, **17**, 255–260. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02444.x>

Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD (2001) Past: Paleontological Statistics Software Package for education and data analysis. *Palaeontol Electronica* 4:1-9. https://doi.palaeoelectronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm

Hartmann LS, Rodrigues RS, Flores AS (2019) *Aeschynomene* (Leguminosae-Papilionoideae) in the state of Roraima, Brazil. *Rodriguésia* 70: e04082017. <http://dx.doi.org/10.1590/2175-7860201970071>

Haynes RR, Holm-Nielsen LB (1984) Techniques for collecting aquatic and marsh plants. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 71:229–231. <https://doi.org/10.2307/2399065>

IPNI, 2018. The International Plant Names Index. <http://www.ipni.org>.

Keddy P.A. (1992) A pragmatic approach to functional ecology. *Functional Ecology*, 6, 621–626. <https://www.jstor.org/stable/2389954>

Klimesova J, Bello F (2009) CLO-PLA: The database of clonal and bud bank traits of Central European flora. *J. Veg. Sci.* 20: 511–516. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01050.x>

Jitka K, Francesco B (2009) CLO-PLA: the database of clonal and bud bank traits of Central European flora. *Journal of Vegetation Science* 20: 511–516. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01050.x>

Junk WJ, Piedade MTF, Lourival R et al (2014) Brazilian wetlands: their definition, delineation, and classification for research, sustainable management, and protection. *Aquat. Conserv.* 24: 5-22. <https://doi.org/10.1002/aqc.2386>

Lavorel S, Grigulis K, McIntyre S, Garden D, Williams N, Dorrough J, Berman S, Qué'tier F, Thé'bault A, Bonis A (2008) Assessing functional diversity in the field—methodology matters! *Funct Ecol* 22:134–147. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01339.x>

Mason NWH, Mouillot D, Lee WG, Wilson JB (2005) Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111:112–118. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x>

Scheffer M, Szabo S, Gragnani A, van Nes EH, Rinaldi S, Kautsky N, Franken RJM (2003) Floating plant dominance as a stable state. *PNAS* 100(7):4040–4045. <https://doi.org/10.1073/pnas.0737918100>

Laliberté E, Legendre P (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91(1):299–305. <https://doi.org/10.1890/08-2244.1>

Marengo JA, Alves LM, Alvala RCS et al (2017) Climatic characteristics of the 2010–2016 drought in the semiarid Northeast Brazil region. *An Acad Bras Cienc* 90:1973–1985. <https://doi.org/10.1590/0001-3765201720170206>

McCann MJ (2016) Evidence of alternative states in freshwater lakes: A spatially-explicit model of submerged and floating plants. *Ecol. Mod.* 337:298–309. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.07.006>

McCreary NJ (1991) Competition as a mechanism of submersed macrophyte community structure. *Aquat Bot.* 41(1-3): 177–193. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(91\)90043-5](https://doi.org/10.1016/0304-3770(91)90043-5)

Monção FS, Santos AM, Bini LM (2012) Aquatic macrophyte traits and habitat utilization in the Upper Paraná River floodplain. Brazil. *Aquat. Bot.* 102:50–55. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2012.04.008>

Mormul RP, Esteves FA, Farjalla VF (2015) Space and seasonality effects on the aquatic macrophyte community of temporary Neotropical upland lakes. *Aquat Bot* 126: 54-59. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2015.06.007>

Mota NFO, Zappi DC (2018) Flora of the canga of Serra dos Carajás, Pará, Brazil: Lentibulariaceae. *Rodriguésia* 69(1): 119-132. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201869110>

Paiva JRA, Matias LQ, Martins FR, et al. (2014) Does distance between aquatic plant assemblages matter in defining similarity between them during high water-level periods? *Lakes and Reservoirs. Research and Management* 19: 37-45. <https://doi.org/10.1111/lre.12051>

Pedro, F., L. Maltchick & I. Bianchini-Jr, 2006. Hydrologic cycle and dynamics of aquatic macrophytes in two intermittent rivers of the semi-arid region of Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 66: 575–585. <http://www.scielo.br/pdf/bjb/v66n2b/30146.pdf>

Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E et al (2013) New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61: 167-234. <https://doi.org/10.1071/BT12225>

Petchey OL, Gaston KJ (2002) Functional diversity (FD), species richness, and community composition. *Ecol Lett* 5:402–411. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00339.x>

Porembski S, Theisen I, Barthlott W (2006) Biomass allocation patterns in terrestrial, epiphytic and aquatic species of Utricularia (Lentibulariaceae). *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 201(6): 477–482. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2005.10.005>

R v.3.4.4 Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>

Rao CR (1982) Diversity and dissimilarity coefficients—a unified approach. *Theor Popul Biol* 21:24–43. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(82\)90004-1](https://doi.org/10.1016/0040-5809(82)90004-1)

Raunkiaer C (1934) *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography*. Oxford: Clarendon Press

Richards JH, Troxler TG, Lee DW, Zimmerman MS (2011) Experimental determination of effects of water depth on *Nymphaea odorata* growth, morphology and biomass allocation. *Aqua. Bot.* 95(1):9–16. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2011.03.002>

Ricotta C, Moretti M (2011) CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. *Oecologia* 167(1):181–188. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1965-5>

Ricotta C, Szeidl L (2006) Towards a unifying approach to diversity measures: Bridging the gap between the Shannon entropy and Rao's quadratic index. *Theor. Popul. Biol.* 70(3): 237–243. <https://doi.org/10.1016/j.tpb.2006.06.003>

Scheffer M, Szabó S, Gragnani A et al (2003) Floating plant dominance as a stable state. *Proc Natl Acad Sci* 100:4040–4045. <https://doi.org/10.1073/pnas.0737918100>

Seto M, Takamura N, Iwasa Y (2013) Individual and combined suppressive effects of submerged and floating-leaved macrophytes on algal blooms. *Journal of Theoretical Biology* 319:122–133. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2012.11.016>

Suárez-Castro AF, Simmonds JS, Mitchell MGE, Maron M, Rhodes JR (2018) The Scale-Dependent Role of Biological Traits in Landscape Ecology: A Review. *Curr. Landsc. Ecol. Rep.* 3:12–22 <https://doi.org/10.1007/s40823-018-0031-y>

Spence DHN (1982) The zonation of plants in freshwater lakes. In: Macfayden A, Ford ED (Eds.) *Advances in Ecological Research*. Academic Press, London, pp. 37–124.

Thompson K, Petchey OL, Askew AP, Dunnett NP, Beckerman AP, Willis AJ (2010) Little evidence for limiting similarity in a long-term study of a roadside plant community. *J Ecol* 98:480–487. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01610.x>

Tabosa AB, Matias LQ, Martins FR (2012) Live fast end die young: The aquatic macrophyte dynamics in a temporary pool in the Brazilian semiarid region. *Aquat. Bot.* 102: 71-78. <https://dx.doi.org/10.1016/j.aquabot.2012.05.004>

van der Valk AG (1981) Succession in wetlands: a gleasonian approach. *Ecology*. 62: 688–696. <https://www.jstor.org/stable/1937737>

van Rooyen MW, Theron GK, Grobbelaar N (1990) Life forms and spectra of flora of Namaqualand, South Africa. *Journal of Arid Environments* 19: 133-145.

Villéger S, Mason NWH, Mouillot D (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89:2290–2301. <https://doi.org/10.1890/07-1206.1>

Willby NJ, Abernethy VJ, Demars BOL (2000) Attribute-based classification of European hydrophytes and its relationship to habitat utilization. *Freshw. Biol.* 43:43–74. [doi: doi.org/10.1046/j.1365-2427.2000.00523.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2000.00523.x)

4 PERSPECTIVAS FUTURAS

Diante do exposto, buscamos ainda entender a relação entre as espécies, como as questões de coexistência e o porquê de algumas espécies conseguirem permanecer nos grupos entre os períodos e outras não. Nós realizamos uma análise em nível de traço funcional para evidenciar a ocorrência das características associada às condições sazonais. Com o intuito de revelar quais traços são predominantes e se existe um padrão entre os períodos que responda qual característica é mais importante quando existe mudança sazonal.

Nós encontramos uma maior dissimilaridade entre as espécies e uma diferenciação dos atributos na estação seca o que pode ser resultado da competição interespecífica, que pode também ser fator estruturante das comunidades. Sendo assim, propõe-se isto como um ponto de partida para novas pesquisas e levantamentos de dados a respeito.

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Apresentamos estudos relacionados à diversidade funcional e a riqueza de espécies de plantas aquáticas, considerando as mudanças abióticas ocasionadas pela sazonalidade pluviométrica da região semiárida brasileira. Chamamos a atenção para quatro destaques 1) os grupos são influenciados pela sazonalidade das chuvas; 2) a riqueza de espécie é influenciada pelas mudanças, sendo menor no período seco; 3) a riqueza de espécie dentro dos grupos é influenciada o que leva a colapso de grupos na estação seca; e 4) existe um padrão de traços funcionais que aumentam a abundância na estação seca, como as formas de crescimento flutuantes enraizadas e livres, a reprodução vegetativa, as formas de vida terofíticas e criptofíticas, portes reduzidos, ramificação lateral. Concluímos que, a riqueza de espécie e a quantidade de grupos são dependentes entre si, e que os traços são selecionados na mudança de período.

Sendo assim, a diversidade funcional é fator dependente da riqueza de espécies e sensível a mudança temporal do clima com a alternância de períodos chuvoso e seco, que configuram um cenário abiótico totalmente distinto entre os períodos chuvoso e seco.

REFERÊNCIAS

- ADAMS, J. B.; VELDKORNET, D.; TABOT, P. Distribution of macrophyte species and habitats in South African estuaries. **South African Journal of Botany**, v. 107, p. 5–11, 2016.
- ALAHUHTA, J.; JOHNSON, L. B.; OLKER, J.; HEINO, J. Species sorting determines variation in the community composition of common and rare macrophytes at various spatial extents. **Ecological Complexity**, v. 20, p. 61-68, 2014.
- ALAHUHTA, J.; KANNINEN, A.; VUORI, K. M. Response of macrophyte communities and status metrics to natural gradients and land use in boreal lakes. **Aquatic Botany**, v. 103, p. 106–114, 2012.
- ALAHUHTA, J.; KANNINEN, A.; HELLSTEN, S.; VUORIF, K. M.; KUOPPALAE, M.; HÄMÄLÄINENC, H. Environmental and spatial correlates of community composition, richness and status of boreal lake macrophytes. **Ecological Indicators**, v. 32, p. 172–181, 2013.
- ALBUQUERQUE, A. C.; RODRIGUES-FILHO, C. A. S.; MATIAS, L. Q. Influence of climatic variables on CSR strategies of aquatic plants in a semiarid region. **Hydrobiologia**, v. 847, p. 61-74, 2020.
- ALVARES, C. A.; STAPE, J. L.; SENTELHAS, P. C. Koppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, p. 711–728, 2014.
- ALVES, J. A. A.; TAVARES, A. S.; TREVISAN, R. Composição e distribuição de macrófitas aquáticas na lagoa da Restinga do Massiambu, Área de Proteção Ambiental Entorno Costeiro, SC. **Rodriguésia**, v. 62, p. 785-801, 2011.
- ANDRADE, I. M.; MAYO, S. J.; SILVA, M. F. S.; SOUSA, D. J. L.; MATIAS, L. Q.; RIBEIRO, T. A. The Araceae in Ceará, Brazil: humid forest plants in a semiarid region. **Rodriguésia**, v. 64, p. 445-477, 2013.
- APG IV. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical Journal** v. 4, p. 181:1–20, 2016.
- ARRHENIUS, O. Species and Area. **Journal of Ecology**, v. 9, p. 95-99, 1921.
- BELL, A. D.; BRYAN, A. Plant Form: An Illustrated Guide to Flowering Plant and founder effects. **Journal Ecology**, v. 86, p. 902–906, 2008.
- BEZERRA-NETO, J. F.; GAGLIARDI, L. M.; BRANDÃO, L. P. M.; BRIGHENTI, L. S.; BARBOSA, F. A. R. Effects of precipitation on summer epilimnion thickness in tropical lakes. **Limnologia**, v. 74, p. 42-50, 2019.

BINI, L. M.; THOMAZ, S. M.; MURPHY, K. J. Aquatic macrophyte distribution in relation to water and sediment conditions in the Itaipu Reservoir, Brazil. **Hydrobiologia**, v. 15, p.147–154, 1999.

BOEGER, M. R. T; POULSON, M. E. Morphological adaptations and photosynthetic rates of amphibious *Veronica anagallis-aquatica* L. (Scrophulariaceae) under different flow regimes. **Aquatic Botany**, v. 75, p. 123–135, 2003.

BOTTA-DUKAT, Z. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. **Journal Vegetal Science**, v. 16, p. 533–540, 2005.

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

CARTER, M. R.; GREGORICH, E. G. **Soil Sampling and Methods of Analysis**. Canadian Society of Soil Science, Canada, 2007.

CHAPPUIS, E.; GACIA, E.; BALLESTEROS, E. Environmental factors explaining the distribution and diversity of vascular aquatic macrophytes in a highly heterogeneous Mediterranean region. **Aquatic Botany**, v. 113, p. 72–82, 2014.

CHMURA, H. E.; KHAROUBA, H. M.; ASHANDER, J.; EHLMAN, S. M.; RIVEST, E. B.; YANG, L. H. The mechanisms of phenology: the patterns and processes of phenological shifts. **Ecological Monographs**, v. 89, p. e01337, 2019.

CLESCERI, L. S.; GREENBERG, A. E.; EATON, A. D. **APHA Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater**. American Public Health Association, Washington, 1998.

COCKAINE, L. **Tussock grassland investigations**. In: Tansley AG, Chipp TF (eds) *Aims and methods in the study of vegetation*. Crow, London, pp 349-361, 1926.

COELHO, F. F.; LOPES, F.S.; SPERBER, C.F. Density-dependent morphological plasticity in *Salvinia auriculata* Aublet. **Aquatic Botany**, v. 66, p. 273–80, 2000.

COOK, C. D. K. **Aquatic plant book**. SPB Academic Publishing, Amsterdam/New York, 1996.

CORNELISSEN, J. H. C.; LAVOREL, S.; GARNIER, E.; DÍAZ, S.; BUCHMANN, N.; GURVICH, D. E.; REICH, P. B.; STEEGE, H.; MORGAN, H. D.; VAN DER HEIJDEN, M. G. A.; PAUSAS, J. G.; POORTER, H. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 51, p. 335-380, 2003.

DÍAZ, S.; CABIDO, M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 16, p. 646–655, 2001.

DÍAZ, S.; LAVOREL, S.; BELLO, F.; QUETIER, F.; GRIGULIS, K.; ROBSON, T. M. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. **Proceedings National Academy of Sciences United States American**, v. 104, p.

ECKERT, C. G.; DORKEN, M. E.; BARRETT, S. C. H. Ecological and evolutionary consequences of sexual and clonal reproduction in aquatic plants. **Aquatic Botany**, v. 135, p. 46–61, 2016.

ESTEVEES, F. A. **Fundamentos de Limnologia**. São Paulo: Editora Interciência, 1998.

FARES, A. L. B.; CALVÃO, L. B.; TORRES, N. R.; GURGEL, E. S. C.; MICHELAN, T. S. Environmental factors affect macrophyte diversity on Amazonian aquatic ecosystems inserted in an anthropogenic landscape. **Ecological Indicators**, v. 113, p. 106231, 2020.

FAZLIOGLU, F.; BONSER, S. P. Phenotypic plasticity and specialization in clonal versus non-clonal plants: an occurrence of data. **Acta Oecologica**, v. 77, p. 193-200, 2016.

FERREIRA, F. S.; TABOSA, A. B.; BEMVINDO, G. R.; MARTINS, F. R.; MATIAS, L. Q. Spatiotemporal ecological drivers of an aquatic plant community in a temporary tropical pool. **Journal of Arid environments**, v. 115, p. 66-72, 2015.

FISCHER, F. M.; WRIGHT, A. J.; EISENHAUER, N. Plant species richness and functional traits affect community stability after a flood event. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 371, p.20150276, 2016.

FU, H.; YUAN, Q.; LOU, Q. Functional traits mediated cascading effects of water depth and light availability on temporal stability of a macrophyte species. **Ecological Indicators**, 89: 168–174, 2018.

FU, H.; ZHONG, J.; YUAN, G. Trait-based community assembly of aquatic macrophytes along a water depth gradient in a freshwater lake. **Freshwater Biology**, v. 59, p. 2462–2471, 2014b.

FU, H.; ZHONG, J.; YUAN, G.; NI, L.; XIE, P.; CAO, T. Functional traits composition predict macrophytes community productivity along a water depth gradient in a freshwater lake. **Ecology and Evolution**, v. 4, p. 1516–1523, 2014a.

FU, H.; ZHONG, J.; YUAN, G. Predicting Changes in Macrophyte Community Structure from Functional Traits in a Freshwater Lake: A Test of Maximum Entropy Model. **Plos One**, v.10, p.1-11, 2015.

FU, H; YUAN, Q; LOU, Q. Functional traits mediated cascading effects of water depth and light availability on temporal stability of a macrophyte species. **Ecological Indicators**, v.89, p.168–174, 2001.

FUNCEME. **Dados de séries históricas de chuvas**. Disponível em: http://www.funceme.br/produtos/script/chuvas/Download_de_series_historicas/DownloadChuvasPublico.php. Acesso em: 30 jun. 2017.

GARNIER, E.; CORTEZ, J.; BILLES, G.; NAVAS, M. L.; ROUMET, C.; DEBUSSCHE, M.; LAURENT, G.; BLANCHARD, A.; AUBRY, D.; BELLMANN, A.; NEILL, C.; TOUSSAINT, J. P. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. **Ecology**, v. 85, p. 2630–2637, 2004.

GRACE, J. B. The adaptive significance of clonal reproduction in angiosperms: a aquatic perspective. **Aquatic Botany**, v. 44, p. 159 -180, 1993.

GRIFFITH, D. M.; VEECH, J. A.; MARSH, C. J. Cooccur: Probabilistic Species Co-Occurrence Analysis in R. **Journal of Statistical Software**, v. 69, p.1-17, 2016.
GRIME, J. P. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. **Journal Ecology**, v. 86, p. 902–906, 1998.

GRIME, J. P. Trait convergence and trait divergence in the plant community: mechanisms and consequences. **Journal of Vegetation Science**, v. 17, p. 255–260, 2006.

HAMMER, Ø.; HARPER, D. A. T; RYAN P. D. Past: Paleontological Statistics Software Package for education and data analysis. **Palaeontologia Electronica**, v. 4, p. 1-9, 2001.

HART, S. P; SCHREIBER, S. J; LEVINE, J. M. How variation between individuals affects species coexistence. **Ecology Letters**, v.19, p.825–838, 2016.

HARTMANN, L. S.; RODRIGUES, R. S.; FLORES, A. S. Aeschynomene (Leguminosae-Papilionoideae) in the state of Roraima, Brazil. **Rodriguésia**, v. 70, p. e04082017, 2019.

HAYNES, R. R.; HOLM-NIELSEN, L. B. Techniques for collecting aquatic and marsh plants. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 71, p. 229–231, 1984.

HOLTMANN, L.; KERLER, K.; WOLFGART, L.; SCHMIDT, C.; FARTMANN, T. Habitat heterogeneity determines plant species richness in urban stormwater ponds. **Ecological Engineering**, v. 138, p. 434–443, 2019.

IM, S.; LEE, B. E, LEE, H. G.; BAE, Y. J.; KIM, J. G. Perennial emergent macrophytes as the main determinant of *Hydrochara affinis* inhabitation. **Journal of Asia-Pacific Entomology**, v. 22, p. 1070–1081, 2019.

IPNI. **The International Plant Names Index**. Disponível em: <http://www.ipni.org>. Acesso em: 22 ago. 2017.

JITKA, K.; FRANCESCO, B. CLO-PLA: the database of clonal and bud bank traits of Central European flora. **Journal of Vegetation Science**, v. 20, p. 511–516, 2009.

JUNK, W. J.; PIEDADE, M. T. F.; LOURIVAL, R.; WITTMANN, F.; KANDUS, P.; LACERDA, L. D.; BOZELLI, R. L.; ESTEVES, F. A.; CUNHA, C. N.; MALTCHIK, L.; SCHÖNGART, J.; SCHAEFFER-NOVELLI, Y.; AGOSTINHO, A. A. Brazilian wetlands: their definition, delineation, and classification for research, sustainable management, and protection. **Aquatic Conservation**, v. 24, p. 5-22, 2014.

KEDDY, P. A. A pragmatic approach to functional ecology. **Functional Ecology**, v. 6, p. 621–626, 1992.

KLIMESOVA, J.; BELLO, F. CLO-PLA: The database of clonal and bud bank traits of Central European flora. **Journal of Vegetation Science**, v. 20, p. 511–516, 2009.

KRAFT, N.J.B.; GODOY, O.; LEVINE, J. M. Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 112, p.797–802, 2015.

LALIBERTÉ, E.; LEGENDRE, P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. **Ecology**, v. 91, p. 299–305, 2010.

LANDOLT, E. Pleustonic communities with Lemnaceae in South America. **Journal of Vegetation Science**, v. 2, p. 7-16, 1999.

LAVOREL, S.; GRIGULIS, K.; MCINTYRE, S.; GARDEN, D.; WILLIAMS, N.; DORROUGH, J.; BERMAN, S.; QUE ´TIER, F.; THE ´BAULT, A.; BONIS, A. Assessing functional diversity in the field-methodology matters! **Functional Ecology**, v. 22, p. 134–147, 2008.

LAVOREL, S.; DÍAZ, S.; CORNELISSEN, J. H. C.; GARNIER, E.; HARRISON, S. P.; MCINTYRE, S.; URCELAY, C. Plant Functional Types: Are We Getting Any Closer to the Holy Grail? *Global Change — The IGBP Series*, p.149–164, 2016.

Legendre, P.; Legendre, L. **Numerical ecology**. Elsevier. Amsterdam, Netherlands, 2012.

LOMOLINO, M. V. V. The species-area relationship: new challenges for an old pattern. *Progress in Physical Geography*. **Earth and Environment**, v. 25, p. 1–21, 2001.

LOPES, P. M.; CALIMAN, A.; CARNEIRO, L. S.; BINI, L. M.; ESTEVES, F. A.; FARJALLA, V.; BOZELLIA, R. L. Concordance among assemblages of upland Amazonian lakes and the structuring role of spatial and environmental factors. **Ecological Indicators**, v. 11, p.1171–1176, 2011.

MALTCHIK, L.; PEDRO F. Responses of aquatic macrophytes to disturbance by flash floods in a Brazilian semiarid intermittent stream. **Biotropica**, v.33, p. 566–572, 2001.

MANTOVANI, W.; MARTINS, F. R. O método de pontos. **Acta Botanica Brasilica**, v. 4, p. 95–122, 1990.

MARENGO, J. A.; ALVES, L. M.; ALVALA, R. C. S.; CUNHA, A. P.; BRITO, S.; MORAES, O. L. L. Climatic characteristics of the 2010-2016 drought in the semiarid Northeast Brazil region. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 90, p. 1973-1985, 2017.

- MASON, N. W. H.; MOUILLOT, D.; LEE, W. G.; WILSON, J. B. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. **Oikos**, v. 111, p. 112–118, 2005.
- MCCANN, M. J. Evidence of alternative states in freshwater lakes: A spatially-explicit model of submerged and floating plants. **Ecology Models**, v. 337, p. 298–309, 2016.
- MCCREARY, N. J. Competition as a mechanism of submersed macrophyte community structure. **Aquatic Botany**, v. 41, p. 177–193, 1991.
- MONÇÃO, F. S.; SANTOS A. M.; BINI, L. M. Aquatic macrophyte traits and habitat utilization in the Upper Paraná River floodplain, Brazil. **Aquatic Botany**, v.102, p.50–55, 2012.
- MORMUL, R. P.; ESTEVES, F. A.; FARJALLA, V. F. Space and seasonality effects on the aquatic macrophyte community of temporary neotropical upland lakes. **Aquatic Botany**, v. 126, p. 54-59, 2015.
- MOTA, N. F. O.; ZAPPI, D. C. Flora of the canga of Serra dos Carajás, Pará, Brazil: Lentibulariaceae. **Rodriguésia**, v. 69, p. 119-132, 2018.
- NIKOLIC, L.; COBANOVIC, K.; NICIN, S. Relationships between plant life forms and ecological indices in a lacustrine ecosystem. **Central European Journal of Biology**, v. 6, p. 275–282, 2011.
- PAIVA, J. R. A.; MATIAS, L. Q.; MARTINS, F. R.; BECKER, H. Does distance between aquatic plant assemblages matter in defining similarity between them during high water-level periods? **Lake and Reservoir Management**, v. 19, p. 37-45, 2014.
- PEDRO, F.; MALTCHICK, L. BIANCHINI, J. R. I. Hydrologic cycle and dynamics of aquatic macrophytes in two intermittent rivers of the semi-arid region of Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 66, p. 575–585, 2006.
- PÉREZ-HARGUINDE, G. U. Y. N.; DÍAZ, S.; GARNIER, E.; LAVOREL, S.; POORTER, H.; JAUREGUIBERRY, P.; BRET-HARTE, M. S.; CORNWELL, W. K.; CRAINE, J. M.; GURVICH, D. E.; URCELAY, C.; VENEKLAAS, E. J.; REICH, P. B.; POORTER, L.; WRIGHT, I. J.; RAY, P.; ENRICO, L.; PAUSAS, J. G.; VOS, A. C.; BUCHMANN, N.; FUNES, G.; QUÉTIER, F. A.; HODGSON, J. G.; THOMPSON, K.; MORGAN, H. D.; STEEGE, H.; VAN DER HEIJDEN MGA, S. A. C. K. L.; BLONDER, B.; POSCHL, O. D. P.; VAIERETTI, M. V.; CONTI, G.; STAYER, A. C.; AQUINO, S.; CORNELISSEN, J. H. C. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 61, p. 167-234, 2013.
- PÉREZ-RAMOS, I. M.; CAMBROLLÉ, J.; HIDALGO-GALVEZ, M. D.; MATÍAS, L.; MONTERO-RAMÍREZ, A.; SANTOLAYA, S.; GODOYD, Ó. Phenological responses to climate change in communities of plants species with contrasting functional strategies. **Environmental and Experimental Botany**, v. 103852, p. 103852, 2019.

PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. Functional diversity (fd), species richness, and community composition. **Ecology Letters**, v. 5, p. 402–411, 2002.

POR, F. D. **The Pantanal of Mato Grosso (Brazil): World's largest wetlands**. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, The Netherlands, 1995.

POREMBSKI, S.; THEISEN, I.; BARTHLOTT, W. Biomass allocation patterns in terrestrial, epiphytic and aquatic species of Utricularia (Lentibulariaceae). **Flora**, v. 201, p. 477–482, 2005.

R V.3.4.4 CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. RFoundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2018.

RAO, C. R. Diversity and dissimilarity coefficients—a unified approach. **Theoretical Population Biology**, v. 21, p. 24–43, 1982.

RAUNKIAER, C. **The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography**. Clarendon Press, Oxford, 1934.

RICHARDS, J. H.; TROXLER, T. G.; LEE, D. W.; ZIMMERMAN, M. S. Experimental determination of effects of water depth on *Nymphaea odorata* growth, morphology and biomass allocation. *Aquatic Botany*, v. 95, p. 9–16, 2011.

RICOTTA, C.; MORETTI, M. CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. **Oecologia**, v. 167, p. 181–188, 2011.

RICOTTA, C.; SZEIDL, L. Towards a unifying approach to diversity measures: Bridging the gap between the Shannon entropy and Rao's quadratic index. **Theor. Population Biologic**, v. 70, p. 237–243, 2006.

ROMAN, B.; BRENNAN, R. A. A. Beneficial By-Product of Ecological Wastewater Treatment: an Evaluation of Wastewater-Grown Duckweed as a Protein Supplement for Sustainable Agriculture. **Ecological Engineering**, v. 1, p. 100004, 2019.

RUDOLF, V. H. W. The role of seasonal timing and phenological shifts for species coexistence. **Ecology Letters**, v. 22, p. 1324–1338, 2019.

SCHEFFER, M.; CARPENTER, S.; FOLEY, J. A.; FOLKE, C. WALKER, B. Catastrophic shifts in ecosystems. **Nature**, v. 413, p. 591-596, 2001.

SCHEFFER, M.; SZABÓ, S.; GRAGNANI, A.; NES, E. H.; RINALDI, S.; KAUTSKY, N.; NORBERG, J.; ROIJACKERS, R. M. M.; FRANKEN, R. J. M. Floating plant dominance as a stable state. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 100, p. 4040–4045, 2003.

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

SCHEFFER, M.; SZABO, S.; GRAGNANI, A. Floating plant dominance as a stable state. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 100, n.7, p.4040-4045, 2002.

SETO, M.; TAKAMURA, N.; IWASA, Y. Individual and combined suppressive effects of submerged and floating-leaved macrophytes on algal blooms. **Journal of Theoretical Biology**, v. 319, p. 122–133, 2013.

SOMODI, I.; BOTTA-DUKÁT, Z. Determinants of floating island vegetation and succession in a recently flooded shallow lake, Kis-Balaton (Hungary). **Aquatic Botany**, v. 79, p. 357-366, 2004.

Spence DHN (1982) The zonation of plants in freshwater lakes. In: Macfayden A, Ford ED (Eds.) *Advances in Ecological Research*. Academic Press, London, pp. 37–124.

SUÁREZ-CASTRO, A. F.; SIMMONDS, J. S.; MITCHELL, M. G. E.; MARON, M.; RHODES, J. R. The Scale-Dependent Role of Biological Traits in Landscape Ecology: A Review. **Current Landscape Ecology Reports**, v. 3, p. 12–22, 2018.

TABOSA, A. B.; MATIAS, L. Q.; MARTINS, F. R. Live fast end die young: The aquatic macrophyte dynamics in a temporary pool in the Brazilian semiarid region. **Aquatic Botany**, v.102, p.71-78, 2012.

TANG, J.; KÖRNER, C.; MURAOKA, H.; PIAO, S.; SHEN, M.; THACKERAY, S. J.; YANG, X. Emerging opportunities and challenges in phenology: a review. **Ecosphere**, v. 7, p. e01436, 2016.

THOMPSON, K.; PETCHEY, O. L.; ASKEW, A. P.; DUNNETT, N. P.; BECKERMAN, A. P.; WILLIS, A. J. Little evidence for limiting similarity in a long-term study of a roadside plant community. **Journal Ecology**, v. 98, p. 480–487, 2010.

ULRICH, W; GOTELLI, N. J. Null model analysis of species associations using abundance data. **Ecology**, v. 91, p.3384–3397, 2010.

VAN DER VALK, A. G. Succession in wetlands: a gleasonian approach. **Ecology**, v.62, p.688–696, 1981.

VAN ROOYEN MW, THERON GK, GROBBELAAR N (1990) Life forms and spectra of flora of Namaqualand, South Africa. **Journal of Arid Environments**, 19: 133-145.

VILLE´GER, S.; MASON, N. W. H.; MOUILLOT, D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. **Ecology**, v. 89, p. 2290–2301, 2008.

VIOLLE, C.; NAVAS, M. L.; VILE, D. Let the concept of trait be functional. **Oikos**, v.116, p.882–892, 2007.

WADDLE, J. H.; DORAZIO, R. M; WALLS, S. C.; A new parameterization for estimating co-occurrence of interacting species. **Ecological Applications**, v. 20, p.1467–1475, 2013.

WARWICK, N. W. M. BROCK, M. A. Plant reproduction in temporary wetlands: the effects of seasonal timing, depth, and duration of flooding. **Aquatic Botany**, v. 77, p. 153–167, 2003.

WEBB, C. O; ACKERLY, D. D.; MCPEEK, M. A. Phylogenies and community ecology. **Review Ecology and Systematics**, v. 33, p.475–50, 2002.

WESTOBY, M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. **Plant Soil**, v. 199, p. 213–227, 1998.

WILLBY, N. J.; ABERNETHY, V. J.; DEMARS, B. O. L. Attribute-based classification of European hydrophytes and its relationship to habitat utilization. **Fresh Water Biology**, v. 43, p. 43–74, 2000.

WILSON, J. B.; Guilds, functional types and ecological groups. **Nordic Society Oikos**, v.86, p.507–522, 1999.

YARRANTON, G. A. A plotless method of sampling vegetation. **Journal of Ecology**, v. 54, p. 229–237, 1966.

YSI. **6-Series multiparameter water quality sondes user manual**. Yellow Springs, Ohio, 2011.

ZAR, J. H. **Biostatistical analysis**. Upper Saddle River, Nova Jersey, 2010.

ZHANG, D.; TONG, S.; QI, Q.; ZHANG, M.; AN, Y.; WANG, X.; LU, X. Effects of drought and re-flooding on growth and photosynthesis of *Carex schmidtii* Meinsh: Implication for tussock restoration. **Ecological Indicators**, v. 140, p. 134-144, 2019.