



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ

DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

DAYSE LEONE DOS SANTOS FARIAS

REGRAS DE MONTAGEM DE COMUNIDADES VEGETAIS EM UMA ÁREA
ALAGADA COSTEIRA NO NORDESTE BRASILEIRO

FORTALEZA, CE

2014

DAYSE LEONE DOS SANTOS FARIAS

REGRAS DE MONTAGEM DE COMUNIDADES VEGETAIS EM UMA ÁREA
ALAGADA COSTEIRA NO NORDESTE BRASILEIRO

Dissertação submetida à Coordenação do Curso de
Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais, da
Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial
para a obtenção do grau de Mestre em Ecologia e
Recursos Naturais.

Área de concentração: Ecologia de plantas aquáticas

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

FORTALEZA, CE

2014

Ficha catalográfica

DAYSE LEONE DOS SANTOS FARIAS

REGRAS DE MONTAGEM DE COMUNIDADES VEGETAIS EM UMA ÁREA
ALAGADA COSTEIRA NO NORDESTE BRASILEIRO

Dissertação submetida à Coordenação do Curso de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais, da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial para a obtenção do grau de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia de plantas aquáticas.

Aprovada em ____/____/2014.

BANCA EXAMINADORA

Prof.^a Dr.^a Lígia Queiroz Matias (Orientadora)

Universidade Federal do Ceará - UFC

Prof.^a. Dr.^a Sírléis Rodrigues Lacerda

Universidade Regional do Cariri – URCA

Prof.^a Dr.^a Roberta Boscaini Zandavalli

Universidade Federal do Ceará - UFC

*Aos meus pais e meu irmão pelo apoio e pela
força de me fazer sempre seguir em frente.*

Agradecimentos

Agradeço primeiramente a professora Lígia Queiroz Matias pela dedicação na orientação e pela paciência nesse processo de aprendizado.

Ao André Porfírio, Beatriz Symara, Cris Ferreira, Fernanda Gomes, Joemília Araújo, Raphaela Batista, Ricardo Madeira pela amizade, pelo apoio e principalmente aos que doaram seu tempo pela imprescindível ajuda no campo e no laboratório.

À minha família e a Leandro Silvestre por me apoiar e me dar forças pra sempre ir em frente.

A professora Sandra Tédde Santaella e ao professor Raimundo Benvindo Gomes por me conceder os laboratórios para manutenção da sonda.

Ao seu Adalberto por me ajudar nos trabalhos de herbário. E ao Manoel pela ajuda no trabalho de campo.

Á CAPES pela concessão de bolsa durante a pesquisa.

Resumo

Regras de montagem permitem investigar os padrões de estruturação de comunidades ecológicas. Estes padrões podem ser gerados por processos bióticos e abióticos. Nós analisamos a estrutura de uma comunidade de plantas aquáticas de uma área alagada costeira no nordeste brasileiro, com objetivo de identificar as regras de montagem que formaram esta comunidade. Um total de 36 espécies foi encontrado. A comunidade de plantas aquáticas foi formada por regras de montagem baseadas em competição causando um padrão de dominância de poucas espécies de forma de crescimento emergente (*Eleocharis equisetoides*), submersa livre natante (*Utricularia foliosa*) e flutuante (*Nymphoides indica*). Os dois primeiros eixos da CCA explicaram 81,91% da variação da distribuição das espécies no ambiente. Porém esta variação está relacionada com as características de cada espécie, e não responde a distribuição delas em relação a dominância no ambiente. Desta forma, as regras de montagem de plantas aquáticas não são baseadas nos fatores abióticos analisados.

Palavras-chave: macrofitas aquáticas, variáveis ambientais, competição, índice c

Abstract

Assembly rules allows to investigate the patterns of ecological communities structuring. These patterns can be generated by biotic and abiotic processes. We analyzed the community structure of aquatic plants in a coastal wetland in northeastern Brazil, in order to identify the rules of assembly that formed this community. A total of 36 species were found. The aquatic plant community was formed by assembly rules based on competition, causing a pattern of dominance of a few species of emergent growth forms (*Eleocharis equisetoides*), submerged free-swimming (*Utricularia foliosa*) and floating (*Nymphoides indica*). The first two axes of CCA explained 81.91% of the variation in species distribution. However this variation is related to the characteristics of each species, and does not respond to their distribution in relation to dominance in the environment. Thus, the assembly rules of aquatic plants are not based on the abiotic factors analyzed in this study.

Keywords: macrophytes, environmental variables, competition, c-score.

Lista de figuras

Figura 1. Mapa de localização do Lagamar do Cauípe, no município de Caucaia, Ceará.....	24
Figura 2. Aparato utilizado como amostrador para o método de pontos.	25
Figura 3. Histograma de valores esperados e valor observado do c-score para comunidades de plantas aquáticas no Lagamar do Cauípe.....	32
Figura 4. Análise dos Componentes Principais das variáveis ambientais. Os pontos em preto representam cada ponto de coleta.	34
Figura 5. Análise de Correlação Canônica das variáveis ambientais e a distribuição de plantas aquáticas. A legenda dos acrônimos das espécies está listada na tabela 1.	35

Lista de tabelas

Tabela 1. Espécies de plantas aquáticas amostradas no Lagamar do Cauípe.	27
Tabela 2. Classificação das espécies segundo as formas de crescimento de Sculthorpe (1967): hidrófitas flutuantes livres (Fl), hidrófitas emergentes (Em), hidrófitas presas ao substrato de folhas flutuantes (Ff) e hidrófitas submersas (Sb), Anfíbias (An).....	30

Sumário

1.Introdução geral.....	12
2.Capítulo I	16
Introdução	19
Materiais e Métodos	22
Resultados	27
Discussão.....	36
Agradecimentos	41
Referências	42
3.Considerações finais	49
4.Perspectivas futuras	49
5.Referências	50

1. Introdução geral

Uma das questões em ecologia que sempre esteve em ênfase refere-se à análise da organização das comunidades por fatores não aleatórios, relacionados à interação entre as espécies e suas características intrínsecas e/ou a relação com as condições ambientais (Weiher e Keddy, 2004; Boschilia; Oliveira; Thomaz, 2008).

A organização das comunidades por fatores não aleatórios pode ser analisada pelo estudo de regras de montagem, desenvolvido por Diamond (1975), que afirma que a competição interespecífica entre as espécies resulta na estruturação de uma comunidade.

O modo como as comunidades são estruturadas por regras de montagem foi amplamente discutida por Wilson (2004) e Weiher; Keddy (2004). Para Wilson (2004) as regras de montagem podem levar em consideração apenas a interação entre as espécies, como a competição, o mutualismo e a alelopatia. E, desta forma, a coexistência representa o resultado das restrições ecológicas na presença ou abundância das espécies em relação a outras espécies (Wilson; Gitay, 1995; Wilson, 2004).

Por outro lado, Tofts; Silvertown (1999) sugeriram que os fatores ambientais também podem ocorrer simultaneamente com as interações interespecíficas no processo de montagem das comunidades. Para Ruprecht *et al.* (2007) é impossível separar o fator biótico do abiótico, pois a presença de algumas espécies pode gerar mais do que apenas interações, mas também pode influenciar na mudança do ambiente, alterando a dinâmica das outras espécies.

Uma definição mais abrangente sobre os fatores determinantes da organização das comunidades relacionou as regras de montagem ao resultado de processos de restrições ecológicas não aleatórias, estando estas baseadas em interações das espécies ou mediadas por fatores ambientais, ou por ambos os processos (Morin, 2011; Weiher; Keddy, 2004). No presente estudo será utilizada essa definição de regras de montagem, pois ambos os processos podem operar nas comunidades de modo que as espécies passam por um filtro ambiental, seguido de um filtro biótico.

Esta definição foi corroborada em um estudo em uma floresta de coníferas na China (Zhang *et al.*, 2009), que demonstrou haver um padrão de coexistência entre as espécies como resultado da competição em pequenas escalas. E em escalas maiores, os autores propuseram que a heterogeneidade de habitats pode ser um dos fatores determinantes das regras de montagem nas comunidades (Zhang *et al.*, 2009).

A falta de provas da existência de regras de montagem para as comunidades de plantas foi discutida por Wilson (1991). Porém isso não significou que elas não existam, mas que limitações quanto aos métodos utilizados até a época do estudo podem ter influenciado esta constatação (Wilson; Roxburg, 1994; Weiher; Keddy, 2004). Só a partir do desenvolvimento de modelos nulos adequados, baseados na Teoria Neutra da Biodiversidade e Biogeografia (Hubbell, 2001), foi possível não só confirmar que os padrões existem nas comunidades, mas também tentar identificar algumas regras que as formam (Weiher; Clarke; Keddy, 1998).

Os estudos que corroboraram a existência de regras de montagem evidenciaram as restrições ecológicas relacionadas tanto ao ambiente (Toth; van der Valk, 2012) quanto às interações entre as espécies (Wilson; Roxburg, 1994; Zhang *et al.*, 2009). Em especial, Toth; van der Valk (2012) enfatizaram que o hidroperíodo foi o fator determinante para a montagem das comunidades de plantas aquáticas em um rio e uma planície de inundação com alterações antrópicas. Onde a recuperação do hidroperíodo foi essencial para a restauração da comunidade de plantas. Isto mostra que pode ser possível desenvolver estudos que permitam testar os dois meios de montagem de uma comunidade.

Desta forma, as comunidades de plantas aquáticas também apresentam evidências de que tanto os fatores ambientais quanto fatores bióticos são fundamentais na estrutura das comunidades. Fatores ambientais como turbidez, condutividade, salinidade, dentre outros, foram variáveis importantes diagnosticadas por Macek; Rejmánková (2007); Obrador; Pretus; Menéndez (2007); Rolon; Rocha; Maltchik (2012); Steffen *et. al* (2014) em processo de estruturação de comunidades de plantas aquáticas.

Outros estudos mostraram que os fatores bióticos como a competição entre as espécies, especialmente em populações com a mesma forma de crescimento, foram os principais fatores estruturantes da dinâmica espacial de plantas aquáticas, podendo acarretar em exclusão de algumas espécies ou no desenvolvimento de características que permitam a coexistência (Boschilia; Oliveira; Thomaz, 2008; Chmara; Szmeja; Ulrich, 2013).

Estudo realizado por Weiher; Clarke; Keddy (1998) em comunidades de plantas aquáticas em áreas alagadas ripárias no rio Ottawa, Canadá, evidenciaram que estas comunidades são estruturadas por regras de montagem, que tendem a limitar a coexistência das espécies. E apesar de não poderem definir a natureza destas regras de montagens, os autores evidenciaram que os padrões encontrados demonstraram a existência de filtros ambientais onde estes agem na seleção de espécies com características que lhes permitam persistir no ambiente. Os mesmos autores também salientaram a influência de fatores bióticos sobre as interações competitivas levando a coexistência de poucas espécies.

Os ambientes aquáticos costeiros estão entre os ecossistemas mais produtivos do mundo, com a produção primária semelhante aos estuários contendo muitos tipos de habitat, propiciando uma alta biodiversidade (Knoppers, 1994). Estão situados paralelamente à costa, separado do oceano por uma barreira de areia, podendo ter ou não ligação com o mar (Suzuki *et al.*, 2002). São geralmente ambientes de baixa profundidade e com uma elevada proporção de área litorânea (Suzuki *et al.*, 2002; Pasqualini *et al.*, 2006), o que permite o estabelecimento de plantas aquáticas.

As plantas aquáticas constituem um dos principais componentes das lagoas costeiras (Duarte *et al.*, 2002; Menéndez, 2002; Pasqualini *et al.*, 2006). Nestes ambientes, a estrutura das comunidades de plantas aquáticas podem ser influenciadas por fatores ambientais (Menéndez *et al.* 2002; Madsen *et al.*, 2001; Kunii e Minamoto 2000; Obrador *et al.* 2007; Rolon; Rocha; Maltchik (2012) e por interações interespecíficas (Pérez-Ruzafa, 2008). Bem como em diferentes ambientes aquáticos no mundo, as comunidades de plantas aquáticas demonstram serem estruturadas tanto por fatores bióticos, quanto por abióticos (Rolon e Maltchik,

2006; Porter *et al.*, 2007; Thomaz *et al.*; 2009; Boschilia; Oliveira; Thomaz, 2008; Weiher; Clarke; Keddy, 1998; Chmara; Szmeja; Ulrich, (2013).

Partindo do princípio do limite de similaridade, as espécies que coexistem devem exibir características diferentes mais do que o esperado ao acaso. Assim, a utilização de características morfológicas das espécies, representada pelas formas de crescimento das plantas aquáticas, demonstra ser uma alternativa mais viável no estudo de montagem das comunidades (Weiher; Keddy, 1995).

Desta forma, nota-se uma lacuna no entendimento dos fatores que determinam a estruturação não aleatória de plantas aquáticas em ambientes efêmeros de regiões áridas e semiáridas. O que pode ser entendido a partir de regras de montagem, uma vez que o ambiente a ser estudado permite um acompanhamento do processo sucessional das plantas.

Assim, a hipótese levantada neste estudo é que as comunidades de plantas aquáticas em áreas alagadas costeiras são estruturadas por regras de montagem baseadas na competição interespecífica, de maneira que poucas espécies serão dominantes e estas serão constituídas por formas de crescimento que não se sobrepõem no espaço. Desta forma, plantas aquáticas com as formas de crescimento de hidrófitas flutuantes e de hidrófitas emergentes estarão predominando na estrutura da comunidade, pois a coexistência gerada a partir da competição por espaço e luz resultou na seleção destas formas de crescimento que não apresentam sobreposição espacial.

Por outro lado, fatores ambientais como as características físico-químicas da água irão influenciar a distribuição das populações das espécies menos abundantes, independente das formas de crescimento.

2. Capítulo I

Manuscrito a ser encaminhado à Hydrobiologia

(Impact factor: 1.985, < <http://link.springer.com/journal/10750>>

Padrões de co-ocorrência de plantas aquáticas em uma área alagada costeira do nordeste brasileiro

Dayse Leone dos Santos Farias, Fernando Roberto Martins, Lígia Queiroz Matias

D . L. S. Farias

Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais;

*Universidade Federal do Ceará (UFC)– Departamento de Biologia –60.451-760
Fortaleza, Ceará, Brasil*

e-mail: dayseleone@hotmail.com

F. R. Martins

*Departamento de Biologia Vegetal, Universidade Estadual de Campinas – CEP:
13.083-970 Campinas – SP, Brasil*

e-mail: fmartins@unicamp.br

L. Q. Matias (✉)

*Universidade Federal do Ceará (UFC), Departamento de Biologia, 60.451-760
Fortaleza, Ceará, Brasil*

e-mail: lqmatias@ufc.br

Abstract

Patterns of community structure can be analyzed by abiotic factors, relationships among populations, or both. We analyzed aquatic plants formation structure in a coastal wetland in northeastern Brazil based on the assumptions of assembly rules. We initially considered that these communities would consist of a few dominant species which would present different forms of growth, and by rare species that would be associated to limnological variables. A total of 36 species was found, with

tree species dominants, 11 species commons, and 22 species rares. The data showed that the structure of the aquatic plant community was explained by assembly rules based on competition, causing a pattern of dominance of a few species with emergent growth forms (*Eleocharis equisetoides*), submerged free-swimming (*Utricularia foliosa*) and floating (*Nymphoides indica*). Correlation analysis between limnological variables and the coverage ratios of the species did not show a pattern of distribution of rare species linked to abiotic variables, although the first two axes of CCA explained 81.91% of the variation in species distribution. Thus, the community structure was explained by relations of competition.

Keywords: assembly rules, macrophyte, environmental variables, competition, c-score

Introdução

Uma das principais abordagens na análise de comunidades constitui na identificação de padrões que regulam a composição das comunidades ecológicas através da investigação de regras de montagem.

Esta análise foi inicialmente realizada por Diamond (1975) que fundamentou os padrões de co-ocorrência de espécies nas relações de competição interespecífica. Desta forma o autor introduziu os principais fatores determinantes da estrutura de uma comunidade. Dentre eles, as combinações proibidas, nas quais as combinações seriam formadas por espécies invasoras dentro de um conjunto de espécies possíveis na natureza, que são resistentes aos invasores. O autor também descreveu o padrão de distribuição em *checkerboard*, que representa espécies que nunca co-ocorrem, por serem ecologicamente semelhantes, como principais fatores determinantes da estrutura de uma comunidade, juntamente com os padrões de co-ocorrência. Em sua essência, as regras de montagem foram desenvolvidas a partir da teoria do nicho de Hutchinson (1957), afirmando que as espécies de uma determinada comunidade constituem subconjuntos não aleatórios pertencentes a um conjunto regional, as quais apresentam características que permitem a sua coexistência num contexto de sobreposição de nichos (Hutchinson, 1957; MacArthur & Levins, 1967).

Porém, além das relações de competição, fatores abióticos também podem gerar padrões não aleatórios no espaço (Connor & Simberloff, 1979; Bell, 2000; Simberloff, 2004; Bell, 2005;) e atuar nos processos de montagem das comunidades (Weiher & Keddy, 1995; Weiher *et al.* 1998; Hraber & Milne, 1997). Sendo assim, esta concepção passou a ser considerada como um dos determinantes da composição e estrutura de comunidades (Keddy, 1992; Chase, 2003). A partir desta concepção Weiher & Keddy (2004) afirmaram que as regras de montagem representariam as restrições que limitam as estruturas das espécies em uma comunidade, independente dos mecanismos. Nesse caso, em localidades com condições ambientais similares, as espécies existentes convergem para uma única configuração espacial, formada por espécies com traços semelhantes adaptados aos mesmos filtros abióticos (Chase, 2003).

Numa abordagem diferente, os processos estocásticos também podem gerar padrões de estruturação das comunidades, de modo semelhante aos encontrados através das análises de regras de montagem (Bell, 2000; Bell, 2005), levando a um resultado equivocado, pois o mesmo padrão poderia ser explicado por dois aspectos teóricos diferenciados. Esta investigação dos processos estocásticos na estruturação das comunidades fundamenta-se na Teoria Neutra da Biodiversidade e Biogeografia (Hubbell, 2001), de modo que a contradição destas teorias desencadeou questionamentos sobre a real existência das regras de montagem (Connor & Simberloff, 1979; Weiher *et al.*, 1998; Gotelli, 2000; Gotelli & McCabe, 2002). A partir dessa concepção, Connor & Simberloff (1979) usaram o teste de Monte Carlo para analisar as regras de montagem descritas por Diamond (1975), e observaram que os resultados obtidos poderiam ser encontrados em comunidades montadas ao acaso. Porém, Sanderson *et al.* (2009) ao estudarem as comunidades de aves, no Sudoeste do Pacífico, através de um modelo nulo de linhas fixas, demonstraram que os padrões de co-ocorrência das espécies corroboraram com o proposto por Diamond (1975) sobre regras de montagem das comunidades. Assim eles demonstraram que o estudo realizado por Connor & Simberloff (1979) utilizaram modelos nulos não adequados.

O enfrentamento destas teorias prosseguiu nas últimas décadas e as discussões ocorreram sobre a utilização de como modelos nulos poderiam testar os processos de estocasticidade diagnosticados nas comunidades. Desta forma, Weiher *et al.* (1998) desenvolveram e aplicaram uma série de modelos nulos em resultados de estudos anteriores, em nível de espécies e traços funcionais, e observaram que as comunidades formadas por processos não estocásticos eram mais frequentes. Gotelli (2000) comparou nove modelos nulos diferentes em com os índices de co-ocorrência e as relações com erros do tipo I e II, e evidenciou que a escolha do modelo nulo é dependente da amostragem é um conjunto de ilhas ou uma lista de espécies. Gotelli & McCabe (2002) realizaram análises de modelos nulos utilizados os resultados obtidos em 96 estudos baseados nas regras de montagem propostas por Diamond (1975) e concluíram que, de um modo geral, os padrões de co-ocorrência são mais comuns do que o esperado ao acaso. Hausdorf & Henning (2007) proporam um teste para análise de metacomunidades testando 35 conjuntos de dados de abundância das espécies, e observaram que os padrões de

competição existem, porém são menos frequentes (apenas seis conjuntos de espécies demonstraram este padrão) do que quando é analisado conjuntos com dados de presença/ausência de espécies. Diante destes modelos desenvolvidos, há uma maior chance de se testar com maior certeza as montagens das comunidades. E a partir disso há um consenso atual de que as comunidades são formadas por processos não aleatórios.

Diferentes processos podem atuar na montagem das comunidades, dependendo da escala de análise. Considerando uma escala regional, o fator mais importante é a dispersão e em uma escala local os filtros abióticos e as interações bióticas exercem uma maior influência na estruturação da comunidade (Gotzenberger *et al.*, 2012). Esta influência da escala na análise dos processos que operam na comunidade foi demonstrada por Zhang *et al.* (2009) que verificaram as espécies arbóreas da Ásia a partir de diferentes escalas e demonstraram um padrão de competição apenas em pequena escala, pois os padrões evidenciados são diferenciados.

Apesar das divergências de resultados em função da escala amostrada, alguns autores observaram que existe o predomínio de estudos em escala regional para as comunidades de plantas aquáticas (Boschilia *et al.*, 2008; Weiher *et al.*, 1998). Apenas Chmara *et al.* (2013) consideraram uma análise de comunidades de plantas aquáticas submersas em lagos europeus em escala local e revelaram padrões de estruturação baseados em relações de competição, porém não apresentaram evidências de estruturação baseadas em fatores abióticos.

Estudo realizado por Tabosa *et al.* (2012), utilizando plantas aquáticas de uma lagoa intermitente do semiárido brasileiro, demonstrou que estas plantas geraram um padrão espacial formado por poucas espécies dominantes, de formas de crescimentos diferentes, representadas por plantas emergente e flutuante fixa. Desta forma, podemos inferir que, em uma escala local, regras de montagem baseadas em competição e coexistência de espécies ocorrem em plantas aquáticas em relação às formas de crescimento.

Além das interações bióticas, os fatores abióticos podem influenciar na composição das comunidades de plantas aquáticas (Weiher & Keddy, 1995) e

algumas espécies podem responder aos conjuntos de variáveis ambientais (Monção *et al.*, 2012). Em áreas costeiras, as variáveis físicas e químicas da água como condutividade e turbidez são fatores determinantes para a estrutura das comunidades (Rolon e Maltchik, 2006; Porter *et al.*, 2007; Thomaz *et al.*; 2009).

Assim, a hipótese levantada neste estudo é que as comunidades de plantas aquáticas em áreas alagadas costeiras são estruturadas por regras de montagem baseadas na competição interespecífica, de maneira que poucas espécies serão dominantes e estas serão constituídas por formas de crescimento que não se sobrepõem no espaço. Desta forma, plantas aquáticas com as formas de crescimento de hidrófitas flutuantes e de hidrófitas emergentes estarão predominando na estrutura da comunidade, pois a coexistência gerada a partir da competição por espaço e luz resultou na seleção destas formas de crescimento que não apresentam sobreposição espacial.

Por outro lado, fatores ambientais como as características limnológicas irão influenciar a distribuição das populações das espécies menos abundantes, independente das formas de crescimento.

Materiais e Métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado na Área de Proteção Ambiental (APA) Lagamar do Cauípe, situada no litoral do nordeste brasileiro, estado do Ceará (3°34'24" S e 3°40'47" S; 38° 49'03" O e 38° 44'22" O), possuindo 1.884,46 hectares, como mostrado na figura 1. O Lagamar do Cauípe se apresenta como um corpo d'água alongado, disposto perpendicularmente à linha de costa, oriundo do barramento do Rio Cauípe pelo campo de dunas móveis. O clima é tropical, com chuvas de verão e outono, temperatura média elevada (tipo Aw' sensu Köppen 1936), praticamente constante durante o ano, sendo a amplitude térmica inferior a 5°C. As chuvas ocorrem no período de janeiro a junho, podendo prolongar-se até agosto, com máximas em março e abril.

A amostragem foi realizada em três áreas com profundidade de aproximadamente um metro. As coletas foram feitas de forma intensiva e ocorreram no período de maio a agosto de 2013, durante o fim da estação chuvosa, período em que a lâmina d'água manteve-se estável.

Coleta de dados

Amostragem fitossociológica

A amostragem quantitativa foi realizada pelo método de pontos, indicado para o estudo de comunidades herbáceas (Cockaine, 1926). A variação do método utilizada para a realização da amostragem foi o de agulha isolada em posição vertical, que aumenta a precisão do método e não tendencia os resultados, principalmente em vegetações não homogêneas (Mantovani & Martins, 1990). O amostrador consistiu em uma estrutura de metal retrátil, de dois metros de comprimento, acoplada a um cano de PVC. A ponta da estrutura que realizou o toque nas plantas possui 0,5 mm de circunferência, o que ajudou a não superestimar a amostragem. Um nível de bolha foi colocado no amostrador horizontalmente para que a estrutura de metal se mantivesse na vertical para também evitar a superestimação das espécies (Figura 2).

Os pontos foram dispostos equidistantes por 2 m, seguindo uma malha com 300 pontos, projetada em três áreas, totalizando 900 pontos amostrados. Os transectos foram dispostos a partir de uma linha de orientação central, a qual os direcionou paralelamente à direita e à esquerda da linha. Outra linha de orientação foi colocada nas margens das áreas, de modo que os transectos a seguisse perpendicularmente. Em cada um dos pontos foi registrado o número do ponto, as espécies tocadas pela agulha, o número de toques em cada espécie e sua forma de crescimento.

O método de pontos fornece resultados de frequência ou cobertura absoluta (FAi), de vigor absoluto (VAi) e do índice de cobertura (ICi), este último indicando a dominância da espécie na comunidade (Mantovani & Martins, 1990).

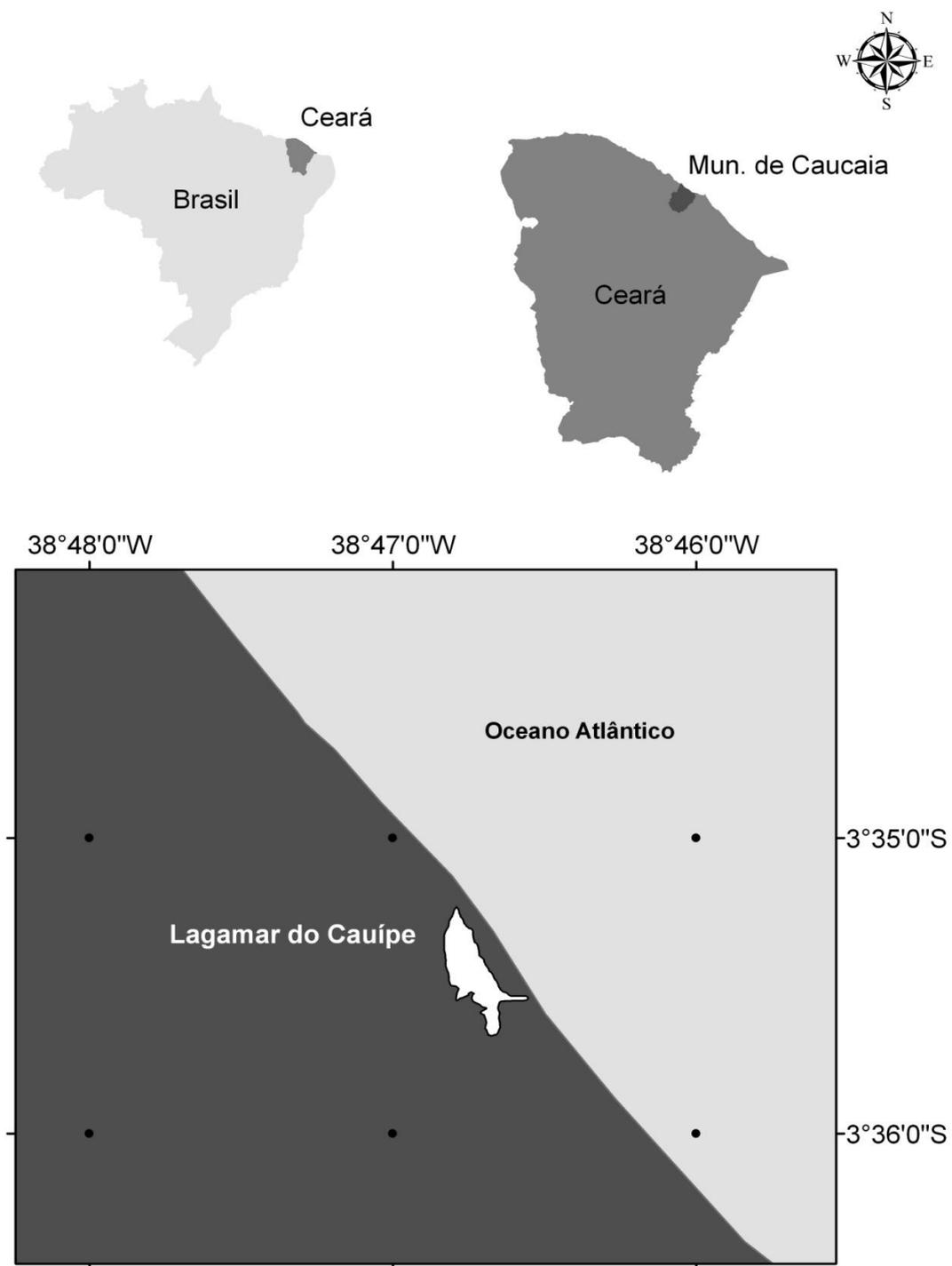


Figura 1. Mapa de localização do Lagamar do Cauípe, no município de Caucaia, Ceará.

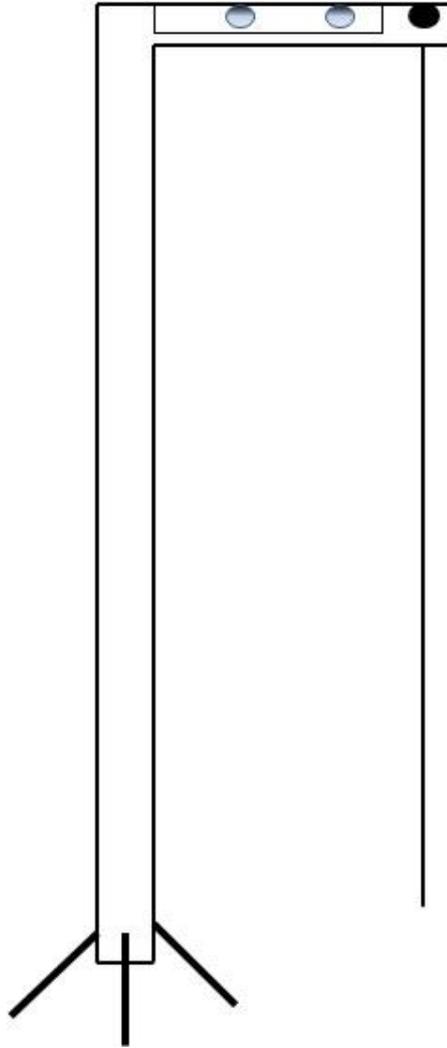


Figura 2. Aparato utilizado como amostrador para o método de pontos.

Fatores abióticos

Os dados limnológicos analisados foram o oxigênio dissolvido (resultado foi dado em porcentagem e em mg/L), a turbidez, a clorofila *a*, o pH e a condutividade, obtidos por uma sonda multiparâmetro Ysi modelo 6600 v2-2® em todos os pontos onde foi realizada a amostragem quantitativa das plantas aquáticas.

Flora aquática

Análise das estruturas de comunidades de plantas aquáticas

As plantas coletadas foram submetidas às técnicas de herborização conforme Haynes (1984) e Bridson; Forman (1998), sendo posteriormente depositadas no Herbário Prisco Bezerra (EAC). A identificação taxonômica das famílias foi realizada utilizando Cook (1996), e das espécies usando bibliografia especializada (Renvoize, 1984; Wiersema, 1987; Taylor, 1989; Adams, 1994; Luceño *et al.*, 1997; Pott & Pott, 2000). Para a terminologia nomenclatural e abreviações dos nomes dos autores, seguimos a base de dados The International Plant Names Index (IPNI).

As formas de crescimento das plantas aquáticas foram classificadas de acordo com Cook (1996), considerando as espécies como hidrófitas e helófitas. As hidrófitas são divididas em submersas livres natantes, haptófitas, emergentes, flutuantes livres e flutuantes.

Análises estatísticas

Os dados foram analisados de forma a conhecer (1) a relação entre a estrutura das comunidades e as variáveis ambientais e (2) as interações bióticas. Para isso a Análise de Componentes Principais (PCA) foi feita com os dados abióticos, para encontrar as variáveis hipotéticas que agregue a variância dos dados multivariados e evidenciar os componentes que mais se encontram correlacionados com outras variáveis. Posteriormente, para investigar as possíveis relações entre as variáveis ambientais e os dados fitossociológicos, as mesmas variáveis foram analisadas através de uma análise de correlação canônica (CCA). Os dados ambientais foram transformados por log na base 10. Os escores foram ajustados a partir do escalonamento do tipo 2 de Legendre e Legendre (1998), que enfatiza a relação entre as espécies. As análises de PCA e CCA foram realizadas utilizando o programa estatístico Past 2.17 (Hammer, *et al.*, 2001).

Para a análise da estrutura da comunidade, o resultado de IC (Índice de Cobertura) foi utilizado para indicar a dominância das espécies no ambiente, conforme as seguintes classes: $IC \geq 50$ (sp dominante); $10 < IC \leq 49$ (sp comum); $IC < 10$ (sp rara).

≤ 10 (sp rara). Estas classes foram analisadas juntamente com a CCA, para explicar se as variáveis limnológicas respondiam a distribuição das plantas no espaço, e quais classes eram mais sensíveis aos fatores ambientais analisados.

A coexistência das espécies nas comunidades foi analisada pelo método de *checkerboard*, o qual indica que espécies ecologicamente similares não ocorrem em uma mesma área. A partir deste método foi calculado *c-score* (índice *c*) (Stone e Roberts, 1990) para quantificar a co-ocorrência de espécies na área amostrada, sendo utilizado o programa estatístico R com os pacotes bipartite (Dormann, 2011) e vegan (Oksanen *et al.*, 2008).

Resultados

Um total de 36 espécies pertencentes a 15 famílias foram encontradas na área amostrada (Tabela 1). As famílias com maior riqueza de espécies foram Cyperaceae (14 spp.) e Poaceae (3 spp.).

Tabela 1. Espécies de plantas aquáticas amostradas no Lagamar do Cauípe.

FAMÍLIA Espécies	Acrônimos
ARACEAE	
<i>Montrichardia arborescens</i> (L.) Schott	Marb
<i>Pistia stratiotes</i> L.	Pstr
ARALIACEAE	
<i>Hydrocotyle verticillata</i> Thunb.	Hver
CYPERACEAE	
<i>Cyperus aggregatus</i> (Willd.) Endl.	Cagg
<i>Cyperus articulatus</i> L.	Cart
<i>Cyperus haspan</i> L.	Chas

<i>Eleocharis geniculata</i> (L.) Roem. & Schult.	Egen
<i>Eleocharis equisetoides</i> (Elliott.) Torr.	Eequ
<i>Eleocharis</i> R.Br.	Eleoc
<i>Fimbristylis cymosa</i> R. Br.	Fcym
<i>Fuirena robusta</i> Kunth	Frob
<i>Kyllinga brevifolia</i> Rottb.	Kbre
<i>Kyllinga vaginata</i> Lam.	Kvag
<i>Pycreus polystachyos</i> (Rottb.) P.Beauv.	Ppol
<i>Rhynchospora holoschoenoides</i> (Rich.) Herter	Rhol
<i>Rhynchospora tenuis</i> Link	Rten
FABACEAE	
<i>Mimosa pigra</i> L.	Mpig
<i>Mimosa</i> sp. L.	Mimo
HYDROLEACEAE	
<i>Hydrolea spinosa</i> L.	Hspi
LENTIBULARIACEAE	
<i>Utricularia foliosa</i> L.	Ufol
<i>Utricularia gibba</i> L.	Ugib
MENYANTHACEAE	
<i>Nymphoides indica</i> (L.) Kuntze	Nind
NYMPHAEACEAE	
<i>Nymphaea amazonum</i> Mart. & Zucc.	Nama
<i>Nymphaea rudgeana</i> G.Mey.	Nrud
ONAGRACEAE	
<i>Ludwigia helminthorrhiza</i> (Mart.) H.Hara	Lhel

<i>Ludwigia hyssopifolia</i> (G.Don) Exell	Lhys
PLANTAGINACEAE	
<i>Bacopa angulata</i> (Benth.) Edwall	Bang
<i>Bacopa monnieri</i> (L.) Pennell	Bmon
POACEAE	
<i>Paspalum distichum</i> L.	Pdis
<i>Paspalum</i> L.	Pasp
<i>Paspalidium geminatum</i> (Forssk.) Stapf	Pgem
PTERIDACEAE	
<i>Acrostichum danaeifolium</i> Langsd. & Fisch.	Adan
<i>Ceratopteris pteridoides</i> (Hook.) Hieron.	Cpte
RUBIACEAE	
<i>Spermacoce verticillata</i> L.	Sver
SALVINIACEAE	
<i>Salvinia auriculata</i> Aubl.	Saur
XYRIDACEAE	
<i>Xyris jupicai</i> Rich.	Xjup

A espécie com maior índice de cobertura (IC) foi *Eleocharis equisetoides* (Elliott.) Torr. (300,44), seguida por *Utricularia foliosa* L. (91,33) e *Nymphoides indica* (L.) Kuntze (56,44) (Tabela 2), sendo estas consideradas dominantes. A comunidade apresentou 12 espécies classificadas como comuns ($10 < IC \leq 49$) e 22 como espécies raras ($IC \leq 10$) (Tabela 2).

Tabela 2. Classificação das espécies segundo as formas de crescimento de Cook (1996): hidrófita emergente (Em), hidrófita flutuante (Ft), hidrófita flutuante livre (Fl), hidrófita submersa livre natante (Sb), helófita (Hl).

Espécies	Forma de crescimento	IC
<i>Eleocharis equisetoides</i> (Elliott.) Torr.	Em	300,44
<i>Utricularia foliosa</i> L.	Sb	91,33
<i>Nymphoides indica</i> (L.) Kuntze	Ft	56,44
<i>Fuirena robusta</i> Kunth	Em	47,22
<i>Eleocharis</i> R.Br.	Em	42,44
<i>Nymphaea rudgeana</i> G.Mey.	Ft	26,56
<i>Salvinia auriculata</i> Aubl.	Fl	26
<i>Ludwigia hyssopifolia</i> (G.Don) Exell	Em	25,67
<i>Nymphaea amazonum</i> Mart. & Zucc.	Ft	21,44
<i>Utricularia gibba</i> L.	Sb	19,33
<i>Cyperus articulatus</i> L.	Em	18,33
<i>Paspalum distichum</i> L.	Em	15,11
<i>Ludwigia helminthorrhiza</i> (Mart.) H.Hara	Fl	14,22
<i>Eleocharis geniculata</i> (L.) Roem. & Schult.	Em	13,89
<i>Cyperus haspan</i> L.	Em	8,44
<i>Montrichardia arborescens</i> (L.) Schott	Em	6,78
<i>Bacopa monnieri</i> (L.) Pennell	Sb	5,89
<i>Paspalum sp.</i> L.	Em	5,78
<i>Ceratopteris pteridoides</i> (Hook.) Hieron.	Em	5,56
<i>Xyris jupicai</i> Rich	Em	4,44

<i>Paspalidium geminatum</i> (Forssk.) Stapf	Em	4,44
<i>Spermacoce verticillata</i> L.	Na	3,89
<i>Kyllinga brevifolia</i> Rottb.	Em	3,89
<i>Hydrocotyle verticillata</i> Thunb.	Na	3,78
<i>Cyperus aggregatus</i> (Willd.) Endl.	Em	3,56
<i>Kyllinga vaginata</i> Lam.	Em	2,78
<i>Hydrolea spinosa</i> L.	Na	2,67
<i>Fimbristylis cymosa</i> R. Br.	Em	2,44
<i>Pycreus polystachyos</i> (Rottb.) P.Beauv.	Em	1,33
<i>Bacopa angulata</i> (Benth.) Edwall	Em	1,11
<i>Mimosa pigra</i> L.	Na	0,89
<i>Rhynchospora tenuis</i> Link	Em	0,67
<i>Mimosa sp.</i> L.	Na	0,44
<i>Rhynchospora holoschoenoides</i> (Rich.) Herter	Em	0,33
<i>Acrostichum danaeifolium</i> Langsd. & Fisch.	Em	0,33
<i>Pistia stratiotes</i> L.	Fl	0,33

O resultado do índice de *c* (*c-score*) observado foi 1527,756. Este resultado foi significativamente maior do que o esperado ao acaso, apresentando o valor de *p* (observed \geq expected) = 0,0009. Isto indica que na comunidade pode está atuando interações negativas entre as espécies, ou seja, a comunidade encontra-se estruturada por processos competitivos (Figura 3).

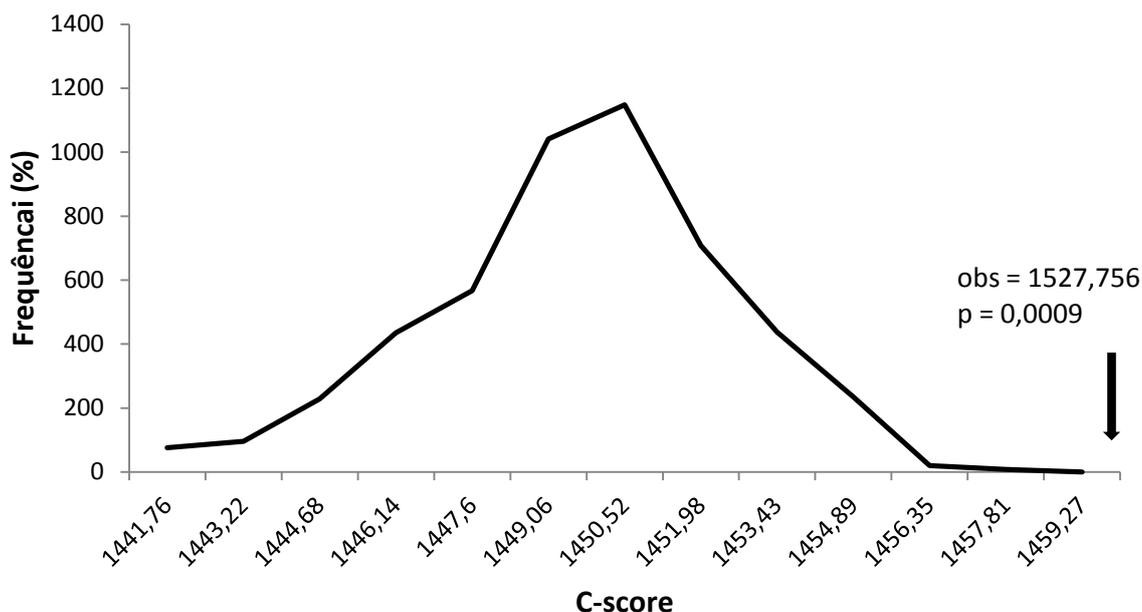


Figura 3. Histograma de valores esperados e valor observado do *c-score* para comunidades de plantas aquáticas no Lagamar do Cauípe

A análise de componentes principais entre as variáveis limnológicas resultou em dois componentes principais, representados pelos eixos 1 e 2, que explicaram mais de 50% da variação dos dados abióticos (Figura 4). A análise mostrou que as medidas de percentual de oxigênio dissolvido (OD%), oxigênio dissolvido (OD mg/L) apresentaram altas correlações com os eixos 1 ou 2, porém a primeira representação do oxigênio dissolvido apresentou maior relação com os eixos quando comparado com o OD mg/L, assim este foi eliminado da relação com as plantas aquáticas. Já que o pH apresentou baixa correlação com os eixos. Assim, optou-se por eliminar esta última variável da relação com as plantas aquáticas.

A análise de correspondência canônica (CCA) entre as variáveis limnológicas e os dados de distribuição das espécies (Figura 5) foi formada por dois eixos (eixo 1 com 61,57% e eixo 2 com 20,34%) que explicaram mais de 80% da variação dos dados, ambos sendo significativos para o teste de Monte Carlo ($p=0,000999$). O eixo 1 apresentou correlação positiva com as variáveis de condutividade (0,531982), oxigênio dissolvido (0,480968) e turbidez (0,220697). A variável Clorofila *a* apresentou baixo índice de significância com os eixos, obtendo correlação negativa

com o eixo 1 (-0,00906534), e positiva com o eixo 2 (0,0846707). Os resultados mostraram que a condutividade e o oxigênio dissolvido foram as variáveis que mais explicaram a distribuição das plantas aquáticas em um ambiente costeiro. Além da turbidez que explicou a distribuição principalmente de espécies de forma de crescimento submersa.

As espécies dominantes (IC > 50%) se posicionaram próximo ao centro dos eixos 1 e 2 (Figura 4). A maioria das espécies raras e comuns (IC ≤ 49%) apresentou maior relação com os parâmetros limnológicos analisados.

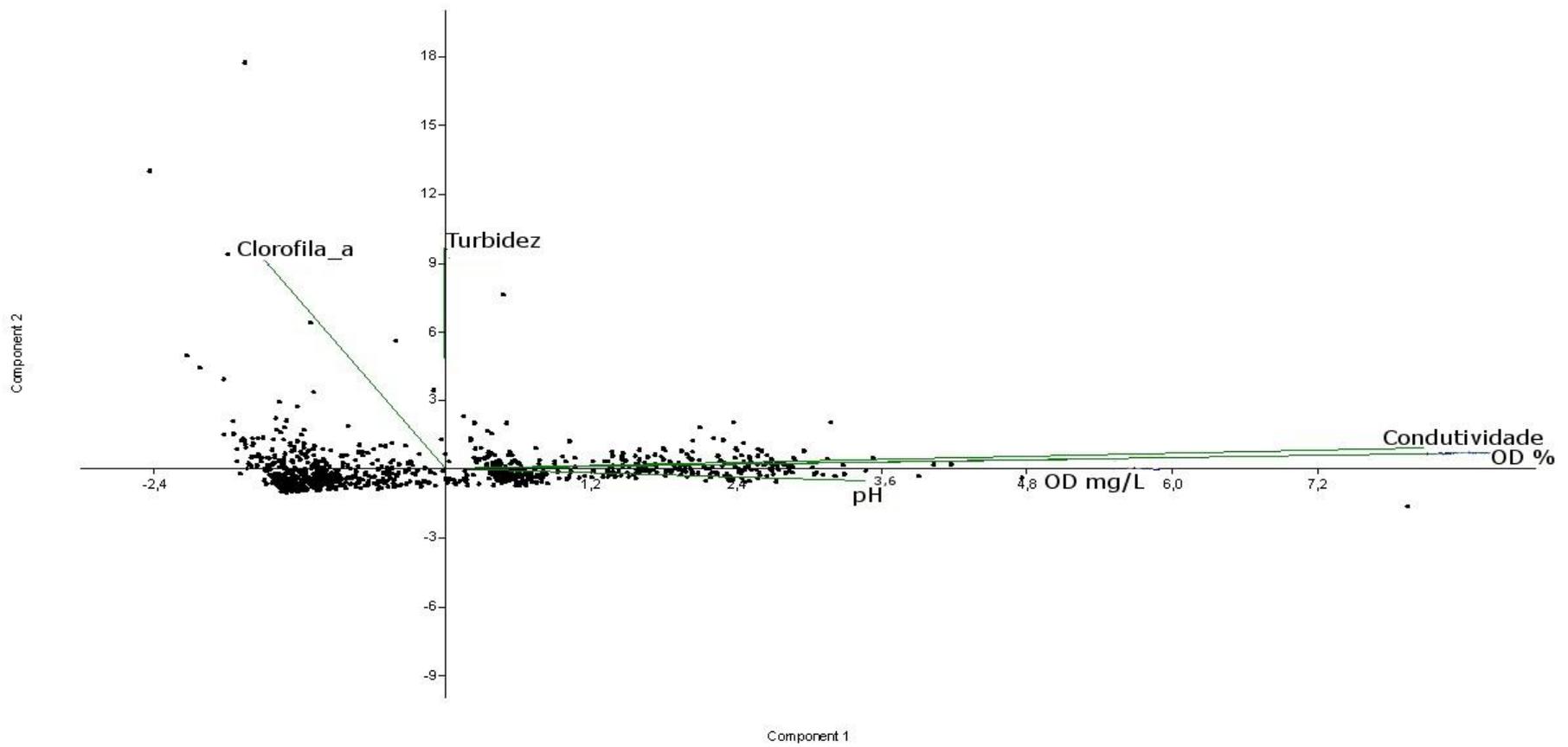


Figura 4. Análise dos Componentes Principais das variáveis ambientais. Os pontos em preto representam cada ponto de coleta.

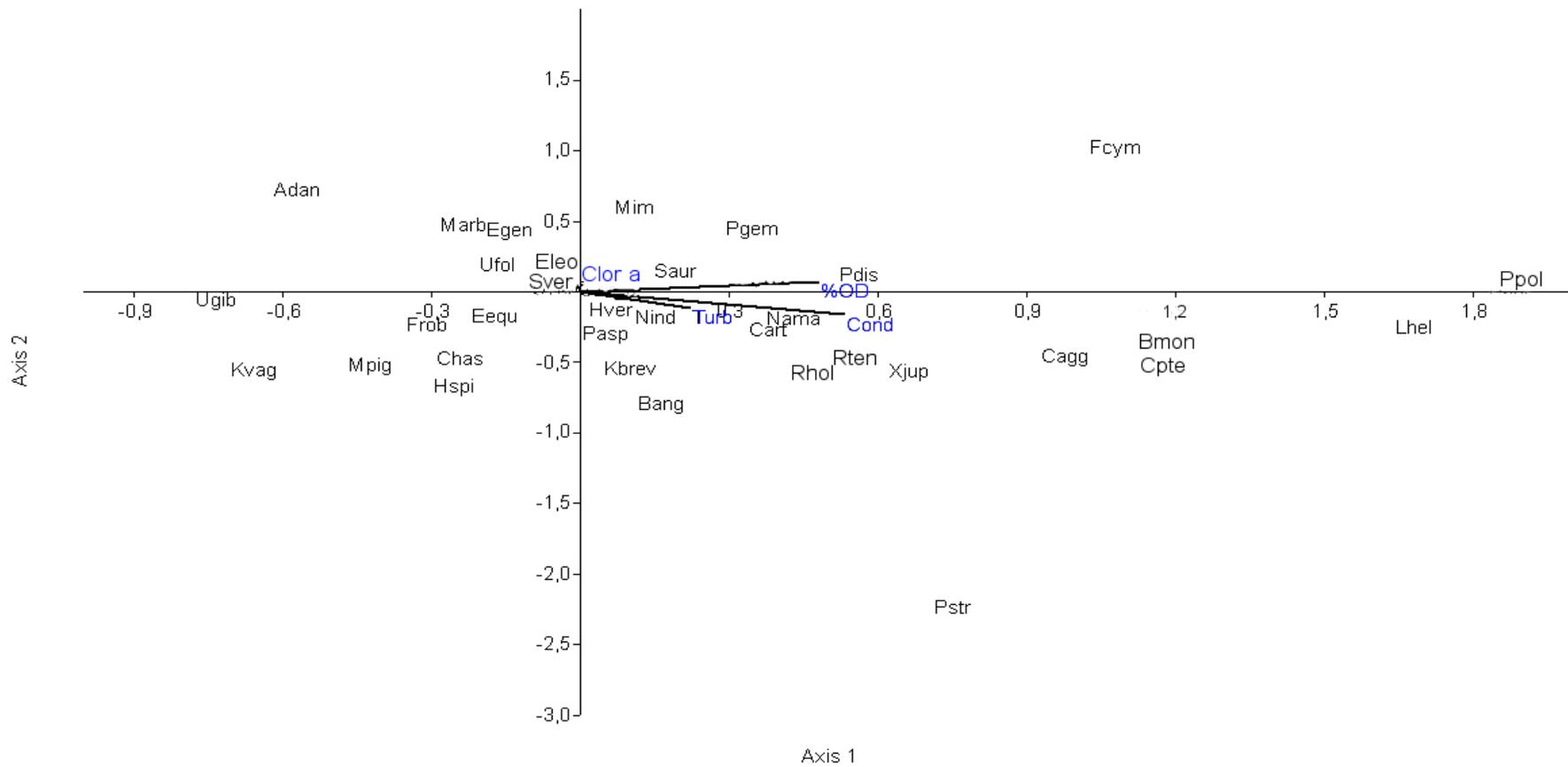


Figura 5. Análise de Correlação Canônica das variáveis ambientais e a distribuição de plantas aquáticas. A legenda dos acrônimos das espécies está listada na tabela 1.

Discussão

O Lagamar do Cauípe apresentou uma riqueza de espécies elevada se comparado a outras áreas costeiras ao redor do mundo, onde um menor número de espécies de plantas predominam, como na lagoa de Veneza, na Itália (Sfriso & Marcomini, 1999), nas lagoas Ingril, Prévost e Mauguio, no Nordeste do Mar Mediterrâneo (Mouillot *et al.*, 2005), na lagoa Mar Menor, no Sudoeste do Mar Mediterrâneo (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2008), nas lagoas Urbino e Biguglia, no Oeste do Mar mediterrâneo (Pasqualini *et al.*, 2006), na lagoa de Albufera dês Grau, no Oeste do Mar Mediterrâneo, (Obrador *et al.*, 2007), na lagoa Buda, no Nordeste da Europa (Menéndez *et al.*, 2002), na lagoa Nakaumi, no Japão (Kunii & Minamoto, 2000) e na lagoa Ortobello, na Itália (Giovani *et al.*, 2010). A diferença de riqueza entre a área de estudo e outras áreas alagadas costeiras do mundo pode ser ocasionada pela distância e desconexão com o mar e a consequente diferença de salinidade nestas áreas. Matias *et al.* (2003) e Röderstein *et al.* (2014) afirmaram que ambientes aquáticos costeiros que não possuem conexão com o mar, possuem uma alta diversidade de espécies.

Porém, a riqueza florística do Lagamar se assemelhou a áreas úmidas de zonas áridas e semiáridas, onde as comunidades de plantas aquáticas apresentaram uma maior diversidade. Porter *et al.* (2007) em estudo nas áreas alagadas na Austrália, encontraram áreas com até 27 espécies. James *et al.* (2007) também em áreas alagadas da Austrália, encontraram 77 espécies, distribuídas em 30 famílias. Tabosa *et al.* (2012), em estudo realizado em uma lagoa da região semiárida da América do Sul, encontraram um total de 30 espécies, distribuídas em 14 famílias.

Nosso resultado do *c-score* indicou haver um padrão de competição maior do que o esperado ao acaso dentro da comunidade de plantas aquáticas do ambiente costeiro estudado. Este padrão indicou que existem fatores bióticos importantes influenciando a estruturação dessas comunidades, resultando num padrão de existência de poucas espécies dominantes com formas de crescimento complementares, permitindo a coexistência. Resultados semelhantes de estruturação das comunidades foram encontrados em estudo realizado por Boschilia *et al.* (2008) com comunidades de plantas aquáticas da Bacia do Rio Paraná, tanto

em escala local como em escala regional. Porém, as escalas formaram organizações diferentes, dependendo do grau de conectividade, do período sazonal e da profundidade. O estudo mostrou que tanto a competição quanto a preferência de habitat são influências importantes sobre a estrutura não aleatória das comunidades. Chmara *et al.* (2013) em estudo com distribuição de espécies submersas de lagos na Polônia observaram que as comunidades eram caracterizadas por forte grau de associação negativa entre as espécies, onde a estruturação das mesmas se deu pela diferença de profundidade que as espécies conseguiam habitar.

A espécie de maior dominância, *Eleocharis equisetoides* (Elliott.) Torr., possui forma de crescimento emergente, e a *Nymphoides indica* (L.) Kuntze possui forma flutuante. Essas diferentes formas de crescimento não são excludentes, pois demonstraram ocupar espaços diferenciados no ambiente, sem competirem diretamente por luz. Um padrão semelhante foi encontrado por Tabosa *et al.* (2012) em uma lagoa no semiárido, onde duas espécies com as mesmas formas de crescimento encontradas no nosso estudo também apresentaram maior dominância, pois conseguiram coexistir no ambiente. As folhas reduzidas à bainha de *E. equisetoides*, diminuem a interferência espacial por não causarem sombreamento nas demais espécies. A espécie *Utricularia foliosa* L. possui forma de crescimento submersa livre natante, com seus órgãos reprodutivos emergentes na coluna d'água. Essa espécie conseguiu coexistir com as espécies emergentes pela sua forma de crescimento, porém só ocorreram em áreas não habitadas por espécies flutuantes. A associação negativa da turbidez da água com esta espécie pode explicar o alto índice de cobertura (ICi) destas espécies, uma vez que o ambiente possuía baixa turbidez, diminuindo assim, a chance das plantas flutuantes emergirem.

A nossa segunda hipótese de que os fatores ambientais iriam influenciar na distribuição das populações das espécies menos abundantes foi refutada. Algumas espécies como *Xyris jupicai* Rich, *Cyperus aggregatus* (Willd.) Endl., *Fimbristylis cymosa* R.Br., *Bacopa monnieri* (L.) Pennell, *Ceratopteris pteridoides* (Hook.) Hieron., *Ludwigia helminthorrhiza* (Mart.) H. Hara e *Pycreus polystachyos* (Rottb.) P. Beauv. possuem associação positiva com os valores de porcentagem de oxigênio

dissolvido (OD %) e condutividade. E as espécies *Acrostichum danaeifolium* Langsd. & Fisch., *Kyllinga vaginata* Lam. e *Utricularia gibba* L., possuem associação negativa, sendo limitadas principalmente pela condutividade. Estas relações das espécies com os parâmetros estão são explicadas pela capacidade das espécies não suportarem grandes variações ambientais. As espécies estão distribuídas em relação à preferência de habitat, independentemente da dominância delas no ambiente. As demais espécies encontradas, com menor relação com os parâmetros abióticos, possuem maior habilidade para suportarem a estas variações ambientais.

Steffen *et al.* (2014), em estudo com plantas aquáticas no noroeste da Alemanha, encontraram relação dos parâmetros químicos com a água como secundários em relação aos processos mecânicos como a corrente da água.

A condutividade consiste num fator importante para a estruturação de plantas aquáticas, sendo indicada como um fator positivo para a riqueza destas espécies (Rolon & Maltchik, 2006), mas também pode ser um fator limitante para as estrutura espacial das espécies (Kunni & Minamoto, 2000; Porter *et al.*, 2007). De ambos os modos, a condutividade irá resultar em poucas plantas raras (≤ 10 IC).

Estudo realizado por Rolon & Maltchik (2006) evidenciaram fortes correlações entre a espécie *Eleocharis acutangula* (Roxb.) Schult. com ambientes que apresentaram baixa condutividade. Espécies do mesmo gênero foram encontradas e apresentaram correlação negativa com o mesmo parâmetro. Isto pode indicar que o gênero possua pouca tolerância à alta condutividade. Para *Hydrocotyle ranunculoides* L.f., este estudo obteve resultado inverso, onde a espécie apresentou correlação positiva com a condutividade (Rolon e Maltchik, 2006).

Johns *et al.* (2014) estudaram espécies de plantas emergentes, em relação a profundidade e a resistência a salinidade, demonstraram que a salinidade reduziu a capacidade das espécies *Paspalum distichum* L. e uma espécie do gênero *Eleocharis* R. Br. de crescerem. Bem como no estudo Macek & Rejmánková (2007), em áreas alagadas do norte de Belize, onde o gênero *Eleocharis* diminuiu a medida que aumentava o gradiente de salinidade.

O que diferiu do nosso estudo, pois o gênero *Eleocharis* foi encontrado em águas com diferentes variações de condutividade, o qual está diretamente relacionado com a salinidade.

Thomaz *et al.* (2009) evidenciaram que a turbidez possui forte relação negativa com as espécies submersas. Isso já era esperado, independente do grau de dominância das espécies, pois esse é o principal fator limitante desta forma de crescimento, em que as espécies *U. gibba* e *U. foliosa* apresentaram uma alta associação negativa com esse parâmetro e foram respectivamente comuns e dominantes. As demais formas de crescimento que estavam relacionadas positivamente com a turbidez se deve ao fato delas conseguirem colonizar áreas que não foram colonizadas pelas plantas submersas, aumentando a chance de sucesso. Em zonas áridas, esta variável é muito influente na explicação da distribuição e abundância das plantas aquáticas, juntamente com outras variáveis, independente da forma de crescimento (Porter *et al.*, 2007).

O ICi de *Pistia stratiotes* L., foi melhor explicado pelo eixo 2, apresentando relação positiva com a clorofila “a”. Porém a espécie ocorreu em um único ponto, representado por apenas um indivíduo, e a clorofila “a” apresentou menor valor para ambos os eixos, assim, este resultado pode estar relacionado ao acaso.

O oxigênio é um fator limitante para a biomassa das plantas aquáticas (Esteves, 1998). Assim, a maioria das espécies possui uma relação positiva com esse parâmetro, pois este fator é necessário para o desenvolvimento destes organismos.

Outros fatores limnológicos, que não foram abordados neste estudo, podem estar mais relacionados com a distribuição das espécies de plantas aquáticas, ou ainda outros filtros abióticos relacionados ao tamanho da área e a conectividade de habitat. Mas também podem está relacionados com a forma de vida das espécies.

Nossos resultados corroboraram com a nossa primeira hipótese de que as comunidades de plantas aquáticas em áreas alagadas costeiras foram estruturadas por regras de montagem baseadas na competição interespecífica, onde poucas espécies foram dominantes e constituídas por formas de crescimento que não se sobrepuseram no espaço. Porém além da dominância das formas de crescimento

esperadas (hidrófitas enraizadas com folhas flutuantes e hidrófitas enraizadas emergentes) houve a dominância de hidrófitas submersas enraizadas. O estudo não corroborou com a nossa segunda hipótese, pois embora os fatores ambientais estudados explicassem bem as espécies encontradas, estas não formaram grupos em relação ao seu índice de cobertura. Bem como encontrado no estudo de Chmara *et al.* (2013), nos quais os autores observaram que as características ambientais não influenciaram significativamente na distribuição da abundância das espécies.

Podemos então inferir que, em uma escala local, regras de montagem baseadas em competição e coexistência de espécies ocorrem em plantas aquáticas em relação às formas de crescimento. Assim, sugerimos que estudos futuros sejam realizados com maiores detalhes em relação a grupos funcionais de plantas aquáticas, e outros fatores físico-químicos que possam estar atuando na estruturação das comunidades.

Agradecimentos

Agradeço aos professores que participaram da elaboração do artigo; aos colegas que ajudaram com o desenvolvimento do projeto; ao Programa de Pós Graduação em Ecologia e Recursos Naturais (UFC); e à CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) pelo concessão de bolsa Financeiro ao primeiro autor.

Referências

- Adams, C. D. 1994. Cyperaceae. In Davidse, G., M. S. Sousa & A. O. Charter (Eds), Flora mesoamericana – Alismataceae a Cyperaceae. Universidad Nacional Autónoma de México. Missouri Botanical Garden. The Natural History Museum, London: 402-485.
- Bell, G., 2000. The distribution of abundance in neutral communities. *The American Naturalist* 155: 606-617.
- Bell, G., 2005. The co-distribution of species in relation to the neutral theory of community ecology. *Ecology* 86: 1757-1770.
- Boschilia, S. M., E. F. Oliveira, & S. M. Thomaz, 2008. Do aquatic macrophytes co-occur randomly? An analysis of null models in a tropical floodplain. *Oecologia* 156: 203-214.
- Bridson, D. & L. Forman, 1998. *The herbarium handbook*. Royal Botanical Garden, Kew.
- Chase, J. M., 2003. Community assembly: when should history matter? *Oecologia* 136: 489-498.
- Chmara, R., J. Szymeja & W. Ulrich, 2013. Patterns of abundance and co-occurrence in aquatic plant communities. *Ecological Research* 28: 387-395.
- Cockaine, L, 1926. Tussock grassland investigations in New Zealand. In Tansley, A. G. & T. F. Chipp (eds), *Aims and methods in the study of vegetation*. Crow, London: 349-361.
- Conor, E. F. & D. Simberloff, 1979. The assembly of species communities: chance or competition? *Ecology* 60: 1132-1140.
- Cook, C. D. K., 1996. *Aquatic plant book*. SPB Academic Publishing, Amsterdam/New York.

- Diamond, J. M., 1975. Assembly of species communities. In Cody, M. L. & J. M. Diamond (eds) *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press, Massachusetts: 342-444.
- Dormann, C. F., J. Fründ & B. Gruber, 2011. How to be a specialist? Quantifying specialisation in pollination networks. *Network Biology* 1, 1 - 20.
- Esteves, F. A. 1998. *Fundamentos da Limnologia*. Interciência, Rio de Janeiro.
- Giovani, A., E. Mari, A. Specchiulli, L. Cilenti, T. Scirocco, P. Breber, M. Renzi, S. E. Focardi & M. Lenzi, 2010. Factors affecting changes in phanerogam distribution patterns of Orbetello lagoon, Italy. *Transitional Waters Bulletin* 4: 35-52.
- Gotelli, N. J. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81:2606-2621.
- Gotelli, N. J. & D. J. McCabe, 2002. Species Co-Occurrence: A Meta-Analysis of J. M. Diamond's Assembly Rules Model. *Ecology* 83: 2091-2096.
- Götzenberger, L., F. Bello, K. A. Brathen, J. Davison, A. Dubuis, A. Guisan, J. Leps, R. Lindborg, M. Moora, M. Pärtel, L. Pellissier, J. Pottier, P. Vittoz, K. Zobel & M. Zobel, 2012. Ecological assembly rules in plant communities — approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews* 87: 111-127.
- Hammer, Ø., D. A. T. Harper & P. D. Ryan, 2001. Past: Paleontological Statistics Software Package for education and data analysis. *Paleontologia elettronica* 4: 1-9.
- Hausdorf, B. & C. Hennig, 2007. Null model tests of clustering of species, negative co-occurrence patterns and nestedness in meta-communities. *Oikos* 116: 818-828.

- Haynes, R. R. 1984. Techniques for collecting aquatic and marsh plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 71: 229-231.
- Hraber, P. T. & B. T. Milne, 1999. Community assembly in a model ecosystem. *Ecological Modelling* 103: 267-285.
- Hubbell, S. P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, New Jersey.
- Hutchinson, G. E., 1957. Concluding remarks. *Cold spring harbor symposium on quantitative biology* 22: 415-427.
- James, C. S., S. J. Capon, M. G White, S. C. Rayburg & M. C. Thoms, 2007. Spatial variability of the soil seed bank in a heterogeneous ephemeral wetland system in semi-arid Australia. *Plant Ecology* 190: 205-217.
- Johns C., M. Ramsey, D. Bell, G. Vaughton, 2014. Does increased salinity reduce functional depth tolerance of four non-halophytic wetland macrophyte species? *Aquatic Botany* 116: 13-18.
- Keddy, P., 1992. Assembly and Response Rules: Two Goals for Predictive Community Ecology. *Journal of Vegetation Science* 3:157-164.
- Kunii, H. & K. Minamoto, 2000. Temporal and spatial variation in the macrophyte distribution in coastal lagoon Lake Nakaumi and its neighboring waters. *Journal of Marine Systems* 26: 223-231.
- Legendre, P. & L. Legendre, 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.
- Luceño, M., M. V. Alves & A. P. Mendes, 1997. Catálogo florístico y claves de identificación de las ciperáceas de los Estados de Paraíba y Pernambuco (Nordeste Del Brasil). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 57: 67-100.

- MacArthur R. & R. Levins, 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *The American Naturalist* 101: 377-385.
- Macek, P. & E. Rejmánková, 2007. Response of emergent macrophytes to experimental nutrient and salinity additions. *Functional Ecology* 21: 478-488.
- Mantovani, W. & F. R. Martins, 1990. O método de pontos. *Acta Botanica Brasilica* 4: 95-122.
- Matias, L. Q., E. R. Amado & E. P. Nunes, 2003. Macrófitas aquáticas da lagoa de Jijoca de Jericoacoara, Ceará, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 17: 623-631.
- Menéndez, M., O. Hernandez & F. A. Comin, 2002. Spatial Distribution and Ecophysiological Characteristics of Macrophytes in a Mediterranean Coastal Lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 55: 403-413.
- Monção F. S., A. M. Santos, & L. M. Bini, 2012. Aquatic macrophyte traits and habitat utilization in the Upper Paraná River floodplain, Brazil. *Aquatic Botany* 102: 50–55.
- Mouillot, D., W. Stubbs, M. Faure, O. Dumay, J. A. Tomasini, J. B. Wilson & T. D. Chi, 2005. Niche overlap estimates based on quantitative functional traits: a new family of non-parametric indices. *Hydrobiologia* 550: 121-130.
- Obrador, B., J. L. Pretus & M. Menéndez, 2007. Spatial distribution and biomass of aquatic rooted macrophytes and their relevance in the metabolism of a Mediterranean coastal lagoon. *Scientia Marina* 71: 57-64.
- Oksanen, J., F. G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. R. Minchin, R. B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. H. H. Stevens & H. Wagner, 2013. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-9.
- Pasqualini, V., C. Pergent-Martini, C. Fernandez; L. Ferrat; J. Tomaszewski & G. Pergent, 2006. Wetland monitoring: aquatic plant changes in two Corsican

- coastal lagoons (Western Mediterranean Sea). *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 16:43-60.
- Pérez-Ruzafa, A., M. I. Hegazi, I. M. Pérez-Ruzafa & C. Marcos, 2008. Differences in spatial and seasonal patterns of macrophyte assemblages between a coastal lagoon and the open sea. *Marine Environmental Research* 65: 1-32.
- Porter, J. L., R. T. Kingsford & M. A. Brock, 2007. Seed banks in arid wetlands with contrasting flooding, salinity and turbidity regimes. *Plant Ecology* 188: 215-234.
- Pott, V. J. & A. Pott, 2000. *Plantas aquáticas do Pantanal*. Embrapa, Brasília.
- R Core Team (2013). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Renvoize, S. A., 1984. *The grasses of Bahia*. Royal Botanical Garden, Kew.
- Röderstein, M., L. Perdomo, C. Villamil, T. Hauffec & M. Schnetter, 2014. Long-term vegetation changes in a tropical coastal lagoon system after interventions in the hydrological conditions. *Aquatic Botany* 113: 19-31.
- Rolon, A. S. & L. Maltchik, 2006. Environmental factors as predictors of aquatic macrophyte richness and composition in wetlands of southern Brazil. *Hydrobiologia* 556: 221-231.
- Sanderson, J. G., J. M. Diamond & S. L. Pimm, 2009. Pairwise co-existence of Bismarck and Solomon landbird species. *Evolutionary Ecology Research* 11: 771–786.
- Sfriso, A. & A. Marcomini, 1999. Macrophyte production in a shallow coastal lagoon. Part II: Coupling with sediment, SPM and tissue carbon, nitrogen and phosphorus concentrations. *Marine Environmental Research* 47: 285–309.

- Simberloff, D. 2004. Community Ecology: Is It Time to Move On? *The American Naturalist* 163: 787-799.
- Steffen, K., C. Leuschner, U. Müllera, G. Wiegleb, T. Becker, 2014. Relationships between macrophyte vegetation and physical and chemical conditions in northwest German running waters. *Aquatic Botany* 113: 46-55.
- Stone, L & A. Roberts, 1990. The checkerboard score and species distributions. *Oecologia* 85: 74-79.
- Tabosa, A. B., L. Q. Matias & F. R. Martins, 2012. Life fast end die young: The aquatic macrophyte dynamics in a temporary pool in the Brazilian semiarid region. *Aquatic Botany* 102: 71-78.
- Taylor, P., 1989. The genus *Utricularia* – a taxonomic monograph. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Thomaz, S. M., P. Carvalho, A. A. Padial & J. T. Kobayashi, 2009. Temporal and spatial patterns of aquatic macrophyte diversity in the Upper Paraná River floodplain. *Brazilian Journal of Biology* 69: 617-625.
- Weiher; E., G. D. P. Clarke & P. A. Keddy, 1998. Community Assembly Rules, Morphological Dispersion, and the Coexistence of Plant Species. *Oikos* 81: 309-322.
- Weiher, E. & P. Keddy, 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos*, 71: 159-164.
- Weiher, E. & P. Keddy, 2004. Assembly rules as general constraints on community composition. In Weiher, E. & P. Keddy (eds) *Ecological Assembly Rules – Perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press, Cambridge: 251-271.

Wiersema, J. H., 1987. A monograph of *Nymphaea* subgenus *Hydrocallis* (Nymphaeaceae). *Systematic Botany Monographs* 16: 46–101.

Zhang, J., Z. Hao, B. Song, B. Li, X. Wang, & J. Ye, 2009. Fine-scale species co-occurrence patterns in an old-growth temperate forest. *Forest Ecology and Management* 257: 2115–2120.

3. Considerações finais

Nossos resultados corroboraram nossa primeira hipótese a as comunidades de plantas aquáticas em áreas alagadas costeiras foram estruturadas por regras de montagem baseadas na competição interespecífica, onde poucas espécies foram dominantes e constituídas por formas de crescimento que não se sobrepuseram no espaço. Porém, além da dominância das formas de crescimento esperadas (hidrófitas enraizadas com folhas flutuantes e hidrófitas enraizadas emergentes) houve a dominância de hidrófitas submersas enraizadas. Porém o estudo não corroborou nossa segunda hipótese, pois embora os fatores ambientais estudados demonstrassem uma alta correlação das espécies na comunidade, eles não conseguiram demonstrar um padrão claro de distribuição das espécies em relação ao seu grau de dominância. Outros fatores abióticos, podem estar relacionados a montagem da comunidade, como os nutrientes disponíveis, ou ainda fatores em uma escala regional, como o tamanho da área e conectividade de habitats.

4. Perspectivas futuras

Nós sugerimos que estudos futuros sejam realizados com maiores detalhes em relação a grupos funcionais de plantas aquáticas, e outros fatores físico-químicos que possam estar atuando na estruturação das comunidades.

5. Referências

- Boschilia, S. M.; Oliveira, E. F.; Thomaz, S. M., 2008. Do aquatic macrophytes co-occur randomly? An analysis of null models in a tropical floodplain. *Oecologia*, 156: 203-214.
- Chmara, R.; Szmeja J.; Ulrich, W., 2013. Patterns of abundance and co-occurrence in aquatic plant communities. *Ecological Research*, 28: 387-395.
- Diamond, J. M., 1975. Assembly of species communities. Pp. 342-444. In: *Ecology and Evolution of Communities* (Cody, M. L.; Diamond J. M., eds.). Harvard University Press, Massachusetts: 342-444.
- Duarte, C. M.; Martinez, R.; Barron, C., 2002. Biomass, production and rhizome growth near the northern limit of seagrass (*Zostera marina*) distribution. *Aquatic Botany*, 72: 183–189.
- Hubbell, S. P., 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press: New Jersey.
- Keddy, P.; Weiher. E., 2004. The scope and goals of research on assembly rules, pp. 1-20. In: *Ecological Assembly Rules – Perspectives, advances, retreats* (Weiher, E.; Keddy, P., eds.) Cambridge: Cambridge University Press.
- Knoppers, B., 1994, Aquatic primary production in coastal lagoons. Pp. 243-286. In: *Coastal lagoon processes* (Kjerfve, B., ed.). Amsterdam: Elsevier Oceanographic Series 60.
- Kunii, H.; Minamoto, K., 2000. Temporal and spatial variation in the macrophyte distribution in coastal lagoon Lake Nakaumi and its neighboring waters. *Journal of Marine Systems*, 26: 223–231.
- Macek, P.; Rejmánková, E., 2007. Response of emergent macrophytes to experimental nutrient and salinity additions. *Functional Ecology*, 21: 478-488.

- Madsen, J. D.; Chambers, P.A.; James, W.F.; Koch, E.W.; Westlake, D.F., 2001. The interaction between water movement, sediment dynamics and submersed macrophytes. *Hydrobiologia*, 444: 71-84.
- Menéndez, M.; Hernandez, O.; Comin, F. A., 2002. Spatial Distribution and Ecophysiological Characteristics of Macrophytes in a Mediterranean Coastal Lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 55: 403–413.
- Morin, P. J., 2011. *Community Ecology*. New Jersey: Wiley-Blackwell. 407 p..
- Obrador, B.; Pretus, J. L.; Menéndez, M., 2007. Spatial distribution and biomass of aquatic rooted macrophytes and their relevance in the metabolism of a Mediterranean coastal lagoon. *Scientia Marina*, 71: 57-64.
- Pasqualini, V.; Pergent-Martini, C.; Fernandez, C.; Ferrat, L.; Tomaszewski, J. E.; Pergent, G., 2006. Wetland monitoring: aquatic plant changes in two Corsican coastal lagoons (Western Mediterranean Sea). *Aquatic conservation: marine and freshwater ecosystems*, 16: 43–60.
- Pérez-Ruzafa, A.; Hegazi, M. I.; Pérez-Ruzafa, I. M.; Marcos, C., 2008. Differences in spatial and seasonal patterns of macrophyte assemblages between a coastal lagoon and the open sea. *Marine Environmental Research*, 65: 1-32.
- Porter, J. L.; Kingsford, R. T.; Brock, M. A.; 2007. Seed banks in arid wetlands with contrasting flooding, salinity and turbidity regimes. *Plant Ecology*, 188: 215-234.
- Rolon, A. S.; Maltchik, L., 2006. Environmental factors as predictors of aquatic macrophyte richness and composition in wetlands of southern Brazil. *Hydrobiologia*, 556: 221-231.
- Rolon, A. S., Rocha, O., Maltchik, L., 2012. Do effects of landscape factors on coastal pond macrophyte communities depend on species traits? *Aquatic Botany*, 103: 115-121.

- Ruprecht, E.; Bartha, S.; Botta-Dukát, Z.; Szabó, A., 2007. Assembly rules during old-field succession in two contrasting environments. *Community Ecology*, 8: 31-40.
- Steffen, K.; Leuschner, C.; Müllera, U.; Wiegleb, G.; Becker, T., 2014. Relationships between macrophyte vegetation and physical and chemical conditions in northwest German running waters. *Aquatic Botany*, 113: 46-55.
- Suzuki, M. S.; Figueiredo, R. O.; Castro, S. C.; Silva, C. F.; Pereira, E. A.; Silva, J. A.; Aragon, G. T., 2002. Sand bar opening in a coastal lagoon (Iquipari) in the northern region of Rio de Janeiro state: hydrological and hydrochemical changes. *Brazilian Journal of Biology*, 62:51-62.
- Tofts, R.; Silvertown, J., 1999. A phylogenetic approach to community assembly from a local species pool. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267: 363-369.
- Thomaz, S. M.; Carvalho, P.; Padial, A. A.; Kobayashi, J. T., 2009. Temporal and spatial patterns of aquatic macrophyte diversity in the Upper Paraná River floodplain. *Brazilian Journal of Biology*, 69: 617-625.
- Toth, L. A.; Van der Valk, A., 2012. Predictability of flood pulse driven assembly rules for restoration of a floodplain plant community. *Wetlands Ecol Manage*, 20: 59-75.
- Weiher, E.; Clarke, G. D. P.; Keddy, P. A., 1998. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos*, 81: 309-322.
- Weiher, E.; Keddy, P., 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos*, 71: 159-164.
- Weiher, E.; Keddy, P., 2004. Assembly rules as general constraints on community composition, pp. 251-271. In: *Ecological Assembly Rules – Perspectives, advances, retreats* (Weiher, E.; Keddy, P., eds.) Cambridge: Cambridge University Press.

- Wilson, J. B., 1991. Does vegetation science exist? *Journal of Vegetation Science*, 2: 289-290.
- Wilson, J. B., 2004. Assembly rules in plant communities, pp. 130-164. In: *Ecological Assembly Rules – Perspectives, advances, retreats* (Weiher, E.; Keddy, P., eds.) Cambridge: Cambridge University Press.
- Wilson, J. B., Gitay, H., 1995. Limitations to species coexistence: evidence for competition from field observations, using a patch model. *Journal of Vegetation Science*, 6: 369-376.
- Wilson, J. B., Roxburgh, S. H., 1994. A demonstration of guild-based assembly rules for a plant community, and determination of intrinsic guilds. *Oikos*, 69: 267-276.
- Zhang, J., Hao, Z., Song, B., Li, B., Wang, X., Ye, J., 2009. Fine-scale species co-occurrence patterns in an old-growth temperate forest. *Forest Ecology and Management*, 257: 2115–2120.