



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

**DAYSE LEONE DOS SANTOS FARIAS**

**SAZONALIDADE E DINÂMICA DE ASSEMBLEIAS DE PLANTAS AQUÁTICAS  
EM LAGOS RASOS NO SEMIÁRIDO BRASILEIRO**

**FORTALEZA**

**2019**

DAYSE LEONE DOS SANTOS FARIAS

SAZONALIDADE E DINÂMICA DE ASSEMBLEIAS DE PLANTAS AQUÁTICAS EM  
LAGOS RASOS NO SEMIÁRIDO BRASILEIRO

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial à obtenção do título de Doutora em Ecologia e Recursos Naturais.

Área de concentração: Ecologia de plantas aquáticas

Orientadora: Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Lígia Queiroz Matias

FORTALEZA

2019

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)

---

F238s Farias, Dayse Leone dos Santos.  
Sazonalidade e dinâmica de assembleias de plantas aquáticas em lagos rasos no  
semiárido brasileiro / Dayse Leone dos Santos Farias. – 2019.  
83 f. : il.

Tese (doutorado) – Universidade Federal do Ceará, 0, Fortaleza, 2019.  
Orientação: Prof. Dr. Lígia Queiroz Matias.

1. Macrófitas Aquáticas. 2. Competição. 3. Regras de Montagem. I. Título.

CDD

---

DAYSE LEONE DOS SANTOS FARIAS

SAZONALIDADE E DINÂMICA DE ASSEMBLEIAS DE PLANTAS AQUÁTICAS EM  
LAGOS RASOS NO SEMIÁRIDO BRASILEIRO

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial à obtenção do título de Doutora em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia de plantas aquáticas

Aprovada em 30/07/2019.

BANCA EXAMINADORA

---

Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Lígia Queiroz Matias (Orientadora)  
Universidade Federal do Ceará (UFC)

---

Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Júlia Caram Sfair  
Universidade Federal do Ceará (UFC)

---

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

---

Prof. Dr. Ênio Wocylis Dantas  
Universidade Estadual da Paraíba (UEPB)

---

Prof. Dr. Vinicius Fortes Farjalla  
Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ)

À minha amada tia Elizabeth (*in  
memorian*) que me mostrou o melhor  
caminho.

## 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 Fundação Cearense de Apoio ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico pela concessão de bolsa de doutorado.

À Embrapa Agroindústria Tropical pela oportunidade de estágio e pela disponibilidade de recursos para realização de análises laboratoriais.

Ao Instituto Federal do Ceará – Iguatu, pelo apoio logístico e hospedagem durante o período de trabalho de campo.

À dona Cacilda, à dona Rosário e ao seu Zé Alfredo e suas famílias pela confiança em abrir as portas de suas casas todos os meses para que eu pudesse realizar minha pesquisa.

À minha orientadora, Dra. Lígia Queiroz Matias, por todos esses anos de dedicação, paciência e ensinamentos.

Ao Dr. Carlos Alberto Kenji Taniguchi pelo acolhimento no laboratório e por sempre estar disposto a ensinar.

À professora Dra. Helena Becker por abrir as portas do seu laboratório e pela realização das análises com tanto cuidado.

À Joemília, que me mostrou que quando se tem amizade, nada precisa ser tão difícil, nem na vida, nem na pesquisa.

Aos membros da banca por todas as considerações para a melhoria da tese: Bruno Souza Menezes, Ênio Wocylí Dantas, Júlia Caram Sfair, Roberta Boscaini Zandavalli, Vinicius Fortes Farjalla, Waldir Mantovani.

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.

E finalmente, às pessoas que mais acreditaram em mim e estão presentes nas horas mais difíceis: minha mãe, Odeniza, meu pai, Ary, meus irmãos, Dayvisson e Kaênia, e Carlos.

## RESUMO

Assembleias de plantas aquáticas podem ser organizadas por diversos fatores bióticos e/ou abióticos, que influem de maneira diferenciada e podem variar de acordo com a escala de observação. Portanto, esta tese teve como objetivo estudar ambientes lênticos do semiárido, de modo a: (1) verificar as interações bióticas de plantas aquáticas durante um ciclo sazonal, testando a hipótese de que espécies com maior semelhança morfológica tendem a se excluir devido à competição assimétrica pelos recursos, predominando a coexistência de plantas com formas de crescimento diferentes que se complementam espacialmente em todos os estágios de sucessão; e (2) verificar a relação entre as alterações no sedimento durante um ciclo sazonal e as interações interpopulacionais, nas assembleias de plantas aquáticas, testando a hipótese de que a dominância das espécies está relacionada com a variação do sedimento, permitindo menor sobreposição de utilização dos recursos. Para isso, realizamos a pesquisa em três lagos rasos durante um período sazonal. Levantamos dados de índice de Cobertura das plantas e fatores físicos e químicos da água e do solo. Nós observamos que a competição é o principal filtro biótico que influencia a organização das assembleias nestes ambientes. Além disto, as plantas aquáticas com maiores índices de dominância possuíam formas de crescimento diferenciadas e complementares, porém não foram as formas esperadas pela nossa hipótese. As variáveis profundidade e turbidez foram correlacionadas significativamente com a dominância das espécies. Além destas variáveis, o sedimento também demonstrou importância na estruturação das assembleias, indicando que há uma diferenciação no nicho das espécies. A variação sazonal não influencia na estruturação das assembleias. Concluímos que a competição é um dos fatores estruturantes das plantas aquáticas, mas os fatores ambientais também são importantes na organização das espécies, independente do período sazonal.

**Palavras-chave:** Macrófitas aquáticas. Competição. Regras de montagem.



## ABSTRACT

Aquatic plant assemblages can be organized by several of factors, biotic and abiotic, which influence in different ways depending on the scale of observation and can act simultaneously. Therefore, in this study we aimed: (1) to verify how the biotic interactions were structured during a seasonal cycle, testing the hypothesis that species with greater morphological similarity tend to be excluded due to the asymmetric competition for the resources, predominating the coexistence of hydrophytes with different growth forms that complement each other spatially at all stages of succession; (2) to verify the relationship between sediment changes during a seasonal cycle with interpopulational interactions in aquatic plant assemblages in semi-arid shallow lakes, testing the hypothesis that sediment variation is related to species dominance, allowing for less overlap resources. We observed that competition is the biotic filter that influences the organization of aquatic plants in these environments. And that the coexistence of hydrophytes with higher index of dominance with complementary forms of growth occurred in shallow lakes, but with combinations different from those expected for these environments. The variables depth and turbidity were significantly correlated with the dominance of the species. Besides these variables, the sediment also showed importance in structuring the assemblies, indicating that there is a differentiation in the niche of the species. However, the seasonal variation does not influence structure of the assemblies. Thus, we observe that both biotic and abiotic factors are important factors on aquatic plants.

**Keywords:** Macrophytes. Competition. Assembly rules.

## SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO .....	9
2	CAPÍTULO I - INFLUENCE OF SEASONAL DYNAMICS ON INTERSPECIFIC RELATIONSHIPS OF AQUATIC PLANTS IN SHALLOW LAKES OF THE SEMIARID REGION OF NORTHEASTERN BRAZIL .....	15
2.1	Introduction .....	17
2.2	Materials and Methods .....	19
2.3	Results .....	23
2.4	Discussion .....	25
2.5	References .....	31
3	CAPÍTULO II - INTERAÇÃO DA DINÂMICA SAZONAL DO SEDIMENTO E A SUCESSÃO DE PLANTAS AQUÁTICAS NOS LAGOS RASOS DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO .....	45
3.1	Introdução .....	49
3.2	Métodos .....	50
3.3	Resultados .....	53
3.4	Discussão .....	60
3.5	Conclusão .....	64
3.6	Referências .....	65
4	CONCLUSÕES E PERSPECTIVAS FUTURAS .....	74
	REFERÊNCIAS .....	75

## 1 INTRODUÇÃO

O conceito de regras de montagem consiste em um conjunto de informações que possibilitam analisar a influência de restrições na estruturação das comunidades (Chase, 2003). A proposta foi introduzida por Diamond (1975) após seu estudo de comunidades de pássaros da Nova Guiné, onde observou que algumas espécies raramente ou nunca coocorriam por serem ecologicamente semelhantes, formando um padrão que foi descrito como *checkerboard*.

A teoria de Diamond (1975) teve como base os princípios da exclusão competitiva, considerando que a existência de pares de espécies excludentes (competição interespecífica) é a única explicação para o padrão das comunidades, mesmo que outros fatores estivessem atuando.

Além das relações de competição, os filtros abióticos (ou seja, os fatores ambientais) também podem gerar padrões espaciais não aleatórios (Connor; Simberloff, 1979; Bell, 2000; Simberloff, 2004; Bell, 2005) e atuar nos processos de montagem das comunidades (Weiher; Keddy, 1995; Weiher; Hrabar; Milne, 1997; Clarke; Keddy, 1998). Ou ainda, estes filtros abióticos podem atuar simultaneamente com os fatores bióticos (interações interespecíficas) no processo de montagem das comunidades (Tofts; Silvertown, 1999). A separação dos fatores bióticos e abióticos parece menos provável de ocorrer, 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 (Ruprecht *et al.*, 2007).

A partir das constatações da importância do filtro abiótico na montagem de assembleias, o conceito de regras de montagem foi ampliado, envolvendo qualquer restrição não aleatória na coexistência de espécies, sendo mediada por limitações na dispersão, por condições abióticas ou por interação entre as espécies, dependendo da escala na qual se analisa uma comunidade (Keddy, 1992; Weiher; Keddy, 2004; Morin, 2011; Gotzenberger *et al.*, 2012;). Essa conceituação está sendo utilizada no presente estudo, pois além de processos de competição, o conjunto de espécies encontra-se submetido a filtros abióticos que resultam na constituição das comunidades locais.

Após o desenvolvimento do conceito de regras de montagem, foram desenvolvidos os modelos nulos baseados em randomização dos dados ecológicos

reais para testar se as comunidades estariam organizadas ao acaso (Gotelli; Graves, 1996), e foram comparados com os resultados encontrados por Diamond (1975). Desta forma, Connor; Simberloff (1979) e Gotelli; McCabe (2002) sugeriram que a estruturação da comunidade poderia dar-se ao acaso ou como resultado de outros fatores que não a competição. Ou, ainda, ser interpretada como resultado de fatores agindo de forma simultânea e oposta, como gradientes ambientais, competição, predação e facilitação, que podem evitar a formação de um padrão espacial (Gotelli; Graves, 1996; Kembel; Hubbell 2006). Os modelos nulos foram desenvolvidos para testar, como forma alternativa, o conceito de regras de montagem, para análise dos padrões encontrados na natureza, comparando os resultados observados com possíveis comunidades organizadas aleatoriamente (ao acaso) (Gotelli, 2000; Gotelli; McCabe, 2002).

Muitos modelos nulos são utilizados para analisar os padrões de competição e de coocorrência na estruturação das assembleias (Gotelli; Ellison, 2002; Peres-Neto, 2004; Zhang *et al.*, 2009). A coocorrência consiste no número de vezes em que um par de espécies ocorre em um mesmo local (Gotelli, 2000), o que significa que, quando a comunidade é estruturada por competição, o conjunto de espécies apresenta número de coocorrências menor que o esperado ao acaso. Enquanto que no padrão de coocorrência, a comunidade é formada pelo conjunto de espécies que coocorrem mais do que o esperado pelo acaso. E ainda, quando ocorre o padrão de estruturação ao acaso, o número de coocorrências das espécies não difere da distribuição aleatória (Gotelli, 2000).

A teoria de coexistência também pode ser utilizada como subsídio para explicar a estrutura das comunidades, como consequência da influência do ambiente sobre as interações interespecíficas, principalmente em pequenas escalas (Chesson, 2000; Hart; Marshall, 2013). A coexistência refere-se à persistência indefinida, espacial ou temporal, de duas ou mais espécies (Giacomini, 2007). A exclusão competitiva ocorre em espécies com características morfológicas semelhantes, que estão sob influência dos mesmos filtros ambientais (HilleRisLambers *et al.*, 2012). Como demonstrado por Boschilia; Oliveira; Thomaz (2008), em assembleia de plantas de áreas alagadas, onde os mecanismos de competição são influenciados por condições abióticas espaciais (conectividade de áreas, período sazonal e profundidade do ambiente). Espécies com formas de

crescimento semelhantes, como, por exemplo, flutuantes livres, podem se excluir devido à sobreposição de nichos (Santos; Thomaz, 2007). Também demonstrado por Lacoul; Freedman (2006), para quem os fatores químicos da água e fatores bióticos influenciam a estruturação de plantas aquáticas. Portanto, é necessário entender, além dos fatores bióticos da comunidade, quais os filtros abióticos que atuam nas espécies dos ambientes aquáticos.

Considerando os fatores bióticos, a competição entre plantas aquáticas com morfologias similares, quando regulada pelos fatores ambientais, ocorre de forma intensa (Chambers; Prepas, 1990; van Geest, *et al.*, 2005; Mony, *et al.* 2007; Boschilia; Oliveira; Thomaz, 2008). Espécies morfologicamente semelhantes podem apresentar diferenciação de habilidades competitivas dependendo das características do habitat, porém não necessariamente havendo exclusão (Mony, *et al.* 2007).

Se uma planta com determinada forma de crescimento interfere no nicho de outra planta com forma de crescimento diferente, a interação competitiva pode ocorrer de forma intensa, levando à exclusão competitiva de uma das espécies, de maneira rápida, se estas competem pelo mesmo recurso (Scheffer *et al.* 2003). Espécies coexistentes e dominantes, em uma lagoa temporária do semiárido, apresentaram formas de crescimento diferenciadas, representadas por hidrófitas enraizadas de folhas flutuantes e hidrófitas enraizadas emergentes, sugerindo um padrão de formas de crescimento complementares, evidenciando a tendência à não sobreposição espacial das espécies (Tabosa; Matias; Martins, 2012). Nestes ambientes aquáticos temporários, alguns fatores, como a intensidade das cheias, influenciam a recolonização, a produtividade e a biomassa de espécies de plantas aquáticas (Pedro; Maltchik; Bianchini Jr, 2006).

Na região semiárida existem lagos rasos permanentes (Rezende *et al.* 2018), nos quais a zona eufótica se estende até o fundo e sua coluna d'água é mantida durante todo o período sazonal. Estes ambientes são comuns em zonas temperadas, e possui como características a estratificação por um longo período do ano, o que leva a interação entre o sedimento e a água e rápida colonização por macrófitas (Kissoon *et al.*, 2013). Essas características dos lagos rasos causam uma dinâmica de mudanças estruturais rápidas nas assembleias, durante um ciclo sazonal, sendo este o principal fator que influencia o ecossistema (Scheffer *et al.*

1993; Feldman; Nöges, 2007). A dinâmica temporal de plantas aquáticas nos lagos rasos do mundo é bem conhecida, porém, os lagos rasos do semiárido, por apresentarem características diferentes, estes necessitam de estudos para compreender como ocorre a dinâmica da organização das plantas aquáticas (Scheffer; Jeppesen, 2007; Li *et al.*, 2008; Janssen *et al.* 2014).

De acordo com os conceitos de coexistência (Huston, 1979), as espécies que conseguem coocorrer nestes sistemas estão relacionadas à partição de nicho, devido à variação de recursos e à variação temporal das condições ambientais, levando à uma estratificação, distribuição horizontal e substituição de espécies no tempo. A heterogeneidade ambiental permite delimitar a habilidade competitiva das espécies em um sistema aquático, pois a heterogeneidade oportuniza o maior número de espécies a coexistirem devido à preferência ambiental, explicando a diferença de padrões locais de coexistência (Giacomini, 2007).

Em ambientes sazonais, a alternância de populações de plantas aquáticas mantém a alta diversidade, devido à variação de recursos que é propiciada no processo de sucessão (Huston, 1979; Boschilia; Oliveira; Thomaz, 2008; Peñuelas; Terradas; Lloret, 2011; Ferreira *et al.* 2015). Esta alternância está associada à um regime de distúrbio provocado pela inundação, podendo mudar as relações de dominância competitiva em uma comunidade e fornecer condições para que diferenças ecológicas se convertam em oportunidade de nicho para as espécies (Huston, 1979).

Além da sazonalidade, a heterogeneidade espacial tem um papel importante na partição espacial do nicho, já que diferenças nas preferências de habitat podem levar a uma divergência de uso do ambiente por espécies que competem, o que facilita a coexistência (Pimm; Rosenzweig, 1981). Shurin *et al.* (2004) utilizaram um modelo para identificar o efeito da prioridade de chegada das espécies no local, sobre a preferência de habitat, e concluíram que a variação espacial é necessária ao fornecimento de recursos. Ambientes heterogêneos proporcionarão maior variação de nichos, o que leva a coexistência das espécies, sendo que em ambientes com pouca heterogeneidade espacial, as espécies que emergirem primeiro, após o distúrbio de seca, tendem a dominar o ambiente (Kraft, *et al.*, 2015).

A heterogeneidade ambiental proporcionada pela dinâmica temporal e pela heterogeneidade espacial, atua em conjunto e gera diferenças de nicho. Assim, o sistema permite a permanência de várias espécies com diferenças morfológicas, mantendo a diversidade de espécies nestes ambientes (Giacomini, 2007). Desta maneira, locais com condições ambientais similares possuem um mesmo conjunto de plantas com formas semelhantes adaptadas aos mesmos filtros (Chase, 2003). Os lagos rasos do semiárido devem apresentar formas de crescimento de plantas aquáticas que sejam adaptadas às características locais.

Independente da dinâmica do sistema aquático, as plantas apresentam diferenças no seu padrão de distribuição no espaço e no tempo, em relação às suas formas de crescimento e também às formas de vida (Pott *et al.*, 1989; Bagella; Caria, 2013). Considerando as formas de vida de Raunkiaer (1934), as espécies aquáticas terofíticas possuem maior riqueza em ambientes com regime de distúrbio hídrico, pois são resistentes ao regime de seca (Bagella; Caria, 2013, enquanto que as espécies criptofíticas e hemicriptofíticas possuem maior dominância e persistência no ambiente (Tabosa; Matias; Martins, 2012).

Diante do exposto, propomos testar a hipótese de que a estrutura das assembleias de plantas aquáticas está relacionada aos fatores bióticos e abióticos, onde as características de lagos rasos permanentes irão apresentar dominância de formas de crescimento adaptadas a estes ambientes. Para responder isso, conduzimos a teses em dois capítulos:

Capítulo 1. Testamos as seguintes hipóteses: (1) As assembleias apresentam um padrão não aleatório como resposta às interações bióticas de competição, uma vez que o espaço é limitante; (2) As assembleias resultam na dominância de espécies morfológicamente diferentes, formando um padrão estrutural com formas de crescimento complementares, com menor sobreposição de nicho; (3) A estrutura das assembleias é influenciada pelo período de inundação, de modo a permitir a alternância de espécies dominantes após um evento de inundação.

Capítulo 2. Testamos as seguintes hipóteses: (1) a variação apresentada pelos componentes do sedimento está relacionada com as relações de dominância das espécies, permitindo uma menor sobreposição de utilização dos recursos; (2) os nutrientes do sedimento estão mais disponíveis para as plantas durante o período

seco do que no período chuvoso, assim, exclusão competitiva por estes recursos será menor permitindo uma maior riqueza de espécies.



**2 CAPÍTULO I - INFLUENCE OF SEASONAL DYNAMICS ON INTERSPECIFIC  
RELATIONSHIPS OF AQUATIC PLANTS IN SHALLOW LAKES OF THE  
SEMIARID REGION OF NORTHEASTERN BRAZIL**

Manuscrito submetido para a Aquatic Botany

(Impact Factor: 2.143) <https://www.journals.elsevier.com/aquatic-botany>

Qualis: A2

## **Influence of seasonal dynamics on interspecific relationships of aquatic plants in shallow lakes of the semiarid region of northeastern Brazil**

Dayse Leone dos Santos Farias<sup>a</sup>, Helena Becker<sup>b</sup>, Lígia Queiroz Matias<sup>c\*</sup>

<sup>a</sup> Graduate Course of Ecology and Natural Resources, Department of Biology, Pici Campus, Federal University of Ceará, Fortaleza - CE Zip Code 60440-900, Brazil. ORCID 0000-0003-1530-4341

<sup>b</sup> Department of Organic and Inorganic Chemistry, Pici Campus, Federal University of Ceará, Fortaleza - CE Zip Code 60455-760, Brazil ORCID\_0000-0002-7361-1916

<sup>c</sup> Department of Biology, Department of Biology, Pici Campus, Federal University of Ceará, Fortaleza - CE Zip Code 60440-900, Brazil. ORCID 0000-0002-18895354

\*Corresponding author: E-mail address: [lqmatias@ufc.br](mailto:lqmatias@ufc.br) (L.Q. Matias)

### **Abstract**

In this study, we determined how biotic interactions were structured during a seasonal cycle; testing the hypothesis that species with greater morphological similarities tend to exclude each other due to asymmetrical competition for resources, resulting in the predominance of coexistence among hydrophytes with different growth forms that complement each other spatially in all stages of succession. Assemblages were sampled over a 12-month period in three shallow lakes in the semiarid region of northeastern Brazil in order to analyse temporal variations in species dominance. Checkerboard method was used to evaluate the structure predominant in the lakes. Regression analysis was performed to determine the influence of limnological factors on the cover of plant. The data revealed that segregation structured the aquatic plant assemblages and that the coexistence of hydrophytes with a greater dominance index and complementary growth forms occurred in the shallow lakes, but with different combinations from those expected for these systems: Free-swimming submerged plants and bottom-rooted emergent

plants with floating leaves and/or stems predominated in Lake Acopiara; only bottom-rooted emergent plants with floating leaves and/or stems predominated in Lake Alencar; and bottom-rooted emergent plants with floating leaves and/or stems, free-floating emergent plants and free-swimming submerged plants coexisted in Lake Iguatu. Depth and turbidity were not significantly correlated with species dominance. In all three lakes studied, the assemblages collapsed when the water column increased. The lakes had different assemblage resilience times and the assemblages were composed only of species that were dominant prior to the water level fluctuation event.

**Keywords:** abiotic filters, competition, macrophyte, seasonality, wetlands.

## 2.1 Introduction

The aim of most plant ecology studies is to gain an understanding of non-random patterns and processes that influence the organization of assemblages in space and time. This organization implies the existence of filters that exert an influence on biotic systems in different proportions depending on the observation scale (Gotzenberger et al., 2012; McGill et al., 2006). Assembly rules, proposed by Diamond (1975), are non-random restrictions mediated by limitations to dispersal, abiotic conditions or interspecific interactions (Gotelli and McCabe, 2002; Gotzenberger et al., 2012; Weiher and Keddy, 2004) that determine the coexistence of species. On a local scale, the physical and chemical properties of the water and soil (such as pH, nutrients, turbidity, electrical conductivity, hydrology and plant interactions) influence the structuring of aquatic plant assemblages (Bornette and Puijalon, 2011; Lacoul and Freedman, 2006). However, when several regulating factors act simultaneously, or when there is no predominance of factors, a random spatial pattern emerges in aquatic plant assemblages (Gotelli and Graves, 1996).

Aquatic plant assemblages in the semiarid region of northeastern Brazil tend to exhibit dominant species with distinct growth forms, which enables interactions with minimum spatial overlap, favoring coexistence (Tabosa et al., 2012). This is in agreement with the “assembly rules” proposed by Diamond (1975), as species with morphological differences tend to coexist due to differences in strategies of resource use. However, the spatial overlap of different growth forms may lead to

asymmetrical competition for light (DeMalach et al., 2017; Rørslett, 1987), serving as a limiting factor to coexistence. For instance, submerged plants are limited by floating forms and they are influenced by abiotic factors, such as light and nutrients, even when species have minimal resource needs (van Gerven, 2015). Thus, populations of floating species may decrease primary production in submerged species by forming a canopy that blocks light from the water column (Zhu et al., 2008).

Beside the vertical gradient, surface area is another limiting factor in permanent lakes. Space generates responses associated with vertical and horizontal partition: vertical due to species occupying different layers of the water column, and horizontal due to competition caused by different species occupying different sites of the lake due to depth (Rørslett, 1987). Therefore, the growth forms that coexist in these ecosystems are related to spatial and to temporal variations in environmental resources. These factors influence species substitution during succession, as well as the stratification patterns of the communities and the horizontal distribution of the populations in the water column (Huston, 1979). Temporal alternation is associated with the water level fluctuation regimen, which generates changes in relationships of competitive dominance and promotes new environmental conditions that favor different combinations of coexistence (Huston, 1979). In periods of high water level, there is a greater availability of habitats, favoring species coexistence. In contrast, during the dry season resources are limited and competition is more likely to occur (Mormul et al., 2015). Thus, the alternation of aquatic plant populations in the water column maintains high diversity in seasonal environments due to succession related processes (Boschilia et al., 2008).

Besides the alternation of aquatic plant populations during the wet season, the occupation of the water surface are mainly formed by emergent and floating growth forms, which do not spatially overlap, and which occupy the entire extension of the water body (Lycarião and Dantas, 2017; Tabosa et al. 2012). However, in permanent shallow lakes in semiarid regions, expected changes related to seasonality may modify the organization of these assemblages, resulting in other spatial conformations.

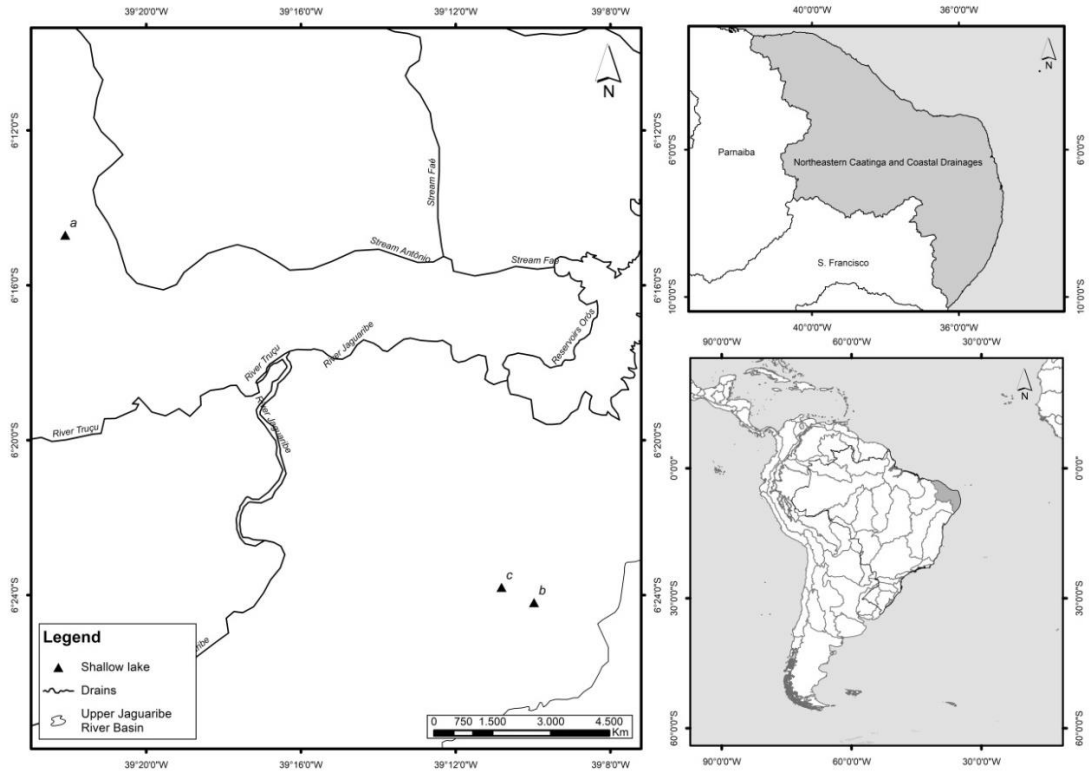
Thus, in this study we test the hypotheses that (1) the assemblages show a non-random spatial pattern in response to the biotic interactions of competition or habitat preference; (2) the organization of assemblages is a consequence of

dominance of morphologically different species (3) water level fluctuation restructure the assemblages, changing the dominance of aquatic plant species (4) limnological variables influence the structure of assemblages. If competition for space is the main driver influencing interpopulation interaction, we would expect to find spatial segregation of the populations, constituting of clusters of complementary growth forms (such as rooted plants with emergent leaves and / or floating stems and rooted emergents) that could be related to the complementary niches. After the water level fluctuation event, the dominance of growth forms will tend to modify due to alternations in the abiotic component, as the limnological variables will influence species selection.

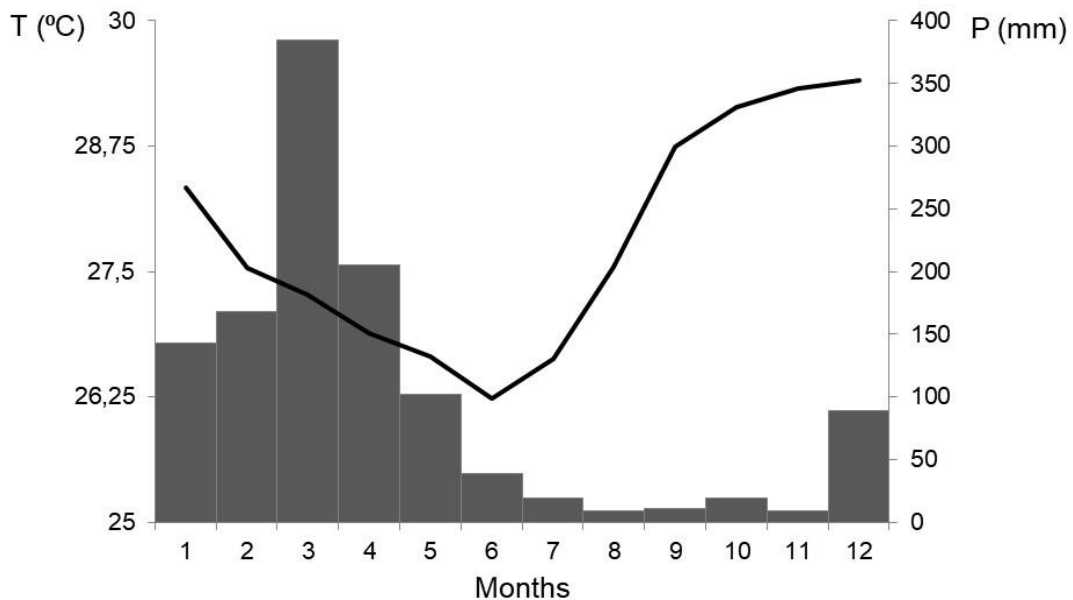
## **2.2 Materials and Methods**

### **2.2.1 Study area**

This study was conducted in three shallow perennial lakes: Lake Acopiara (6°14'41.93"S, 39°22'5.78"W), Lake Alencar (6°24'11.50"S, 39°9'58.65"W), and Lake Iguatu (6°23'47.82"S, 39°10'49.09"W) (Figure 1). The lakes were considered as replicas. All three lakes are located in lowland areas of the Northeastern Caatinga & Coastal Drainages ecoregion (Hales and Petry, 2017). The lakes are formed by the accumulation of water in land depressions during the rainy season, have a circular shape and an area of less than 1 ha. This ecoregion has a semiarid climate (BSh, according to the Köppen-Geiger classification) (Peel et al., 2007), with a mean annual precipitation of 927.3 mm per year (Funceme, 2017). Rainfall is concentrated between January and June (wet season), with the monthly average ranging from 8.9 mm to 384.9 mm. Average monthly temperature ranges from 26.2°C to 29.4°C (Funceme, 2017; Inmet, 2017) (Figure 2). The caatinga vegetation is predominantly composed of seasonally dry tropical woodlands (De Queiroz et al., 2017).



**Fig. 1** Location of the lakes sampled in the Northeastern Caatinga & Coastal Drainages ecoregion. Source: Hales and Petry (2017)



**Fig. 2** Climatic diagram of the city of Iguatu, state of Ceará, located in the semi-arid region of northeastern Brazil. Source: Funceme (2017) and Inmet (2017)

### 2.2.2 Data collection

Data was collected monthly from each lake over one seasonal cycle, beginning soon after the first rains in February 2016 and ending in January 2017. Ten transects were determined in each lake, beginning with a central orientation line perpendicular to the water body. The transects were spaced two meters apart. Each transect had 10 sampling points, totaling 100 sampling points per lake. This scale was chosen because aquatic plants are herbaceous and interactions between individuals occur on a smaller spatial level (McNickle et al., 2017).

The quantitative sampling of the aquatic plants was performed using the point-intercept method (Yarranton, 1966), which is recommended for the study of herbaceous communities from small areas (Levy and Madden, 1933). The point method is an efficient descriptor of herbaceous communities, with the advantages of being quick and causing limited disturbance to the vegetation, reducing the influence of the method on seasonal samplings (Mantovani and Martins, 1990; Tabosa et al., 2012). An isolated, retractile metal needle with a diameter of 0.5 mm was positioned vertically, suspended from a frame coupled to a bubble level, similar to the method employed by Tabosa et al. (2012); Paiva et al. (2014) and Ferreira et al. (2015). At each point we performed a sample, and recorded the species touched by the needle, the number of touches by each species and their growth form. This method provides data on the absolute frequency (AFi), which corresponds to the percentage cover of each species, and absolute vigor (AVi), which relates to a species' stratification, branching and growth form (Levy and Madden, 1933; Mateucci and Colma, 1982). The AFi and AVi data were used to calculate the cover index (Cli), which indicates the dominance of a species in the community:  $Cli = AFi + AVi$  (Mueller-Dombois and Ellenberg, 1974; Mantovani and Martins, 1990). For each lake, the Cli values of all species observed in the 12 month period analyzed were tabulated according to the constancy of the species as a function of the hydroperiod (Mueller-Dombois and Ellenberg, 1974).

We collected plant specimens for identification, all specimens were deposited in the Prisco Bezerra Herbarium (EAC). Taxonomic identification was performed using Cook (1996) and a specialized bibliography. The International Plant Names Index (IPNI, 2012) was used as a guide for the nomenclature and

abbreviation of authors' names. Aquatic plants were classified based on the growth forms proposed by Cook (1996): 1. Hydrophytes: bottom-rooted submerged (RS), bottom-rooted emergent (RE), bottom-rooted emergent with floating leaves and/or stems (RLF), free-swimming submerged (FS), free-floating emergent (FE); and 2. Helophytes (Hel).

The following limnological data were measured for each of the three lakes with an Ysi 6600 v2-2® probe (Ysi, 2011); water temperature (T) (°C), electrical conductivity (cond) ( $\mu\text{S}/\text{cm}$ ), hydrogen potential (pH), turbidity (turb) (NTU), chlorophyll *a* (chlor *a*) ( $\mu\text{g}/\text{L}$ ), and depth (cm). The total nitrogen (N) (mg/L) and phosphorus (P) ( $\mu\text{g}/\text{L}$ ) concentrations in the lakes were determined using the American Public Health Association (APHA, 2002) method. The water samples were collected in triplicate from different random locations within each lake.

### **2.2.3 Data analysis**

The checkerboard method was used to analyze the structure of the communities in relation to time (monthly) and space, for each lake. Using this method, the c-score (Stone and Roberts, 1990) was calculated to quantify the co-occurrence of species sampled in each lake. The c-score represents the average checkerboard units in a group of species, i.e. it indicates the frequency of pairs of species that never co-occur (Gotelli and Entsminger, 2001). The data were randomized 30,000 times using the SIM 9 null model (maintaining lines and columns fixed), which is recommended to avoid type I errors, as it maintains the characteristics of the matrix and the relationships between species are random, making it appropriate to detect patterns caused by interactions between species (Gotelli, 2000). When the c-score is greater than expected by chance, the pattern is species segregation, indicating that competition or habitat preference act on the assemblage. When the c-score is less than expected by chance, there is a pattern of species co-existence, indicating that positive interactions are occurring. When the c-score is equal to that expected by chance, it indicates that there is a random species organization pattern, where several factors may be acting together (Gotelli and Entsminger, 2001). This analysis was performed with the EcoSim 7.0 program (Gotelli and Entsminger, 2001).



Analysis of the structural changes to the assemblages due to water level fluctuation was performed by the variation of the coverage index (Cli) of the species during the complete seasonal cycle and was evaluated using repeated measures ANOVA and a post-hoc Tukey test.

A multiple regression analysis was performed to determine which model of the set of environmental variables best explains the observed structure of the aquatic plant assemblage. The cover index values of the plants used in the regression analysis were represented by the ordination of the first axis of the Principal coordinates analysis (PcoA) using the Euclidian distance. The multiple regression was performed using the stepwise backward method, which initiates with all environmental variables. A variable was considered significant if its p-value was < 0.05. The statistical analyses were performed using the Past 2.17 program (Hammer et al., 2001).

## **2.3 Results**

We observed an absence of vegetation during the month with the greatest water surface area. With the progressive reduction of the surface area during the dry season, the vegetation was restructured. Species were re-established in the assemblages as follows: initial species, those that settled only at the beginning of the water column reduction; sporadic species, which occurred randomly during the seasonal cycle; late species, those that developed only at the end of the dry season, with the lowest water column; and permanent species, which occurred throughout the seasonal cycle, and were dominant in relation to other species. The water column in the lakes persisted throughout the dry season except in Lake Alencar, which dried up in month 12, resulting in no data in that month for that lake.

The flora of the shallow lakes was composed of 20 species, with a predominance of representatives of the families Nymphaeaceae, Cyperaceae and Araceae. The bottom-rooted emergent (RE), the free-floating emergent (FE) and bottom-rooted emergent with floating leaves and/or stems (RLF) growth forms predominated in the assemblages (Table 1). During the period of maximum water level fluctuation, in the third month, all the aquatic macrophytes were suppressed and no species were present (Tables 2-4). As the water level decreased, the species

presented different types of reestablishment. The reestablishment of the assemblage took three months in Lake Acopiara (Table 2), one month in Lake Alencar (Table 3) and two months in Lake Iguatu (Table 4). The ANOVA showed that there was no significant change in the Clis of the populations during the seasonal cycle, indicating that the water level fluctuation event did not alter the structure of the assemblages (Table 5).

Species were characterized by the length of time of their presence in the different succession stages (initial, sporadic, late or permanent). In Lake Acopiara (Table 2), the dominant, permanent species in the assemblage were *Ceratophyllum demersum*, with a free-swimming submerged (FS) growth form, and *Nymphaea lasiophylla* and *Nymphaea amazonum*, both with bottom-rooted emergent with floating leaves and/or stems (RLF) growth form. Other species occurred sporadically (*Utricularia gibba*, *Najas arguta*, *Cyperus* sp., *Hymenachne amplexicaulis* and *Nymphaea pulchella*).

In Lake Alencar, the dominant, permanent species in the assemblage were *Nymphaea lingulata* and *Hymenachne amplexicaulis*, both having a bottom-rooted emergent with floating leaves and/or stems growth form (RLF) (Table 3). Other species were either sporadic (*Eichhornia heterosperma*, *Aeschynomene rudis*, *Lemna minuta* and *Hydrocleys martii*), initial (*Utricularia gibba* and *Salvinia auriculata*) or late (*Wolffia columbiana*, *Oxycaryum cubense*).

The Lake Iguatu (Table 4) assemblage had the highest number of species, the dominant, permanent ones being: *Nymphaea lingulata*, with a bottom-rooted emergent with floating leaves and/or stems (RLF) growth form; *Ludwigia helminthorrhiza* with a free-floating emergent (FE) growth form; and *U. gibba* with the free-swimming submerged (FS) growth form. Other species that occurred were either sporadic (*Cyperus esculentus*, *Pistia stratiotes*, *H. amplexicaulis*, *Aeschynomene mollicula*, *E. heterosperma*, *H. martii*, *L. minuta* and *W. columbiana*), initial (*O. cubense* and *S. auriculata*) or late (*N. arguta* and *C. demersum*).

The c-score revealed a segregation pattern of species, with a greater frequency than that expected by chance (Table 6). However this pattern was not found in Lake Acopiara at the beginning of the dry season (in months 7 and 8), or in Lake Alencar at the beginning of the rainy season (months 1 and 2) or the middle of the dry season (month 9). In Lake Iguatu the segregation pattern was not found at

the beginning of the rainy season (month 1) or the beginning of the dry season (month 7). The frequency was lower than expected by chance only in Lake Iguatu, at the beginning of the dry season (month 6).

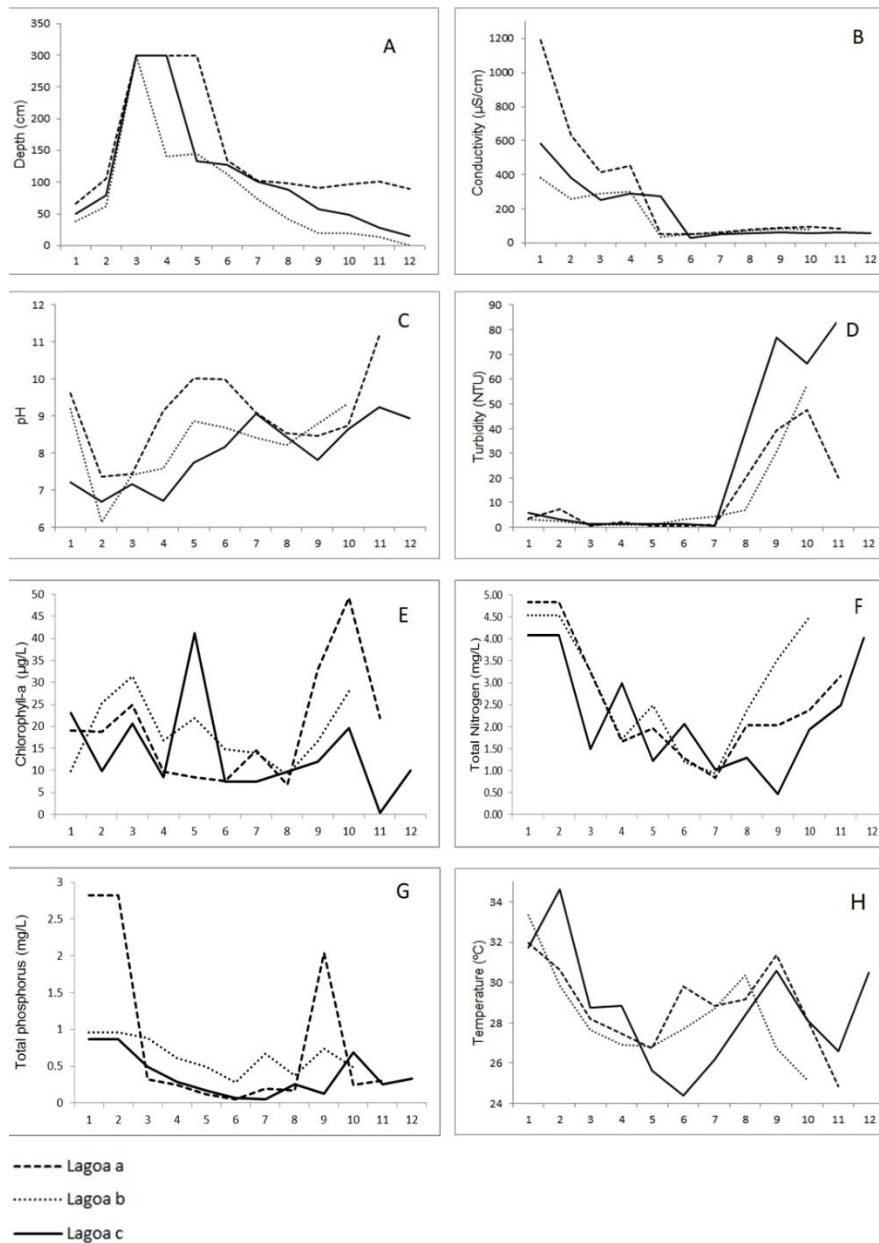
The lakes studied demonstrated a similar pattern of variation in the environmental metrics (Figure 3). At the beginning of the rainy season (months 2 to 4; Figure 3A), electrical conductivity, total nitrogen, total phosphorus and temperature were high, diminishing with the advancement of the rainy season and inundation. Total nitrogen and temperature increased again in the dry season (Figure 3B, F, G and H). Turbidity was low in the rainy season and increased significantly in the dry season (Figure 3D). The pH values fluctuated at the beginning of the rainy season, subsequently tending toward more alkaline values (Figure 3C). Accentuated fluctuations were found in the chlorophyll a content throughout the entire seasonal cycle (Figure 3E).

Multiple regression analysis indicated that seasonal variation in the aquatic plant assemblages was best explained in a model using the variables depth and turbidity ( $R^2 = 0.37$ ; adjusted  $R^2 = 0.11$ ;  $F = 14.528$ ;  $p\text{-value} = 0.24$ ) (Table 7). The other variables did not explain any additional variation in the assemblages.

## 2.4 Discussion

Spatial segregation was the principal pattern structuring the aquatic plant assemblages throughout the seasonal cycle in the lakes studied, because of c-score revealed a greater frequency than that expected by chance, which confirms hypothesis 1, that biotic interactions of competition or habitat preference structure the assemblages. Morphologically different species dominated the assemblages in two lakes (Acopiara and Iguatu), however two species with the same growth form dominated in the third lake (Alencar), therefore only partially confirming hypothesis 2, that the organization of assemblages is a consequence of dominance of morphologically different species. The structure of the assemblages changed with the influx of water, primarily due to the collapse of the populations, followed by the elimination of some species and colonization by new ones. However, the alternation of dominance was not found in all assemblages, which partially confirms hypothesis 3, that water level fluctuations restructure the assemblages, changing the dominance

of aquatic plant species. The limnological variables of depth and turbidity show a relationship to assemblage structure, but with a low explanation, partially confirming hypothesis 4, that the limnological variables influence the structure of assemblages.



**Fig. 3** Variation in limnological factors in the shallow lakes throughout a seasonal cycle

The lakes exhibited a succession pattern marked by species adapted to the different seasonal stages, which is similar to the pattern described by Tabosa et al. (2012). That is confirming that the structure of aquatic plant assemblages were related to variations in the water column, with species establishment according to the successional stage and maximum development capacity of the assemblage.

The composition of the assemblages was altered by the appearance of sporadic species during the seasonal cycle, suggesting that fluctuations in the water column provide opportunities for different species to become established. This demonstrates that seasonal variations in the water column (which is common in aquatic environments in semiarid regions) affect, in some way, species' establishment patterns (van der Valk, 1981).

However, when we analyse the cover indices of the assemblages over the seasonal cycle, no significant difference is observed, providing evidence that the structure of the assemblages persists after water level fluctuation. This partially agrees with Mormul et al. (2015), who found that plant assemblages in shallow lakes are influenced by seasonality, as the reduction in the water level and consequent reduction in area enable only amphibious species to survive. In the semiarid region lakes analyzed here, seasonality propitiated variation in the composition of the assemblages, while maintaining the dominance relationships of species with different growth forms.

We expected only species with different and complementary growth forms to coexist, with space being a limiting factor in the aquatic environments studied. However, we too observed the co-occurrence of species with similar growth forms, demonstrating that dominant species had niche range patterns that enable their permanence in the lake without competitive exclusion, even there being of spatial overlap due to the limited space.

The FS and RLF growth forms were dominant in two lakes (Acopiara and Iguatu). These growth forms are apparently excluding due to the asymmetrical competition that floating leaves exert on submerged plants (van Gerven et al., 2015). However, in shallow lakes of the semiarid region, these growth forms can tolerate shading conditions, as we made observation that RLF growth form *Nymphaea* populations coexist with FS growth form species (*C. demersum*, *U. gibba*). It would be associated with interactions of limiting abiotic factors in an up-down slope gradient

with species response and adaptation as well as morphological and ecophysiological characters (Rørslett and Agami, 1987), that would enhance patchiness in aquatic plant communities because it represents the temporal existence of gradients associated to the presence of microhabitats (e.g. light), which allows the co-occurrence of populations in a vertical gradient of luminosity (Rørslett 1987). Besides that, turbid-water eutrophic lakes shows high plasticity of *C. demersum* to develop at low light environments (Ejankowski and Solis, 2015).

The assemblages exhibited a co-occurrence pattern that suggests that the species have less niche overlap with regard to obtaining resources. *Nymphaea* species successfully occupy the water body in comparison to other species because of their large size (Scheffer et al., 2003; van Gerven, 2015). However, *Ceratophyllum demersum* is able to acquire sufficient light for its survival in deeper environments and there are sufficient light in shallow lakes to penetrate the water column even at times of greater turbidity (Madsen and Cedergreen, 2002). The relationship between these two populations lends support to the transient niche concept (Rørslett, 1987), which is applied to associations of submerged aquatic plants that have vertically distributed niches related to their depth limits and associated with patterns of light and nutrient availability.

The analysis of limiting factors for *C. demersum* in different water bodies in Poland revealed that the species has high plasticity, implying the occurrence of populations in a wide range of depths and different degrees of transparency, although optimum biomass production occurred at depths between two and three meters, in more transparent sites (Nagengast and Gabka, 2017). *C. demersum* was dominant in Lake Acopiara, which had a mean depth (1.50 m) closest to the species' optimum. The plant also occurred, but was not dominant, in Lake Iguatu, which has lower average depth than the lake (1.10 m). In Lake Alencar, which was shallow than the others (mean depth 0.88 m), the plant was not recorded.

*Utricularia gibba* was another FS species with a high cover index in Iguatu Lake. This species has the ability to obtain nutrients through utricles, acquiring resources directly from the water, which gives it a greater survival capacity (Gordon and Pacheco, 2007). However, its dominance may also be associated with a low dominance of other submerged species in Iguatu Lake, since Lake Acopiara was dominated by another submerged species (*C. demersum*).

Analyzing the co-occurrence of species throughout the seasonal cycle, segregation prevailed in most months. The finding was similar to results reported for aquatic environments in northeastern Brazil (Ferreira et al., 2015; Lycarião and Dantas, 2017). These types of environments are small, with a limited area in which aquatic species can occur. Thus, the plants tend to compete for space.

In contrast, dominant permanent species, despite the segregation filter and having growth forms that can be excluding, nevertheless manage to co-exist without the occurrence of exclusion due to morphological similarities (Diamond, 1975) or niche overlap. This suggests that some environmental factor may also be important to the structuring of the assemblages, such as the hydrodynamics of the lake (Boschilia et al., 2008; Lacoul and Freedman, 2006) and the deposited sediment (Kissoon et al., 2013; Wilde et al., 2017).

The inter-population interaction profiles of dominant species with similar growth forms enables us to raise questions regarding the competition process in these assemblages. In Lake Acopiara, two species of *Nymphaea* were dominant and co-occurring (*N. lasiophylla* and *N. amazonum*), which was unexpected. However, this association may be linked to a competition process on a small scale, with abiotic factors enabling the species to spatially co-exist due to the presence of microhabitats (Gotzenberger et al., 2012; Zobel and Zobel, 1988).

In Lake Alencar, the coexistence of *N. lingulata* and *H. amplexicaulis* may be explained by their morphological differences, which result in less spatial overlap. *N. lingulata* has floating leaves which occupy the water surface (Wiersema, 1987), whereas *H. amplexicaulis* has a stem with an aerenchyma that enables floatation (Wearne et al., 2010), such that it can occur amongst the leaves of the former plant without causing exclusion. However, as the water level regressed in the dry season, the cover index of *N. lingulata* increased, to the detriment of *H. amplexicaulis* which was subsequently excluded. This exclusion may be associated with the diminish spatial heterogeneity, favoring one of the species or leading to the competitive exclusion of one species, as described by Chambers and Prepas (1990). In Lake Iguatu, RLF species were dominant along with FE and FS species, demonstrating greater diversification in co-occurring forms.

The three aquatic environments studied were subjected to water level fluctuation disturbance during the rainy season, which led to the collapse of the

assemblages. This phenomenon has been described in different types of aquatic environments of the semiarid region (Maltchik and Flórin, 2002; Maltchik and Pedro, 2001; Pedro et al., 2006). A similar finding is reported for a river on the Iberian Peninsula (under the influence of the Mediterranean climate) in which the macrophyte cover diminished immediately after the water level fluctuation event and began to recover as the water level diminished (Tena et al., 2017). Riis and Biggs (2010) found that lentic environments are influenced by seasonal disturbance patterns and the populations of plants in shallow lakes are more affected than those in deeper environments. The influence of the water level fluctuation event was different in each lake, as the populations recovered over different timeframes. In lakes Alencar and Iguatu, the period after the disturbance offered an opportunity for re-colonization by other species (denominated initial species), demonstrating that seasonal variation, in this case rainfall, creates the opportunity for the establishment of other species (Huston, 1979).

The dominant species in the period prior to the collapse constituted a group of re-colonizing, dominant, permanent species that became established with the regression of the water column, especially in lake Acopiara. In lakes Alencar and Iguatu, there was the entry of species with FE and FS growth forms, which are co-occurring and altered the previously observed dominance pattern, but this alteration was not sufficient to demonstrate that the assemblages are not conservative after the flooding peak. After the reestablishment of the populations in the lakes, the competitive interaction process begins again and may enable the coexistence of species due to the increase in spatial variability (Maltchik et al., 2005).

Based on the results of the multiple regression, depth and turbidity also influence the structuring of the assemblages throughout the seasonal cycle. These factors are highly interrelated, as depth exerts an influence on the distribution of plants due to the exponential attenuation of light, which is also affected by the color of the water and suspended matter (Lacoul and Freedman, 2006). With regard to turbidity, a study on a lake in China used the euphotic zone/water depth ratio and found 0.8 to be the optimum value for the development of plants with different growth forms, meaning a euphotic zone closer to the depth only where there was light (Liu et al., 2016). Whilst depth limits growth of species in accordance with the growth form in the case of shallow environments, this influence is not expressed.



We confirm the first hypothesis that there is spatial segregation during much of the seasonal cycle, indicating that competition or habitat preference are factors in the structuring of aquatic plant assemblages in shallow lakes of the semiarid region of northeastern Brazil. This factor generated a pattern of species dominance, in which the RLF growth form occurred in all environments, coexisting with the FS and FE growth forms, partially confirming the second hypothesis. The water level fluctuation events impact the assemblages and resilience varies, depending on the characteristics of the environment, partially confirming the third hypothesis. Moreover, depth and turbidity were the most important abiotic variables explaining the occurrence of the species, but had low significance, only partially supporting the fourth hypothesis.

Shallow lakes are environments that enable the occurrence of aquatic plants with different growth forms which implies that these lakes require greater attention in terms of conservation. Moreover, studies addressing the coexistence of congener species, such as *Nymphaea*, should be conducted to enable an understanding of why some of these species are able to co-occur and dominate in these environments, whereas others are not.

## **Acknowledgments**

This study was financed in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Finance Code 001. The authors thank the Environmental Chemistry Laboratory of the Universidade Federal do Ceará for assistance in the chemical analyses of the water and IFEC-Campus Iguatú for the assistance to the field work.

## **2.5References**

- APHA, 2002. Standard Methods for the examination of water and wastewater. American Public Health Association, Washington D.C.
- Bornette G., Puijalón S., 2011. Response of aquatic plants to abiotic factors: a review. *Aquat Sci* 73, 1–14. <http://doi.org/10.1007/s00027-010-0162-7>

- 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. <http://doi.org/10.1007/s00442-008-0983-4>
- Chambers P.A., Prepas E.E., 1990. Competition and coexistence in submerged aquatic communities: the effects of species interactions versus abiotic factors. *Freshwater Biol* 23, 541-550. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1990.tb00293.x>
- Cook C.D.K., 1996. Aquatic plant book. SPB Academic Publishing, Amsterdam/New York.
- De Queiroz L.P., Cardoso D., Fernandes M.F., Moro M.F., 2017. Diversity and Evolution of Flowering Plants of the Caatinga Domain. In: Silva JMC, Leal IR, Tabarelli M (eds) *Caatinga*. Springer International Publishing, Cham, pp 23-63.
- DeMalach N., Zaady E., Kadmon R., 2017. Light asymmetry explains the effect of nutrient enrichment on grassland diversity. *Ecol. Lett* 20, 60–69. <http://doi.org/10.1111/ele.12706>.
- Diamond J.M., 1975. Assembly of species communities. In: Cody M.L., Diamond J.M. (eds) *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press, Massachusetts, pp 342-444.
- Ejankowski W., Solis, M., 2015. Response of hornwort (*Ceratophyllum demersum* L.) to water level drawdown in a turbid water reservoir. *Appl. Ecol. Environ. Res.* 13, 219–228.
- Ferreira F.S., Tabosa A.B., Gomes R.B., Martins F.R., Matias L.Q., 2015. Spatiotemporal ecological drivers of an aquatic plant community in a temporary tropical pool. *J Arid Environ* 115, 66-72. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jaridenv.2015.01.001>.
- Funceme, 2017. Dados de séries históricas de chuvas. [http://www.funceme.br/produtos/script/chuvas/Download\\_de\\_series\\_historicas/DownloadChuvasPublico.php](http://www.funceme.br/produtos/script/chuvas/Download_de_series_historicas/DownloadChuvasPublico.php) Accessed 20 June 2017.
- Gordon E., Pacheco S., 2007. Prey composition in the carnivorous plants *Utricularia inflata* and *U. gibba* (Lentibulariaceae) from Paria Peninsula, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 55, 795-803.
- Gotelli N.J., 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81, 2606–2621. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[2606:NMAOSC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[2606:NMAOSC]2.0.CO;2).

- Gotelli N.J., Entsminger, G.L., 2001. EcoSim: Null models software for ecology. Version 7.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. <http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>.
- Gotelli N.J., Graves GR., 1996. Null models in ecology. Smithsonian Institution, Washington, DC.
- Gotelli N.J., McCabe D.J., 2002. Species Co-Occurrence: A Meta-Analysis of J. M. Diamond's Assembly Rules Model. *Ecology* 83, 2091-2096. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2091:SCOAMA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2091:SCOAMA]2.0.CO;2).
- Götzenberger L., Bello F., Brathen K.A., Davison J., Dubuis A., Guisan A., Leps J., Lindborg R., Moora M., Partel M., Pellissier L., Pottier J., Vittoz P., Zobel K., Zobel M., 2012. Ecological assembly rules in plant communities - approaches, patterns and prospects. *Biol. Rev.* 87, 111-127. <http://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00187.x>.
- Hales J., Petry P., 2017. 326: Northeastern Caatinga & Coastal Drainages. <http://www.feow.org/ecoregions/details/326>.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D., 2001. Past: Paleontological Statistics Software Package for education and data analysis. *Palaeontol Electron* 4, 1-9.
- Huston M., 1979. A general hypothesis of species diversity. *Am. Nat.* 113, 81-101. <http://dx.doi.org/10.1086/283366>.
- Inmet, 2017. Dados de série histórica de temperaturas. [http://www.inmet.gov.br/projetos/rede/pesquisa/form\\_mapas\\_c\\_horario.php](http://www.inmet.gov.br/projetos/rede/pesquisa/form_mapas_c_horario.php) Accessed 20 June 2017.
- IPNI, 2012. The International Plant Names Index. <http://www.ipni.org> .
- Kissoon L.T.T., Jacob D.L., Hanson M.A., Herwig B.R., Bowe S.E., Otte M.L., 2013. Macrophytes in shallow lakes: relationships with water, sediment and watershed characteristics. *Aquat. Bot* 109, 39–48. <http://doi.org/10.1016/j.aquabot.2013.04.001> .
- Lacoul P., Freedman B., 2006. Environmental influences on aquatic plants in freshwater ecosystems. *Environ Rev* 14, 89–136. <http://doi.org/10.1139/A06-001>.
- Levy E.B., Madden E.A., 1933. The point methods of pastures analysis. *New Zea J. Agric.* 46, 267-279.

- Liu X., Zhang Y., Shi K., Lin J., Zhou Y., Qin B., 2016. Determining critical light and hydrologic conditions for macrophyte presence in a large shallow lake: The ratio of euphotic depth to water depth. *Ecol Indic.* 71, 317-326. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.07.012>.
- Lycarião T.A., Dantas E.W., 2017. Interactions between different biological forms of aquatic macrophytes in a eutrophic tropical reservoir in Northeastern Brazil. *Rev. Biol. Trop.* 65, 1095-1104. <https://doi.org/10.15517/rbt.v65i3.29441>.
- Madsen T.V., Cedergreen N., 2002. Sources of nutrients to rooted submerged macrophytes growing in a nutrient-rich stream. *Freshwater Biol* 47, 283–291. <http://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00802.x>.
- Maltchik L., Florín M., 2002. Perspectives of hydrological disturbance as the driving force of Brazilian semiarid stream ecosystems. *Acta Limnol. Bras.* 14, 35-41.
- Maltchik L., Oliveira G.R., Rolon A.S., Stenert C., 2005. Diversity and stability of aquatic macrophyte community in three shallow lakes associated to a floodplain system in the south of Brazil. *Interiencia* 30, 166-170.
- Maltchik L., Pedro F., 2001. Responses of Aquatic Macrophytes to Disturbance by Flash Floods in a Brazilian Semiarid Intermittent Stream. *Biotropica* 33, 566–572. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2001.tb00215.x>.
- Mantovani W., Martins F.R., 1990. O método de pontos. *Acta Bot. Bras.* 4, 95-122. <http://dx.doi.org/10.1590/S0102-33061990000300011..>
- Mateucci S.D., Colma A., 1982. Metodologia para el estudio de la vegetacion. O.E.A., Washington D.C.
- McGill B.J., Enquist B.J., Weiher E., Westoby M., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecol Evol.* 21, 178-185. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>.
- McNickle G.G., Lamb E.G., Lavender M., Cahill Jr. J.F., Schamp B.S., Siciliano S.D., Condit R., Hubbell S.P., Baltzer J.L., 2017. Checkerboard score–area relationships reveal spatial scales of plant community structure. *Oikos* 127, 415–426. <https://doi.org/10.1111/oik.04620>.
- Mormul R.P., Esteves F.A., Farjalla V.F., Bozelli R.L., 2015. Space and seasonality effects on the aquatic macrophyte community of temporary Neotropical upland lakes. *Aquat. Bot* 126, 54-59. <http://dx.doi.org/10.1016/j.aquabot.2015.06.007>.

- Mueller-Dombois D., Ellenberg H., 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley & Sons, New York.
- Nagengast B., Gabka M., 2017. Apparent niche partitioning of two congeneric submerged macrophytes in small water bodies: The case of *Ceratophyllum demersum* L. and *C. submersum* L. *Aquat. Bot* 137, 1-8. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2016.11.001>.
- Paiva J.R.A., Matias L.Q., Martins F.R., Becker H., 2014. Does distance between aquatic plant assemblages matter in defining similarity between them during high water-level periods? *Lakes Reserv Res Manag* 19, 37-45. <https://doi.org/10.1111/lre.12051>.
- Pedro F., Maltchik L., Bianchini-Jr I., 2006. Hydrologic cycle and dynamics of aquatic macrophytes in two intermittent rivers of the semi-arid region of Brazil. *Braz. J. Biol.* 66, 575-585. <http://doi.org/10.1590/S1519-69842006000400002>.
- Peel M.C., Finlayson B.L., McMahon T.A., 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 11, 1633–1644. <https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007>.
- Riis T., Biggs B.J.F., 2010. Distribution of macrophytes in New Zealand streams and lakes in relation to disturbance frequency and resource supply—a synthesis and conceptual model. *New Zeal J Mar Fresh* 35, 255-267. <https://doi.org/10.1080/00288330.2001.9516996>.
- Rørslett B., 1987. A generalized spatial niche model for aquatic macrophytes. *Aquatic Botany* 29, 63-81.
- Rørslett, B., Agami, M., 1987. Downslope limits of aquatic macrophytes: a test of the transient niche hypothesis. *Aquatic Botany* 29, 83-95.
- Scheffer M., Szabo S., Gragnani A., van Nes E.H., Rinaldi S., Kautsky N., Norberg J., Roijackers R.M.M., Franken R.J.M., 2003. Floating plant dominance as a stable state. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 100, 4040–4045. <https://doi.org/10.1073/pnas.0737918100>.
- Stone L., Roberts A., 1990. The checkerboard score and species distributions. *Oecologia* 85, 74-79. <http://doi.org/10.1007/BF00317345>.
- Tabosa, A.B., Matias L.Q., Martins F.R., 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://doi.org/10.1016/j.aquabot.2012.05.004>.

- Tena A., Vericat D., Gonzalo L.E., Batalla R.J., 2017. Spatial and temporal dynamics of macrophyte cover in a large regulated river. *J Environ Manage.* 202, 379-391. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jenvman.2016.11.034>.
- van der Valk A.G., 1981. Succession in Wetlands: A Gleasonian Approach. *Ecology* 62, 688-696. <http://doi.org/10.2307/1937737>.
- van Gerven L.P.A., de Klein J.J.M., Gerla D.J., Kooi B.W., Kuiper J.J., Mooij W.M., 2015. Competition for Light and Nutrients in Layered Communities of Aquatic Plants. *Am. Nat* 186, 72-83. <http://doi.org/10.1086/681620>.
- Wearne L.J., Clarkson J., Grice A.C., van Klinken R.D., Vitelli J.S., 2010. The biology of Australian weeds 56. *Hymenachne amplexicaulis* (Rudge) Nees. *Plant Protection Quarterly* 25, 146-161.
- Weiher E., Keddy P., 2004. Assembly rules as general constraints on community composition In: Weiher E., Keddy P. (eds) *Ecological Assembly Rules – Perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 251-271.
- Wiersema J.H., 1987. A monograph of Nymphaea subgenus Hydrocallis (Nymphaeaceae). *Systematic Botany Monographs* 16, 1-112. <http://doi.org/10.2307/25027681>.
- Wilde M., Puijalon S., Bornette G., 2017. Sediment type rules the response of aquatic plant communities to dewatering in wetlands. *J. Veg. Sci.* 28, 172–183. <https://doi.org/10.1111/jvs.12473>.
- Yarranton, G.A., 1966. A plotless method of sampling vegetation. *J. Ecol.* 54, 229–237. <http://doi.org/10.2307/2257669>.
- YSI, 2011. 6-Series multiparameter water quality sondes user manual. Yellow Springs, Ohio.
- Zhu B., Mayer C.M., Rudstam L.G., Mills E.L., Ritchie M.E., 2008. A comparison of irradiance and phosphorus effects on the growth of three submerged macrophytes. *Aquat. Bot* 88, 358–362. <http://doi.org/10.1016/j.aquabot.2008.01.003>.
- Zobel K., Zobel M., 1988. A new null hypothesis for measuring the degree of plant community organization. *Vegetatio* 75, 17-25. <https://doi.org/10.1007/BF00044622>.

## 2.6 Tables

**Table 1.** Species sampled in the shallow lakes in semiarid region of Brazil. Growth-forms (GF) according to Cook (1996): Hydrophytes: bottom-rooted submerged (RS), bottom-rooted emergent (RE), bottom-rooted emergent with floating leaves and/or stems floating (RLF), free-swimming submerged (FS), free-floating emergent (FE).

Family	Species	Abbreviation	GF
Alismataceae	<i>Hydrocleys martii</i> Seub.	Hmar	RLF
Araceae	<i>Lemna minuta</i> Kunth	Lmin	FE
	<i>Pistia stratiotes</i> L.	Pstr	FE
	<i>Wolffia columbiana</i> Karsten	Wcol	FE
Ceratophyllaceae	<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	Cdem	FS
e			
Cyperaceae	<i>Cyperus entrerianus</i> Boeckeler	Cent	RE
	<i>Cyperus esculentus</i> L.	Cesc	RE
	<i>Oxycaryum cubense</i> (Poepp. & Kunth)	Ocub	FE
	Lye		
Fabaceae	<i>Aeschynomene mollicula</i> Kunth	Amol	RE
	<i>Aeschynomene rudis</i> Benth.	Arud	RE
Hydrocharitaceae	<i>Najas arguta</i> Kunth	Narg	RS
e			
Lentibulariaceae	<i>Utricularia gibba</i> L.	Ugib	FS
Nymphaeaceae	<i>Nymphaea amazonum</i> Mart. & Zucc.	Nama	RLF
	<i>Nymphaea lasiophylla</i> Mart. & Zucc.	Nlas	RLF
	<i>Nymphaea lingulata</i> Wiersema	Nlin	RLF
	<i>Nymphaea pulchella</i> DC.	Npul	RLF
Onagraceae	<i>Ludwigia helminthorrhiza</i> (Mart.) H.Hara	Lhel	FE
Poaceae	<i>Hymenachne amplexicaulis</i> (Rudge) Nees	Hamp	RE
Pontederiaceae	<i>Eichhornia heterosperma</i> Alexander	Ehet	RE
Salviniaceae	<i>Salvinia auriculata</i> Aubl.	Saur	FE

**Table 2.** Cover indices of species sampled during seasonal cycle in shallow lake Acopiara. Growth-forms (GF) according to Cook (1996): bottom-rooted submerged (RS), bottom-rooted emergent (RE), bottom-rooted emergent with floating leaves and/or stems floating (RLF) and free-swimming submerged (FS).

		Months	February	March	April	May	June	July	August	September	October	November	December	January
<b>Species</b>	<b>GF</b>													
<i>Ceratophyllum demersum</i>	FS	11.4	42	-	-	-	43.3	75.7	77	46	38	34.1	29.1	
<i>Nymphaea lasiophylla</i>	RLF	59	36.9	-	-	-	22	32.3	43.2	49.4	43.9	32.7	50.9	
<i>Nymphaea amazonum</i>	RLF	40.4	49.8	-	-	-	22.6	18.4	14.7	40.3	41.4	50.4	58.6	
<i>Utricularia gibba</i>	FS	19.3	35.4	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	
<i>Najas arguta</i>	RS	12.5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Cyperus entrerianus</i>	RE	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Hymenachne amplexicaulis</i>	RE	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Nymphaea pulchella</i>	RLF	-	-	-	-	-	3.5	-	-	-	-	-	-	



**Table 3.** Cover indices of species sampled during seasonal cycle in shallow lake Alencar. Growth-forms (GF) according to Cook (1996): bottom-rooted emergent (RE), bottom-rooted emergent with floating leaves and/or stems floating (RLF), free-swimming submerged (FS) and free-floating emergent (FE).

		Months	February	March	April	May	June	July	August	September	October	November	December	January
<b>Species</b>	<b>GF</b>													
<i>Nymphaea lingulata</i>	RLF	95.3	101	-	49.4	94.5	95.2	94.4	87.6	101.2	66	56.7	-	
<i>Hymenachne amplexicaulis</i>	RLF	27.4	35.4	-	83	14.2	16.5	15.4	14.4	2	-	-	-	
<i>Eichhornia heterosperma</i>	RE	3	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Aeschynomene rudis</i>	RE	-	-	-	4.3	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Utricularia gibba</i>	FS	-	-	-	3	11.1	24.7	23.4	36.7	22.1	48.2	37	-	
<i>Salvinia auriculata</i>	FE	-	-	-	10	7	4	4	7.2	3	27.7	31.3	-	
<i>Lemna minuta</i>	FE	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	
<i>Wolffia columbiana</i>	FE	-	-	-	-	-	-	-	-	-	24	21	-	
<i>Oxycaryum cubense</i>	FE	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	6.2	-	



**Table 4.** Cover indices of species sampled during seasonal cycle in shallow lake Iguatu. Growth-forms (GF) according to Cook (1996): bottom-rooted submerged (RS), bottom-rooted emergent (RE), bottom-rooted emergent with floating leaves and/or stems floating (RLF), free-swimming submerged (FS) and free-floating emergent (FE).

	Month	Februar	Marc	April	May	Jun	July	August	Septemb	Octobe	Novembe	Decembe	Januar
	s	y	h			e			er	r	r	r	y
<b>Species</b>	<b>GF</b>												
<i>Ludwigia helminthorrhiza</i>	FE	61.7	74.1	-	-	11.9	27.4	28.9	24.8	22	14.3	5	29.5
<i>Nymphaea lingulata</i>	RLF	29.8	36.1	-	-	25.8	11.1	18.1	27	26	29.2	14.6	18.7
<i>Utricularia gibba</i>	FS	2	2	-	-	17.2	22.1	38.1	38	45.2	44.8	52.4	40.6
<i>Cyperus esculentus</i>	RE	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pistia stratiotes</i>	FE	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hymenachne amplexicaulis</i>	RLF	4.3	11.3	-	-	16.6	-	-	-	-	-	2	5
<i>Aeschynomene mollicula</i>	RE	3	4.5	-	-	8.6	-	-	-	-	-	-	-
<i>Najas arguta</i>	RS	2	-	-	-	-	-	-	-	33.6	48.9	45	29.7
<i>Eichhornia heterosperma</i>	RE	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-
<i>Ceratophyllum demersum</i>	FS	-	7.4	-	-	-	-	-	2	3	3.5	5	-
<i>Hydrocleys martii</i>	RLF	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-
<i>Lemna minuta</i>	FE	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-
<i>Wolffia columbiana</i>	FE	-	-	-	-	5	-	2	-	-	-	-	-
<i>Oxycaryum cubense</i>	FE	-	-	-	-	45.7	8.8	24.5	20.1	22.3	35.6	49.1	55
<i>Salvinia auriculata</i>	FE	-	-	-	-	11	12.3	7.5	4	7.2	6.4	3	-

**Table 5.** Analysis of the structural changes to the assemblages by the variation of the coverage index (C<sub>i</sub>) and evaluated using repeated measures ANOVA.

Lake	Sum of squares	df	Mean square	F	p
Acopiara	446,193	8	55,7741	0,4196	0,9045
Alencar	188,478	9	20,942	0,1144	0,9993
Iguatu	702,633	9	78,0704	0,6476	0,7544

**Table 6.** Values of C-score of aquatic plant assemblages. Bold P-values indicate an observed C-score significantly greater than expected by chance. obs = observed value; exp = expected value; SD = standard deviation.

Lake	Months	C-score				
		obs	exp	SD	P-value	
Acopiara	1	408.2	372.9	32.6	<b>P&lt;0.01</b>	
	2	285.1	264.4	2.9	<b>P&lt;0.01</b>	
	6	125.7	116.5	4.1	<b>P&lt;0.01</b>	
	7	240.3	247.6	30.5	P>0.05	
	8	231.7	236.7	52.8	P>0.05	
	9	539	521.6	14.6	<b>P&gt;0.01</b>	
	10	357.2	325.9	5.8	<b>P&lt;0.01</b>	
	11	739.3	710.4	33.7	<b>P&lt;0.01</b>	
	12	989	881.1	28.3	<b>P&lt;0.01</b>	
Alencar	1	216.7	221.4	60.8	p>0.05	
	2	134	134	0	p>0.05	
	4	205.2	196.7	19.5	<b>P&lt;0.05</b>	
	5	112.8	95.6	34.4	<b>P&lt;0.01</b>	
	6	150.8	116.5	44.3	<b>P&lt;0.01</b>	
	7	190.2	161.4	64.3	<b>P&lt;0.01</b>	
	8	335.5	288.7	86.6	<b>P&lt;0.01</b>	
	9	20.3	21.3	7.0	p>0.05	
	10	332.2	252.6	11.8	<b>P&lt;0.01</b>	
	11	316.4	249.0	12.7	<b>P&lt;0.01</b>	
Iguatu	1	35.6	34.6	1.2	p>0.05	
	2	116.8	105.3	9.8	<b>P&lt;0.01</b>	
	5	123.1	118.7	2.5	<b>P&lt;0.01</b>	
	6	128.9	133.0	3.2	<b>P&lt;0.01</b>	
	7	139.6	140.2	2.7	p>0.05	
	8	105.1	100.2	1.8	<b>P&lt;0.01</b>	
	9	169.2	166.2	3.5	<b>P&lt;0.05</b>	
	10	195.4	181.9	2.3	<b>P&lt;0.01</b>	
	11	157.7	143.4	1.4	<b>P&lt;0.01</b>	
		12	408	390.4	13.5	<b>P&lt;0.01</b>

**Table 7.** Values from multiple regression analysis of environmental variables related to variation in structuring of aquatic plant assemblages.

	<b>Coeff.</b>	<b>Std.err.</b>	<b>t</b>	<b>p</b>	<b>R<sup>2</sup></b>
<b>Constant</b>	-0.71609	0.51372	-13.939	0.17863	
<b>Depth</b>	0.002649	0.001278	20.714	0.051473	0.10655
<b>Turbidity</b>	0.003628	0.001590	22.817	0.033594	0.023402

### **3 CAPÍTULO II - INTERAÇÃO DA DINÂMICA SAZONAL DO SEDIMENTO E A SUCESSÃO DE PLANTAS AQUÁTICAS NOS LAGOS RASOS DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO**

Manuscrito a ser submetido para Plant and Soil

(Impact Factor: 3.306 <<https://link.springer.com/journal/11104>>

Qualis: A2

**Interação da dinâmica sazonal do sedimento e a sucessão de plantas aquáticas nos lagos rasos do semiárido brasileiro**

Dayse Leone dos Santos Farias • Carlos Alberto Kenji Taniguchi • Lígia Queiroz Matias✉

D. L.S. Farias

Graduate course of Ecology and Natural Resources, Federal University of Ceará (UFC), Biology Department, Center of Sciences, 60.440-900, Fortaleza, Ceará, Brazil.

C. A. K. Taniguchi

Brazilian Agricultural Research Corporation, Embrapa Agroindústria Tropical (Embrapa), Planalto do Pici, 60511-110, Fortaleza, Ceará, Brazil

L. Q. Matias (✉)

Federal University of Ceará (UFC), Biology Department, Center of Sciences, 60.440-900, Fortaleza, Ceará, Brazil. E-mail: lqmatias@ufc.br, tel. +5585996407755; fax number +558533669810



## Resumo

### Objetivo

O objetivo desse estudo foi verificar as relações entre as variáveis do sedimento e as assembleias de plantas aquáticas em lagos rasos do semiárido durante um ciclo sazonal.

### Métodos

As variações químicas do sedimento foram correlacionadas com o índice de cobertura das plantas, em Análises de Correlação Canônica (CCA). Para observar as relações nos períodos seco e chuvoso foram realizadas Análises de Regressão Múltipla Multivariada (ARMM).

### Resultados

As análises de CCA mostraram que as variáveis do sedimento estiveram relacionadas a diferentes espécies de plantas aquáticas dominantes, evidenciando a utilização de requerimentos diferenciados. As análises de regressão mostraram que, mesmo havendo aumento na concentração de nutrientes e no número de espécies, não houve indicação de que os nutrientes foram responsáveis pelo aumento no número de espécies. Foi observado ainda que o Fósforo disponível (Available P) foi uma variável relacionada a muitas espécies nos dois períodos sazonais.

### Conclusões

As variáveis do sedimento de lagos rasos representam papel importante para explicar as relações de dominância das plantas aquáticas. Porém estas variáveis não explicam a variação da cobertura das espécies entre as estações, demonstrando que outros fatores podem estar relacionados à essa variação sazonal.

**Palavras-chave:** solos inundáveis, sazonalidade em regiões semiáridas, vegetação aquática

## Abreviações

**FAi:** Frequência absoluta

**Vai:** Vigor absoluto

**ICi:** Índice de Cobertura

**RS:** enraizada submersa

**RE:** enraizada emergente

**RLF:** enraizada emergente com folhas e/ou caules flutuantes

**FS:** submersa livre

**FE:** flutuante emergente

**Hel:** helófitas

**Inorganic N:** Nitrogênio inorgânico

**Total N:** Nitrogênio total

**Available P:** Fósforo Disponível

**OM:** Matéria orgânica

**EC:** Condutividade Elétrica

**pH:** potencial de Hidrogênio

**Total CEC:** Capacidade de Troca Catiônica

**Al<sup>3+</sup>:** Alumínio

**Ca<sup>2+</sup>:** Cálcio

**Mg<sup>2+</sup>:** Magnésio

**K<sup>+</sup>:** Potássio

**Na<sup>+</sup>:** Sódio

### 3.1 Introdução

Os fatores bióticos e abióticos são determinantes da organização de assembleias, atuando de maneira simultânea e com diferentes intensidades, dependendo do conjunto de espécies e do ambiente (Szabo et al. 2010). Esta ação simultânea pode ocorrer em plantas aquáticas, pois a disponibilidade de nutrientes e luz determina a habilidade competitiva de plantas submersas ou flutuantes ao longo de um gradiente de nutrientes (Szabo et al. 2010).

A maneira como os fatores abióticos atuam também depende da escala espacial e temporal (Gotzenberger et al. 2012), pois as interações intraespecíficas e interespecíficas, que conduzem a estruturação das assembleias, atuam principalmente em escala espacial reduzida (Stoll and Weiner 2000), enquanto que fatores geográficos e abióticos formam um padrão de estruturação de plantas aquáticas em uma escala regional (Liu and Wang 2018). A observação da escala é um fator importante para entender como as assembleias estão organizadas.

A atuação desses determinantes nas assembleias foi proposta por Diamond (1975) como regras de montagem, que as conceituou como “restrições não aleatórias na comunidade, causadas por competição entre espécies”. Este termo passou por revisões, de modo que a definição mais aceita atualmente é: “a organização de assembleias causada por qualquer processo de restrições ecológicas não aleatórias, baseadas em dispersão, fatores abióticos ou bióticos, que selecionam uma assembleia de espécies local (Gotelli and McCabe 2002; Weiher and Keddy 2004; Morin 2011).

As assembleias de plantas aquáticas se relacionam a fatores limnológicos e espaciais limitantes (Kissoon et al. 2013; Lacoul and Freedman 2006). Além destes, os fatores bióticos, como competição, herbivoria e facilitação também atuam sobre a dinâmica e a composição das assembleias (Boschilia et al. 2008; Kelemen et al. 2015; Szabo et al. 2010). Desta forma, a análise de qual conjunto de fatores atua com maior influência em ambientes lênticos distintos contribuiu para entender os mecanismos que compõem as regras de montagem destes sistemas.

Em lagos rasos de regiões de clima frio temperado, as assembleias vegetais são dinâmicas, de modo que diferentes estádios de ocupação do ambiente aquático pela vegetação ocorrem em virtude das alterações ambientais sazonais,

onde cada estado se caracteriza pelo domínio de uma forma de crescimento (Scheffer 2001; Scheffer et al. 2003). Nestes ambientes, a competição assimétrica por luz e nutrientes fez com que as plantas flutuantes tendessem a ser predominantes sob condições eutróficas, enquanto que as plantas submersas fossem predominantes em concentrações mais baixas de nutrientes (Morris et al. 2004; Portielje and Roijackers 1995; Scheffer 2001; Scheffer et al. 2003).

Nos ambientes aquáticos temporários da região semiárida brasileira, as plantas com formas de crescimento diferenciadas tendem a coexistir durante o ciclo de inundação (Tabosa et al. 2012), uma vez que as características ambientais permitem a ocorrência de diferentes formas de crescimento (Pedro et al. 2006). Além da influência de interações bióticas, o processo de estruturação das assembleias de plantas aquáticas se relaciona com fatores abióticos, como o hidroperíodo, a constituição do sedimento e a disponibilidade de nutrientes (de Vicente et al. 2006; Lacoul and Freedman 2006; Li et al. 2016; Van Duren and Peggel 2000).

Principalmente para a região semiárida, na qual a sazonalidade afeta a disponibilidade dos recursos devido à alternância de ciclos de inundação e de seca (Pedro et al. 2006). A relação das assembleias de plantas aquáticas com fatores ambientais é influenciada pela sazonalidade (Hrivnák et al. 2009), com mudanças na estrutura das assembleias condicionadas aos níveis espaciais de inundação e pela flutuação temporal da concentração de nutrientes (Austin et al. 2017).

O objetivo desse estudo foi verificar a relação entre as alterações do sedimento e as relações de dominância durante um ciclo sazonal das assembleias de plantas aquáticas, em lagos rasos do semiárido. Nossas hipóteses são: (1) as características dos componentes do sedimento influenciam a dominância das espécies, de modo que as espécies dominantes possuem requerimentos diferenciados; (2) a disponibilidade de recursos no sedimento é maior durante o período seco, desta forma, a exclusão competitiva por estes recursos será menor, permitindo uma maior riqueza de espécies.

## **3.2 Métodos**

### **3.2.1 Área de estudo**

Os estudos foram realizados em três lagos rasos [Acopiara (1), Alencar (2) e Iguatu (3)] localizadas na Ecorregião Caatinga do Nordeste e Drenagens Costeiras (Hales and Petry 2017); sob influência do clima semiárido [BSh, classificação de Köppen-Geiger (Peel et al. 2007)], com precipitação média anual de 927,3 mm.ano<sup>-1</sup> (Funceme 2017) e chuvas concentradas de janeiro a junho. A precipitação varia de 8,9 a 384,9 mm e a temperatura de 26,2 a 29,4°C (Funceme 2017; Inmet 2017). A vegetação predominante é a floresta tropical caatinga e matas sazonais (De Queiroz et al. 2017). A escolha dos três lagos rasos foi determinada pela constatação da permanência da lâmina d'água durante todo o ano, situadas nas coordenadas: 6°14'41.93" S, 39°22'5.78" W (1); 6°24'11.50" S, 39°9'58.65" W (2); e 6°23'47.82" S, 39°10'49.09" W (3).

### **3.2.2 Amostragem das assembleias de plantas aquáticas**

A amostragem das assembleias de plantas aquáticas foi realizada em julho, fim do período chuvoso, e em dezembro, fim do período seco, de 2016. Em cada lago raso foram dispostas 10 transecções paralelas, orientadas a partir de uma linha central e perpendicular à lâmina d'água. Em cada transecção foram posicionados 10 pontos equidistantes por dois metros, totalizando 100 pontos amostrais.

Uma variação do método de pontos (Cockaine 1926; Yarranton 1966) foi utilizada para obtenção dos descritores das assembleias. Nós utilizamos uma agulha isolada com diâmetro de 0,5 mm, retrátil, sustentada por uma haste de metal, posicionada verticalmente. A agulha estava acoplada a um aparato com um nível de bolha, como demonstrado em Farias et al. (2019 in press). Em cada um dos 100 pontos amostrais, os seguintes dados foram registrados: a espécie tocada pela agulha, o número de toques em cada espécie e a forma de crescimento. Este método fornece dados de frequência absoluta (FAi), que corresponde ao percentual de cobertura de cada espécie, assim como o vigor absoluto (VAi), que se refere à estratificação e à forma de crescimento (Levy and Madden 1933; Mateucci and Colma 1982). Com estes dados, foi calculado o índice de cobertura, que indica a dominância da espécie na comunidade, calculado com a seguinte fórmula:  $ICi = FAi + VAI$  (Mantovani and Martins 1990; Mueller-Dombois and Ellenberg 1974). Os

valores de cobertura de cada espécie nos períodos analisados foram organizados em tabelas para cada lago, mostrando a variação das espécies e suas respectivas formas de crescimento, em função da sazonalidade. As espécies foram consideradas dominantes quando o IC foi  $\geq 20$ , em pelo menos um dos períodos sazonais.

As plantas foram coletadas utilizando ferramentas tradicionais (tesouras, pás e enxadas), seguindo técnicas de herborização (Haynes 1984) e depositadas no Herbário Prisco Bezerra (EAC) após identificação. A identificação taxonômica foi realizada utilizando Cook (1996) e, quando necessário, bibliografia especializada do grupo taxonômico. Para a terminologia nomenclatural e abreviações dos nomes dos autores, seguimos The International Plant Names Index (IPNI 2012). A classificação das formas de crescimento foi baseada em Cook (1996): 1. Hidrófitas: enraizada submersa (RS), enraizada emergente (RE), enraizada emergente com folhas e/ou caules flutuantes (RLF), submersa livre (FS), flutuante emergente (FE); e 2. Helófitas (Hel).

### **3.2.3 Propriedades físicas e químicas do sedimento**

Em cada um dos 10 transectos acima descritos, uma amostra de solo foi retirada a 1 m, 5 m e 10 m da margem, totalizando 30 pontos por lago e 90 amostras no total. As amostras foram obtidas através de um cano de PVC de 55 mm de diâmetro, transportadas para laboratório, desidratadas em estufa até peso constante, a 45°C, trituradas e passadas em peneiras de 2 mm. Para análise de nitrogênio inorgânico, as amostras foram transportadas em gelo e armazenadas em freezer, até o momento da análise. As análises realizadas foram: nitrogênio inorgânico (Inorganic N), nitrogênio total (Total N), fósforo disponível (Available P), matéria orgânica (OM), condutividade elétrica em pasta de saturação (EC), pH, capacidade de troca de cátions (Total CEC), granulometria e cátions solúveis ( $Al^{3+}$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$ ,  $K^+$ ,  $Na^+$ ). As coletas e análises foram baseadas em Carter and Gregorich (1984).

### **3.2.4 Análise de dados**

Para testar a influência das características físicas e químicas do sedimento sobre a dominância das espécies, primeiro eliminamos os parâmetros covariáveis, através de uma PCA. Nós realizamos apenas uma PCA com dados de todos os ambientes, pois objetivamos que fossem escolhidas as mesmas variáveis para todos os lagos rasos, excluindo a possibilidade de ocorrência daquelas relacionadas com características intrínsecas de determinado lago. Após a seleção das variáveis, realizamos análises de CCA para cada lago raso, visando evidenciar a relação entre as variáveis selecionadas e o conjunto de espécies.

Para testar a disponibilidade dos recursos do sedimento em relação aos períodos sazonais, realizamos teste *t* de Student das variáveis do sedimento entre os dois períodos sazonais e nos três lagos rasos. As variáveis do sedimento e os índices de cobertura das espécies, em cada período sazonal, foram analisadas por Regressões Múltiplas Multivariadas, considerando as variáveis do sedimento, visando encontrar as relações entre as variáveis de sedimento e a dominância das espécies em cada período sazonal. As análises estatísticas foram realizadas utilizando o programa Past 2.17 (Hammer et al. 2001).

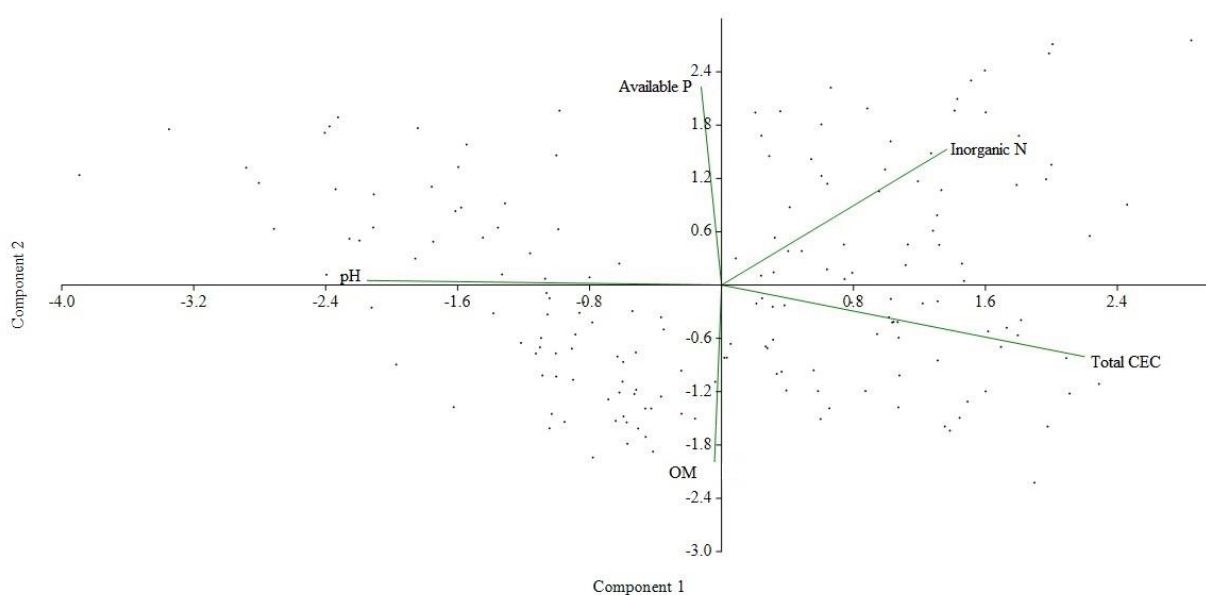
## **3.3 Resultados**

A flora presente nos lagos rasos foi composta por 13 espécies, que apresentaram as seguintes formas de crescimento: enraizada emergente com folhas e/ou caules flutuantes, emergente livre, submersa livre, enraizada emergente, enraizada submersa (Tabela 1).

No lago Acopiara foi observada apenas a dominância das formas de crescimento RLF e FS, durante os dois períodos sazonais. No lago Alencar houve dominância de RLF e FS durante os dois períodos. Além da dominância de RE apenas no período chuvoso, e FE apenas no período seco. No lago Iguatu houve a dominância das formas de crescimento FS nos dois períodos, FE no período chuvoso e RS no período seco (Tabela 1).

### 3.3.1 Dominância das espécies e componentes do sedimento

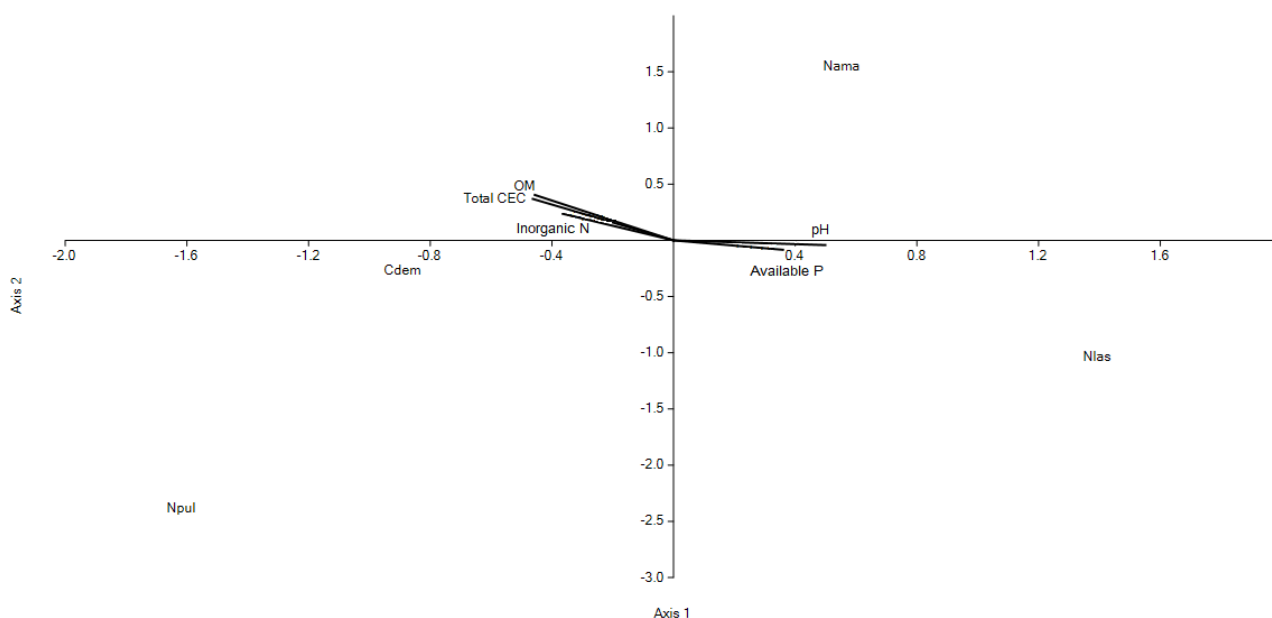
A análise de PCA (Figura 1) selecionou cinco parâmetros que melhor resumiram o conjunto das variáveis analisadas: pH, Available P, Inorganic N, Total CEC e OM. Os dois primeiros eixos da PCA explicaram juntos 63,32 (axis 1 = 36,072; axis 2 = 27,248). Estas variáveis foram utilizadas nas análises de CCA.



**Fig. 1** Análise de Componentes Principais das variáveis do sedimento que não apresentaram covariância.

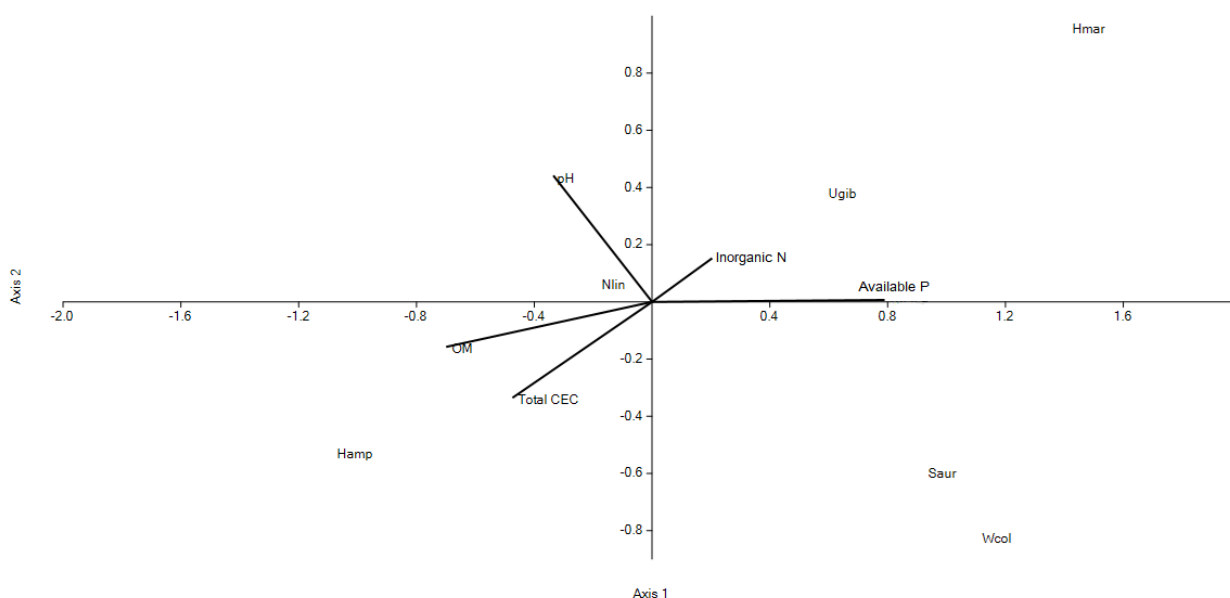


Os resultados das análises de CCA mostraram que os índices de cobertura das espécies (ICi) estiveram relacionadas a diferentes variáveis do sedimento (Figuras 2, 3 e 4). No lago Acopiara (Figura 2), o ICi de *Nymphaea amazonum* esteve relacionado positivamente com os valores de Inorganic N e OM; enquanto que o de *Nymphaea lasiophylla* esteve relacionado positivamente com pH e Available P. Por outro lado, os ICs de *Ceratophyllum demersum* e *Nymphaea pulchella* estiveram associados positivamente com Total CEC e OM, e negativamente com Available P. Porém, esta relação pode ter ocorrido devido ao fato de que *N. pulchella* ocorreu em poucos pontos de amostragem.



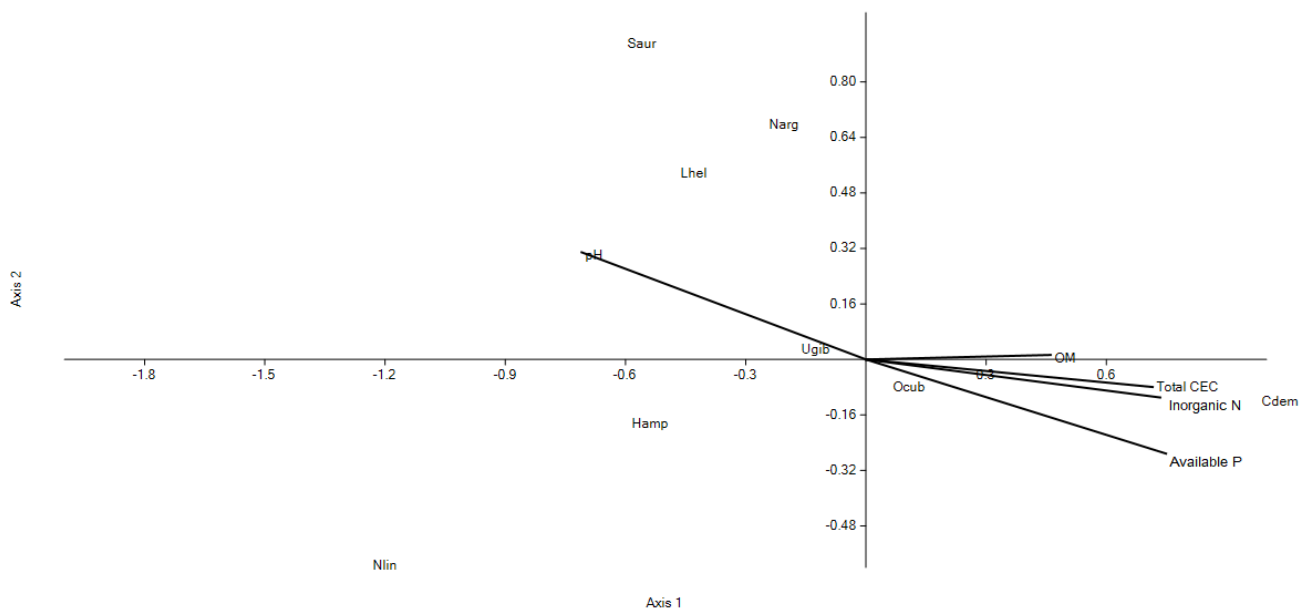
**Fig. 2** Análise de Correspondência Canônica das variáveis do sedimento e distribuição da ocorrência de plantas aquáticas no lago Acopiara. Nama (*Nymphaea amazonum*), Nlas (*Nymphaea lasiophylla*), Npul (*Nymphaea pulchella*), Cdem (*Ceratophyllum demersum*).

No lago Alencar (Figura 3), o ICi *Nymphaea lingulata* foi pouco influenciado pelas variáveis do sedimento, com influência positiva apenas do pH. Os ICis de *Utricularia gibba* e *Hydrocleys martii* apresentaram relação positiva com Inorganic N e Available P. O ICi de *Hymenachne amplexicaulis* apresentou relação positiva com Total CEC e OM, enquanto que *Salvinia auriculata* e *Wolffia columbiana* apresentaram relação positiva com Available P e negativa com pH.



**Fig. 3** Análise de Correspondência Canônica das variáveis do sedimento e distribuição da ocorrência de plantas aquáticas no lago Alencar. Hmar (*Hydrocleys martii*), Hamp (*Hymenachne amplexicaulis*), Nlin (*Nymphaea lingulata*), Saur (*Salvinia auriculata*), Ugib (*Utricularia gibba*) e Wcol (*Wolffia columbiana*).

No lago Iguatu (Figura 4), os ICis das espécies *Ludwigia helminthorrhiza*, *Najas arguta* e *S. auriculata* tiveram relação positiva com pH e negativa com Available P. Os ICis de *Nymphaea lingulata* e *Hymenachne amplexicaulis* possuem relação positiva com pH e negativa com as demais variáveis. Por outro lado, os ICis de *Oxycaryum cubense* e *Utricularia gibba* não sofreram influência das variáveis do sedimento. Os ICi de *Ceratophyllum demersum* tem relação positiva com todas as variáveis, exceto com pH, porém, esta relação pode ter ocorrido devido ao fato de que *C. demersum* ocorreu em poucos pontos de amostragem.

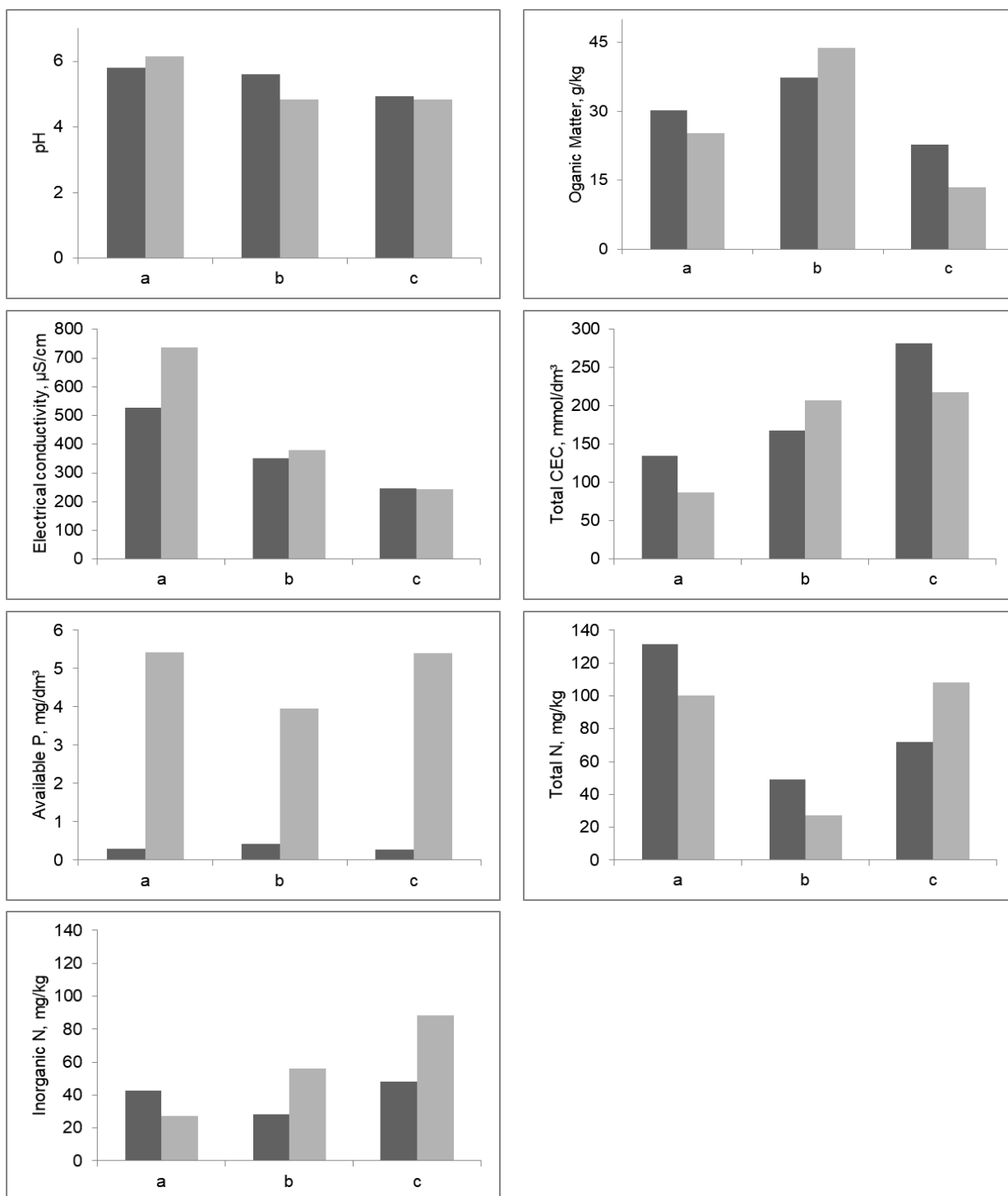


**Fig. 4** Análise de Correspondência Canônica das variáveis do sedimento e distribuição da ocorrência de plantas aquáticas no lago Iguatu. Cdem (*Ceratophyllum demersum*), Hamp (*Hymenachne amplexicaulis*), Lhel (*Ludwigia gibba helminthorrhiza*), Narg (*Najas arguta*), Nlin (*Nymphaea lingulata*), Ocub (*Oxycaryum cubense*), Saur (*Salvinia auriculata*) e Ugib (*Utricularia*).

Desta forma, nós observamos que as espécies dominantes nos três lagos rasos estiveram relacionadas a diferentes componentes do sedimento, evidenciando que as espécies apresentam requerimentos diferenciados.

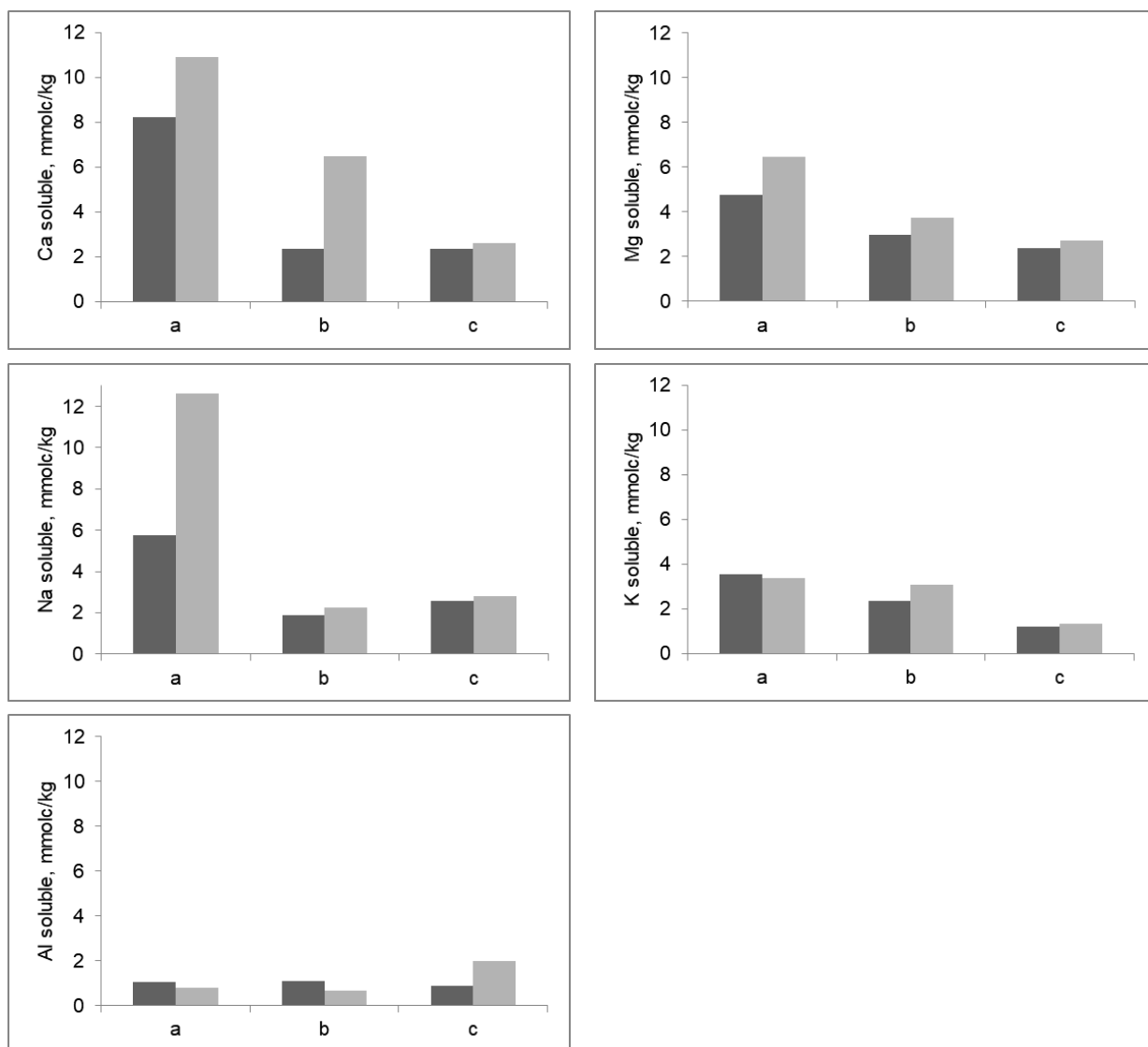
### 3.3.2 Variação sazonal do sedimento e da cobertura das espécies

As variáveis do sedimento: pH, OM, Total CEC, EC, Available P, Inorganic N, Ca, Mg, Na, K solúveis apresentaram uma mudança significativa ( $p < 0,05$ ) entre as estações chuvosa e seca (Tabela 2). Dentre estas, apenas as concentrações de Available P (Figura 5) e dos nutrientes: Ca, Mg, Na solúveis (Figura 6) aumentaram durante o período seco em todos os lagos, enquanto que as demais apresentaram padrões diferenciados em cada lago. Todas as espécies de plantas encontradas apresentaram variação do ICI durante os períodos seco e chuvoso nos três lagos rasos (Tabela 1).



**Fig. 5** Histogramas da variação dos parâmetros do sedimento entre o período chuvoso e seco, nos três lagos. (a) lago Acopiara, (b) lago Alencar, (c) lago Iguatu.

■ Wet ■ Dry



**Fig. 6** Variação dos micronutrientes dos sedimentos nos lagos rasos entre o período chuvoso e seco. (a) lago Acopiara, (b) lago Alencar, (c) lago Iguatu.

■ Wet ■ Dry

A partir desses dados, a análise de regressão entre as variáveis do sedimento e os ICis das espécies no lago Acopiara (Tabela 3) mostrou que, no período chuvoso, a dominância *C. demersum* teve influência negativa de pH e Total CEC; enquanto que, no período seco, a dominância de *N. lasiophylla* apresentou influência negativa de OM.

No lago Alencar (Tabela 3), a regressão evidenciou que, no período chuvoso, a variável Available P influenciou negativamente a dominância de *N. lingulata*, *S. auriculata* e *U. gibba* e positivamente *H. amplexicaulis*. No período seco, a dominância de *N. lingulata* sofreu influência positiva do Inorganic N, a dominância de *U. gibba* foi influenciada positivamente por Available P, enquanto que a dominância de *H. martii* foi influenciada negativamente por Available P. E, finalmente, no lago Iguatu, a regressão mostrou que nenhuma associação significativa apresentou um  $r^2$  expressivo ( $<0,1$ ).

### 3.4 Discussão

#### 3.4.1 Dominância das espécies e componentes do sedimento

Apesar das espécies dominantes apresentarem formas de crescimento diferenciadas nos lagos rasos estudados, aquelas com formas submersas livres (*C. demersum*, *U. gibba*) ocorreram tanto com espécies de formas enraizadas emergentes com folhas e/ou caules flutuantes (*N. amazonum*, *N. lasiophylla*, *N. lingulata*), com espécies de formas flutuantes emergentes (*S. auriculata*, *W. columbiana*, *O. cubense*, *L. helminthorrhiza*) e com espécies de formas enraizadas submersas (*N. arguta*). As formas de crescimento foram complementares quanto à ocupação da lâmina d'água, pois as populações submersas livres de *C. demersum* ocorreram nos espaços abaixo das espécies de *Nymphaeae* (RLF); enquanto que *U. gibba* ocorreu com formas diversificadas, sejam elas enraizadas flutuantes ou submersas (RLF, RS) e emergentes (FE).

Isso demonstra que as interações entre diferentes formas de crescimento que poderiam se excluir (Boschilia et al. 2008; Cunha et al. 2012; Mony et al 2007; Szabo et al. 2010;) não estão ocorrendo nestes ambientes. Esta interação pode ser explicada pelas condições físicas e químicas do ambiente (Henry-Silva et al. 2008;

Szabo et al. 2010; Van et al. 1999; van Gerven et al 2015;), pois, como foi indicado pelas análises de CCA, a maioria das espécies apresentou diferentes relações com as variáveis do sedimento, contribuindo para a coexistência de espécies dominantes, com cada espécie associada a uma variável diferente, indicando uma diferenciação de nicho e consequente possibilidade de espécies dominantes coexistirem, mesmo apresentando espécies com formas de crescimento excludentes.

Algumas espécies foram dominantes em apenas um dos dois períodos sazonais. No lago Alencar houve dominância de formas enraizadas emergentes, no período chuvoso e de flutuantes emergentes, no período seco. No lago Iguatu, as formas flutuantes emergentes ocorreram no período chuvoso e as enraizadas submersas ocorreram no período seco. Essa dominância de espécies em apenas uma das estações pode estar relacionada à tolerância e à disponibilidade de recursos específicos para cada espécie em cada uma das estações, uma vez que condições favoráveis permitem o desenvolvimento das espécies adaptadas, de modo que algumas espécies ocorrem em períodos específicos (Bini et al. 1999; Trindade et al. 2018).

No lago Acopiara as espécies dominantes, mesmo tendo formas de crescimento excludentes (van Gerven et al. 2015), conseguiram se manter no ambiente, pois estavam associadas positivamente a diferentes variáveis. *N. amazonum* associou-se positivamente ao Inorganic N e OM; *N. lasiophylla* ao pH e Available P; e *C. demersum* a Total CEC e OM. Espécies com mesmas formas de crescimento ou com formas de crescimento que ocasionam competição assimétrica tendem a se excluírem, mas não quando ocorre a utilização diferenciada dos recursos (van Gerven et al. 2015). Isso pode explicar porque as espécies do gênero *Nymphaea* não se excluem, mesmo apresentando a mesma forma de crescimento, e as espécies deste gênero não excluem *C. demersum*.

No lago Alencar, a maioria das espécies dominantes esteve relacionada com diferentes variáveis. *U. gibba* apresentou relação positiva com Inorganic N e Available P; enquanto *S. auriculata* e *W. columbiana* com Available P. *N. lingulata* não foi relacionada significativamente a nenhuma das variáveis, possibilitando sua dominância em ambientes com quaisquer características, justificando seu alto IC. As espécies *S. auriculata* e *W. columbiana*, por competirem pelos mesmos recursos,

apresentarem a mesma forma de crescimento e ocorrerem no mesmo período sazonal, deveriam ser excludentes. Porém, estas só ocorreram quando *N. lingulata* mostrou menor dominância (o IC diminuiu de 94,4 para 56,7 no período seco), demonstrando que as relações bióticas foram fatores expressivos para explicar a variação na dominância das espécies ao longo do ciclo sazonal (Farias et al. 2019 *in press*).

No lago Iguatu as espécies dominantes *U. gibba* e *O. cubense* não foram relacionadas significativamente a nenhuma das variáveis do solo, enquanto que *L. helminthorrhiza* e *N. arguta* estiveram relacionadas às mesmas variáveis (Available P e pH). As espécies dominaram em períodos diferentes, indicando que há preferência de habitat relacionada a mudança nas variáveis do sedimento, de acordo com o período sazonal (Moura-Junior et al. 2019). Em outros ambientes aquáticos, as plantas são influenciadas por variáveis do sedimento, alterando sua riqueza, biomassa e o conteúdo nutricional das espécies (Esteves, Suzuki, 2010; Schneider et al. 2015; Van et al. 1999). Nós demonstramos que as variáveis do solo influenciaram a dominância das espécies e que Available P e pH foram os que mostraram mais espécies correlacionadas, independente das formas de crescimento.

Sødengarden et al. (2013) constataram que o fósforo em lagos rasos é proveniente dos sedimentos, disponibilizando-o para as plantas não enraizadas. Mesmo que as espécies não sejam enraizadas, estas estarão relacionadas à essa variável, devido à capacidade do solo de disponibilizar o Available P para a coluna d'água. Segundo os mesmos autores, as alterações no pH podem representar um filtro ambiental para as plantas, devido às diferentes habilidades das espécies em tolerar a acidez. Esses fatores explicam como estas duas variáveis causam influência nas espécies, independente das formas de crescimento. Além disto, a variação dos recursos presentes nos sedimentos, tais como nitrogênio e fósforo total, podem alterar a riqueza e a dominância das espécies de plantas aquáticas em áreas alagadas de clima subtropical (Schneider et al. 2015).

Como visto acima, nosso estudo demonstrou que as variáveis do sedimento também foram importantes para explicar a dominância de espécies, sendo estas variáveis relacionadas a diferentes espécies, favorecendo o aumento da cobertura das espécies.



Nós corroboramos nossa primeira hipótese, pois as espécies possuem relação diferenciada com as variáveis do sedimento, permitindo que ocorra menor sobreposição de utilização de recursos e a competição das espécies não seja excludente, sendo, então, a dominância das espécies influenciadas pelos componentes do sedimento.

### **3.4.2 *Variação sazonal do sedimento e da cobertura das espécies***

Quando os dois períodos sazonais são comparados, os lagos rasos apresentaram diferenças em relação às variáveis do sedimento analisadas e em relação aos índices de cobertura das espécies de plantas aquáticas. Porém, não houve uma acentuada diferenciação na disponibilidade de recursos do sedimento, no período seco como esperado pela segunda hipótese. Apenas os nutrientes Available P, Ca, Mg, Na solúveis aumentaram durante o período seco em todos os lagos.

De acordo com nossa segunda hipótese, nós esperaríamos que houvesse um padrão de relação entre as variáveis e as espécies, e que este apresentasse diferenças entre o período chuvoso e o seco. Porém, as análises de regressão demonstraram que poucas espécies apresentaram relações com as variáveis ambientais nos dois períodos.

Nós observamos que o total de espécies no período seco é maior do que no período chuvoso e que o Índice de Cobertura total em cada assembleia também é maior no período seco. Demonstrando que, apesar da redução de habitat no período seco, a maior disponibilidade de nutrientes nesse período possibilita o desenvolvimento e a ocorrência de um maior número de espécies. Isto indica que o período seco é mais favorável para o conjunto de espécies, uma vez que há uma maior concentração de Available P, Ca, Mg, Na solúveis.

A concentração de nutrientes no período de menor precipitação tende a favorecer a cobertura de plantas aquáticas em lagos rasos europeus (Austin et al. 2017), semelhante ao perfil encontrado nos sedimentos dos ambientes lênticos neste estudo. Embora seja esperado que a limitação de recursos do sedimento induza a um estresse nutricional levando à competição de espécies vizinhas (Craine and Dubzynki, 2013), observamos que a mudança nas concentrações de nutrientes

nos dois períodos sazonais não foi um fator limitante para as plantas nos lagos rasos, pois estas são relacionadas com variáveis diferentes em cada período sazonal. E, assim, a competição não foi influenciada pelas variáveis do sedimento.

Nós corroboramos parcialmente a segunda hipótese, pois a disponibilidade de recursos no sedimento é maior durante o período seco, diminuindo a exclusão competitiva por estes recursos e, conseqüentemente, a riqueza é maior do que no período chuvoso. Como o aumento de espécies na estação seca coincide com o aumento de algumas variáveis do sedimento, houve relações entre as espécies e as variáveis ambientais. Estas variáveis não explicam totalmente a variação da riqueza de espécies de um período sazonal para o outro.

Dessa forma, observamos que a disponibilidade de recursos no sedimento influenciou os valores de índice de cobertura de algumas espécies, não havendo relação com o aumento da riqueza de espécies total no período seco. E, finalmente, dentre as variáveis do solo estudadas e que estão em maior disponibilidade no período seco, apenas Available P apresentou relações significativas com algumas espécies.

### **3.5 Conclusão**

Nós concluímos que os sedimentos de lagos rasos representam um importante condutor das assembleias de plantas aquáticas, existindo associações de espécies a determinados recursos, tendendo a evitar a sobreposição das espécies e a exclusão de populações dominantes. Porém, quando analisada a influência da variação sazonal dos recursos provenientes do sedimento na riqueza e na cobertura das espécies, foi demonstrado que esta variação não foi suficiente para explicar a mudança na composição. De modo que, outros fatores podem estar contribuindo para a estruturação das assembleias de plantas aquáticas nos dois períodos sazonais.

### **Agradecimentos**

This study was financed in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Finance Code 001. The authors thank to IFEC-

Campus Iguatú for the assistance to the field work, Soil Analyses Laboratory of Brazilian Agricultural Research Corporation, Embrapa Agroindústria Tropical (Embrapa) for assistance in the in the analyses of the soil and Joemília Conceição de Araújo Macêdo for help in these analyses.

### 3.6 Referências

Austin ÅN, Hansen JP, Donadi S, Eklöf JS (2017) Relationships between aquatic vegetation and water turbidity: A field survey across seasons and spatial scales. *PloS One* 12: 1-20. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0181419>

Bini LM, Thomaz SM, Murphy, KJ, Camargo AFM (1999) Aquatic macrophyte distribution in relation to water and sediment conditions in the Itaipu Reservoir, Brazil. *Hydrobiologia* 415: 147-154.

Boschilia SM, Oliveira EF, Thomaz SM (2008) Do aquatic macrophytes co-occur randomly? An analysis of null models in a tropical floodplain. *Oecologia* 156: 203-214.

Carter MR, Gregorich EG (1984) *Soil Sampling and Methods of Analysis*. CRC Press, Florida.

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

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

Craine JM, Dybzinski R (2013) Mechanisms of plant competition for nutrients, water and light. *Functional Ecology* 27: 833–840. doi: 10.1111/1365-2435.12081

Cunha NL, Delatorre M, Rodrigues RB, Vidotto C, Gonçalves F, Scremin-Dias E, Damasceno-Júnior G, Pott VJ, Pott A (2012) Structure of aquatic vegetation of a large lake, western border of the Brazilian Pantanal. *Braz. J. Biol.* 72: 519-531.

De Queiroz LP, Cardoso D, Fernandes MF, Moro MF (2017) Diversity and Evolution of Flowering Plants of the Caatinga Domain. In: Silva JMC, Leal IR, Tabarelli M (eds) *Caatinga*. Springer International Publishing, Cham, pp 23-63.

De Vicente I, Amores V, Cruz-Pizarro L (2006) Instability of shallow lakes: A matter of the complexity of factors involved in sediment and water interaction? *Limnetica* 25: 253-270.

Diamond JM (1975) Assembly of species communities. In: Cody ML, Diamond JM (eds) *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press, Massachusetts, pp 342-444.

Funceme (2017) Dados de séries históricas de chuvas. [http://www.funceme.br/produtos/script/chuvas/Download\\_de\\_series\\_historicas/DownloadChuvasPublico.php](http://www.funceme.br/produtos/script/chuvas/Download_de_series_historicas/DownloadChuvasPublico.php) Accessed 20 June 2017

Gotelli NJ, McCabe DJ (2002) Species Co-Occurrence: A Meta-Analysis of J. M. Diamond's Assembly Rules Model. *Ecology* 83: 2091-2096. doi.org/10.1890/0012-9658

Hales J, Petry P (2017) 326: Northeastern Caatinga & Coastal Drainages. <http://www.feow.org/ecoregions/details/326> Accessed 13 July 2017

Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD (2001) Past: Paleontological Statistics Software Package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 1-9.

Haynes RR (1984) Techniques for collecting aquatic and marsh plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 71: 229-231. <http://doi.org/10.2307/2399065>

Henry-Silva GG, Camargo AFM, Pezzato MM (2008) Growth of free-floating aquatic macrophytes in different concentrations of nutrients. *Hydrobiologia* 610:153–160.

Hrivnák R, Ořahel'ová H, G6m6ry D (2009) Seasonal dynamics of macrophyte abundance in two regulated streams. *Central European Journal of Biology* 4: 241-249.

Inmet (2017) Dados de s6rie hist6rica de temperaturas. [http://www.inmet.gov.br/projetos/rede/pesquisa/form\\_mapas\\_c\\_horario.php](http://www.inmet.gov.br/projetos/rede/pesquisa/form_mapas_c_horario.php) Accessed 20 June 2017

Kelemen A, Lazzaro L, Besny6i V, Albert AJ, Kone6n6 M, Dobay G, Memelink I, Adamec V, G6tzenberger L, de Bello F, Le Bagousse-Pinguet Y, Lepš J (2015) Net outcome of competition and facilitation in a wet meadow changes with plant's life stage and community productivity. *Preslia* 87: 347–361.

Kissoon LTT, Jacob DL, Hanson MA, Herwig BR, Bowe SE, Otte ML (2013) Macrophytes in shallow lakes: relationships with water, sediment and watershed characteristics. *Aquatic Botany* 109: 39-48. <http://doi.org/10.1016/j.aquabot.2013.04.001>

Lacoul P, Freedman B (2006) Environmental influences on aquatic plants in freshwater ecosystems. *Environmental Reviews* 14: 89-136. <http://doi.org/10.1139/A06-001>

Levy EB, Madden EA (1933) The point methods of pastures analysis. *New Zealand Journal of Agricultural* 46: 267-279.

Li F, Zhu L, Xie Y, Liang S, Hu C, Chen X, Deng Z (2016) Fragment growth performance of the invasive submerged macrophyte *Myriophyllum spicatum* under conditions of different water depths and sediment types. *Aquatic Ecology* 50: 727-734. Doi: 10.1007/s10452-016-9589-9

Liu X, Wang H (2018) Contrasting patterns and drivers in taxonomic versus functional diversity, and community assembly of aquatic plants in subtropical lakes. *Biodiversity and Conservation* 27: 3103–3118. doi.org/10.1007/s10531-018-1590-2

Mantovani W, Martins FR (1990) O método de pontos. *Acta Botanica Brasilica* 4: 95-122. <http://dx.doi.org/10.1590/S0102-33061990000300011>

Mateucci SD, Colma A (1982) Metodologia para el estudio de la vegetacion. O.E.A., Washington D.C.

Mony C, Koschnick TJ, Haller WT, Muller S (2007) Competition between two invasive Hydrocharitaceae (*Hydrilla verticillata* (L.f.) (Royle) and *Egeria densa* (Planch)) as influenced by sediment fertility and season. *Aquatic Botany* 86: 236–242.

Morin PJ (2011) *Community Ecology*. Wiley-Blackwell, New Jersey.

Morris K, Harrison KA, Bailey PC, Boon PI (2004) Domain shifts in the aquatic vegetation of shallow urban lakes: the relative roles of low light and anoxia in the catastrophic loss of the submerged angiosperm *Vallisneria americana*. *Marine and Freshwater Research* 55:749–758.

Mueller-Dombois D, Ellenberg H (1974) *Aims and methods of vegetation ecology*. John Wiley & Sons, New York.

Pedro F, Maltchik 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. <http://doi.org/10.1590/S1519-69842006000400002>

Peel MC, Finlayson, BL, McMahon, TA (2007) Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrol. Earth System Science* 11: 1633–1644. <https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007>

Portielje R, Roijackers RMM (1995) Primary succession of aquatic macrophytes in experimental ditches in relation to nutrient input. *Aquatic Botany* 50: 127-140.

Scheffer M (2001) Alternative Attractors of Shallow Lakes. *The Scientific World* 1: 254–263. DOI 10.1100/tsw.2001.62

Scheffer M, Szabo S, Gragnani A, van 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. <https://doi.org/10.1073/pnas.0737918100>

Schneider B, Cunha ER, Espínola L, Marchese M, Thomaz SM (2018) The importance of local environmental, hydrogeomorphological and spatial variables for beta diversity of macrophyte assemblages in a Neotropical floodplain. *Journal of Vegetation Science* 30: 269-280.

Szabo S, Scheffer M, Roijackers R, Waluto B, Braun M, Nagy PT, Borics G, Zambrano L (2010) Strong growth limitation of a floating plant (*Lemna gibba*) by the submerged macrophyte (*Elodea nuttallii*) under laboratory conditions. *Freshwater Biology* 55: 681–690. doi:10.1111/j.1365-2427.2009.02308.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. *Aquatic Botany* 102: 71-78. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2012.05.004>

Van TK, Wheeler GS, Center TD (1999) Competition between *Hydrilla verticillata* and *Vallisneria americana* as influenced by soil fertility. *Aquatic Botany* 62: 225–233.

Van Duren IC, Peggel DM (2000) Nutrient limitations in wet, drained and rewetted fen meadows: evaluation of methods and results. *Plant and Soil* 220: 35–47.

van Gerven LPA, de Klein JJM, Gerla DJ, Kooi BW, Kuiper JJ, Mooij WM (2015) Competition for Light and Nutrients in Layered Communities of Aquatic Plants. *The American Naturalist* 186: 72-83.

Weiher E, Keddy P (2004) Assembly rules as general constraints on community composition In: Weiher E, Keddy P (eds) *Ecological Assembly Rules – Perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 251-271

Yarranton GA (1966) A plotless method of sampling vegetation. *Journal of Ecology* 54: 229–237. <http://doi.org/10.2307/225766>



## 2.7 Tabelas

**Tabela 1.** Índices de Cobertura das espécies e suas respectivas formas de crescimento, nos dois períodos (*wet*, *dry*), dos três lagos rasos (Acopiara, Alencar e Iguatu). GF (forma de crescimento), RS (enraizada submersa), RE (enraizada emergente), RLF (enraizada emergente com folhas e/ou caules flutuantes), FS (submersa livre), FE (flutuante emergente).

Species	Acrônimo	GF	Acopiara		Alencar		Iguatu	
			Wet	Dry	Wet	Dry	Wet	Dry
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	Cdem	FS	43,2	34,1	0	0	0	5
<i>Hydrocleys martii</i> Seub.	Hmar	RLF	0	0	0	3,5	0	0
<i>Hymenachne amplexicaulis</i> (Rudge) Nees	Hamp	RE	0	0	15,4	0	0	2
<i>Ludwigia helminthorrhiza</i> (Mart.) H.Hara	Lhel	FE	0	0	0	0	27,4	5
<i>Najas arguta</i> Kunth	Narg	RS	0	0	0	0	0	45
<i>Nymphaea amazonum</i> Mart. & Zucc.	Nama	RLF	22,6	50,4	0	0	0	0
<i>Nymphaea lasiophylla</i> Mart. & Zucc.	Nlas	RLF	21,9	32,7	0	0	0	0
<i>Nymphaea lingulata</i> Wiersema	Nlin	RLF	0	0	94,4	56,7	11,1	14,6
<i>Nymphaea pulchella</i> DC.	Npul	RLF	3,5	0	0	0	0	0
<i>Oxycaryum cubense</i> (Poepp. & Kunth) Lye	Ocub	FE	0	0	0	6,2	8,8	49,1
<i>Salvinia auriculata</i> Aubl.	Saur	FE	0	0	4	31,3	12,3	3
<i>Utricularia gibba</i> L.	Ugib	FS	0	0	23,4	37	22,1	52,4
<i>Wolffia columbiana</i> Karsten	Wcol	FE	0	0	0	21	0	0
<b>Species total</b>			<b>4</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>6</b>	<b>5</b>	<b>8</b>

**Table 2.** Teste t das variáveis do sedimento entre as estações chuvosa e seca (wet, dry). P<0,05 em negrito.

	Avarage		t	P
	Wet	Dry		
<b>pH</b>	5,44	5,2839	2,5129	<b>0,0138</b>
<b>OM</b>	29,89	26,856	2,1742	<b>0,0324</b>
<b>Total CEC</b>	196,72	172,27	2,5779	<b>0,0116</b>
<b>EC</b>	369,2	430,28	-3,7827	<b>0,0003</b>
<b>Ca soluble</b>	5,08	6,3241	-2,6813	<b>0,0088</b>
<b>Mg soluble</b>	3,33	4,1207	-4,1298	<b>8,38E-05</b>
<b>Al soluble</b>	1,02	1,177	-0,78328	0,4356
<b>Na soluble</b>	3,31	5,2851	-4,7095	<b>9,45E-06</b>
<b>K soluble</b>	2,34	2,5701	-2,4116	<b>0,0180</b>
<b>Inorganic N</b>	82,74	78,333	0,25618	<b>0,0048</b>
<b>Total N</b>	27,28	44,511	-3,2215	0,7984
<b>Available P</b>	0,33	4,9082	-28,449	<b>1,60E-45</b>

**Table 3.** Análise de regressão apenas com resultados significativos ( $p < 0.05$ ). \* $p < 0.05$ , \*\* $p < 0.01$ , \*\*\* $p < 0.001$ .  $R^2$  acima de 0,1 em negrito.

Lake/Season	Species	Variable	Coeff.	Std.err.	t	$R^2$
Lake Acopiara Wet	Cdem	Constant	82,209***	12,738	6,4539	
		pH	-14,195***	2,3338	-6,0825	<b>0,2302</b>
		Total CEC	-0,04923***	0,0098	-5,0012	<b>0,1743</b>
		Available P	20,238***	4,9492	4,0893	0,0021
		Inorganic N	0,023575*	0,0084	2,8106	0,03253
Lake Acopiara Dry	Nlas	Constant	15,222	24,629	0,6181	
		OM	-0,06721**	0,0204	-3,2975	<b>0,1544</b>
Lake Alencar Wet	Nlin	Constant	3,3219	9,4673	0,3509	
		Available P	21,661**	7,4388	2,9119	<b>0,2387</b>
	Hamp	Constant	9,5321*	3,7226	2,5606	
		Total CEC	0,005343**	0,0017	3,2148	0,0648
		Available P	-14,136***	2,925	-4,833	<b>0,2895</b>
	Saur	Constant	1,6722	0,9977	1,676	
		Total CEC	0,001119*	0,0004	2,5108	0,0748
	Ugib	Available P	-1,8601*	0,7839	-2,3727	<b>0,1133</b>
		Constant	-0,28057	2,1358	-0,1314	
	Available P	-7,0979***	1,6782	-4,2295	<b>0,4440</b>	
Lake Alencar Dry	Nlin	Constant	-8,294	28,867	-0,28732	
		Inorganic N	0,01029*	0,0048	2,1638	<b>0,1534</b>
	Ugib	Constant	-37,602*	13,933	-2,6987	
		Available P	6,5133**	2,1975	2,964	<b>0,2649</b>
	Hmar	Constant	18,321*	8,8739	2,0646	
		Available P	-2,9775*	1,3995	-2,1275	<b>0,1046</b>
Lake Iguatu Wet	-	-	-	-	-	-
Lake Iguatu Dry	Narg	Constant	-5,7835	3,2236	-1,7941	
		pH	1,2723*	0,5851	2,1745	0,0397
	Cdem	Constant	34,346	20,584	1,6686	
		pH	-7,8358*	3,7362	-2,0973	0,0467

#### 4 CONCLUSÕES E PERSPECTIVAS FUTURAS

Nesta tese apresentamos estudos relacionados às regras de montagem que estruturam a organização das assembleias de plantas aquáticas de lagos rasos do semiárido brasileiro, ao longo de um ciclo sazonal. Para isto, testamos a influência de fatores bióticos e abióticos. No primeiro caso, a partir da análise de c-score, observamos que a segregação de espécies foi um fator estruturador importante, causado pela competição ou pela preferência de habitat. Esse fator resultou a dominância de espécies Enraizadas submersas de folhas e/ou caules flutuantes, coexistindo com Submersas livres ou Emergente flutuante.

No caso das variáveis abióticas, analisamos a influência de variáveis limnológicas e pedológicas. As variáveis da água que apresentaram indícios de influência na estruturação das assembleias foram a turbidez e a profundidade. A inundação causa impactos na comunidade, porém as assembleias se reestruturam e o tempo de resiliência variou para cada ambiente. Os sedimentos influenciaram a cobertura das espécies, sugerindo que este fator seja importante para evitar a sobreposição de nicho, explicado porque espécies competidoras conseguem coexistir. A variação sazonal das características do sedimento não explicou a variação das assembleias de plantas aquáticas.

A partir dos resultados obtidos, constatamos que vários fatores concomitantes podem agir para estruturar assembleias de plantas aquáticas do semiárido brasileiro. Sugerimos que outros fatores sejam testados para entender a organização dessas assembleias, como outras variáveis limnológicas e variáveis espaciais. Além de entender mais detalhadamente como a inundação, turbidez e profundidade afetam a dinâmica das assembleias.

É importante entendermos como algumas espécies congêneres, como as de *Nymphaea*, conseguem coexistir nestes ambientes, durante todo o ciclo sazonal. Também é necessário entender como espécies competidoras assimétricas conseguem coexistir. Métodos experimentais controlados devem ser realizados para entender as relações entre espécies congêneres e as relações entre competidoras assimétricas.

Os estudos resultantes desta tese nos mostram conhecimentos essenciais sobre a vegetação de lagos rasos do semiárido brasileiro, evidenciando a necessidade de conservação desses ambientes.

## REFERÊNCIAS

- APHA. **Standard Methods for the examination of water and wastewater.** Washington D.C.: American Public Health Association, 2002.
- AUSTIN, Å. N.; HANSEN, J. P.; DONADI, S.; EKLÖF, J. S. Relationships between aquatic vegetation and water turbidity: A field survey across seasons and spatial scales. **PloS One**, San Francisco/Cambridge, v. 12, p. 1-20, 2017.
- BAGELLA, S.; CARIA, M. C. Sensitivity of ephemeral wetland swards with *Isoetes histrix* Bory to environmental variables: implications for the conservation of Mediterranean temporary ponds. **Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems**, United Kingdom, v. 23, p. 277–290, 2013.
- BELL, G. The distribution of abundance in neutral communities. **The American Naturalist**, Chicago, v. 155, p. 606-617, 2000.
- BELL, G. The co-distribution of species in relation to the neutral theory of community ecology. **Ecology**, Washington D.C., v. 86, p. 1757-1770, 2005.
- BINI, L. M.; THOMAZ, S. M.; MURPHY, K. J.; CAMARGO, A. F. M. Aquatic macrophyte distribution in relation to water and sediment conditions in the Itaipu Reservoir, Brazil. **Hydrobiologia**, Netherlands, v. 415, p. 147-154, 1999.
- BORNETTE, G.; PUIJALON, S. Response of aquatic plants to abiotic factors: a review. **Aquatic Sciences**, Switzerland, v. 73, p. 1–14, 2011.
- BOSCHILIA, S. M.; OLIVEIRA, E. F.; THOMAZ, S. M. Do aquatic macrophytes co-occur randomly? An analysis of null models in a tropical floodplain. **Oecologia**, Germany, v. 156, p. 203-214, 2008.
- CARTER, M. R.; GREGORICH, E. G. **Soil Sampling and Methods of Analysis.** Florida: CRC Press, 1984.
- CHAMBERS, P. A.; PREPAS, E. E. Competition and coexistence in submerged aquatic communities: the effects of species interactions versus abiotic factors. **Freshwater Biology**, United Kingdom, v. 23, p. 541-550, 1990.
- CHASE, J. M. Community assembly: when should history matter? **Oecologia**, Germany, v. 136, p. 489-498, 2003.
- CHESSON, P. Mechanisms of maintenance of species diversity. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, United States, v. 31, p. 343-366, 2000.
- COCKAINE, L. Tussock grassland investigations. *In*: TANSLEY, A. G.; CHIPP, T. F. (org.). **Aims and methods in the study of vegetation.** New Zeland/London: Crow, 1926. p. 349-361.

CONNOR, E. F.; SIMBERLOFF, D. The assembly of species communities: chance or competition? **Ecology**, Washington D.C., v. 60, p. 1132-1140, 1979.

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

CRAINE, J. M.; DYBZINSKI, R. Mechanisms of plant competition for nutrients, water and light. **Functional Ecology**, Londres, v. 27, p. 833–840, 2013.

CUNHA, N. L.; DELATORRE, M.; RODRIGUES, R. B.; VIDOTTO, C.; GONÇALVES, F.; SCREMIN-DIAS, E.; DAMASCENO-JÚNIOR, G.; POTT, V. J.; POTT, A. Structure of aquatic vegetation of a large lake, western border of the Brazilian Pantanal. **Brazilian Journal of Biology**, Brasil, v. 72, p. 519-531, 2012.

DE QUEIROZ, L. P.; CARDOSO, D.; FERNANDES, M. F.; MORO, M. F.. Diversity and Evolution of Flowering Plants of the Caatinga Domain. *In*: SILVA, J. M. C.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. (org.). **Caatinga: The largest tropical dry forest region in South America**. Cham: Springer International Publishing, 2017. p. 23-63.

DEMALACH, N.; ZAADY, E.; KADMON R. Light asymmetry explains the effect of nutrient enrichment on grassland diversity. **Ecology Letters**, France, v. 20, p. 60–69, 2017.

DE VICENTE, I.; AMORES, V.; CRUZ-PIZARRO, L. Instability of shallow lakes: A matter of the complexity of factors involved in sediment and water interaction? **Limnetica**, Barcelona, v. 25, p. 253-270, 2006.

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

EJANKOWSKI, W.; SOLIS, M. Response of hornwort (*Ceratophyllum demersum* L.) to water level drawdown in a turbid water reservoir. **Applied Ecology and Environmental Research**, Hungary, v.13, p. 219–228, 2015.

FELDMAN, T.; NÖGES, P. Factors controlling macrophyte distribution in large shallow Lake Vörtsjarv. **Aquatic Botany**, Netherlands, v. 87, p. 15–21, 2007.

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

FUNCEME. **Dados de séries históricas de chuvas**. Disponível em: [http://www.funceme.br/produtos/script/chuvas/Download\\_de\\_series\\_historicas/DownloadChuvasPublico.php](http://www.funceme.br/produtos/script/chuvas/Download_de_series_historicas/DownloadChuvasPublico.php). Acesso em: 20 jun. 2017.

GIACOMINI, H. C. Os mecanismos de coexistência de espécies como vistos pela teoria ecológica. **Oecologia Brasilica**, Brasil, v. 4, p. 521-543, 2007.

- GORDON, E.; PACHECO, S. Prey composition in the carnivorous plants *Utricularia inflata* and *U. gibba* (Lentibulariaceae) from Paria Peninsula, Venezuela. **Revista de Biología Tropical**, Costa Rica, Brasil, v. 55, p. 795-803, 2007.
- GOTELLI, N. J. Null model analysis of species co-occurrence patterns. **Ecology**, Washington D.C., v. 81, p. 2606-2621, 2000.
- GOTELLI, N. J.; ELLISON, A. M. Assembly rules for New England ant assemblages. **Oikos**, Belgium, v. 99, p. 591–599, 2002.
- GOTELLI, N. J.; ENTSMINGER, G. L. **EcoSim: Null models software for ecology. Version 7.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear**. Disponível em: <http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>. Acesso em: 10 jan. 2018.
- GOTELLI, N. J.; GRAVES, G. R. **Null models in ecology**. Washington D.C.: Smithsonian Institution, 1996.
- GOTELLI, N. J.; MCCABE, D. J. Species co-occurrence: A meta -analysis of J. M. Diamond's assembly rules model. **Ecology**, Washington D.C., v. 83, p. 2091-2096, 2002.
- GOTZENBERGER, L.; BELLO, F.; BRATHEN, K. A.; DAVISON, J.; DUBUIS, A.; GUIBAN, A.; LEPS, J.; LINDBORG, R.; MOORA, M.; PÄRTEL, M.; PELLISSIER, L.; POTTIER, J.; VITTOZ, P.; ZOBEL K.; ZOBEL, M. Ecological assembly rules in plant communities — approaches, patterns and prospects. **Biological Reviews**, United States, v. 87, p. 111-127, 2012.
- HALES, J.; PETRY, P. **326: Northeastern Caatinga & Coastal Drainages**. Disponível em: <http://www.feow.org/ecoregions/details/326>. Acesso em: 22 jun. 2017.
- HAMMER, Ø.; HARPER, D. A. T.; RYAN, P. D. Past: Paleontological Statistics Software Package for education and data analysis. **Palaeontologia Electronica**, [s.l.] v. 4, p. 1-9, 2001.
- HART, S. P.; MARSHALL, D. J. Environmental stress, facilitation, competition, and coexistence. **Ecology**, Washington D.C., v. 94, p. 2719–2731, 2013.
- HAYNES, R. R. Techniques for collecting aquatic and marsh plants. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, Missouri, v. 71, p. 229-231, 1984.
- HENRY-SILVA, G. G.; CAMARGO, A. F.M.; PEZZATO, M. M. Growth of free-floating aquatic macrophytes in diferente concentrations of nutrientes. **Hydrobiologia**, Netherlands, v. 610, p. 153–160, 2008.
- HILLERISLAMBERS, J.; ADLER, P. B.; HARPOLE, W. S.; LEVINE, J. M.; MAYFIELD, M. M. Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, United States, v. 43, p. 227-248, 2012.

HRABER, P. T.; MILNE, B. T. Community assembly in a model ecosystem. **Ecological Modelling**, Maryland, v. 103, p. 267-285, 1997.

HRIVNÁK, R.; OŤAHEĽOVÁ, H.; GÖMÖRY, D. Seasonal dynamics of macrophyte abundance in two regulated streams. **Central European Journal of Biology**, Kentucky, v. 4, p. 241-249, 2009.

HUSTON, M. A general hypothesis of species diversity. **The American Naturalist**, Chicago, v. 113, p. 81-101, 1979.

INMET. **Dados de série histórica de temperaturas**. Disponível em: [http://www.inmet.gov.br/projetos/rede/pesquisa/form\\_mapas\\_c\\_horario.php](http://www.inmet.gov.br/projetos/rede/pesquisa/form_mapas_c_horario.php) Acesso em: 20 jun. 2017.

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

JANSSEN, A. B. G.; TEURLINCX, S.; AN, S.; JAN, J. H.; PAERL, H. W.; MOOIJ, W. M. Alternative stable states in large shallow lakes? **Journal of Great Lakes Research**, United States, v. 40, p. 813–826, 2014.

KEDDY, P. Assembly and Response Rules: Two Goals for Predictive Community Ecology. **Journal of Vegetation Science**, United States, v. 3, p. 157-164, 1992.

KELEMEN, A.; LAZZARO, L.; BESNYÓI, V.; ALBERT, A. J.; KONEČNÁ, M.; DOBAY, G.; MEMELINK, I.; ADAMEC, V.; GÖTZENBERGER, L.; DE BELLO, F.; LE BAGOUSSE-PINGUET, Y.; LEPŠ, J. Net outcome of competition and facilitation in a wet meadow changes with plant's life stage and community productivity. **Preslia**, Czech Republic, v. 87, p. 347–361, 2015.

KEMBEL, S. W.; HUBBELL, S. P. The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. **Ecology**, Washington D.C., v. 87, p. 86-99, 2006.

KISSOON, L. T. T.; JACOB, D. L.; HANSON, M. A.; HERWIG, B. R.; BOWE, S. E.; OTTE, M. L. Macrophytes in shallow lakes: Relationships with water, sediment and watershed characteristics. **Aquatic Botany**, Netherlands, v. 109, p. 39– 48, 2013.

KRAFT, N.; ADLER, P.; GODOY, O.; JAMES, E.; FULLER, S.; LEVINE, J. M.; Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. **Functional Ecology**, Londres, v. 29, p. 592-599, 2015.

LACOUL, P.; FREEDMAN, B. Environmental influences on aquatic plants in freshwater ecosystems. **Environmental Reviews**, Canadá, v. 14, p. 89–136, 2006.

LEVY, E. B.; MADDEN, E. A. The point methods of pastures analysis. **New Zealand Journal of Agricultural Research**, Nova Zelândia, v. 46, p. 267-279, 1933.

LI, E-H.; LI, W.; LUI, G-H.; YUAN, L-Y. The effect of diferente submerged macrophyte species and biomass on sediment resuspension in a shallow freshwater lake. **Aquatic Botany**, Netherlands, v. 88, p.121-126, 2008.



LI, F.; ZHU, L.; XIE, Y.; LIANG, S.; HU, C.; CHEN, X.; DENG, Z. Fragment growth performance of the invasive submerged macrophyte *Myriophyllum spicatum* under conditions of different water depths and sediment types. **Aquatic Ecology**, Netherlands, v. 50, p. 727-734, 2016.

LIU, X.; WANG, H. Contrasting patterns and drivers in taxonomic versus functional diversity, and community assembly of aquatic plants in subtropical lakes. **Biodiversity and Conservation**, Netherlands, v. 27, p. 3103–3118, 2018.

LIU, X.; ZHANG, Y.; SHI, K.; LIN J.; ZHOU Y.; QIN B. Determining critical light and hydrologic conditions for macrophyte presence in a large shallow lake: The ratio of euphotic depth to water depth. **Ecological Indicators**, Netherlands, v. 71, p. 317-326, 2016.

LYCARIÃO, T. A.; DANTAS, E. W. Interactions between different biological forms of aquatic macrophytes in a eutrophic tropical reservoir in Northeastern Brazil. **Revista de Biología Tropical**, Costa Rica, v. 65, p. 1095-1104, 2017.

MADSEN, T. V.; CEDERGREEN, N. Sources of nutrients to rooted submerged macrophytes growing in a nutrient-rich stream. **Freshwater Biology**, United Kingdom, v. 47, p. 283–291, 2002.

MALTCHIK, L.; FLORÍN, M. Perspectives of hydrological disturbance as the driving force of Brazilian semiarid stream ecosystems. **Acta Limnologica Brasiliensia**, Brasil, v. 14, p. 35-41, 2002.

MALTCHIK, L.; OLIVEIRA, G. R.; ROLON, A. S.; STENERT, C. Diversity and stability of aquatic macrophyte community in three shallow lakes associated to a floodplain system in the south of Brazil. **Interciencia**, Venezuela, v. 30, p. 166-170, 2005.

MALTCHIK, L.; PEDRO, F. Responses of Aquatic Macrophytes to Disturbance by Flash Floods in a Brazilian Semiarid Intermittent Stream. **Biotropica**, United States, v. 33, p. 566–572, 2001.

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

MATEUCCI, S. D.; COLMA, A. **Metodología para el estudio de la vegetacion**. Washington D.C.: O.E.A., 1982.

MCGILL, B. J.; ENQUIST, B. J.; WEIHER, E.; WESTOBY, M. Rebuilding community ecology from functional traits. **Trends in Ecology and Evolution**, Netherlands, v. 21, p. 178-185, 2006.

MCNICKLE, G. G.; LAMB, E. G.; LAVENDER, M.; CAHILL JR., J.F.; SCHAMP, B. S.; SICILIANO, S. D.; CONDIT, R.; HUBBELL, S. P.; BALTZER, J.L. Checkerboard score–area relationships reveal spatial scales of plant community structure. **Oikos**, Belgium, 127, 415–426, 2017.

MONY, C.; KOSCHNICK, T. J.; HALLER, W. T.; MULLER, S. Competition between two invasive Hydrocharitaceae (*Hydrilla verticillata* (L.f.) (Royle) and *Egeria densa* (Planch)) as influenced by sediment fertility and season. **Aquatic Botany**, Netherlands, v. 86, p. 236–242, 2007.

MORIN, P.J. **Community Ecology**. New Jersey: Wiley-Blackwell, 2011.

MORMUL, R. P.; ESTEVES, F. A.; FARJALLA, V. F.; BOZELLI, R. L. Space and seasonality effects on the aquatic macrophyte community of temporary Neotropical upland lakes. **Aquatic Botany**, Netherlands, v. 126, p. 54-59, 2015.

MORRIS, K.; HARRISON, K. A.; BAILEY, P. C.; BOON, P. I. Domain shifts in the aquatic vegetation of shallow urban lakes: the relative roles of low light and anoxia in the catastrophic loss of the submerged angiosperm *Vallisneria americana*. **Marine and Freshwater Research**, Australia, v. 55, p. 749–758, 2004.

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

NAGENGAST, B.; GABKA, M. Apparent niche partitioning of two congeneric submerged macrophytes in small water bodies: The case of *Ceratophyllum demersum* L. and *C. submersum* L. **Aquatic Botany**, Netherlands, v. 137, p. 1-8, 2017.

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? **Lakes and Reservoirs: Research and Management**, United Kingdom, v. 19, p. 37-45, 2004.

PEDRO, F.; MALTCHIK, L.; BIANCHINI JR., I. Hydrologic cycle and dynamics of aquatic macrophytes in two intermittent rivers of the semi-arid region of Brazil. **Brazilian Journal Biology**, Brasil, v. 66, p. 575-585, 2006.

PEEL, M. C.; FINLAYSON, B. L.; MCMAHON, T. A. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. **Hydrology and Earth System Sciences**, Germany, v. 11, p. 1633–1644, 2007.

PEÑUELAS, J. P.; TERRADAS, J.; LLORET, F. Solving the conundrum of plant species coexistence: water in space and time matters most. **New Phytologist**, United Kingdom, v. 189, p. 5–8, 2011.

PERES-NETO, P. R. Patterns in the co-occurrence of fish species in streams: the role of site suitability, morphology and phylogeny versus species interactions. **Oecologia**, Germany, v. 140, p. 352-360, 2004.

PIMM, S. L.; ROSENZWEIG, M. L. Competitors and habitat use. **Oikos**, United Kingdom, v. 37, p. 1-6, 1981.

PORTIELJE, R.; ROIJACKERS, R. M.M. Primary succession of aquatic macrophytes in experimental ditches in relation to nutrient input. **Aquatic Botany**, Netherlands, v. 50, p. 127-140, 1995.

POTT, V. J.; BUENO, N. C.; PEREIRA, R. A. C.; SALIS, S. M.; VIEIRA, N. L. Distribuição de macrófitas aquáticas numa lagoa na fazenda Nhumirim, Nhecolândia, Pantanal, MS. **Acta Botanica Brasilica**, Brasil, v. 3, p. 153–168, 1989.

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

REZENDE, R. S.; NOVAES, J. L. C.; ALBUQUERQUE, C. Q.; COSTA, R. S.; GONÇALVES-JUNIOR, J. F. Aquatic invertebrates increase litter breakdown in Neotropical shallow semi-arid lakes. **Journal of Arid Environments**, United States, v. 15, p. 8 – 14, 2018.

RIIS, T.; BIGGS, B. J. F. Distribution of macrophytes in New Zealand streams and lakes in relation to disturbance frequency and resource supply—a synthesis and conceptual model. **New Zealand Journal of Marine Freshwater Research**, United Kingdom, v. 35, p. 255-267, 2010.

RØRSLETT, B. A generalized spatial niche model for aquatic macrophytes. **Aquatic Botany**, Netherlands, v. 29, p. 63-81, 1987.

RØRSLETT, B.; AGAMI, M. Downslope limits of aquatic macrophytes: a test of the transient niche hypothesis. **Aquatic Botany**, Netherlands, v. 29, p. 83-95, 1987.

RUPRECHT, E.; BARTHA, S.; BOTTA-DUKÁT, Z.; SZABÓ, A. Assembly rules during old-field succession in two contrasting environments. **Community Ecology**, Hungary, v. 8, p. 31- 40, 2007.

SANTOS, A. M.; THOMAZ, S. M. Aquatic macrophytes diversity in lagoons of a tropical floodplain: the role of connectivity and water level. **Austral Ecology**, United Kingdom, v. 32, p. 177–190, 2007.

SCHNEIDER, B.; CUNHA, E. R.; ESPÍNOLA, L.; MARCHESI, M.; THOMAZ, S. M. The importance of local environmental, hydrogeomorphological and spatial variables for beta diversity of macrophyte assemblages in a Neotropical floodplain. **Journal of Vegetation Science**, United States, v. 30, p. 269-280, 2018.

SCHEFFER, M. Alternative Attractors of Shallow Lakes. **The Scientific World**, Egypt, v. 1, p. 254–263, 2001.

SCHEFFER, M.; HOSPER, S. H.; MEIJER, M. L.; MOSS, M. L.; JEPPESEN, E. Alternative equilibria in shallow lakes. **Trends in Ecology and Evolution**, Netherlands, v. 8, p. 275–279, 1993.

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

SCHEFFER, M.; SZABO, S.; GRAGNANI, A.; VAN 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 of the United States of America**, United States, v. 100, p. 4040–5, 2003.

SHURIN, J. B.; AMARASEKARE, P.; CHASE, J. M.; HOLT, R. D.; HOOPES, M. F.; LEIBOLD, M. A. Alternative stable states and regional community structure. **Journal of Theoretical Biology**, United States, v. 227, p. 359-368, 2004.

SIMBERLOFF, D. Community Ecology: Is It Time to Move On? **The American Naturalist**, Chicago, v. 163, p. 787-799, 2004.

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

SZABO, S.; SCHEFFER, M.; ROIJACKERS, R.; WALUTO, B.; BRAUN, M.; NAGY, P. T.; BORICS, G.; ZAMBRANO, L. Strong growth limitation of a floating plant (*Lemna gibba*) by the submerged macrophyte (*Elodea nuttallii*) under laboratory conditions. **Freshwater Biology**, United Kingdom, v. 55, p. 681–690, 2010.

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**, Netherlands, v. 102, p. 71-78, 2012.

TENA, A.; VERICAT, D.; GONZALO, L. E.; BATALLA, R. J. Spatial and temporal dynamics of macrophyte cover in a large regulated river. **Journal of Environmental Management**, United States, v. 202, p. 379-391, 2017.

TOFTS, R.; SILVERTOWN, J. A phylogenetic approach to community assembly from a local species pool. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, United Kingdom, v. 267, p. 363-369, 1999.

VAN, T.K.; WHEELER, G. S.; CENTER, T.D. Competition between *Hydrilla verticillata* and *Vallisneria americana* as influenced by soil fertility. **Aquatic Botany**, Netherlands, v. 62, p. 225–233, 1999.

VAN DER VALK, A. G. Succession in Wetlands: A Gleasonian Approach. **Ecology**, Washington D.C., v. 62, p. 688-696, 1981.

VAN DUREN, I. C; PEGTEL, D.M. Nutrient limitations in wet, drained and rewetted fen meadows: evaluation of methods and results. **Plant and Soil**, Netherlands, v. 220, p. 35–47, 2000.

VAN GEEST, G. J.; WOLTERS, H.; ROOZEN, F. C. J. M.; COOPS, H.; ROIJACKERS, R. M. M; BUIJSE, A. D.; SCHEFFER, M. Water-level fluctuations affect macrophyte richness in floodplain lakes. **Hydrobiologia**, Netherlands, v. 539, p. 239–248, 2005.

VAN GERVEN, L. P. A.; DE KLEIN, J. J. M.; GERLA, D. J.; KOOI, B. W.; KUIPER, J. J.; MOOIJ, W. M. Competition for Light and Nutrients in Layered Communities of Aquatic Plants. **The American Naturalist**, Chicago, v. 186, p. 72-83, 2015.

WEARNE, L. J.; CLARKSON, J.; GRICE, A. C.; VAN KLINKEN, R. D.; VITELLI, J. S. The biology of Australian weeds 56. *Hymenachne amplexicaulis* (Rudge) Nees. **Plant Protection Quarterly**, Australia, v. 25, p. 146-161, 2010.

WEIHER, E.; CLARKE, G. D. P.; KEDDY, P. A. Community Assembly Rules, Morphological Dispersion, and the Coexistence of Plant Species. **Oikos**, United Kingdom, v. 81, p. 309-322, 1998.

WEIHER, E.; KEDDY, P. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. **Oikos**, United Kingdom, v. 71, p. 159-164, 1995.

WEIHER, E.; KEDDY, P. Assembly rules as general constraints on community composition. *In*: WEIHER, E.; KEDDY, P. (org.). **Ecological Assembly Rules: Perspectives, advances, retreats**. Cambridge: Cambridge University Press, 2004. p. 251-271.

WIERSEMA, J. H. A monograph of Nymphaea subgenus Hydrocallis (Nymphaeaceae). **Systematic Botany Monographs**, [s.l.], v. 16, p. 1-112, 1987.

WILDE, M.; PUIJALON, S.; BORNETTE, G. Sediment type rules the response of aquatic plant communities to dewatering in wetlands. **Journal of Vegetation Science**, United States, v. 28, p. 172–183, 2017.

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

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

ZHANG, J.; HAO, Z.; SONG, B.; LI, B.; WANG, X.; YE, J. Fine-scale species co-occurrence patterns in an old-growth temperate forest. **Forest Ecology and Management**, Netherlands, v. 257, p. 2115–2120, 2009.

ZHU, B.; MAYER, C. M.; RUDSTAM, L. G.; MILLS, E. L.; RITCHIE, M. E. A comparison of irradiance and phosphorus effects on the growth of three submerged macrophytes. **Aquatic Botany**, Netherlands, v. 88, p. 358–362, 2008.

ZOBEL K.; ZOBEL M. A new null hypothesis for measuring the degree of plant community organization. **Vegetatio**, Netherlands, v. 75, p. 17-25, 1988.