



Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde

Universidade Federal de Mato Grosso do Sul

**Efeitos da dinâmica de inundação nas estratégias reprodutivas,
na estrutura do banco de sementes e na diversidade funcional
de comunidades de macrófitas aquáticas em lagoas do Pantanal**

Gisele Catian



**Campo Grande
Outubro 2015**

Efeitos da dinâmica de inundação nas estratégias reprodutivas, na estrutura do banco de sementes e na diversidade funcional de comunidades de macrófitas aquáticas em lagoas do Pantanal

Gisele Catian

Tese apresentada como requisito para a obtenção do título de **Doutor em Ecologia**, Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul.

Orientador: Dr. Yzel Rondon Suárez
Co-orientador: Dr. Edna Scremin Dias

Banca avaliadora

Dr. Arnildo Pott

(Universidade Federal de Mato Grosso do Sul)

Dr. Geraldo Alves Damasceno Junior

(Universidade Federal de Mato Grosso do Sul)

Dr. Juan José Neiff

(Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas)

Dr. Sidinei Magela Thomaz

(Universidade Estadual de Maringá)

Dr. Luis Mauricio Bini

(Universidade Federal de Goiás)

**"It is not the strongest of species that survive or the most intelligent but
the ones most responsive to change".**

Charles Darwin

**Dedico este trabalho à minha
família que sempre me incentivou
neste caminho e a meu esposo
Rodrigo Aranda por sempre estar
ao meu lado.**

Agradecimentos

Agradeço primeiramente a Deus pelas pessoas e oportunidades que colocou em minha vida.

Aos meus orientadores Dra. Edna Scremin Dias e Dr. Yzel Rondon Suárez por aceitarem me orientar, por confiar a mim este trabalho, pela amizade, disponibilidade em ajudar, dedicação e valiosos conselhos.

Ao Programa de Pós-Graduação Biologia Vegetal por todo apoio logístico, tanto em campo quanto em laboratório, que foram essenciais para o desenvolvimento deste trabalho. Assim como ao Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia em Áreas Úmidas (INAU) pelo apoio logístico em campo.

Ao Programa de Pós-Graduação Ecologia e Conservação pelo apoio financeiro e logístico.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e Fundação de Apoio ao Desenvolvimento do Ensino, Ciência e Tecnologia do Estado de Mato Grosso do Sul (Fundect) pela concessão das bolsas de doutorado.

À Pró-Reitoria de Pesquisa e Pós-Graduação (PROPP) pelo auxílio financeiro e logístico concedidos.

À Coordenadoria de Estudos do Pantanal, particularmente ao coordenador Antonio Lopes de Oliveira por todo auxílio e paciência com os imprevistos. E ao motorista Diogo pela disponibilidade de nos levar ao Pantanal. Aos caseiros e cozinheiras da Bep, em especial seu Pernambuco, dona Cida e Bil.

Às secretárias dos programas de pós-graduação Ariana e Rose pela paciência e prontidão em auxiliar e resolver problemas.

Aos inesquecíveis ajudantes de campo: Danielle Boin, Maria Isabel Lescano, Andréa Souza de Lima, Yasminne Senna Bonfá, João Pedro Bento, Gabriel Luz, Geisseli Pinheiro, Vinicius Manvailier, Gabriel Tirintan, Vitoria Fabiano e Rodrigo Aranda.

Aos inesquecíveis estagiários que auxiliaram na lavagem do solo, triagem de sementes e colar plantas: Débora Leite, Gabriel Luz, Geisseli Pinheiro, Gabriel Tirintan,

Vitoria Fabiano, Carla Lacerda, Ana Carolina França, Manuella Fernandes, Vinicius Manvailer, Filipe Herreira, Maria Isabel Lescano, Julia Graziela, Marília Gabi, Juliano Gonçalves Rocha, Daniel Sotolani, Izabela Ponso, Maria Cavichioli Santana. Cada um de vocês foi muito importante para o desenvolvimento deste trabalho.

Ao Dr. Fernando Alves Ferreira, a Msc. Francielli Bao e Msc. Evaldo Souza pelo auxílio na identificação de sementes.

A Msc. Vali Joana Pott, Dr. Arnildo Pott, Dr. Geraldo Alves Damasceno e Msc. Rosa Helena da Silva pelo auxílio na identificação das plantas.

Especialmente a Dr. Rosangela Sigrist pelo auxílio na metodologia de biologia reprodutiva e ao Dr. Danilo Muniz da Silva e ao Msc. Gabriel Nakamura pelo auxílio nos cálculos de diversidade funcional.

Aos eventuais motoristas que me levaram ao campo e trabalharam comigo João Fabri, Flavia Leme, Rodrigo Aranda e Edna Scremin Dias. Principalmente ao Joãozinho, por passar comigo pelas dificuldades pré-campo, no campo e, às vezes, pós-campo também, por abrir picadas para mim e andar em volta das lagoas.

Aos técnicos de laboratório João Fabri, Flávia Leme, por me auxiliarem no campo e Tamires Yule e Amanda Boaretto em laboratório, sempre a disposição.

Aos professores doutores dos Programas de Pós-Graduação Geraldo Aves Damasceno, Vali Pott, Arnildo Pott, Rosangela Sigrist, Ângela Sartori, Liana Baptista de Lima e Fabio de Oliveira Roque pelo empréstimo de materiais e pelas dúvidas esclarecidas.

Aos donos das fazendas São João, Boa Sorte, Arara Azul e Rodeio pela permissão de entrada em suas propriedades.

A meus familiares pelo apoio e paciência, principalmente a minha mãe Rosemary, que me incentivou desde sempre a estudar.

Ao meu querido e amado esposo Dr. Rodrigo Aranda, que foi muito importante em todo o processo de desenvolvimento desta tese. Obrigada por tentar ser paciente comigo, me auxiliar em todas as fases de construção deste trabalho. Por estar do meu lado, me apoiando.

Serei eternamente grata a todos, porque sem vocês este trabalho não seria realizado.

Índice

Resumo geral	8
General abstract	9
Introdução geral	10
Capítulo 1	
Resumo	18
Abstract	19
Introdução	20
Métodos	21
Resultados	27
<i>Subtítulo 1</i>	27
<i>Subtítulo 2</i>	30
Discussão	35
<i>Subtítulo 1</i>	35
<i>Subtítulo 2</i>	38
Apêndices	44
Capítulo 2	
Resumo	49
Abstract	50
Introdução	51
Métodos	53
Resultados	55
Discussão	61
Apêndices	67
Capítulo 3	
Resumo	73
Abstract	74
Introdução	75
Métodos	77
Resultados	79
Discussão	83
Apêndice	93
Conclusão geral	101
Literatura citada	102

Resumo geral

Os fatores ambientais e a disponibilidade de recursos refletem na funcionalidade das comunidades, sendo de grande importância a compreensão dos processos que influenciam a organização e o estabelecimento dos indivíduos e quais suas implicações para a manutenção da biodiversidade e de processos ecossistêmicos. As plantas aquáticas apresentam traços morfológicos, anatômicos e de história de vida que minimizam os efeitos das variações dos diferentes fatores ambientais e da dinâmica das planícies inundáveis, resultando em sucesso de colonização por estas espécies em ambientes aquáticos. A propagação vegetativa e a dormência das sementes ou esporos no solo permitem à maioria das espécies de macrófitas aquáticas resistirem a estes fatores ambientais. Além disso, os traços funcionais das espécies definem as comunidades que suportam filtros ambientais, sendo importante conhecê-los e defini-los. Neste trabalho, pretendeu-se observar como a inundação influencia na estrutura das comunidades de macrófitas aquáticas em lagoas. Foram avaliadas as comunidades destas plantas em 20 lagoas, quantificando a porcentagem de cobertura das espécies; a biomassa dos órgãos reprodutivos e de propagação vegetativa destas; a abundância e riqueza da comunidade do banco de sementes, analisando a composição deste entre os perfis das lagoas, a flora local e os tipos de lagoas; e os traços funcionais de adaptação das espécies à inundação. Observou-se que há o investimento equivalente em ambas as estratégias de propagação – sexuada e vegetativa, não havendo interação significativa entre fase hidrológica e o tipo de propagação; o banco de sementes não difere entre os perfis das lagoas; a flora local é 43,12% similar ao banco de sementes; há tendência das lagoas temporárias, permanentes e “vazantes” diferenciarem-se; o pulso de inundação determina os grupos funcionais das comunidades nas lagoas nas diferentes fases da inundação. Concluiu-se que as comunidades estão estruturadas em relação à inundação sazonal, a qual age como um filtro ambiental sobre os aspectos funcionais das espécies.

General abstract

Environmental factors and the resources availability influences the functionality of communities. Understand the processes that influence the organization and establishment of individuals as well as its implications for the maintenance of biodiversity and ecosystem processes are of major importance. Aquatic plants have morphological, anatomical and life story traits that minimizes the effect of both different varying environmental factors and the dynamics of floodplains, resulting in the successful colonization of these plants in aquatic environments. The vegetative propagation and the dormancy of seeds or spores in the sediment, allow most species of aquatic macrophytes to resist these environmental factors. In addition, the functional traits of species define which communities can support environmental filters, hence learning and defining these traits are of great importance. In this work we intended to observe how flood influences the structure of aquatic macrophytes in ponds communities. We sampled aquatic macrophytes communities from 20 ponds in which we quantified: coverage percentage of species, biomass of the vegetative and reproductive organs, abundance and richness of the seed bank community – we analyzed the composition of the seed bank comparing data between pond profiles, local flora and types of ponds –, and functional traits of adaptation of aquatic macrophytes to flooding. We observed an equivalent investment in both propagations strategies – sexual and vegetative –, with no significant interaction between hydrological phase and the propagation; the seed bank does not differ between ponds profiles; the local flora is 43.12% similar to the seed bank; there is a tendency of the temporary, permanent ponds and “vazante ponds” to differentiate themselves; the flood pulse determines the functional groups of the communities in ponds at different stages of flooding. We concluded that communities are structured according to seasonal flooding, which acts as an environmental filter on the functional aspects of species.

Introdução geral

O nicho de uma espécie é determinado pelo conjunto de condições ambientais e recursos necessários para que ela possa sobreviver e se reproduzir (Hutchinson 1957), influenciando diretamente sua persistência e distribuição. Um conceito importante para explicar a distribuição das espécies é a diferenciação de nichos causada pelos filtros ambientais (Keddy 1992). As diferenças nas habilidades das espécies em lidar com as restrições abióticas (Lenssen & de Kroon 2005) ou competir por recursos limitantes (Tilman 1982) induzem a separação de nicho em relação a variações ambientais ou temporais (Silvertown 2004). Todas as espécies respondem não só às variações no ambiente, mas também podem modificar os ambientes em que ocorrem (Pulliam 2000).

Os fatores ambientais e a disponibilidade de recursos influenciam a funcionalidade das comunidades, sendo de grande importância a compreensão dos processos que resultam na organização e estabelecimento destes indivíduos e quais suas implicações para a manutenção da biodiversidade e de processos ecossistêmicos (McGill et al. 2006). Observa-se assim, a importância da variação das características funcionais das espécies (Tilman 2001) através da mensuração da diversidade dos componentes dos fenótipos dos organismos que influenciam estes processos (Cianciaruso et al. 2009).

Os atributos funcionais são as características dos organismos que refletem suas respostas ao ambiente (Hutchinson 1957). As plantas aquáticas apresentam traços morfológicos, anatômicos e fisiológicos que minimizam os efeitos das variações dos diferentes fatores ambientais, resultando em sucesso de colonização por essas espécies em ambientes aquáticos (Sculthorpe 1967, Kuiper & Kuiper 1988, Gratani et al. 2006, Gratani 2014). Além disso, as respostas anatômicas às variações ambientais recebem atenção especial (Morretes & Ferri 1959, Scremin-Dias et al. 2011) porque refletem adaptações morfológicas das espécies em relação aos filtros ambientais.

Os pulsos de inundação são característicos das planícies de inundação nas regiões tropicais, e podem ser de curta ou longa duração, e apresentarem grande ou pequena amplitude (Junk et al. 1989). O processo de inundação sazonal é dividido em quatro fases: enchente, cheia, vazante e seca (Prado et al. 1994), sendo o Pantanal regulado pelo ciclo anual de inundações e secas (Junk et al. 1989). Os diferentes habitats dispostos ao longo deste gradiente influenciam a distribuição e a diversidade

das espécies (Nunes da Cunha & Junk 2001, Silva et al. 2001) e promovem mudanças na estrutura e composição florística (Prado et al. 1994, Schessl 1999), principalmente em comunidades de macrófitas aquáticas.

Os principais elementos da paisagem do Pantanal são baías, salinas, cordilheiras, vazantes e corixos (Almeida & Lima 1959). As lagoas permanentes são corpos d'água que não secam na fase seca, enquanto que as lagoas temporárias podem secar sendo abastecidas nos períodos de cheia pela água de chuva e pelo lençol freático. As vazantes são drenagens amplas, pouco definidas com até poucos quilômetros de largura, limitadas por “cordilheiras”, com as quais podem interagir de forma complexa, formando séries de lagoas coalescentes no ápice das cheias (Almeida et al. 2003). Todos estes corpos de água estão sujeitos a flutuações de profundidade com períodos de restrição hídrica e de abastecimento fluvial e/ou pluvial, que em parte acarretam acentuadas variações na cobertura vegetal da lamina d'água e na composição florística do banco de sementes ao longo do tempo. As mudanças provocadas pela inundação afetam a capacidade das plantas de sobreviver em tais condições (Parent et al. 2008), sendo que a tolerância à inundação varia com a espécie e idade da planta, bem como com a duração do ciclo hidrológico (Kozłowski 1997). Muitas plantas são dizimadas na época de seca, entretanto em condições hidrológicamente estáveis elas se tornam dominantes devido à elevada habilidade competitiva (Junk et al. 1989).

Fatores abióticos como a velocidade da água, radiação luminosa, temperatura (Camargo et al. 2003), turbidez (Thomaz et al. 1999), pH, carbono inorgânico dissolvido na água (Duarte et al. 1994), turbulência, correnteza (Mitchell 1974), profundidade (Pott et al. 1989, Ferreira et al. 2010) influenciam a colonização e o desenvolvimento das macrófitas aquáticas, além disso, a exposição ao ambiente seco pode afetar seus atributos populacionais (Maltchick & Pedro 2001, Thomaz et al. 2006). A maioria das espécies de macrófitas aquáticas resistem a estes fatores através da propagação vegetativa (Pierini et al. 2006), ou seja, a propagação por meio do desenvolvimento de estruturas vegetativas resistentes a condições desfavoráveis como: estolões, rizomas e bulbos (Sculthorpe 1985). Muitas plantas apresentam propagação sexuada e clonal simultaneamente (Eckert 2002) e cada uma pode ser favorável sob diferentes condições ambientais (Prince & Marshall 1999, Suzuki & Stuefer 1999).

Em ambientes adversos, usualmente pobres em nutrientes e submetidos à escassez hídrica, o estabelecimento e a sobrevivência de plântulas podem ser restritos,

ficando limitados a curtos episódios de condições favoráveis no tempo e no espaço (Eriksson & Fröborg 1996, Coelho et al. 2008). Assim, a propagação clonal representa uma alternativa para a persistência da população, bem como para a seleção, exploração e colonização de novos microambientes (Sampaio et al. 2004, Coelho et al. 2007). A propagação vegetativa prolonga a longevidade dos indivíduos da população quando os ramos permanecem unidos aos genetes e quando ocorre a formação de fragmentos independentes fisiologicamente, reduzindo os riscos de mortalidade dos genetes (Cook 1979, Callaghan 1987, Dong & Alaten 1999). Este tipo de propagação permite as plantas explorarem amplas áreas e novos locais, facilitando a dispersão dos propágulos (Lovett Doust 1981). Além disso, algumas estruturas são capazes de estocar recursos, como carboidratos, nutrientes minerais e água, podendo ser um meio de sobreviver à seca, como observado em rizomas presentes em várias espécies clonais (Scatena et al. 1997, Cirne & Scarano 2001, Coelho et al. 2007).

Em habitats heterogêneos pode-se observar diferentes formas clonais como adaptativas: falangeal, onde a planta desenvolve conexões curtas entre os ramos, dispostos de forma compacta, expandindo-se lentamente e permanecendo na área por longos períodos, e guerrilha, com desenvolvimento de entrenós longos, de forma mais fragmentada, e com alta capacidade de penetração em novos habitats de forma oportunista e agressivo (Lovett-Doust 1981, Song & Dong 2002). Devido à heterogeneidade espacial e temporal dos ambientes de lagoas em planícies de inundação, limitando o estabelecimento das macrófitas, é importante a avaliação das capacidades de propagação clonal e da fenologia reprodutiva que se ajustam às variações de fatores abióticos locais para o entendimento das formas de permanência destas espécies em diferentes ambientes.

Em habitats aquáticos sujeitos a grandes variações ambientais, a habilidade de apresentar propagação reprodutiva e vegetativa pode aumentar a sobrevivência das plantas. Em regiões sujeitas à inundação, a propagação vegetativa pode assegurar a rápida colonização à medida que o nível da água sobe, sendo que este desenvolvimento é interrompido quando o nível da água diminui, levando a planta a desenvolver-se sexualmente para resistir ao período de seca através da dormência das sementes ou esporos no sedimento (Junk 1980, Coelho et al. 2005). As sementes no sedimento, ou banco de sementes, com o depósito de elevada densidade de sementes em estado de latência (Fenner 1985, Dalling et al. 1998) apresentam papel fundamental na dinâmica

das comunidades vegetais, pois asseguram, juntamente com estruturas vegetativas, a manutenção e o retorno das espécies em cada estação favorável (Harper 1977) e influenciam a velocidade das mudanças genotípicas das populações de plantas (Mcgrow 1987).

As macrófitas aquáticas apresentam espécies predominantes no banco de sementes persistente no sedimento em lagoas, permanecendo aptas para germinarem por muito tempo, em resposta à alteração do nível da água, sendo no Pantanal a dispersão essencial para manter o padrão de distribuição destas plantas. Entretanto, além dos processos de dispersão, estas comunidades são muitas vezes determinadas por estes bancos, especialmente quando se recuperam de perturbações de inundação ou de seca (Ferreira 2011). O banco de sementes está envolvido em vários processos populacionais e de comunidades (Baider et al. 1999) sendo considerado um indicador do potencial de regeneração de áreas úmidas (van der Valk & Davis 1978). O conhecimento da composição do banco de sementes contribui para a compreensão da longevidade e a história da vegetação (Nicholson & Keddy 1983), bem como para a determinação da composição de espécies após perturbações, ou seja, na resiliência da comunidade.

O fluxo de propágulos durante as cheias é considerado um dos parâmetros que regem a diversidade de espécies dentro e entre habitats aquáticos (Bornette & Amoros 1996; Bornette et al. 1998) e a inundação é o fator mais importante que influencia o recrutamento de vegetação a partir do banco de sementes em áreas úmidas. A diversidade paisagística das planícies de inundação (rios, vazantes e lagoas) pode contribuir para a grande diversidade biológica (alfa e beta) nestes locais, ou seja, as macrófitas aquáticas são especialmente adequadas para “detectar” essa variabilidade ambiental tendo em vista que as plantas aquáticas respondem a diferentes gradientes ambientais (Thomaz et al. 2002). A distribuição e a diversidade das espécies variam dentro e entre os diferentes habitats dispostos ao longo do gradiente de inundação (Cabido et al. 1996, Nunes da Cunha & Junk 2001).

Percebe-se, que a planície de inundação do Pantanal é um ambiente com características peculiares para conduzir uma investigação envolvendo os temas citados acima, por apresentar sazonalidade de cheias e secas e grande diversidade de macrófitas aquáticas distribuídas em lagoas temporárias, permanentes e em áreas de vazantes. Neste contexto, esta tese apresenta o padrão de distribuição espacial das espécies de plantas aquáticas, suas respostas de propagação em função da inundação, o papel do

banco de sementes na recuperação da comunidade e a diversidade funcional das macrófitas. Desta forma, o presente trabalho objetivou compreender os processos estruturadores das comunidades de macrófitas aquáticas, em relação às estratégias de propagação, sua permanência no ambiente através do banco de sementes e a diversidade funcional da comunidade.

No Capítulo 1 verificou-se o efeito da inundação no padrão espacial e temporal das comunidades de macrófitas aquáticas e nas estratégias de propagação destas ao longo do ciclo de inundação, testando as hipóteses de que: 1. Existe diferença na composição das espécies e na abundância das espécies das comunidades de plantas aquáticas entre as fases da inundação, sendo que a vazante apresenta maior complexidade na composição da comunidade; e 2. As macrófitas aquáticas investem em formas de propagação diferentemente entre as fases, investindo mais em propagação vegetativa nas fases de cheia e vazante.

No Capítulo 2 foi caracterizado quantitativamente e qualitativamente a composição e estrutura do banco de sementes do solo testando as hipóteses de que: 1. A riqueza e abundância de sementes diferem entre o interior e a zona litoral das lagoas, com maiores valores no litoral da lagoa; 2. O banco de sementes apresenta alta similaridade com a vegetação estabelecida na lagoa; e 3. Lagoas temporárias, permanentes e vazantes diferem em relação à composição do banco de sementes e da flora estabelecida.

No Capítulo 3 foi avaliado se a diversidade funcional varia para a comunidade macrofítica entre as fases da inundação do Pantanal utilizando traços morfológicos externos e internos das plantas que denotam adaptação a este tipo de ambiente, testando as hipóteses de que: 1. As comunidades apresentam diversidade funcional distinta entre fases da inundação, sendo maior na vazante; 2. Os parâmetros da água determinam os atributos funcionais das comunidades, principalmente a profundidade; e 3. Os traços morfológicos de adaptação das espécies ao ambiente estão associados às fases de inundação.

Literatura citada

- Almeida FFM & Lima MA. 1959. Planalto Centro-Ocidental e Pantanal Mato-Grossense. In União Geográfica Internacional, Congresso Internacional de Geografia, 28, Rio de Janeiro, 169 pp.
- Almeida TIR, Sígolo JB, Fernandes E, Queiroz Neto JP, Barbiero L & Sakamoto AY. 2003. Proposta de classificação e gênese das lagoas da baixa Nhecolândia-MS com base em sensoriamento remoto e dados de campo. *Revista Brasileira de Geociências* 33(2-Suplmento): 83-90.
- Baider C, Tabarelli M & Mantovani W. 1999. O banco de sementes de um trecho de floresta Atlântica Montana (São Paulo, Brasil). *Revista Brasileira de Biologia* 59: 319-328.
- Bornette G & Amoros C. 1996. Disturbance regimes and vegetation dynamics: role of floods in riverine wetlands. *Journal Vegetable Science* 7: 615-622.
- Bornette G, Amoros C & Lamouroux N. 1998. Aquatic plant diversity in riverine wetlands: the role of connectivity. *Freshwater Biology* 39: 267-283.
- Cabido M, Acosta A, Diaz S & Gonzalez AC. 1996. Factores estructuradores en pastizales cerranos del centro de Argentina. In *Biodiversidad y Funcionamiento de Pastizales y Sabanas en América Latina* (Eds. G Sarmiento, M Cabido), pp.103-134. Mérida, CYTED/CIELAT.
- Callaghan TV. 1987. Physiological and demographic implications of modular construction in cold environments. In *Plant Population Ecology* (Eds. AJ Davy, MJ Hutchings & AR Watkinson), pp. 111-135. Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- Camargo AFM, Pezzato MM, Henry-Silva GG, Thomaz SM & Bini LM. 2003. Fatores limitantes à produção primária de macrófitas aquáticas. In *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas* (Eds. SM Thomaz, LM BINI), pp. 59-83. Maringá: Eduem.
- Cianciaruso MV, Silva IA & Batalha MA. 2009. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotropica* 9(3): 093- 103.
- Cirne P & Scarano FR. 2001. Resprouting and growth dynamics after fire of the clonal shrub *Andira legalis* (Leguminosae) in a sandy coastal plain in south-eastern Brazil. *Journal of Ecology* 89: 351-357.
- Coelho FF, Lopes FS & Sperber CF. 2005. Persistence strategy of *Salvinia auriculata* Aublet in temporary ponds of Southern Pantanal, Brazil. *Aquatic Botany* 81: 343-352.
- Coelho FF, Capelo CDL, Neves ACO & Figueira JEC. 2007. Vegetative propagation strategies of four rupestrian species of *Leiothrix* (Eriocaulaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 30: 687-694.
- Coelho FF, Capelo C & Figueira JEC. 2008. Seedlings and ramets recruitment in two rhizomatous species of Rupestrian grasslands: *Leiothrix curvifolia* var. *lanuginosa* and *Leiothrix crassifolia* (Eriocaulaceae). *Flora* 203: 152-161.
- Cook RE. 1979. Asexual reproduction: a further consideration. *American Naturalist* 113: 769-772.
- Dalling JW, Swaine MD & Garwood, N. 1998. Dispersal patterns and seed bank dynamics of pioneer trees in moist tropical forest. *Ecology* 79: 564-578.
- Dong M & Alaten B. 1999. Clonal plasticity in response to rhizome severing and heterogeneous resource supply in the rhizomatous grass *Psammochloa villosa* in an Inner Mongolian dune, China. *Plant Ecology* 141: 53-58.
- Duarte CM, Planas D & Peñuelas J. 1994. Macrophytes, taking control of ancestral home. In *Limnology now: a paradigm of planetary problems* (Ed. R Margalef), pp. 59-79. Amsterdam: Elsevier.
- Eckert CG. 2002. The loss of sex in clonal plants. *Evolutionary Ecology* 15: 501-520.
- Eriksson O & Fröborg H. 1996. "Windows of opportunity" for recruitment in long-lived clonal plants: experimental studies of seedling establishment in *Vaccinium* shrubs. *Canadian Journal of Botany* 74: 1369-1374.
- Fenner M. 1985. *Seed Ecology*. London: Chapman & Hall, 151 pp.

- Ferreira FA, Mormul RP, Pedralli G, Pott VJ & Pott A. 2010. Estrutura da comunidade de macrófitas aquáticas em três lagoas do Parque Estadual do Rio Doce, Minas Gerais, Brasil. *Hoehnea* 37(1): 43-52.
- Ferreira FA. 2011. O papel da conectividade e da flora local na composição do banco de diásporos de ambientes aquáticos da planície de inundação do alto rio Paraná. Tese. Programa de Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais - Universidade Estadual de Maringá, 87 pp.
- Gratani L, Covone F & Larcher W. 2006. "Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the Mediterranean maquis". *Trees-Structure and Function* 20(5): 549-558.
- Gratani L. 2014. Plant Phenotypic Plasticity in Response to Environmental Factors. Hindawi Publishing Corporation *Advances in Botany*, 17 pp.
- Harper JL. 1977. Population biology of plants. Academic Press: New York, 892 pp.
- Hutchinson GE. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium of Quantitative Biology* 22: 415-427.
- Junk WF. 1980. Áreas inundáveis - Um desafio para a limnologia. *Acta Amazonica* 10: 775-795.
- Junk WJ, Bayley PB & Sparks RE. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 106: 110-127.
- Keddy PA. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157-164.
- Kozłowski TT. 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiology Monograph* 1: 1-29.
- Kuiper D & Kuiper PJC. 1988. "Phenotypic plasticity in a physiological perspective". *Acta Oecologica Oecologia Plantarum* 9: 43-59.
- Lenssen JPM & de Kroon H. 2005. Abiotic constraints at the upper boundaries of two *Rumex* species on a freshwater flooding gradient. *Journal of Ecology* 93: 138-147.
- Lovett-Doust L. 1981. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. *Journal of Ecology* 69: 743-755.
- Maltchik L & Pedro F. 2001. Responses of aquatic macrophytes to disturbance by flash floods in a Brazilian semiarid intermittent stream. *Biotropica Lawrence* 33(4): 566-572.
- McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E & Westoby M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 178-185.
- McGrow JB. 1987. Seed bank properties of an Appalachian Sphagnum bog and the model of the depth distribution of viable seeds. *Canadian Journal of Botany* 65: 2028-2035.
- Mitchell DS. 1974. Water weeds. In *Aquatic vegetation and its use and control* (Ed. DS Mitchell), pp. 13-22. Paris: UNESCO.
- Morretes BL & Ferri MG. 1959. Contribuição ao estudo da anatomia de folhas de plantas do cerrado. *Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da USP* 16: 7-70.
- Nicholson A & Keddy PA. 1983. The depth profile of a shoreline seed bank in Matchedash Lake, Ontario. *Canadian Journal of Botany* 61: 3293-3296.
- Nunes da Cunha C & Junk WJ. 2001. Distribution of Wood Plant Communities along the Flood Gradient in the Pantanal of Poconé, Mato Grosso, Brazil. *International Journal of Ecology and Environmental* 27: 63-70.
- Nunes da Cunha C & Junk WJ. 2011. A preliminary classification of habitats of the Pantanal of Mato Grosso and Mato Grosso do Sul and its relation to national and international wetland. In: *The Pantanal: Ecology, biodiversity and sustainable management of a large neotropical seasonal wetland* (Eds. JW Johannes, CJ da Silva, C Nunes da Cunha & M Wantzen), Sofia-Moscow: Pensoft Publishers, pp. 127-141.
- Parent C, Capelli N, Berger A, Crevecoeur M & Dat JF. 2008. An overview of plant responses to soil waetrlogging. *Plant Stress* 2: 20-27.
- Pierini AS, Sgorlon D & Thomaz SM. 2006. Efeitos da exposição ao ambiente seco sobre o crescimento e regeneração de *Egeria najas* Planchon (Hydrocharitaceae). *Acta Scientiarum Biological Science* 28(1): 31-34.

- Pott VJ, Bueno NC, Pereira RAC, De Salis SM & Vieira NL. 1989. Distribuição de macrófitas aquáticas numa lagoa na fazenda Nhumirim, Nhecolândia, Pantanal, MS. *Acta Botanica Brasilica*, 3(2) Supl.: 153-168.
- Prado AL, Heckman CW & Martins FR. 1994. The seasonal succession of biotic communities in wetlands of the tropical wet-and-dry climatic zone: II. The aquatic Macrophyte Vegetation in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *Internationale Revue gesamten Hydrobiologie* 79: 569-589.
- Prince EAC & Marshall C. 1999. Clonal plants and environment heterogeneity. *Plant Ecology* 141: 3-7.
- Pulliam HR. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* 3: 349-361.
- Sampaio MC, Araújo TF, Scarano FR & Stuefer JF. 2004. Directional growth of a clonal bromeliad species in response to spatial habitat heterogeneity. *Evolutionary Ecology* 18: 429-442.
- Scatena VL, Lima AMA & Filho JPL. 1997. Aspectos fenológicos de *Syngonanthus elegans* (Bong.) Ruhl. (Eriocaulaceae) da serra do Cipó, MG, Brasil. *Arquivos de Biologia & Tecnologia* 40: 153-167.
- Schessl M. 1999. Floristic composition and structure of floodplain vegetation in Northern Pantanal of Mato Grosso, Brasil. *Phyton (Horn, Austria)* 39: 303-336.
- Scremin-Dias E, Lorenz-Lemke AP & Oliveira AKM. 2011. The floristic heterogeneity of Pantanal and the occurrence of species with different adaptive strategies to water stress. *Brazilian Journal of Biology* 71(1): 275-282.
- Sculthorpe CD. 1967. *The biology of aquatic vascular plants*. Edward Arnold, London, England. 610 pp.
- Sculthorpe CD. 1985. *The biology of aquatic vascular plants*. Königstein: West Germany: Koeltz Scientific Books, 610 pp.
- Silva CJ, Wantzen KM, Nunes da Cunha C & Machado FA. 2001. Biodiversity in the Pantanal wetland, Brasil. In *Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation* (Eds. B Gopal, WJ Junk & JA Davis), v.2., pp. 187-215. The Netherlands, Backnuys Publishers, Leiden.
- Silvertown J. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & Evolution*, 19: 605-611.
- Song M & Dong M. 2002. Clonal plants and plant species diversity in wetland ecosystems in China. *Journal of Vegetation Science* 13: 237-244.
- Suzuki J & Stuefer JF. 1999. On the ecological and evolutionary significance of storage in clonal plants. *Plants Species Biology* 14: 11-17.
- Thomaz SM, Bini LM, Souza DC, Pagioro TA, Carmo M, Pierini S, Ribeiro R & Heil SA. 1999. Estudos de macrófitas aquáticas no reservatório de Itaipú: monitoramento e fatores ecológicos relacionados com as alterações da biomassa. Maringá: UEM/Nupélia. 83 p. [Relatório Técnico].
- Thomaz SM, Pagioro TA, Bini LM & Souza DC. 2002. Macrófitas aquáticas da planície de inundação do Alto Rio Paraná: listagem de espécies e padrões de diversidade em ampla escala. Relatório Peld/CNPq/Nupelia, Maringá, pp. 187-191.
- Thomaz SM, Pagioro TA, Bini LM & Murphy KJ. 2006. Effect of reservoir drawdown on biomass of three species of aquatic macrophytes in a large sub-tropical reservoir (Itaipu, Brazil). *Hydrobiologia* 570(1): 53-59.
- Tilman D. 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton.
- Tilman D. 2001. Functional diversity. In *Encyclopedia of Biodiversity* (Ed. SA Levin), pp. 109-120. Academic Press, San Diego.
- van der Valk AG & Davis CB. 1978. The role of seed banks in the vegetation dynamics of prairie glacial marshes. *Ecology* 59: 322-335.

Padrão espaço-temporal e estratégias reprodutivas da comunidade de macrófitas em relação à dinâmica de inundação no Pantanal

Resumo

Em habitats sujeitos a grandes variações ambientais, as propagações sexuada e vegetativa são importantes para a sobrevivência e permanência das macrófitas aquáticas. A propagação vegetativa assegura rápida colonização à medida que o nível da água aumenta ou diminui, sendo que na seca as plantas essencialmente aquáticas resistem por meio de banco de sementes. Muitas espécies não se manteriam exclusivamente pela propagação sexuada, uma vez que as condições para a germinação de sementes e esporos muito raramente são alcançadas em ambientes alagáveis. Com isso, avaliou-se o efeito da inundação no padrão espacial e temporal das comunidades de macrófitas aquáticas e nas estratégias de propagação destas em lagoas no Pantanal. Comunidades de macrófitas aquáticas de 20 lagoas foram quantificadas e identificadas durante dois anos compreendendo as quatro fases da inundação. Mensurou-se a porcentagem de cobertura das espécies dentro de parcelas e coletaram-se os indivíduos para aferir a biomassa das estruturas de propagação. A diversidade e a porcentagem de cobertura da comunidade não diferiram entre as fases, porém a composição das espécies, assim como as formas de vida destas diferiram. A estratégia reprodutiva das espécies na comunidade não é influenciada pela inundação, porém a biomassa dos indivíduos aumenta na vazante provavelmente por que a comunidade está adaptada a condições de estresse sazonal de alagamento.

Palavras-chave: Biomassa; planta aquática; propagação vegetativa; vazante.

Space-time pattern and reproductive strategies of the macrophyte community in relation to flood in the Pantanal

Abstract

In habitats under large environmental variations, sexual and vegetative propagation are important for the survival and persistence of aquatic macrophytes. The vegetative propagation ensures rapid colonization when the water level increases or decreases, while in the dry, essentially aquatic plants resist by seed bank. Many species would not persist only by sexual propagation, since the conditions for the germination of seeds and spores are rarely reached in wetland environments. Thus, the aim was to verify the effects of flooding on the spatial and temporal pattern of aquatic macrophyte communities and their reproductive strategies in ponds in the Pantanal. Aquatic macrophyte communities, in 20 ponds, were quantified and identified over 2 years comprising the four phases of the flooding. We measured the percentage of coverage of species within plots and collected the individuals to measure the biomass of propagation structures. The diversity and the percentage coverage of community did not differ between the phases, but the species composition and life forms differ between phases. The reproductive strategy of the species in the community is not affected by the flood but biomass of individuals increases the water recede probably why the community is adapted to seasonal stress conditions of flooding.

Keywords: Aquatic plant; phytomass; vegetative propagation, water recede.

Introdução

Padrões de variação da vegetação são expressos pelos mecanismos que moldam as estruturas das comunidades e estão relacionadas à variação do habitat (Tilman 1988). Nas áreas úmidas periodicamente inundadas, a biota responde ao ambiente físico-químico com adaptações morfológicas, anatômicas, fisiológicas e etológicas, gerando estruturas específicas e características dessas comunidades (Junk et al. 1989). Em planícies inundáveis, a inundação é a força motriz que estrutura e promove mudanças nas comunidades bióticas (Junk & Piedade 1997, Thomaz et al. 2007). Processos de perturbações naturais são vistos como fenômenos importantes na dinâmica de ecossistemas, por promoverem flutuações na competição das comunidades biológicas e atuarem como força seletiva na evolução das espécies (White 1979), levando a renovação de espaços para colonização de espécies com menores habilidades competitivas.

A diversidade biológica resulta da variação ambiental e indica, em ambientes aquáticos, que a diversidade de espécies está ajustada às flutuações ambientais, comuns em extensas áreas próximas a rios, riachos, lagos e represas (Howard-Williams 1975). A amplitude e a duração de cada fase do ciclo hidrológico nestas áreas causam mudanças na vegetação (Walker & Coupland 1968). Comunidades de plantas que ocorrem em ambientes com grandes flutuações ambientais podem apresentar diversidade diferente daquelas que ocorrem em ambientes temporalmente mais estáveis (Howard-Williams 1975).

As macrófitas aquáticas como componentes estruturais destes ambientes (Esteves 1998) sobrevivem a períodos desfavoráveis por meio de tolerância à inundação, dessecação ou evitação das pressões ambientais (Crawley 1986). Estas respostas adaptativas evidenciam plasticidade fenotípica e são descritas como forma de garantir sua permanência nestes ambientes (Piedade 1993, Scremin-Dias 1999, 2000, Scremin-Dias et al. 2011) como, por exemplo, alterações morfológicas para a produção de aerênquima ou cloroplastos na face adaxial das folhas (Scremin-Dias 2009).

Neste contexto, em habitats sujeitos a variações ambientais, a habilidade das espécies para propagação sexuada e vegetativa é importante para a sobrevivência e permanência na comunidade (Tanaka et al. 2005). A propagação vegetativa assegura rápida colonização à medida que o nível da água aumenta, sendo este desenvolvimento interrompido com a diminuição do nível da água. Com isso, as plantas resistem ao

período de seca por meio de banco de diásporos e/ou propágulos (Junk 1980, Coelho et al. 2005), o qual constitui um estoque viável de sementes e/ou propágulos importantes para a manutenção da comunidade de macrófitas (Almeida-Cortez 2004).

Propágulos podem constituir os diásporos, cujo acúmulo varia de acordo com a entrada de espécies na comunidade, incluindo a dispersão da vegetação local, mas pode também incluir contribuições importantes de fontes espacialmente e temporalmente distantes (Simpson et al. 1989). Estruturas especializadas como estolões, rizomas, tubérculos ou fragmentos não especializados, como pedaços da planta (Sculthorpe 1967, Barrat-Segretain 1996) se separam da planta-mãe por ação mecânica e desenvolvem raízes que permitem rápido estabelecimento no substrato (colonização) ou desenvolvem propágulos que não se estabelecem imediatamente (regeneração) que são dispersos (Barratt-Segretain et al. 1998). A forte predominância da propagação vegetativa é interpretada como uma reação para compensar a elevada perda de biomassa durante os períodos menos favoráveis da inundação (Junk & Piedade 1997). Muitas espécies não se manteriam exclusivamente pela propagação sexuada, uma vez que as condições para a germinação de sementes e esporos muito raramente são alcançadas em ambientes alagáveis (Junk 1980, Piedade 1988, Oliveira et al. 1988).

Considerando que o recrutamento e a densidade de cada espécie são determinados pelas variações nas condições hidrológicas do ambiente (Bonis et al. 1995), neste trabalho verificou-se o efeito da inundação no padrão espacial e temporal das comunidades de macrófitas aquáticas e nas formas de propagação destas em lagoas no Pantanal. Foram testadas as hipóteses de que: 1. Existe diferença na composição das espécies e na abundância das espécies das comunidades de plantas aquáticas entre as fases da inundação, sendo que a vazante apresenta maior complexidade na composição da comunidade; e 2. As macrófitas aquáticas investem em formas de propagação diferentemente entre as fases, investindo mais em propagação vegetativa nas fases de cheia e vazante.

Métodos

O presente estudo foi desenvolvido em lagoas distribuídas na Estrada Parque localizada no Pantanal, entre as coordenadas 19°24'21,89"S, 57°01'44.57"O e 19°14'45,14"S, 57°02'18,00"O, sub-regiões Abobral e Nhecolândia (Silva & Abdon 1998), município de Corumbá, MS, Brasil (Figura 1). Os Campos naturais e Campos

inundados são as formações vegetais que cobrem a maior parte da região (Silva et al. 2000), assim como capões de floresta estacional (Damasceno Junior 1996). As proporções entre campo seco e campo inundado alternam-se em função da precipitação local e/ou do aporte de água por rios intermitentes ou não e época do ano (Silva et al. 2000). Observam-se ambientes aquáticos com características distintas como lagoas de água doce ou salobra, rios, vazantes e corixos (Abdon et al. 1998).

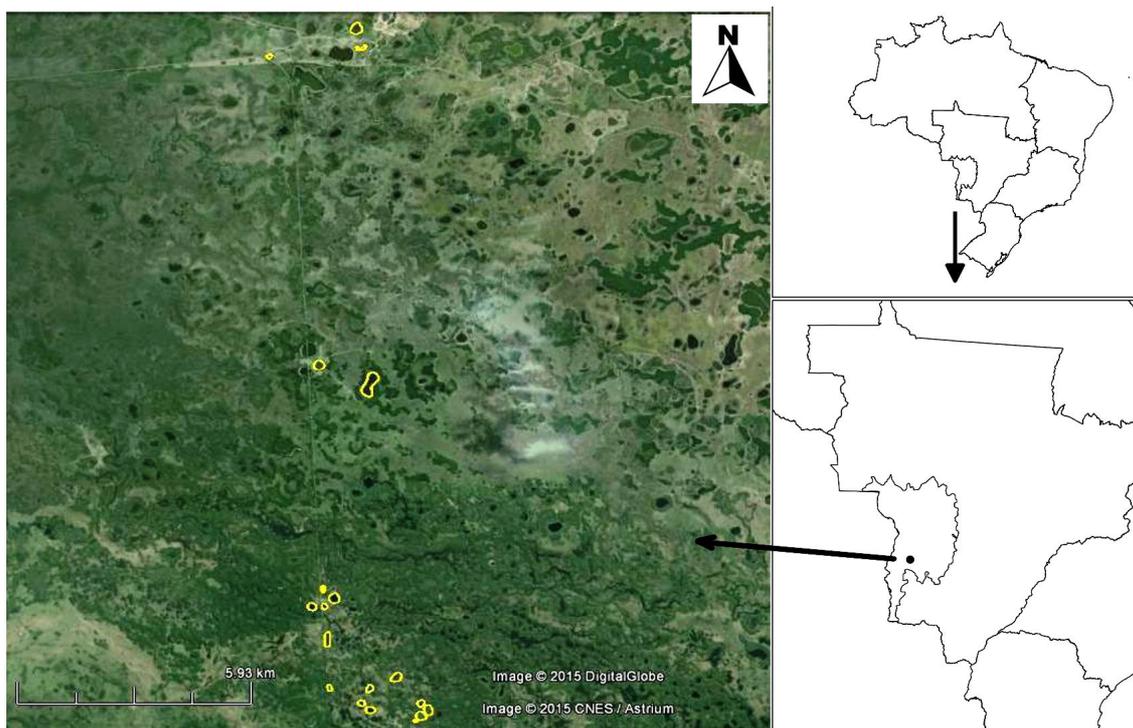


Figura 1. Distribuição das 20 lagoas nas adjacências da Estrada Parque, nas sub-regiões do Abobral e Nhecolândia - Pantanal, município de Corumbá, MS, amostradas no período de 2012-2014.

O clima da região é tropical subúmido – Aw (Koeppen 1948), com invernos secos e verões chuvosos, com precipitação média anual entre 1.000 e 1.200 mm, concentrando-se entre novembro e abril (Soriano et al. 2001). Ao norte do Pantanal ocorrem cheias durante o período de janeiro a março, atingindo o sul do Pantanal de abril a junho, cuja inundação máxima ocorre no início de fevereiro na região norte e no final de junho, na região sul, dificultando o escoamento (Hamilton 1996). A inundação é constituída de uma fase seca e outra chuvosa (Abdon et al. 1998), constituída de quatro fases hidrológicas durante o ciclo: seca, enchente, cheia e vazante, porém há uma considerável variabilidade interanual nas inundações, ou seja, essas fases variam quanto à área e ao local inundado e podem ocorrer fora do período em relação ao calendário (Padovani 2010).

Durante o período amostrado observou-se um decréscimo abaixo da média do nível fluviométrico em 2012 atribuído exclusivamente aos baixos índices pluviométricos (Moraes et al. 2013), ou seja, um período de seca extrema que interferiu no início do ciclo de inundação de 2013 e 2014, acrescentando mais meses de seca a estes dois anos (Figura 2). As fases foram classificadas conforme o observado em campo, pois as macrófitas aquáticas respondem às características que o campo apresenta no momento: seca (setembro/2012 a janeiro/2013); enchente (fevereiro a março/2013); cheia (abril a julho/2013); vazante (agosto a novembro/2013); seca (dezembro/2013 a março/2014); enchente (abril a maio/2014); cheia (junho a julho/2014) e vazante (agosto a outubro/2014).

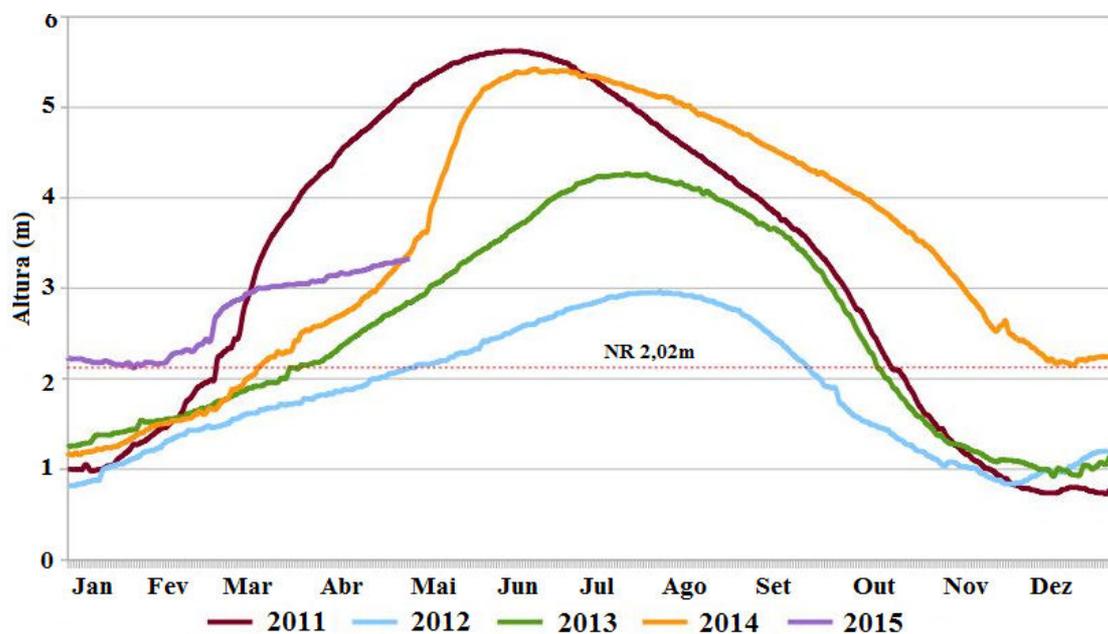


Figura 2. Níveis de inundação do Pantanal dos últimos cinco anos, régua do município de Ladário/MS no rio Paraguai (NR – nível do rio). Fonte: CPRM (Serviço Geológico do Brasil)/ANA (Agência Nacional de Águas).

Vinte lagoas foram amostradas mensalmente durante os anos de 2012, 2013 e 2014, totalizando 26 meses de amostragem, englobando dois ciclos de inundação (2 enchentes, 2 cheias, 2 vazantes e 2 secas). Cada lagoa foi dividida em 26 parcelas relativa ao tempo amostrado (Figura 3). Através de sorteio, as parcelas foram amostradas mensalmente, sem repetição de parcelas. Em cada parcela utilizou-se quadrados de PVC de 0,5 x 0,5 m, dispostos de 2 em 2 metros, sendo o número de quadrados relativo à distribuição do estande de macrófitas no litoral e na lamina d'água da lagoa. Em cada quadrado foi medida a profundidade da água e estimada visualmente

a porcentagem de cobertura (0-100%) da área coberta da parcela, para cada espécie (Brower & Zar 1984).

A análise florística foi realizada para todas as herbáceas que constituem as comunidades de plantas hidrófilas e anfíbias, localizadas no litoral e no interior da lagoa, mensalmente por meio da observação de presença/ausência das espécies. Para cada espécie verificou-se em campo a presença e ausência das estruturas envolvidas na propagação vegetativa, pela observação de rebrota nos órgãos vegetativos das plantas (e.g., rizoma, estolão, tubérculos e muda).

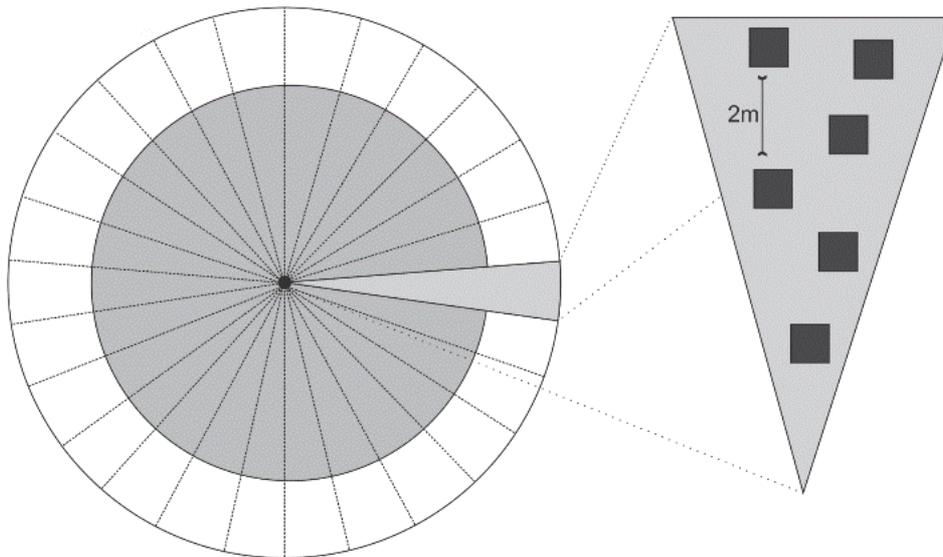


Figura 3. Desenho amostral da lagoa dividida em 26 parcelas (sorteadas para amostragem sem repetição). Em cada parcela, quadrados foram dispostos a cada 2 m para amostragem da comunidade de plantas aquáticas nos anos de 2012-2014. Cores dentro do círculo: Cinza = água; branco = solo.

O investimento de cada espécie nas diferentes propagações – estruturas vegetativas e sexuadas (flores, frutos e sementes) – foi quantificado nas espécies hidrófilas do seguinte modo:

1. Propagação vegetativa: biomassa dos órgãos vegetativos (caule, folha ou raiz), no caso destes órgãos atuarem como estruturas de propagação vegetativa, e dos propágulos (rizoma, estolão, fragmentos);
2. Reprodução sexuada: biomassa das estruturas reprodutivas (escapo floral, inflorescências, botões florais, flores e frutos), bem como a quantificação das mesmas.

Para estimar a biomassa das estruturas envolvidas na propagação vegetativa e sexuada foi coletado em cada quadrado todo o material vegetal presente, acondicionado em sacos plásticos devidamente identificados e, no laboratório, o material foi separado

por espécie e órgãos como discriminado acima, lavado em água corrente para remoção de material aderido (e.g. perifiton, detritos orgânicos, partículas inorgânicas). Posteriormente todos os órgãos vegetativos e reprodutivos foram separados, secos em estufa de aeração forçada a 65°C até atingir peso constante e pesados em balança eletrônica para obtenção dos valores de biomassa, expressa em gPS.

A classificação taxonômica das famílias, gêneros e espécies seguiu o sistema APG III – Angiosperm Phylogeny Group (2009) e a nomenclatura científica das espécies botânicas foi verificada pela base de dados da Lista de Espécies da Flora do Brasil (REFLORA). Para a identificação das plantas utilizou-se literatura especializada (Pott & Pott 1994, 2000) e auxílio de especialistas, e para a abreviação dos autores das espécies Brummitt & Powell (1992). A classificação das formas de vida (emergente, flutuante fixa e livre, submersa fixa e livre e anfíbia) das espécies seguiu a classificação de Irgang et al. (1984) e Tur (1972) para epífita. O material testemunho das espécies coletadas foi herborizado, identificado e posteriormente incorporado ao acervo do Herbário CGMS/UFMS.

O trabalho foi realizado em duas etapas. A primeira considera para os cálculos todas as plantas amostradas na florística, ervas terrestres, aquáticas e anfíbias. A segunda utilizou somente as espécies aquáticas e anfíbias amostradas nos quadrados e estimada a porcentagem de cobertura, para os cálculos de investimento em propagação. Observadas nas subdivisões das análises de dados, resultados e discussão deste capítulo.

Análise de dados

Composição, riqueza e diversidade das espécies da comunidade vegetal

A estrutura geral da comunidade de plantas amostradas foi expressa pela frequência de ocorrência, riqueza e diversidade de espécies. A riqueza de espécies, baseada no esforço amostral aplicado (ausência e presença das espécies nas 20 lagoas), foi estimada através do estimador Jackknife 2ª ordem utilizando as lagoas como unidade amostral ao longo dos 26 meses. A similaridade entre as fases foi calculada utilizando o Índice de Sørensen.

Para a diversidade utilizou-se o índice de diversidade de Simpson (Magurran 1988), realizado com a frequência mensal das espécies na comunidade, utilizou-se os meses como unidade amostral.

Para analisar o padrão de variação na composição de espécies ao longo das fases, ordenações foram realizadas através do método de Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS) (Legendre & Legendre 1998) a partir da matriz de frequência da comunidade de plantas nas fases dos ciclos de inundação usando o índice de associação Bray-Curtis.

Para determinar se as fases diferem em relação às espécies utilizou-se análise de variância multivariada (MANOVA) para discriminar os grupos. Além disso, uma ordenação indireta foi utilizada para classificar as espécies em relação às fases amostradas, usando a composição das espécies para criar um gradiente.

Estrutura, abundância e biomassa da comunidade de plantas aquáticas

Para avaliar a diferença entre as fases e a influência destas na comunidade e nos tipos de propagação utilizaram-se somente as espécies de plantas aquáticas. As diferenças entre as fases foram analisadas usando a porcentagem de cobertura das espécies no geral e entre as fases pela Análise de variância (ANOVA $p= 0,05$), assim como a diferença entre as formas de vida (Zar 1999). Análise de correspondência foi utilizada para verificar o efeito da fase nas formas de vidas. A cobertura das espécies foi agrupada de acordo com as formas de vida para representarem a abundância de cada uma das diferentes formas de vida.

Utilizando a biomassa das estruturas de propagação (sexuais e vegetativas) foi calculado ANOVA Two Way para detectar se os tipos de propagações diferem entre si e entre as fases (Zar 1999), considerando $p= 0,1$ devido ao pequeno número de plantas presentes na fase da enchente.

No cálculo de investimento das espécies em estruturas reprodutivas e vegetativas, cada amostra foi padronizada pela frequência relativa para tirar o efeito da biomassa, devido à diferença de proporção entre as espécies. Para as espécies da comunidade de macrófitas mais representativas e as formas de vida de todas as espécies, realizou-se uma padronização das biomassas dos caracteres reprodutivos utilizando a fórmula: $\frac{A - B}{A + B}$ (onde A é a biomassa das estruturas vegetativas (g) e B a biomassa das estruturas reprodutivas (g)) atribuindo-se valores graduais de -1 (reprodutivo) a 1 (vegetativo), sendo 0 proporção equivalente para ambas. Para verificar se houve diferença entre as proporções de investimento reprodutivo das espécies e das

formas de vida nas fases realizou-se teste ANOVA ($p= 0,05$). Para elaborar o histograma foram utilizadas as espécies ocorrentes em cada fase.

Resultados

Efeitos do pulso de inundação sobre a composição, riqueza e diversidade das espécies

A comunidade de plantas que compõe a lâmina d'água e o litoral das lagoas em todas as fases da inundação é constituída de 114 espécies distribuídas em 33 famílias e 60 gêneros, com as famílias Fabaceae (17), Cyperaceae (15) e Alismataceae (10) mais ricas em espécies (Apêndice 1). Espécies herbáceas terrestres representaram 19,3% e espécies aquáticas 80,7%, com as formas de vida mais representativas: emergente (27,2%), anfíbia (25,4%), seguida de flutuante fixa (10,5%), flutuante livre (9,6% cada), submersa fixa (4,4%), submersa livre e epífita (1,7% cada).

A riqueza de espécies observada correspondeu a 94,2% da riqueza estimada para toda a área (Jack2= 120,9), evidenciando que a maior parte das espécies foi registrada (Figura 4). A riqueza estimada de espécies foi maior na fase de seca (Jack2= 83; ± 1) com representatividade do total de espécies 98,8%, seguida da vazante (Jack2= 107; ± 11) com 89,7%, cheia (Jack2= 110; ± 16) com 85,5%, e enchente (Jack2= 108; ± 23) com 78,7%. A similaridade entre as quatro fases do ciclo foi de 50,1%, sendo vazante e cheia 61,8% similares, cheia e enchente 56,0%, vazante e enchente 53,7%, enchente e seca 48,3%, cheia e seca 44,9% e vazante e seca 44,6%.

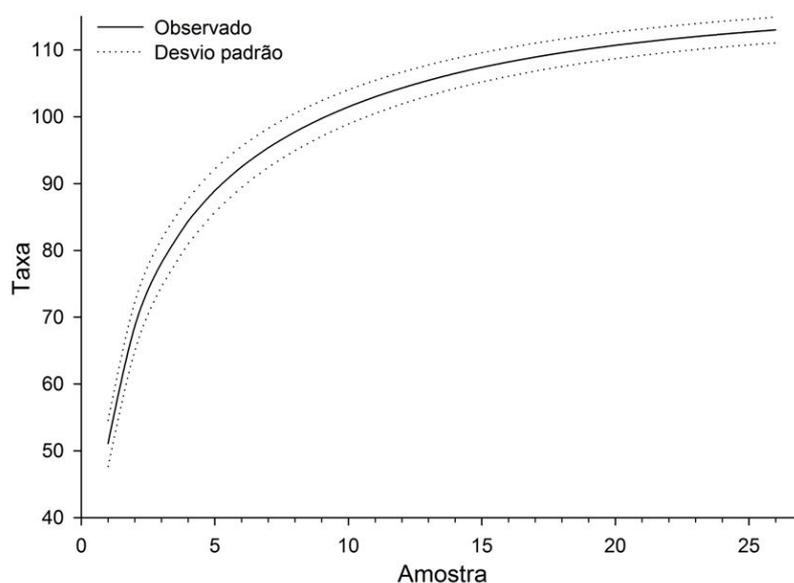


Figura 4. Curva de rarefação (Jackknife) de riqueza de espécies de macrófitas aquáticas coletadas em todas as lagoas e em todas as fases de amostragem no período de 2012-2014.

Considerando os ciclos de inundações, a diversidade diferiu entre as fases (cheia= 0,9779; enchente= 0,9772; seca= 0,9759; vazante= 0,9779). A composição das espécies também diferiu entre as fases, onde a vazante difere de todas as fases (MANOVA Pillai's Trace= 1,59; F= 1,51; gl.= 3; p= 0,001; Figura 5).

Observa-se, quando se ordenam as espécies em função das fases, é que ocorre nítida substituição das espécies dentro do regime de inundações (Figura 6).

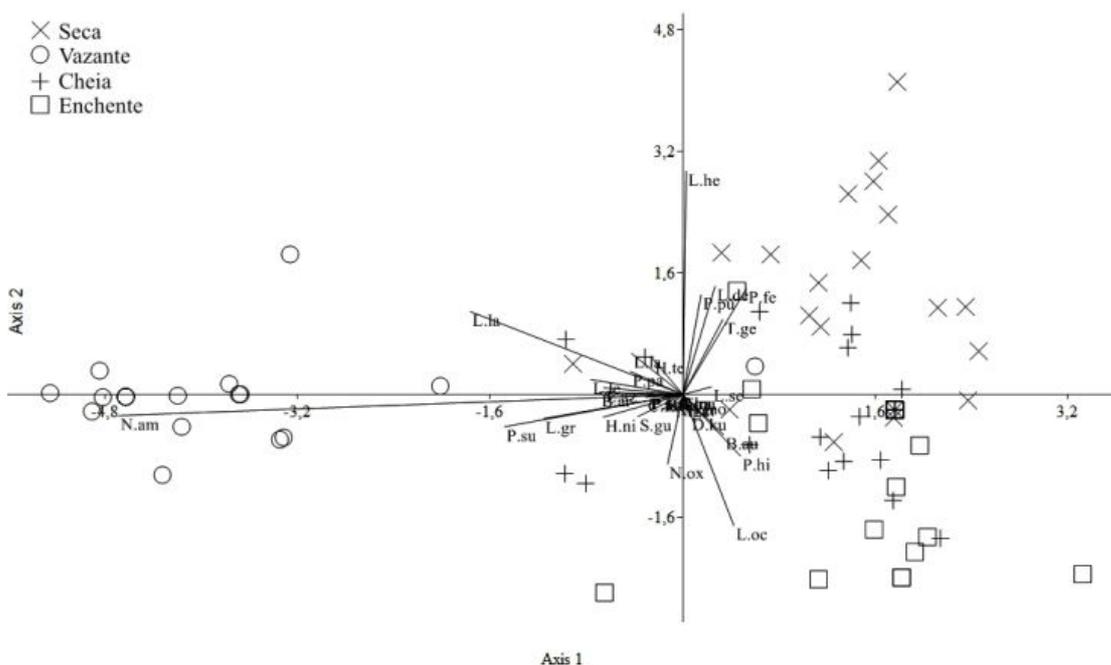


Figura 5. Composição e estrutura da comunidade de plantas (MANOVA Pillai's Trace= 1,599; F= 1,51; gl.= 3; p= 0,001) nas fases hidrológicas.

Espécies	Fases			
	Cheia	Enchente	Seca	Vazante
<i>Najas microcarpa</i>	■			
<i>Eichhornia crassipes</i>		■		
<i>Thalia geniculata</i>	■		■	
<i>Diodia kuntzei</i>		■		
<i>Polygonum punctatum</i>	■	■	■	■
<i>Pontederia subovata</i>	■			■
<i>Bacopa monnierioides</i>		■	■	
<i>Ludwigia octovalvis</i>	■	■	■	■
<i>Nymphaea oxypetala</i>				■
<i>Ludwigia sedoides</i>	■	■	■	■
<i>Echinodorus paniculatus</i>				■
<i>Nymphaea amazonum</i>	■	■	■	■
<i>Ludwigia leptocarpa</i>	■	■	■	■
<i>Ludwigia helminthorrhiza</i>	■	■	■	■
<i>Eichhornia azurea</i>	■	■	■	■
<i>Ludwigia grandiflora</i>				■
<i>Polygonum ferrugineum</i>	■	■	■	■
<i>Bacopa australis</i>	■	■	■	■
<i>Polygonum hispidum</i>	■	■	■	■
<i>Cabomba furcata</i>				■
<i>Ludwigia lagunae</i>	■	■	■	■
<i>Nymphaea gardneriana</i>				■
<i>Ludwigia decurrens</i>	■	■	■	■
<i>Hydrocleys nymphoides</i>	■	■	■	■
<i>Limnobium laevigatum</i>				■
<i>Bacopa arenaria</i>	■	■	■	■
<i>Sagittaria guayanensis</i>				■
<i>Marsilea deflexa</i>				■
<i>Pontederia parviflora</i>				■
<i>Helanthium tenellum</i>				■
<i>Polygonum acuminatum</i>	■	■	■	■
<i>Pistia stratiotes</i>	■	■	■	■
<i>Rotala ramosior</i>	■	■	■	■
<i>Egeria najas</i>	■	■	■	■
<i>Utricularia gibba</i>	■	■	■	■
<i>Cabomba haynesii</i>	■	■	■	■
<i>Ludwigia tomentosa</i>	■	■	■	■

Figura 6. Ordenação indireta das espécies utilizando a presença e ausência destas nas diferentes fases hidrológicas das 20 lagoas.

Efeitos do pulso de inundação sobre a composição, abundância e biomassa das macrófitas aquáticas

Para a comunidade de plantas aquáticas totalizou-se 37 espécies, com maior número de espécies para Onagraceae (8), seguida de Alismataceae, Polygonaceae e Pontederiaceae (4 cada). As formas de vida mais abundantes foram anfíbia (27%), emergente e flutuante fixa com 21,6% cada, seguidas de flutuante livre e submersa livre (10,8% cada), e submersa fixa (2,7%) (Apêndice 1).

Dentre as espécies anfíbias, os tipos de propagação vegetativa mais representativos foram estolão (40%) e fragmentação (30%); dentre as emergentes a propagação ocorreu por mudas (50%), seguida de estolão (25%); para as flutuantes fixas, rizoma representou 66,6%, seguida de estolão (33,3%). Para as flutuantes livres 75% apresentam estolão como propagação vegetativa; já para submersa fixa e livre 80% fragmentação.

Para a comunidade, não há diferença entre as fases quando se considera a porcentagem de cobertura das espécies ($F= 1,478$; $p= 0,226$), porém existe diferença significativa entre a porcentagem de cobertura para as formas de vida ($F= 11,627$, $p= 0,001$; Figura 7), as quais estão relacionadas às fases em que se desenvolvem ($F_{seca}= 8,9$, $p< 0,001$; $F_{enchente}= 3,5$, $p= 0,04$; $F_{cheia}= 6,9$, $p= 0,001$; $F_{vazante}= 6,7$, $p< 0,001$; Figuras 8 e 9), com predominância de espécies anfíbias e flutuantes em todas as fases.

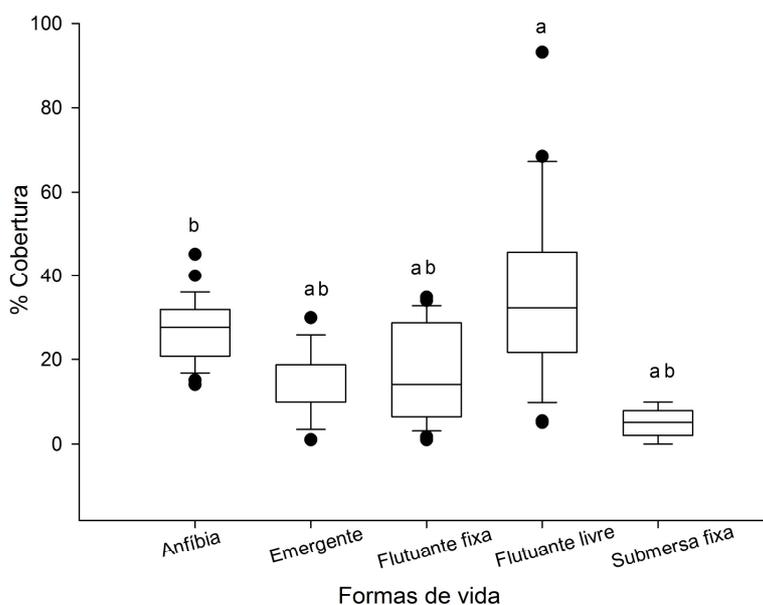


Figura 7. Porcentagens de coberturas das formas de vida das espécies. Letras diferentes representam diferença estatística ($p= 0,05$).

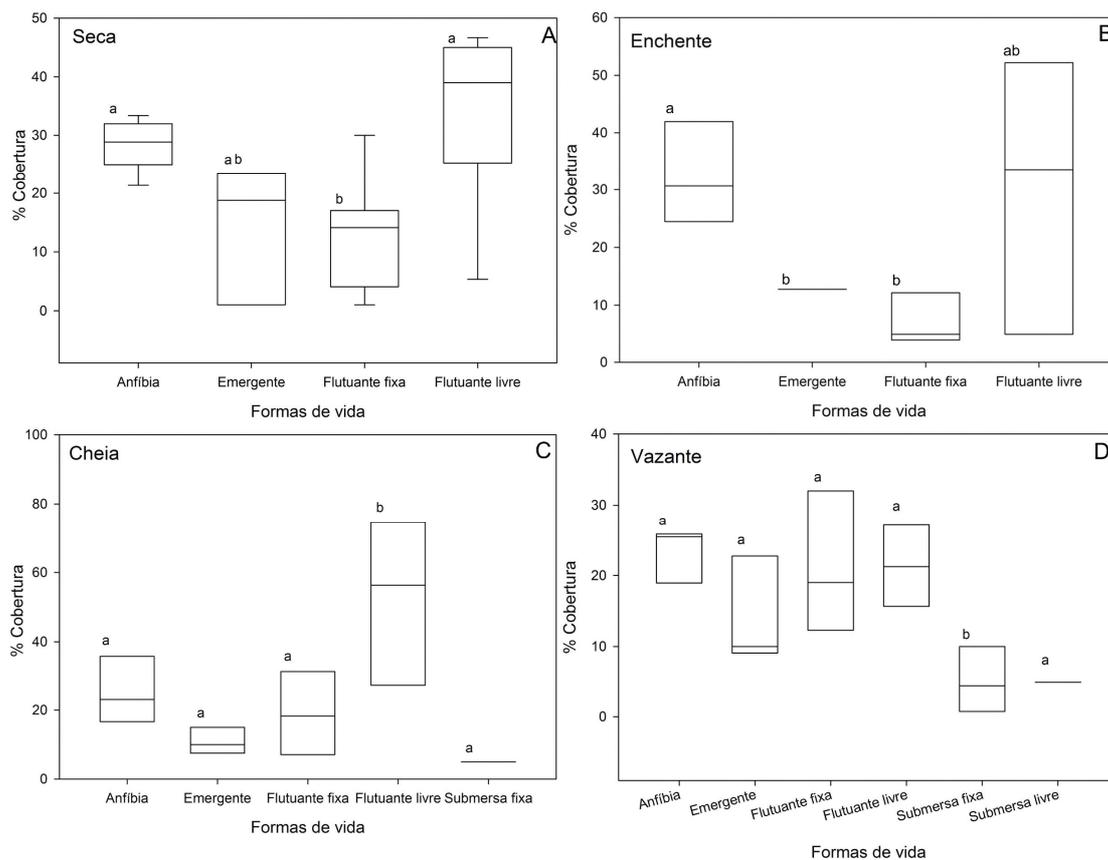


Figura 8. Porcentagens de coberturas das formas de vida das espécies por fase na comunidade de plantas herbáceas estudadas. Letras diferentes representam diferença estatística ($p = 0,05$).

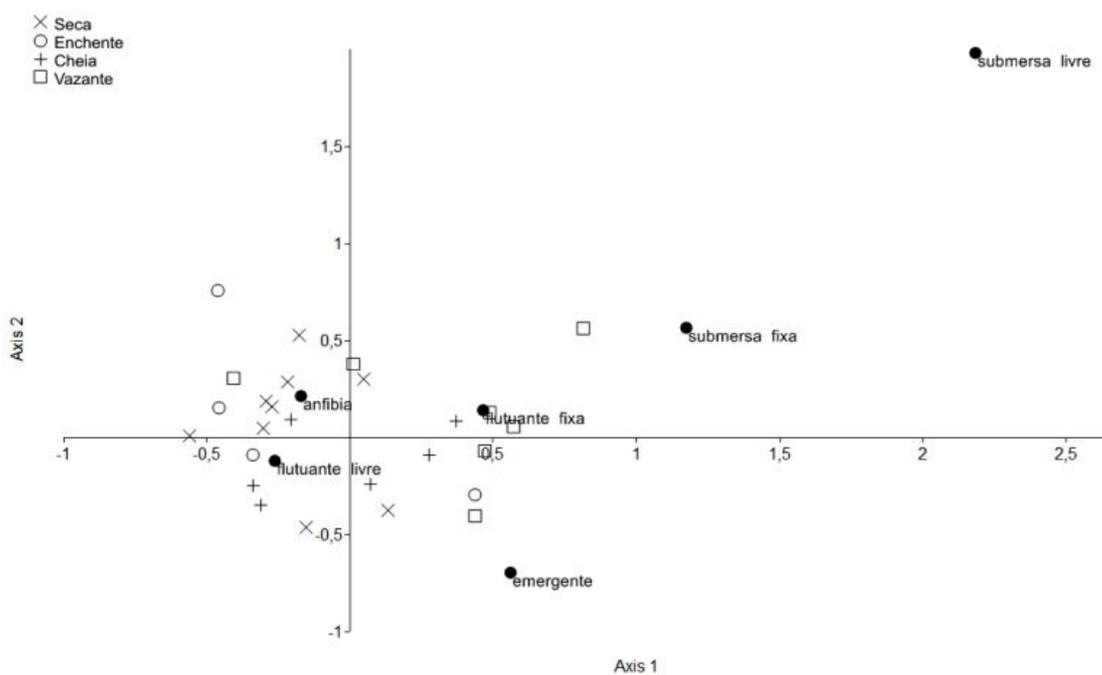


Figura 9. Análise de correspondência para porcentagem de cobertura das formas de vida das espécies na comunidade nas diferentes fases do ciclo hidrológico. (Eixo1= 36,8%; Eixo2= 21,54%).

Para a alocação de biomassa reprodutiva x vegetativa, a comunidade de macrófitas evidenciou diferença significativa ($F= 4,161$; $p= 0,011$), dos valores médios da biomassa entre as fases: cheia ($M= 0,028 \pm 0,045$); enchente ($M= 0,008 \pm 0,012$); seca ($M= 0,009 \pm 0,017$) e vazante ($M= 0,101 \pm 0,138$). Entretanto, não houve diferença significativa entre os valores médios dos níveis de reprodução sexuada e propagação vegetativa ($F= 0,000860$; $p= 0,977$; Figura 10); nem interação significativa entre fase e reprodução ($F= 0,156$; $p= 0,925$). Porém em comparação pareada entre as fases, a vazante apresenta diferença: vazante vs. seca ($p= 0,014$); vazante vs. enchente ($p= 0,055$); e vazante vs. cheia ($p= 0,095$).

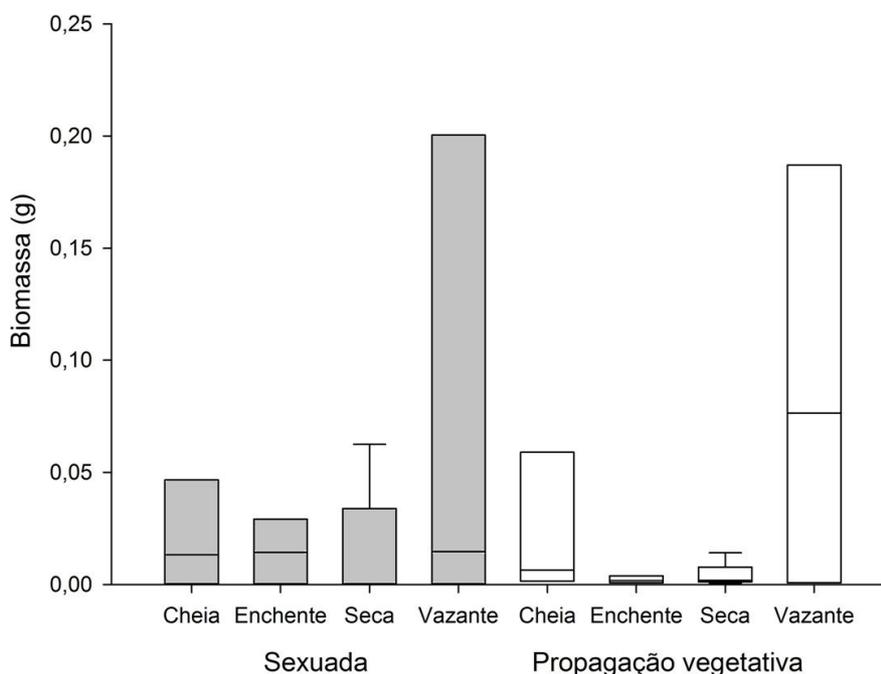


Figura 10. Biomassa (g) dos ramos contendo estruturas sexuais e estruturas de propagação vegetativa das espécies na comunidade em relação às fases do ciclo hidrológico ($p > 0,05$).

Utilizando a padronização da biomassa dos caracteres reprodutivos para as espécies com maior ocorrência na comunidade, observa-se que poucas espécies apresentam diferença de tipos de propagações entre as fases: *Bacopa australis* ($F= 5,829$; $p= 0,004$), *Nymphaea amazonum* ($F= 5,9$; $p < 0,001$) e *Polygonum punctatum* ($F= 3,3$; $p= 0,021$; Figura 11). Entretanto, algumas espécies que ocorrem somente em determinadas fases como, por exemplo, *Cabomba furcata*, *Echinodorus paniculatus*, *Marsilea deflexa*, *Najas microcarpa*, *Polygonum acuminatum*, *Rotala ramosior* investem mais em propagação vegetativa (Apêndice 2). Algumas espécies apresentaram

reduzida frequência nas amostragens, entretanto, observa-se que houve investimento em diferentes tipos de propagações, como observado em *Hydrocleys nymphoides* e *Ludwigia sedoides* (Figura 11).

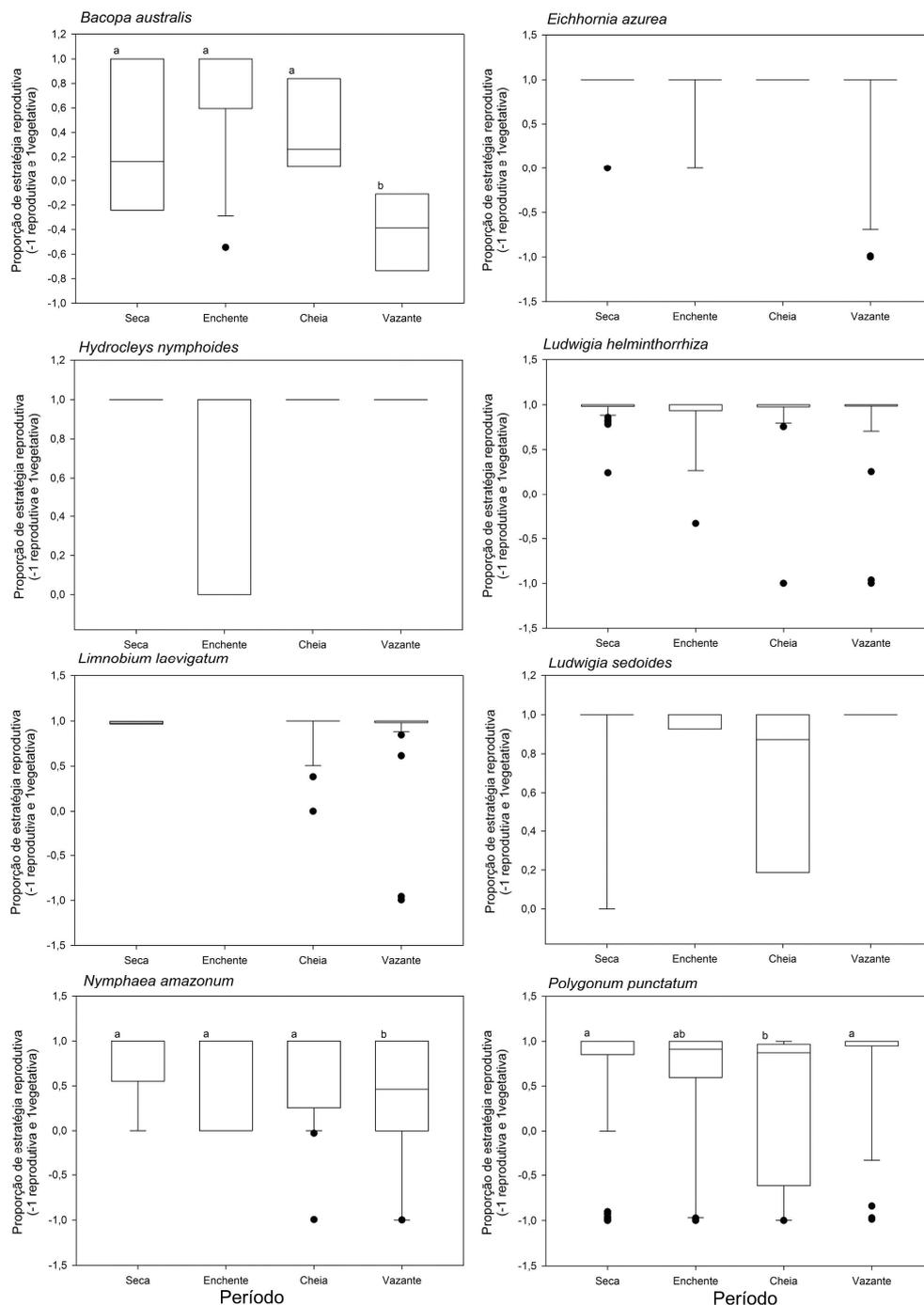


Figura 11. Biomassa dos caracteres reprodutivos padronizada em valores de -1 (reprodutivo), 0 (ambos) e 1 (vegetativo) para as espécies mais representativas da comunidade em relação às fases hidrológicas. Letras diferentes representam diferença estatística ($p=0,05$).

Não existe diferença em relação à proporção de biomassa entre os tipos de propagação considerando as formas de vida de todas as espécies entre as fases ($p > 0,05$; Figura 12).

Observa-se uma tendência das espécies investirem em propagação vegetativa independentemente da fase ($Z_{seca} = 3,4$, $p < 0,001$; $Z_{enchente} = 3,7$, $p < 0,001$; $Z_{cheia} = 3,9$, $p < 0,001$; $Z_{vazante} = 3,7$, $p < 0,001$; Figura 13A-D).

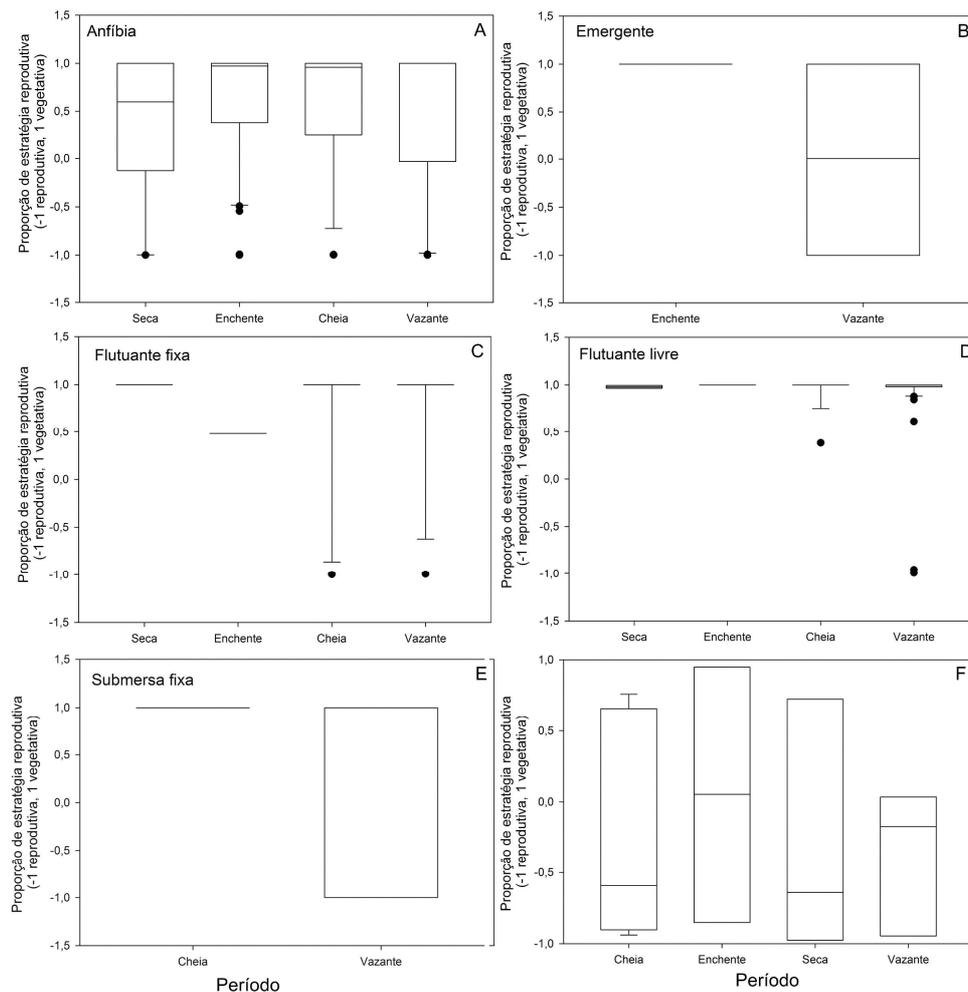


Figura 12. Biomassa dos caracteres reprodutivos padronizada em valores de -1 (reprodutivo), 0 (ambos) e 1 (vegetativo) para as formas de vida mais representativas da comunidade em relação às fases hidrológicas ($p > 0,005$).

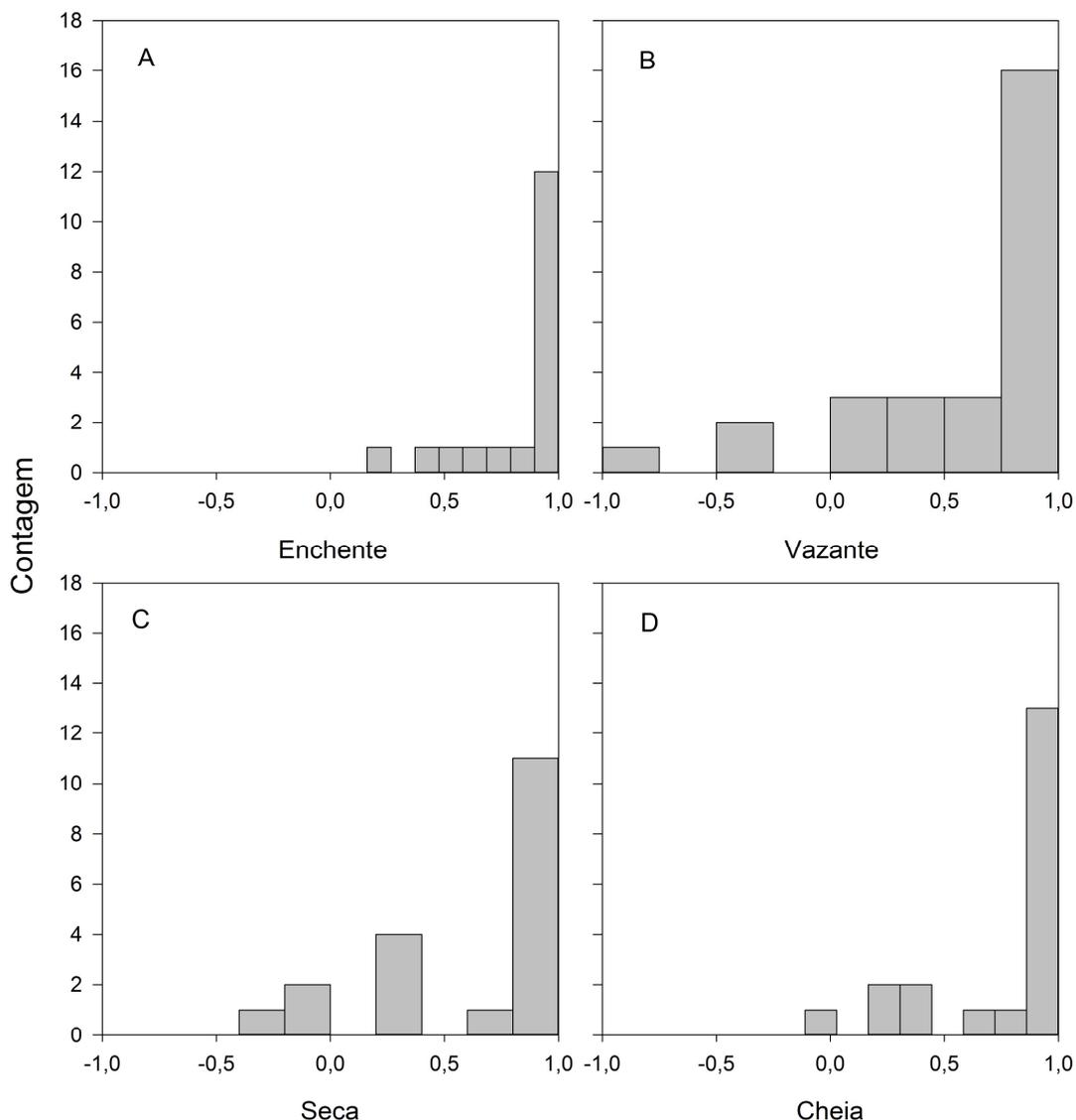


Figura 13. Distribuição dos valores médios da proporção sexual (-1 reprodutivo e 1 vegetativo) de investimento por espécie nas quatro fases ($p < 0,001$) do ciclo hidrológico.

Discussão

Efeitos do pulso de inundação sobre a composição, riqueza e diversidade das espécies

Em todas as fases de inundação 94,2% da flora foi amostrada, abrangendo 37% do número atual de espécies de macrófitas aquáticas descrito para o Pantanal (308 espécies, Pott et al. 2012). A fase de seca foi melhor representada (98,8%), devido ao aumento na duração da fase no período coletado, influenciado pela seca de 2011. Apesar da pouca representabilidade geral das ervas terrestres (19,3%), elas acabaram contribuindo para a riqueza das famílias mais representativas Fabaceae, Cyperaceae. Já

as macrófitas aquáticas representaram 80,7% das espécies contribuindo para a representabilidade de Alismataceae, e das formas de vida emergente e anfíbia. As duas primeiras famílias são mencionadas como as mais ricas em espécies para o Pantanal (Pott & Pott 2000, Pott 2008, Pott et al. 2012), entretanto Alismataceae foi indicada como mais representativa à pouco tempo (Pott et al. 2012).

Anfíbias e emergentes são formas de vida que apresentam uma amplitude de ambientes para se estabelecer, com profundidades variadas inclusive solo drenado/não inundado. Espécies anfíbias geralmente se estabelecem nas margens das lagoas e são resistentes à inundaç o, como observado para *Mimosa pigra*, *Mimosa weddelliana* e *Ludwigia lagunae*. Como observado por Maltchick et al. (2004), esp cies dominantes como estas, se estabelecem independentemente dos pulsos de inundaç o, entretanto, a composiç o das esp cies pode variar de acordo com a duraç o e  poca destes eventos.

O aumento da riqueza registrada no m s de menor profundidade da coluna da  gua (seca) ocorreu devido o estabelecimento de esp cies espor dicas ou ocasionais, como no caso das terrestres, *Portulaca pilosa*, *Scoparia dulcis*, *Amaranthus lividus*, *Pluchea sagittalis* e *Cleome affinis*. Nas fases de enchente e cheia estas esp cies s o totalmente inundadas e morrem pela anoxia, como foi observado, o que acaba afetando a riqueza e diversidade das esp cies nas lagoas. J  na vazante, o maior n mero de esp cies ocorreu devido   germinaç o das sementes e desenvolvimento dos prop gulos do banco de di sporos das lagoas, como ocorre, por exemplo, com rizomas de *Nymphaea* spp. Al m disso, as pl ntulas surgem e muitas esp cies se propagam vegetativamente (estol o e fragmentos), como as flutuantes livres *Ludwigia helminthorrhiza*, *Pistia straitotes*, *Lemna* sp., e submersas fixas *C. furcata* e *Egeria najas*, devido ao decr scimo do n vel da profundidade d' gua, facilitando a germinaç o dos di sporos. As adaptaç es de plantas ao regime hidrol gico geram variaç es temporais na riqueza, composiç o, cobertura e formas de vida das esp cies (Capon 2003), como pode ser observado nestas fases.

O padr o de crescimento anual das macrófitas aquáticas, semelhante nos dois ciclos de inundaç o estudados, evidenciou que, h  uma sucess o de esp cies entre as fases. Na seca ou solo  mido as esp cies herb ceas terrestres e anf bias crescem e, dependendo do tempo de duraç o da seca, muitas esp cies estabelecem populaç es com densidade alta. Como na enchente gradualmente a  gua começa a cobrir estas plantas, algumas morrem, as esp cies anf bias aumentam o vigor e dispersam suas sementes, e

outras acompanham a elevação da água, como *Nymphaea* spp.. Estas apresentam acomodação de profundidade (Armstrong et al. 1994), onde o pecíolo acompanha a elevação do nível da água mantendo as folhas na superfície da água independentemente da profundidade. Na cheia, quando o nível da água se mantém elevado, as macrófitas flutuantes fixas se tornam vigorosas, porém outras plantas iniciam a senescência e morrem, como *Senna aculeata* e *Sesbania virgata*, por não suportarem o alagamento por muito tempo. Durante a vazante, o nível da água baixa e as plantas flutuantes livres *P. stratiotes* apresentam maiores abundâncias e as submersas *C. furcata*, *E. najas*, *Utricularia foliosa* e *Utricularia gibba* apresentam mais indivíduos, entretanto não são tão abundantes. Porém, algumas flutuantes começam a morrer gradativamente até que o nível da água baixe e o ciclo recomeça com as macrófitas anuais que crescem no solo seco, como *Ludwigia leptocarpa*, *Ludwigia octovalvis* e *Bacopa arenaria*. Para Deegan et al. (2007), o regime da água afeta a composição, diversidade e distribuição das comunidades de macrófitas, sendo que a profundidade limita o crescimento.

As fases foram pouco mais de 50% similares, sendo que, as que apresentam água (enchente, cheia e vazante) são mais similares entre si. Estas variações na profundidade da água separam funcionalmente as fases do ciclo de inundação, pois restringem a presença de determinadas espécies, sobretudo aquelas de ambientes menos alagados. A composição diferenciada das plantas na comunidade pode ser explicada pelo surgimento de algumas espécies na interface das fases (enchente e vazante), quando ocorre a alteração do nível da água. O que pode ter interferido na diversidade e composição destas entre as fases, provavelmente explicadas pela forma de vida compatível com a profundidade da água. As formas de vida caracterizam as respostas das comunidades vegetais às alterações ambientais (McIntyre et al. 1995), como observado aqui para a inundação.

A composição das espécies varia entre as fases devido ao modo de sobrevivência adotado pela planta, podendo ocorrer substituição de espécies ao longo do ciclo, como observado para *N. amazonum*, *H. nymphoides*, *Sagittaria guayanensis* que prevaleceram na vazante; *Najas microcarpa* somente na cheia; *Eichhornia crassipes* somente na enchente; anfíbias como *Thalia geniculata*, na seca e na cheia; e, principalmente, submersas, surgindo somente na vazante, como *E. najas* e *U. gibba*. Esta característica sucessional evidencia o papel do pulso de inundação sobre a dinâmica de várias

comunidades que vivem em habitats alagados ou em áreas de transição de planícies de inundação, constituindo-se a base do conceito de pulso de inundação (Junk et al. 1989).

Efeitos do pulso de inundação sobre a abundância e biomassa das macrófitas aquáticas

Dentre as 37 espécies que compõem a comunidade de hidrófilas, Onagraceae (21,6%), Pontederiaceae, Alismataceae e Polygonaceae (10,8%) foram as famílias com maior representabilidade. Reconhecidas como típicas para a flora aquática do Pantanal (Pott & Pott 2000, Pott 2008), contribuíram para a abundância das formas de vida emergente e anfíbia, assim como para a representabilidade da propagação vegetativa por estolão (35,1%). O crescimento por estolões é uma adaptação das plantas anfíbias que permite às espécies acompanharem as variações do nível da água ao longo dos ciclos de inundação (Neiff 2000), o que explica a amplitude de sobrevivência deste grupo de plantas. A segunda propagação vegetativa mais representativa foi a fragmentação dos caules (29,7%), entretanto, esta ocorre em plantas flutuantes livres e submersas que, apesar de não serem as formas de vida mais representativas, juntas contribuíram para a representabilidade desta forma de propagação (29,7%). A propagação vegetativa pode assegurar rápida colonização das espécies enquanto o nível d'água sobe e o crescimento de clones se torna possível (Hoffman & Stockey 1994), fato observado para as espécies de proporções menores como *Lemna* sp., *Wolffia* sp., *Azolla* sp. e *Ricciocarpos* sp., e que necessitam expandir a população para ocupação do nicho.

A semelhança na porcentagem de cobertura das formas de vida das espécies entre as fases indica que a alternância na ocupação do ambiente ao longo do ano, e que o nível da água age como filtro ambiental selecionando as espécies entre cada fase. Além disso, insinua uma equivalência ecológica das espécies entre as fases, favorecendo espécies diferentes, mas com mesma forma de vida e forma de propagação, o que acaba contribuindo para esta semelhança na cobertura. No processo de sucessão, grupos funcionais podem ser completamente substituídos ao longo do tempo (Thomaz 2002).

Quando observamos o investimento das espécies da comunidade em formas de propagação, seja ela reprodutiva ou vegetativa, nota-se que estas apresentam ambas as propagações sem interação significativa com as fases do ciclo de inundação. Em ambientes aquáticos com intervalos curtos de variação dos ciclos sazonais a combinação de tipos de propagações é uma vantagem, principalmente para a colonização de novos

habitats, aumentando a amplitude do nicho, antes do início da seca. Este fato já foi observado anteriormente para plantas perenes (Smith 1978, Klimes et al. 1997, Eckert et al. 1999), entretanto este tipo de investimento não tinha sido descrito ainda para o Pantanal. As angiospermas possuem diversos mecanismos para alcançar a propagação vegetativa e sexual, muitas vezes simultaneamente, pois a propagação vegetativa apresenta várias vantagens ecológicas e evolutivas para as espécies (Barrett 2015).

A biomassa total (plantas inteiras) da comunidade é influenciada pela inundação, sendo a fase de vazante a mais representativa. No início da vazante, muitas espécies incrementaram sua biomassa, resultado tanto da reprodução sexuada quanto da propagação vegetativa, o que foi observado em *Limnobium laevigatum* (estolão e flores), *P. stratiotes* (estolão e flores), *H. nymphoides* (estolão e flores), *Polygonum punctatum* (caule com raízes adventícias, plântulas e flores) e *L. helminthorrhiza* (fragmentos e flores).

Quando se observa a proporção de propagação das espécies mais representativas, poucas respondem de forma diferenciada em relação às fases. *Bacopa australis* investe mais em reprodução sexuada na vazante em relação às outras fases em que pode apresentar ambas as propagações. Ao contrário, *N. amazonum* na vazante investe nas duas formas, mantendo-se mais restrita à propagação vegetativa nas demais fases, enquanto *P. punctatum* mantém os dois modos de propagação na enchente e na cheia. Apesar de não haver diferença significativa entre as biomassas para as espécies mais abundantes, *L. sedoides* e *H. nymphoides* tendem a obter as duas formas de propagação, na cheia para a primeira e na enchente para a segunda. Provavelmente as espécies apresentam formas de propagação particulares para a manutenção da população no habitat, o que necessita de mais estudos. Espécies que possuem baixa amplitude ecológica promovem a dispersão de propágulos para aumentar as oportunidades de encontrar um habitat favorável (Barratt-Segretain et al. 1998).

Considerando as formas de vida das espécies da comunidade em relação à proporção de propagação, verifica-se investimento igual em ambas (reprodutiva e vegetativa), porém as formas de vida emergente e submersa fixa propagam-se das duas formas somente na vazante. Muitas espécies herbáceas com formas de vida distintas são capazes de ajustar seus ciclos de vida à dinâmica anuais do pulso de inundação, como observado em várzeas na Amazônia por Piedade et al. (2001). Entretanto, a reprodução sexual constitui uma forma eficiente de explorar novos habitats (Eriksson 1992),

ocorrendo uma partilha de risco de morte do ramete para promover a sobrevivência do genete (Cook 1979), o que leva ao investimento nas duas formas de propagação. A dispersão via sementes proporciona maior sucesso dos indivíduos, sendo vantajoso tanto para a manutenção de um banco de sementes em épocas favoráveis ao recrutamento, como também para a ocupação da área, principalmente para formas de vida que não ocorrem em todas as fases.

Considerando o grupo de espécies ocorrente por fase (histograma), observa-se que a maioria investe em propagação vegetativa em todas as fases, principalmente na enchente. As comunidades apresentam dinâmicas diferentes associadas à forma de resposta das populações às alterações do ambiente, através da plasticidade morfológica e histórias de vida diversificadas entre as espécies. Padrões de inundações são importantes em áreas úmidas para estabelecer não apenas a diversidade de espécies vegetais, mas também permitir a diversidade de tipos de propagação (Warwick & Brock 2003).

Pequenas diferenças na magnitude da inundação são extremamente importantes, refletindo em múltiplos tipos de propagação essenciais para a manutenção de populações das macrófitas aquáticas, principalmente, devido ao ciclo de vida relativamente curto destas plantas. As espécies investem em reprodução sexual e propagação vegetativa simultaneamente maximizando o sucesso dos diásporos para dispersarem-se para novos habitats. Apresentando grande potencial de propagação, as espécies são capazes de se ajustarem à variabilidade ambiental, ampliando as chances de encontrarem condições favoráveis para germinação e desenvolvimento em um ambiente tão variável como uma planície inundável.

Literatura citada

- Abdon MM, Silva JSV, Pott VJ, Pott A & Silva MP. 1998. Utilização de dados analógicos do Landsat-Tm na discriminação da vegetação de parte da sub-região da Nhecolândia no Pantanal. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 33: 1799-1813.
- Almeida-Cortez JS. 2004. Dispersão e banco de sementes. In: *Germinação: do básico ao aplicado* (Eds. AG Ferreira & F Borghetti), pp. 225-235. Artmed, Porto Alegre.
- APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 105-121.
- Armstrong W, Brendle R & Jackson MB. 1994. Mechanisms of flood tolerance in plants. *Acta Botanica Neerlandica* 43: 307-358.
- Barrat-Segretain M-H. 1996. Strategies of reproduction, dispersion, and competition in river plants: a review. *Vegetatio* 123: 13-37.
- Barrat-Segretain M-H, Bornette G & Hering-Vilas-Boas A. 1998. Comparative abilities of vegetative regeneration among aquatic plants growing in disturbed habitats. *Aquatic Botany* 60(3): 201-211.
- Barrett SCH. 2015. Influences of clonality on plant sexual reproduction. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112(29): 8859-8866.
- Bonis A, Lepart J & Grillas P. 1995. Seed bank dynamics and coexistence of annual macrophytes in a temporary and variable habitat. *Oikos* 74: 81-92.
- Brower JE & Zar JH. 1984. *Field and laboratory methods for general ecology*. Second edition. Wm. C. Brown, Dubuque, IA. 226 pp.
- Brummitt RK & Powell CE. 1992. *Authors of plant names*. Royal Botanic Gardens: Richmond, VA. 732 pp.
- Camargo AFM, Pezzato MM, Henry-Silva GG & Assumpção AM. 2006. Primary production of *Utricularia foliosa* L., *Egeria densa* Planchon and *Cabomba furcata* Schult & Schult. from rivers of the coastal plain of the State of São Paulo, Brazil. *Hydrobiologia Netherlands* 570(13): 35-39.
- Capon SJ. 2003. Plant community responses to wetting and drying in a large arid floodplain. *River research and applications* 19: 509-520.
- Coelho FF, Lopes FS & Sperber CF. 2005. Persistence strategy of *Salvinia auriculata* Aublet in temporary ponds of Southern Pantanal, Brazil. *Aquatic Botany* 81: 343-352.
- Cook RE. 1979. Asexual reproduction: a further consideration. *American Naturalist* 113: 769-772.
- Crawley MJ. 1986. Life history and environment. In: *Plant ecology* (Ed. MJ Crawley), pp. 253-290. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Damasceno Júnior G, Bezerra MA, Bortolotto IM & Pott A. 1996. Aspectos florísticos e fitofisionômicos dos capões do Pantanal do Abobral. In *Simpósio sobre recursos naturais e sócio-econômicos do Pantanal: Manejo e conservação, II*. Corumbá.
- Deegan BM, White S & Ganf GG. 2007. The influence of water level fluctuations on the growth of four emergent macrophyte species. *Aquatic Botany* 86: 309-315.
- Eckert CG, Dorken ME & Mitchell SA. 1999. Loss of sex in clonal populations of a flowering plant, *Decodon verticillatus* (Lythraceae). *Evolution* 53(4): 1079-1092.
- Eriksson O. 1992. Evolution of seed dispersal and recruitment in clonal plants. *Oikos* 63: 439-448.
- Esteves FA. 1998. *Fundamentos de limnologia*. Rio de Janeiro: Interciência/Finep.
- Hoffman GL & Stockey RA. 1994. Sporophytes, megaspores, and massules of *Azolla stanleyi* from the Paleocene Joffre Bridge locality, Alberta. *Canadian Journal of Botany* 72: 301-308.
- Hamilton SK, Sippel SJ, Melack JM. 1996. Inundation patterns in the Pantanal wetland of South America determined from passive microwave remote sensing. *Archiv für Hydrobiologie* 137: 1-23.

- Howard-Williams C. 1975. Seasonal and spatial changes in the composition of the aquatic and semiaquatic vegetation of lake Chilwa, Malawi. *Vegetatio* 30(1): 33-39.
- Irgang BE, Pedralli G & Waetcher JL. 1984. Macrófitos aquáticos da Estação Ecológica do Taim, Rio Grande do Sul, Brasil. *Roessléria* 6(1): 395-404.
- Junk WF. 1980. Áreas inundáveis - Um desafio para a limnologia. *Acta Amazonica* 10: 775-795.
- Junk WJ, Bayley PB & Sparks RE. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 106: 110-127.
- Junk WJ & Piedade MTF. 1997. Plant life in floodplain with special reference to herbaceous plants. In: *The Central Amazon floodplain. Ecology of a pulsing system* (Ed. WJ Junk), pp. 147-184. *Ecological Studies* 126, Springer-Verlag, New York. 525 pp.
- Klimes L, Klimesova J, Hendriks R & van Groenendal JM. 1997. Clonal plant architecture: a comparative analysis of form and function. In: *The ecology and evolution of clonal plants* (Eds. H de Kroon & JM van Groenendal), pp. 1-29. Leiden: Backhuys.
- Koepfen W. 1948. *Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra*. Fondo de Cultura Económica, México. 479 pp.
- Legendre P & Legendre L. 1998. *Numerical ecology*, 2nd English edn. Elsevier, Amsterdam.
- Magurran AE. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. New Jersey: Princeton University Press, 179 pp.
- Maltchik L, Rolon AS, Guadagnini DL & Stenert C. 2004. Wetlands of Rio Grande do Sul, Brazil: a classification with emphasis on plant communities. *Acta Limnologica Brasiliensia* 16(2): 137-151.
- McIntyre S, Lavorel S, Landsberg J & Forbes TDA. 1995. Disturbance response in vegetation – towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science* 10(5): 621-630.
- Moraes EC, Pereira G & Cardozo FS. 2013. Evaluation of reduction of Pantanal wetlands in 2012. *Geografia* 38(1): 81-94.
- Neiff JJ. 2001. Diversity in some tropical wetland systems of South América. In: *Biodiversity in Wetlands: Assessment, Function and Conservation* (Eds. B Gopal, WJ Junk & JA Davis), pp.157-86. Backhuys, Leiden.
- Oliveira M De LAA, Neves MTMB, Strehl T, Ramos RLD & Bueno OL. 1988. Vegetação de macrófitos aquáticos das nascentes do rio Gravataí (banhado Grande e banhado Chico Lomã), Rio Grande do Sul, Brasil – levantamento preliminar. *Iheringia Ser. Bot., Porto Alegre* 38: 67-80.
- Padovani CR. 2010. Dinâmica espaço temporal das inundações do Pantanal. Piracicaba, 2010. Tese pela Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Centro de Energia Nuclear na Agricultura. 174 pp.
- Piedade M. 1988. Biomassa, produtividade e atividade fotossintética de *Echinochloa polystachya* (HBK) (Gramínea, Poaceae), capim semi-aquático da várzea amazônica. Tese pelo Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. 154 pp.
- Piedade MTF. 1993. Biologia e ecologia de *Echinochloa polystachya* (H.B.K.) Hitchcock (Graminae = Poaceae), capim semi-aquático da várzea amazônica. *Acta Limnologica Brasiliensia* 6: 173-185.
- Piedade MTF, Worbes M & Junk WJ. 2001. Geo-ecological controls on elemental fluxes in communities of higher plants in Amazonian floodplains. In: *The Biogeochemistry of the Amazon Basin* (Eds. ME McClain, RL Victoria & JE Richey), pp. 209-234. Oxford University Press, New York.
- Pollock MM, Naiman RJ & Hanley TA. 1998. Plant species richness in riparian Wetlands - A test of biodiversity theory. *Ecology* 79(1): 94-105.
- Pott A & Pott VJ. 1994. *Plantas do Pantanal*. Brasília/DF, Embrapa, 320p.
- Pott VJ & Pott A. 2000. *Plantas aquáticas do Pantanal*. Brasília: Embrapa. 404p. il.
- Pott VJ. 2008. Plantas de ambientes aquáticos e úmidos do Centro-Oeste brasileiro. In: *Anais do 59o Congresso Nacional de Botânica*. Natal: Sociedade Brasileira de Botânica. pp. 441-442.

- Pott VJ, Ferreira FA, Arantes ACV & Pott A. 2012. How many species of aquatic macrophytes are there in the Brazilian Pantanal wetland? An updated checklist. In: Anais do I Congresso Brasileiro de áreas úmidas (I CONBRAU), Cuiabá, 1: .-.
- Rebellato L, Nunes da Cunha C & Figueira JEC. 2012. Respostas da comunidade herbácea ao pulso de inundação no Pantanal de Poconé, Mato Grosso. *Oecologia Australis* 16(4): 797-818.
- Scremin-Dias E. 1999. O retorno à origem aquática. In *Nos Jardins Submersos da Bodoquena: Guia para Identificação de Plantas Aquáticas de Bonito* (Eds. E Scremin-Dias, VJ Pott & PR Souza), pp. 25-41. UFMS, Campo Grande, BR.
- Scremin-Dias, E. 2000. A plasticidade fenotípica das macrófitas aquáticas em resposta à dinâmica ambiental. In *Tópicos Atuais em Botânica: Palestras convidadas do 51 Congresso Nacional de Botânica*, pp.189–193. Brasília-DF, BR.
- Scremin-Dias E. 2009. Tropical aquatic Plants: morphoanatomical adaptations. *In: Encyclopedia of Tropical Biology and Conservation Management* (Eds. K Del-Claro & Rico-Gray), pp. 84-132. EOLSS (www.eolss.net). 1. ed. Paris: UNESCO/EOLSS Vol I.
- Scremin-Dias E, Lorenz-Lemke AP & Oliveira AKM. 2011. The floristic heterogeneity of Pantanal and the occurrence of species with different adaptive strategies to water stress. *Brazilian Journal of Biology* 71(1): 275-282.
- Sculthorpe CD. 1967. *The biology of aquatic vascular plants*. Edward Arnold, London, England. 610 pp.
- Silva JSV & Abdon MM. 1998. Delimitação do Pantanal Brasileiro e suas sub-regiões. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 33: 1703-1711.
- Silva MP da, Mauro R, Mourão G & Coutinho M. 2000. Distribuição e quantificação de classes de vegetação do Pantanal através de levantamento aéreo. *Revista Brasileira de Botânica* 23: 143-152.
- Simpson RL, Leck MA & Parker VT. 1989. Seed banks: general concepts and methodological issues. In: *Ecology of Soil Seed Banks* (Eds. MA Leck, VT Parker & RL Simpson), pp. 3-9. Academic Press, San Diego.
- Smith JM. 1978. *The Evolution of Sex*. Cambridge Univ., Cambridge, London, New York, Melbourne.
- Soriano BMA, Clarke RT & Catella AC. 2001. Evolução da erosividade das cheias na bacia do rio Taquari. Corumbá: Embrapa Pantanal. *Boletim de Pesquisa* 25: 18.
- Tanaka MO, Ferreira RS & Costa MV. 2005. Dispersão de propágulos de macrófitas aquáticas em rios no município de Bonito, MS. In: *Anais do VII Congresso de Ecologia do Brasil*, 20 a 25 de novembro, Caxambu – MG.
- Thomaz SM. 2002. Fatores ecológicos associados à colonização e ao desenvolvimento de macrófitas aquáticas e desafios de manejo. *Planta daninha* 20: 21-33.
- Thomaz SM, Bini LM & Bozelli RL. 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-foodplain systems. *Hydrobiologia* 579: 1-13.
- Tilman D. 1988. *Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 362pp.
- Tur NM. 1972. Embalsados y camalotes de la Región Isleña Del Paraná Médio. *Darwiniana* 17: 397-407.
- Walker BH & Coupland RT. 1968. An analysis of vegetation-environment relationships in Saskatchewan sloughs. *Canadian Journal of Botany* 46: 509-522.
- Warwick NWM & Brock MA. 2003. Plant reproduction in temporary wetlands: the effects of seasonal timing, depth, and duration of flooding. *Aquatic Botany* 77: 153-167.
- White PS. 1979. Pattern, process and natural disturbance in vegetation. *Botanical Review* 45: 229-299.
- Zar JH. 1999. *Biostatistical Analysis*. Fourth edition. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey USA.

Apêndices

Apêndice 1. Flora e formas de vida das espécies ocorrentes na lamina d'água e litoral das 20 lagoas nos dois ciclos de inundação. *FORMAS DE VIDA CONFORME APRESENTADA PELAS ESPÉCIES NO PERÍODO DE COLETA. **Espécies em negrito foram amostradas na comunidade essencialmente aquática.**

Família/Espécie	Forma de vida*
Monilophyta	
MARSILEACEAE	
<i>Marsilea deflexa</i> A. Braun	Flutuante fixa
PTERIDACEAE	
<i>Ceratopteris pteridoides</i> (Hook.) Hieron.	Flutuante livre
SALVINIACEAE	
<i>Azolla filiculoides</i> Lam.	Flutuante livre
<i>Salvinia auriculata</i> Aubl.	Flutuante livre
<i>Salvinia minima</i> Baker	Flutuante livre
ALISMATACEAE	
<i>Echinodorus cordifolius</i> (L.) Griseb.	Emergente
<i>Echinodorus cylindricus</i> Rataj	Emergente
<i>Echinodorus longiscapus</i> Arechav.	Emergente
<i>Echinodorus macrophyllus</i> (Kunth) Micheli	Emergente
<i>Echinodorus paniculatus</i> Micheli	Emergente
<i>Echinodorus scaber</i> Rataj	Emergente
<i>Helanthium tenellum</i> (Mart. ex Schult. & Schult. f.) Britton	Submersa fixa
<i>Hydrocleys nymphoides</i> (Willd.) Buchenau	Flutuante fixa
<i>Sagittaria guayanensis</i> Kunth	Flutuante fixa
<i>Sagittaria montevidensis</i> Cham. & Schldtl.	Emergente
AMARANTHACEAE	
<i>Alternanthera aquatica</i> (D.Parodi) Chodat	Flutuante fixa
<i>Amaranthus lividus</i> L.	Terrestre
APOCYNACEAE	
<i>Funistrum clausum</i> (Jacq.) Schltr.	Emergente
<i>Rhabdadenia madida</i> (Vell.) Miers	Emergente
<i>Thevetia bicornuta</i> Müll.Arg.	Emergente
ARACEAE	
<i>Lemna aequinoctialis</i> Welw.	Flutuante livre
<i>Pistia stratiotes</i> L.	Flutuante livre
<i>Wolffia brasiliensis</i> Wedd.	Flutuante livre
ASTERACEAE	
<i>Eclipta prostrata</i> (L.) L.	Terrestre
<i>Enydra radicans</i> (Willd.) Lack	Terrestre
<i>Pluchea sagittalis</i> (Lam.) Cabrera	Terrestre
<i>Sphagneticola brachycarpa</i> (Baker) Pruski	Terrestre
CABOMBACEAE	

Cont.

Cont.

<i>Cabomba furcata</i> Schult. & Schult. f.	Submersa fixa
<i>Cabomba haynesii</i> Wiersema	Submersa fixa
CANNACEAE	
<i>Canna glauca</i> L.	Emergente
CLEOMACEAE	
<i>Cleome affinis</i> DC.	Terrestre
CONVOLVULACEAE	
<i>Aniseia martinicensis</i> (Jacq.) Choisy	Anfibia
<i>Ipomoea carnea</i> Jacq.	Anfibia
<i>Ipomoea chiliantha</i> Hallier f.	Terrestre
<i>Ipomoea rubens</i> Choisy	Terrestre
<i>Merremia umbellata</i> (L.) Hallier f.	Anfibia
CURCUBITACEAE	
<i>Cayaponia podantha</i> Cogn.	Emergente
CYPERACEAE	
<i>Cyperus compressus</i> L.	Terrestre
<i>Cyperus digitatus</i> Roxb.	Terrestre
<i>Cyperus esculentus</i> L.	Terrestre
<i>Cyperus ferax</i> Rich.	Terrestre
<i>Cyperus haspan</i> L.	Terrestre
<i>Cyperus gardneri</i> Nees	Epífita
<i>Cyperus giganteus</i> Vahl	Emergente
<i>Cyperus odoratus</i> L.	Terrestre
<i>Cyperus polystachyos</i> Rottb.	Terrestre
<i>Cyperus surinamensis</i> Rottb.	Terrestre
<i>Eleocharis geniculata</i> (L.) Roem. & Schult.	Emergente
<i>Eleocharis interstincta</i> (Vahl) Roem. & Schult.	Emergente
<i>Eleocharis minima</i> Kunth	Anfibia
<i>Kyllinga odorata</i> Vahl	Terrestre
<i>Oxycaryum cubense</i> (Poepp. & Kunth) Lye	Epífita
EUPHORBIACEAE	
<i>Caperonia castaneifolia</i> (L.) A.St.-Hil.	Emergente
FABACEAE	
<i>Aeschynomene denticulata</i> Rudd.	Anfibia
<i>Aeschynomene fluminensis</i> Vell.	Anfibia
<i>Aeschynomene rudis</i> Benth.	Anfibia
<i>Aeschynomene sensitiva</i> Sw.	Anfibia
<i>Crotalaria micans</i> Link	Terrestre
<i>Indigofera sabulicola</i> Benth.	Terrestre
<i>Mimosa pellita</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	Anfibia
<i>Mimosa pigra</i> L.	Anfibia
<i>Mimosa polycarpa</i> Kunth	Anfibia
<i>Mimosa weddelliana</i> Benth.	Anfibia

Cont.

Cont.

<i>Senna aculeata</i> (Pohl ex Benth.) H.S.Irwin & Barneby	Anfibia
<i>Senna alata</i> (L.) Roxb.	Anfibia
<i>Senna obtusifolia</i> (L.) H.S.Irwin & Barneby	Anfibia
<i>Senna occidentalis</i> (L.) Link	Anfibia
<i>Senna pendula</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) H.S.Irwin & Barneby	Anfibia
<i>Sesbania virgata</i> (Cav.) Pers.	Anfibia
<i>Vigna longifolia</i> (Benth.) Verdc.	Emergente
HYDROCHARITACEAE	
<i>Egeria najas</i> Planch.	Submersa fixa
<i>Limnobium laevigatum</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Heine	Flutuante livre
<i>Najas microcarpa</i> K. Schum.	Submersa fixa
LENTIBULARIACEAE	
<i>Utricularia foliosa</i> L.	Submersa livre
<i>Utricularia gibba</i> L.	Submersa livre
LYTHRACEAE	
<i>Rotala ramosior</i> (L.) Koehne	Anfibia
MALVACEAE	
<i>Hibiscus furcellatus</i> Desr.	Anfibia
MARANTACEAE	
<i>Thalia geniculata</i> L.	Anfibia
NYMPHAEACEAE	
<i>Nymphaea amazonum</i> Mart. & Zucc.	Flutuante fixa
<i>Nymphaea gardneriana</i> Planch.	Flutuante fixa
<i>Nymphaea oxypetala</i> Planch.	Flutuante fixa
<i>Nymphaea prolifera</i> Wiersema	Flutuante fixa
ONAGRACEAE	
<i>Ludwigia decurrens</i> Walter	Emergente
<i>Ludwigia grandiflora</i> (Michx.) Greuter & Burdet	Emergente
<i>Ludwigia helminthorrhiza</i> (Mart.) H. Hara	Flutuante livre
<i>Ludwigia lagunae</i> (Morong) H. Hara	Emergente
<i>Ludwigia leptocarpa</i> (Nutt.) H. Hara	Emergente
<i>Ludwigia octovalvis</i> (Jacq.) P.H. Raven	Emergente
<i>Ludwigia sedoides</i> (Bonpl.) H. Hara	Flutuante fixa
<i>Ludwigia tomentosa</i> (Cambess.) H. Hara	Emergente
PASSIFLORACEAE	
<i>Passiflora giberti</i> N.E.Br.	Anfibia
PHYLLANTHACEAE	
<i>Phyllanthus fluitans</i> Benth. ex Müll.Arg.	Flutuante livre
PLANTAGINACEAE	
<i>Bacopa arenaria</i> Loefgr. & Edwall	Anfibia
<i>Bacopa australis</i> V.C. Souza	Anfibia
<i>Bacopa monnierioides</i> (Cham.) B.L. Rob.	Anfibia
<i>Bacopa myriophylloides</i> (Benth.) Wettst.	Anfibia

Cont.

Cont.

<i>Scoparia dulcis</i> L.	Terrestre
POACEAE	
<i>Andropogon bicornis</i> L.	Anfibia
POLYGONACEAE	
<i>Polygonum acuminatum</i> Kunth	Emergente
<i>Polygonum ferrugineum</i> Wedd.	Emergente
<i>Polygonum hispidum</i> Kunth	Emergente
<i>Polygonum hydropiperoides</i> Michx.	Emergente
<i>Polygonum punctatum</i> Elliott	Emergente
PONTEDERIACEAE	
<i>Eichhornia azurea</i> (Sw.) Kunth	Flutuante fixa
<i>Eichhornia crassipes</i> (Mart.) Solms	Flutuante livre
<i>Pontederia parviflora</i> Alexander	Emergente
<i>Pontederia rotundifolia</i> L.f.	Flutuante fixa
<i>Pontederia subovata</i> (Seub.) Lowden	Flutuante fixa
PORTULACACEAE	
<i>Portulaca pilosa</i> L.	Terrestre
RUBIACEAE	
<i>Diodia kuntzei</i> K. Schum.	Anfibia
<i>Pentodon pentandrus</i> (Schumach. & Thonn.) Vatke	Terrestre
SPHENOCLEACEAE	
<i>Sphenoclea zeylanica</i> Gaertn.	Anfibia
VITACEAE	
<i>Cissus erosa</i> Rich.	Emergente
<i>Cissus spinosa</i> Cambess.	Emergente

Apêndice 2. Valores médios da proporção sexual de investimento (-1 reprodutivo e 1 vegetativo) por espécie, tipo de propagação vegetativa e sexual (muda) e fase ocorrente (S= seca, E= enchente, C= cheia e V= vazante) das espécies da lamina d'água nas quatro fases do ciclo hidrológico.

Espécie	Fase				Tipo propagação	Fase
	Seca	Enchente	Cheia	Vazante		
<i>Bacopa arenaria</i>	0,774	—	0,242	-0,397	Muda/afilho	S,C,V
<i>Bacopa australis</i>	0,357	0,747	0,434	-0,411	Fragmentação	S,E,C,V
<i>Bacopa monnierioides</i>	1,000	1,000	—	—	Fragmentação	S,E
<i>Cabomba furcata</i>	—	—	—	0,2	Fragmentação	C,V
<i>Cabomba haynesii</i>	—	—	—	1,000	Fragmentação	V
<i>Diodia kuntzei</i>	—	1,000	—	—	Estolão/Fragmentação	E
<i>Echinodorus paniculatus</i>	—	—	—	-1,000	Estolão	C,V
<i>Eichhornia azurea</i>	1,000	1,000	1,000	0,81	Rizoma	S,E,C,V
<i>Eichhornia crassipes</i>	—	1,000	—	—	Estolão	E
<i>Helanthium tenellum</i>	-0,364	—	—	0,69	Estolão	S,V
<i>Hydrocleys nymphoides</i>	1,000	1,000	1,000	0,907	Estolão	S,E,C,V
<i>Limnobium laevigatum</i>	0,979	—	0,959	0,879	Estolão	S,C,V
<i>Ludwigia decurrens</i>	-0,062	1,000	—	—	Muda/afilho	S,E
<i>Ludwigia grandiflora</i>	—	—	1,000	1,000	Estolão	C,V
<i>Ludwigia helminthorrhiza</i>	0,961	0,872	0,886	0,854	Fragmentação	S,E,C,V
<i>Ludwigia lagunae</i>	-0,011	0,434	0,925	0,709	Muda/afilho	S,E,C,V
<i>Ludwigia leptocarpa</i>	0,327	1,000	0,191	0,769	Muda/afilho	S,E,C,V
<i>Ludwigia octovalvis</i>	0,236	0,162	-0,111	0,203	Muda/afilho	S,E,C,V
<i>Ludwigia sedoides</i>	0,996	0,908	0,915	1,000	Fragmentação	S,E,C,V
<i>Ludwigia tomentosa</i>	—	—	—	1,000	Muda/afilho	V
<i>Marsilea deflexa</i>	1,000	—	—	—	Estolão	S
<i>Najas microcarpa</i>	—	—	1,000	—	Fragmentação	C
<i>Nymphaea amazonum</i>	0,935	1,000	0,836	0,351	Rizoma	S,E,C,V
<i>Nymphaea gardneriana</i>	—	—	1,000	0,335	Rizoma	C,V
<i>Nymphaea oxypetala</i>	—	—	0,623	1,000	Rizoma/Fragmentação	C,V
<i>Pistia stratiotes</i>	—	—	—	0,99	Estolão	V
<i>Polygonum acuminatum</i>	—	—	—	1,000	Estolão	V
<i>Polygonum ferrugineum</i>	0,991	1,000	1,000	1,000	Estolão	S,E,C,V
<i>Polygonum hispidum</i>	0,996	0,921	0,987	0,843	Estolão	S,E,C,V
<i>Polygonum punctatum</i>	0,802	0,602	0,409	0,791	Estolão	S,E,C,V
<i>Pontederia parviflora</i>	—	1,000	—	0,503	Rizoma	S,E,V
<i>Pontederia subovata</i>	—	—	1,000	1,000	Rizoma	C,V
<i>Rotala ramosior</i>	—	—	—	0,445	Muda/afilho	V
<i>Sagittaria guayanensis</i>	—	0,48	—	0,183	Rizoma/Estolão	E,V
<i>Thalia geniculata</i>	0,269	—	0,993	—	Rizoma	S,C

Dinâmica do banco de sementes e similaridade com a flora em lagoas no Pantanal

Resumo

A recolonização da vegetação em ambientes dinâmicos e sujeitos a perturbações naturais como o Pantanal ocorre principalmente por meio do banco de sementes, o qual exerce papel fundamental no equilíbrio dinâmico de uma comunidade. Em lagoas, o banco de sementes favorece a manutenção das comunidades de macrófitas aquáticas, germinando em resposta à variabilidade ambiental, auxiliando no entendimento das respostas da comunidade a perturbações e sobre a resiliência do ecossistema. Este trabalho teve como objetivo caracterizar a composição do banco de sementes dentro e no litoral das lagoas; entre diferentes tipos de lagoas; e compará-lo com a flora estabelecida nestas. O sedimento com diásporos foi retirado do perfil interno e externo de 20 lagoas (9 temporárias, 6 permanentes e 5 vazantes), lavado, triado e os diásporos identificados e quantificados. A flora das lagoas foi amostrada mensalmente durante dois anos. Totalizou-se 90.409 sementes (2.260/kg), com 81 espécies, enquanto a flora apresentou 106 espécies. O banco de sementes das 20 lagoas difere em relação à riqueza; e alta similaridade entre as lagoas. Os bancos internos e externos não diferem entre si em relação à abundância e riqueza. A flora e o banco de sementes apresentam 56,88% de dissimilaridade. Os bancos de sementes das lagoas permanentes, temporárias e vazantes não apresentaram diferença em relação à abundância de sementes, assim como riqueza de espécies, entretanto, observa-se que a vazante engloba espécies das lagoas permanentes e temporárias. A composição de espécies e distribuição espacial do banco de propágulos sugere que as inundações desempenham um papel importante na dinâmica sazonal da vegetação no Pantanal.

Palavras-chave: Diásporos; inundação; macrófitas aquáticas; vazante.

Dinamic of seed bank and similarity with the flora in ponds in the Pantanal

Abstract

The recolonization of vegetation in dynamic environments subject to natural disturbances such as the Pantanal is mainly through the seed bank. This manner it plays a fundamental role in the dynamic balance of a community. In ponds, the maintenance of aquatic macrophyte communities is favored by germinating in response to environmental variability, helps in understanding the community responses to disturbance and the resilience of the ecosystem. This study aimed to characterize the composition of the seed bank inside and on the shore of the lakes; between different types of pond; and compare it with the established flora. The sediment with diaspores was removed from internal and external profile of 20 lagoons (9 temporary, six permanent and five water recede, washed and, sorted and seeds identified. The flora of the ponds was sampled monthly for two years. The seed bank totaled 90409 seeds (2260/kg), with 81 species, while the flora presented 106 species. The seed bank differs in relation the richness; and high similarity among lagoons. Internal and external banks do not differ with respect to abundance and richness. The composition of the flora and the seed bank present 56.88% of dissimilarity. Permanent, temporary and water recede ponds showed no difference compared to the abundance of seeds and species richness. However it is observed that the water recede comprises species of permanent and temporary lagoons. The species composition and spatial distribution of seedlings bank suggests that floods play an important role in the seasonal dynamics of vegetation in the Pantanal.

Keywords: Aquatic macrophyte; diaspore; flooding; water recede.

Introdução

Comunidades são estruturadas por processos determinísticos e estocásticos, principalmente em eventos de colonização e extinção, e o estabelecimento das espécies reflete as condições propícias à sobrevivência e reprodução (Hutchinson 1959). Os filtros ambientais estruturam as comunidades selecionando espécies que compartilham características relevantes para seu estabelecimento em um habitat, sendo que a escala espacial influencia na interpretação e análise destes processos (Kylafis & Loreau 2011). As espécies possuem estratégias adaptativas especializadas que estão relacionadas a demandas conflitantes, determinantes na raridade ou abundância das espécies no ambiente (Hutchinson 1959).

Uma das estratégias utilizadas pelas plantas para se estabelecer e prevalecer no ambiente é a formação de um banco de sementes, ou seja, manter um depósito de sementes ou diásporos em estado de latência no sedimento, em diferentes estratos, numa dada área e momento (Fenner 1985, Simpson et al. 1989, Dalling et al. 1998). Sua composição é influenciada pela contribuição da vegetação local e de vegetações espacialmente e temporalmente distantes (Simpson et al. 1989). Considerados reservatórios de biodiversidade locais, contribuem para a manutenção da população através da persistência e armazenamento temporário (Faist et al. 2013, Plue & Cousins 2013), germinando em resposta à variabilidade ambiental (Maren & Vandvik 2009, Anderson et al. 2012, Del Cacho & Lloret 2012).

Um banco de diásporos representa combinações genéticas selecionadas durante um longo período de tempo (Fenner 1995), desempenhando papel fundamental na dinâmica das comunidades vegetais, assegurando a manutenção e o retorno das espécies em estações favoráveis (Harper 1977). É considerado como “memória” das comunidades vegetais no solo (Roberts 1981, Thompson 1992), substituindo as plantas adultas suscetíveis às doenças, distúrbios e consumo por animais (Baker 1989; Baider et al. 1999), e contribuindo para a velocidade das mudanças genóticas das populações (Mcgrew 1987). Além disso, participa no estabelecimento de grupos ecológicos e na regeneração da flora perturbada (van der Valk & Davis 1978, van der Valk & Pederson 1989, van der Valk et al. 1992, Fenner & Thompson 2005, Nishihiro et al. 2006, Bossuyt & Honnay 2008), assim como no desenvolvimento da vegetação durante sucessões (van der Valk & Davis 1978, Baker 1989, Grime 1989, Leck et al. 1989, Thompson 2000).

Nas planícies alagáveis, a exemplo do Pantanal, são comuns os ambientes de lagoas, que podem ser permanentes ou temporárias e, na época de cheia recebem contribuição das águas superficiais vindas dos rios e de outros cursos d'água locais (Bacani & Sakamoto 2007). As vazantes são sistemas intermitentes aquáticos e representam canais de drenagem sazonais ou de chuva, que quando secam, podem apresentar lagoas em suas áreas. A vegetação de arbustos e ervas cresce em diferentes graus nestes sistemas, e depende, em grande parte, das características hidrológicas, assim como das espécies aquáticas anfíbias, emergentes e macrófitas flutuantes que se estabelecem durante a inundação (Nunes da Cunha & Junk 2011, Pott et al. 2011).

Como estas áreas experimentam mudanças imprevisíveis do nível da água, as plantas acabam acumulando sementes no sedimento, que é fator chave na dinâmica da vegetação aquática em planícies de inundação (van der Valk & Davis 1978, Simpson et al. 1989). Além dos processos de dispersão, as comunidades locais de macrófitas são muitas vezes determinadas por estes bancos de sementes, especialmente quando se recuperam da inundação ou da seca (Ferreira et al. 2011). Segundo Crawley (1997), comunidades vegetais submetidas à escassez de água tendem a ser dominadas por plantas anuais com adaptações para sobreviver à seca com sementes dormentes no solo. As cheias atuam como fator de dispersão para macrófitas aquáticas (Lokker et al. 1997), sendo a taxa de dispersão determinada pelo tamanho e peso do propágulo e pela força do movimento da água (Fox 1994), o que leva à disposição dos diásporos em diferentes partes do banco. Nos ambientes aquáticos que são regidos pela inundação, observa-se que a biodiversidade local organiza-se em função deste regime (Ortega et al. 2015). Durante o período de águas baixas, algumas espécies colonizam as lagoas enquanto há desaparecimento de outras e as lagoas tornam-se progressivamente conectadas durante a enchente (Thomaz et al. 2007, Fernandes et al. 2009).

Para a determinação da flora que compõe um ambiente após distúrbios é necessário conhecer a relação entre o banco de sementes e a vegetação acima do solo, auxiliando no entendimento das respostas da comunidade a perturbações e da resiliência de um ecossistema (Hopfensperger 2007). Portanto, uma compreensão preliminar do desenvolvimento da vegetação potencial do banco é essencial para a determinação da sucessão vegetal da comunidade em áreas úmidas, sujeitas a perturbação (DeBerry & Perry 2000), contribuindo para a compreensão da longevidade e a história da vegetação

(Nicholson & Keddy 1983), e indicando estágios pretéritos da dinâmica sucessional de plantas aquáticas no ambiente.

Devido à importância do banco de sementes para a regeneração da flora das lagoas do Pantanal, pretende-se caracterizar quantitativamente e qualitativamente a composição do banco de sementes do solo; comparar a composição do banco de sementes em perfis verticais da lagoa; comparar a composição do banco com a vegetação estabelecida localmente, testando as seguintes hipóteses: 1. A riqueza e abundância de sementes diferem entre o interior e a zona litoral das lagoas, com maiores valores no litoral da lagoa; 2. O banco de sementes apresenta alta similaridade com a vegetação estabelecida na lagoa; e 3. Lagoas temporárias, permanentes e vazantes diferem em relação à composição do banco de sementes e da flora estabelecida.

Métodos

O Pantanal possui área de aproximadamente 140.000 Km² e é a maior planície contínua inundada do planeta, sendo mais da metade coberta por água na época da cheia (Pott & Pott 1994), ocupando 38,21% da bacia do Alto Paraguai (Silva & Abdon 1998). O clima da região é Aw – tropical subúmido (Koeppen 1948), com invernos secos e verões chuvosos e precipitação média anual entre 1.000 e 1.200 mm, concentrando-se entre novembro e abril (Soriano et al. 2001). As composições florísticas encontradas são um mosaico de Floresta ripária, Floresta estacional, Campos naturais, Campos inundáveis e ambientes aquáticos como lagoas de água doce ou salobra, rios, vazantes e corixos, apresentando solo muito arenoso (Abdon et al. 1998, Silva et al. 2000). As lagoas são diversificadas quanto à forma, presença de água, margem, leito e vegetação (Soares et al. 2003), recebendo contribuição das águas superficiais, ocorrem alinhadas ou se conectam umas às outras, podendo secar na estiagem (Bacani & Sakamoto 2007). As lagoas sem intercomunicação, que em época de estiagem permanecem com água, estão em um nível topográfico mais baixo que as demais, sendo abastecidas pelo lençol freático. Já aquelas que permanecem cheias, mas com intercomunicação com outras lagoas e canais, apresentam nível mais baixo que o da drenagem superficial, pois recebem sedimentos (Soares et al. 2003). O fato de as lagoas secarem na época de vazantes significa que o leito destas está acima do nível freático de estiagem (Soares et al. 2003).

Vinte lagoas sem conexão com o rio, de variados tamanhos e profundidades foram amostradas na fase de seca nas sub-regiões do Abobral e Nhecolândia no Pantanal Sul, sendo nove temporárias, seis permanentes e cinco localizadas em canais de drenagem consideradas vazantes na cheia. Para determinar a composição do banco de sementes do sedimento destas lagoas, foram obtidas oito amostras de 1 kg cada (para cada lagoa), sendo quatro amostras na região litoral da lagoa (externa) e quatro amostras dentro da lagoa (interno), dispostas cardinalmente, as quais foram coletadas com uma draga. Posteriormente misturaram-se as quatro amostras de cada perfil e retirou-se uma amostra de 1 kg de cada mistura, totalizando uma amostra para cada perfil para cada lagoa (duas amostras por lagoa). O sedimento com sementes foi lavado e triado em peneira de malha 0,50 mm (Bonis et al. 1995), e as sementes retidas foram fixadas e conservadas em álcool 70% para triagem e identificação.

Foi utilizado o método de contagem direta (Simpson et al. 1989, Gross 1990, Brown 1992) e com o auxílio de um microscópio estereoscópico os diásporos foram contadas, identificadas e registradas. Para a identificação utilizaram-se as obras de Kissmann (1997), Kissmann & Groth (1999) e Cook (1974, 1990), além disso, devido à falta de material para identificação de sementes de macrófitas, frutos foram coletados de espécies reconhecidas no campo para auxiliar na identificação. Consideraram-se diásporos as sementes e frutos secos indeiscentes.

Para relacionar a composição de espécies do banco de sementes com as espécies ocorrentes na flora local, realizou-se a florística das lagoas mensalmente durante dois anos (2012-2014) e as espécies herbáceas aquáticas e terrestres foram identificadas com auxílio de Pott & Pott (1994, 2000), sendo as formas biológicas consideradas segundo Irgang & Gastal Jr. (1996) e Tur (1972).

Análises

A riqueza do banco de sementes e da flora local foi estimada usando o Jackknife 2ª ordem. Para verificar a similaridades das lagoas utilizou-se o índice de similaridade de Sørensen pareado entre todas as lagoas. Foi utilizado o teste One-Sample Signed Rank Test (Z) para verificar a diferença das médias das similaridades.

Verificou-se a diferença entre as abundâncias das amostras internas e externas das lagoas com o teste Mann-Whitney. Escalonamento multidimensional não métrico

com índice de similaridade de Bray-Curtis foi realizado entre as amostras internas e externas, para observar o agrupamento das espécies em relação aos perfis das lagoas.

Para estimar a autocorrelação espacial na composição de espécies do banco de sementes, foi gerado um Correlograma de Mantel, o qual separa as lagoas por grupos de distância (em graus) e avalia se existe autocorrelação espacial na composição das espécies através do índice de Jaccard (Legendre & Fortin 1989).

A similaridade entre o banco de sementes de cada lagoa e sua respectiva flora foi analisada pelo Índice de Sørensen. Para observar se há relação entre o banco de sementes e a flora local foi utilizado Escalonamento multidimensional não métrico, com medida de dissimilaridade de Bray-Curtis.

Para observar diferença das abundâncias e riqueza de espécies dos bancos de semente entre as lagoas temporárias, permanentes e vazantes empregou-se o teste de Kruskal-Wallis (H), sem distinção dos perfis. Escalonamento multidimensional não métrico, com medida de dissimilaridade de Bray-Curtis foi utilizado para verificar a distribuição das espécies nas três categorias de lagoas. Para todas as análises considerou-se $\alpha = 0,05$.

Resultados

O número de sementes amostrado foi de 90.409 sementes (2.260,2/kg), sendo 88,6% das sementes identificadas pelo menos em nível de gênero (Apêndice 1), totalizando 81 espécies, com 54 espécies identificadas e 27 morfoespeciadas (Jack2= 98,08; $\pm 17,08$), com indeterminadas representando 0,58% do total de sementes. As espécies apresentaram sete formas de vida, sendo anfíbia e emergente as mais representativas (56,3% e 20%, respectivamente), seguidas de submersa fixa (7,2%), flutuantes livre e fixa (5,4% cada), submersa livre (3,6%) e epífita (1,8%). As famílias mais abundantes foram Cyperaceae (41,2%), Onagraceae (36,7%), Poaceae (36,5%), Alismataceae (27,7%) e Nymphaeaceae (13,2%), com maior número de sementes para espécies de *Echinodorus* spp. (27,5%), *Nymphaea* spp. (13,2%) e *Ludwigia leptocarpa* (8,6%) contribuindo substancialmente para a abundância de todas as amostras triadas (Figura 1A). As famílias mais ricas foram Cyperaceae com 14 espécies, seguida por Onagraceae e Poaceae (4 cada).

A flora dos indivíduos estabelecidos apresentou 106 espécies (Jackk2 = 122,8) (Figura 1B; Apêndice 2), sendo as famílias mais ricas Fabaceae (18 espécies) e

Cyperaceae (14 espécies), seguidas de Onagraceae, Alismataceae (8 cada), e Polygonaceae e Pontederiaceae (5 cada). Dentre as formas de vida as mais representativas na flora foram anfíbias (39,6%) e emergentes (32%), seguidas das flutuantes livres (11,3%) e fixas (10,3%), submersas fixas (4,7%) e livres (1,8%), terrestres (3,7%) e epífitas (1,8%). A riqueza da flora diferiu entre as lagoas ($t= 23,102$; 19 g.l. ; $p < 0,001$), com média de $56,50 (\pm 10,9)$; $\text{Max.} = 74$; $\text{Min.} = 33$).

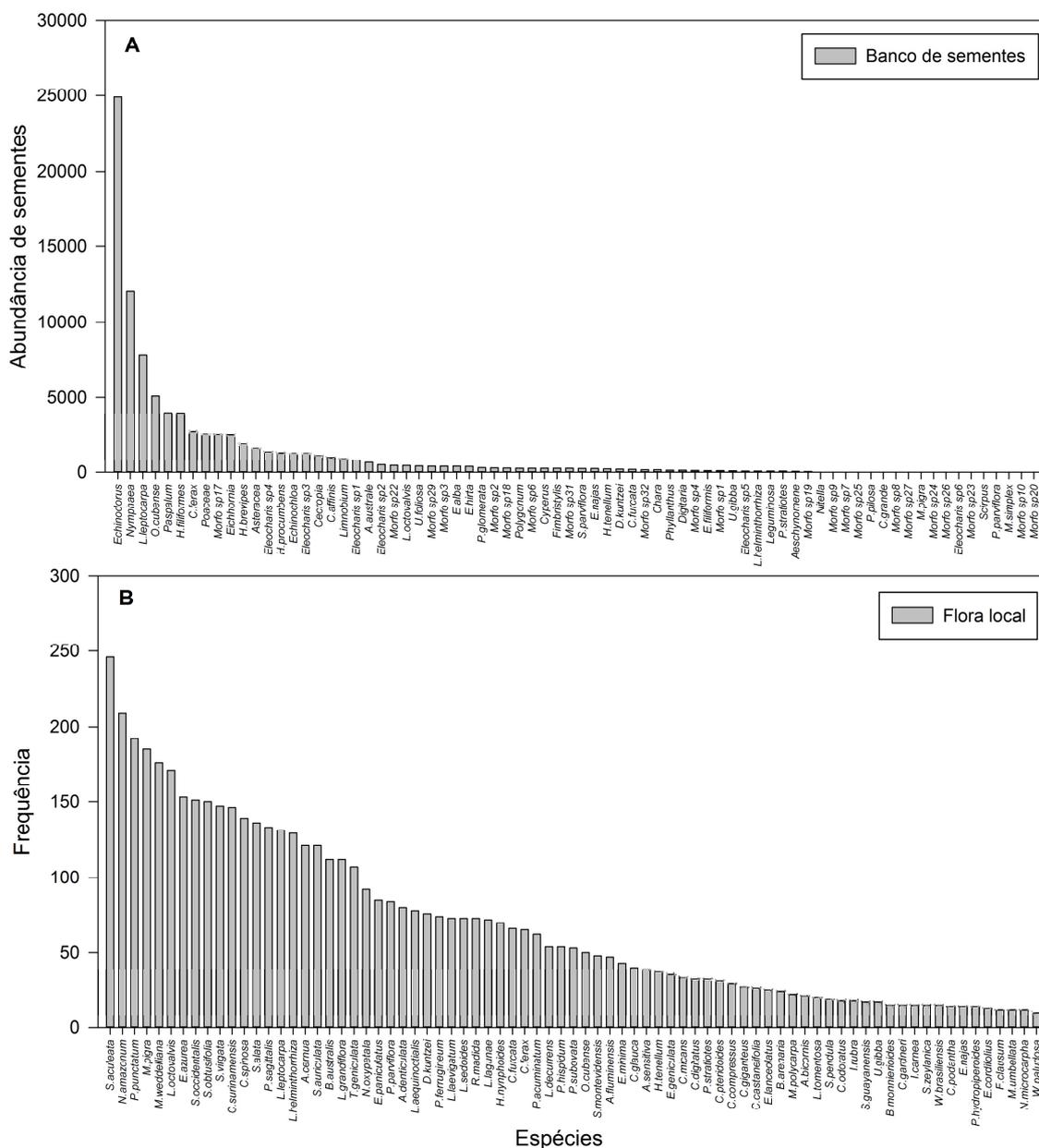


Figura 1. Abundância total de diásporos do banco (A) e frequência das espécies estabelecidas nas lagoas (B, número de vezes que apareceu durante os dois anos num total de 520 amostragens) das 20 lagoas amostradas no Pantanal.

No banco externo ocorreram 45.331 sementes (2.266/kg) e 79 espécies e o banco interno apresentou 45.078 sementes (2.254/kg) e 75 espécies. As famílias mais abundantes foram Alismataceae (24,6% externo, 30,9% interno) e Cyperaceae (14,1% externo, 13,2% interno), sendo Cyperaceae (13 externo, 12 interno) e Onagraceae (4 externo, 3 interno) mais ricas, com as espécies *Echinodorus* spp., *L. leptocarpa* e *Nymphaea* spp. mais abundantes nos dois perfis. As formas de vida mais representativas em ambos os bancos foram anfíbias (37,9% externo e 10,1% interno) e emergentes (36% externo e 14,6% interno).

Os bancos de sementes das lagoas apresentam diferentes riquezas, com média de 40,65 ($\pm 7,4$; Max.= 54; Min.= 29), e similaridade entre estes de 79,09% ($\pm 16,1$; Max.= 98,45; Min.= 33,13; Figura 2).

Entretanto, os valores das similaridades das lagoas diferem da média ($Z= 11,953$; $p < 0,001$), como observado em lagoas com menor valor de similaridade. O correlograma de Mantel revelou autocorrelação espacial significativa entre as lagoas, com autocorrelação positiva ($r= 0,443$; $p < 0,005$), mostrando que a similaridade da composição dos bancos de sementes aumenta com a redução da distância das lagoas.

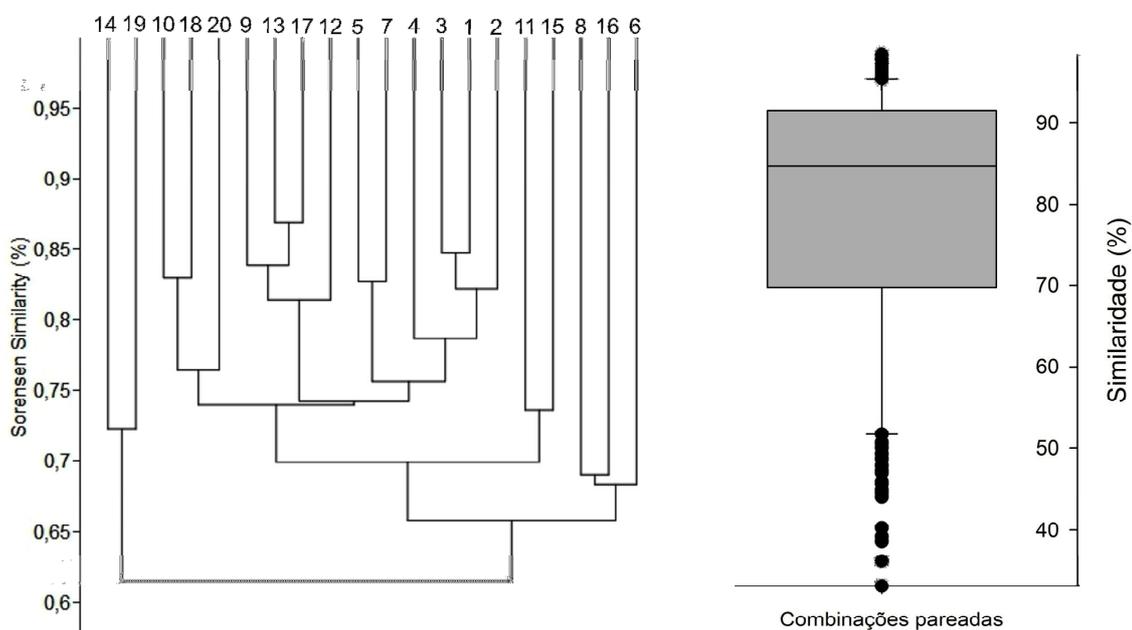


Figura 2. Análise de agrupamentos (UPGMA) das similaridades florísticas (Sørensen) dos bancos e combinações pareadas testadas pelo One-Sample Signed Rank Test entre os bancos de sementes das 20 lagoas amostradas no Pantanal.

Quando se considera os bancos por zona das lagoas, observa-se que bancos internos e externos não diferem entre si em relação à abundância ($U= 199,500$; $p> 0,05$; Figura 3A), assim como a riqueza ($t= 0,849$; 38 g.l.; $p> 0,05$; Figura 3B). A composição de espécies dos bancos de semente também não diferiu entre as regiões, conforme observado na ordenação ($Stress= 0,19$; Eixo1 $r^2= 0,41$; Eixo2 $r^2= 16$; Figura 4).

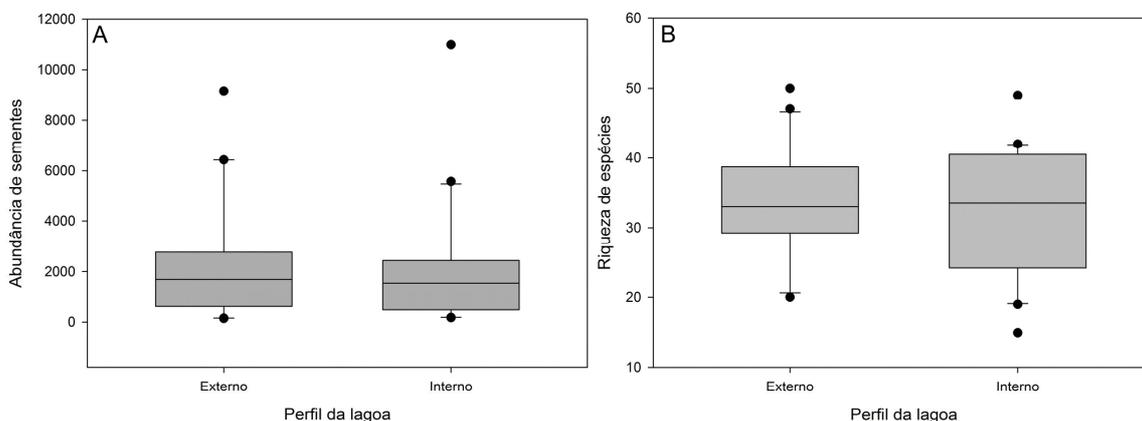


Figura 3. Abundâncias (A) e riquezas (B) das sementes do perfil interno e externo dos sedimentos das 20 lagoas amostradas no Pantanal (1kg/lagoa; $p= 0,05$).

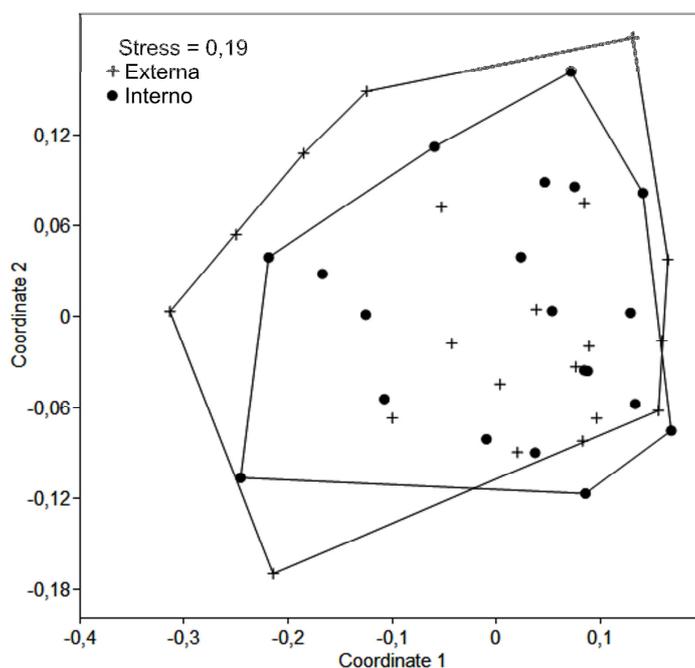


Figura 4. Ordenação NMDS, por meio do índice Bray-Curtis, da composição do banco de sementes nas porções interna e externa das 20 lagoas amostradas no Pantanal.

O banco de sementes apresentou 56,88% de dissimilaridade com as espécies herbáceas aquáticas da flora local das lagoas. A flora e o banco de sementes compartilham 44 espécies, sendo que do total 45 espécies ocorreram somente na flora

estabelecida e 16 somente no banco (Apêndice 3). Observa-se que dentre as espécies que ocorreram somente na flora, algumas produzem sementes grandes como *Ipomoea* sp., *Cissus* sp., *Canna glauca* e *Thalia geniculata*, ou minúsculas, como *Ludwigia* spp. *Bacopa* sp. e *Rotala ramosior*.

No NMDS observa-se que existe tendência de a flora e o banco serem diferentes (Stress= 0,15; Eixo1 $r^2= 0,82$; Eixo2 $r^2= 0,11$), com 44 espécies compartilhadas (Figura 5).

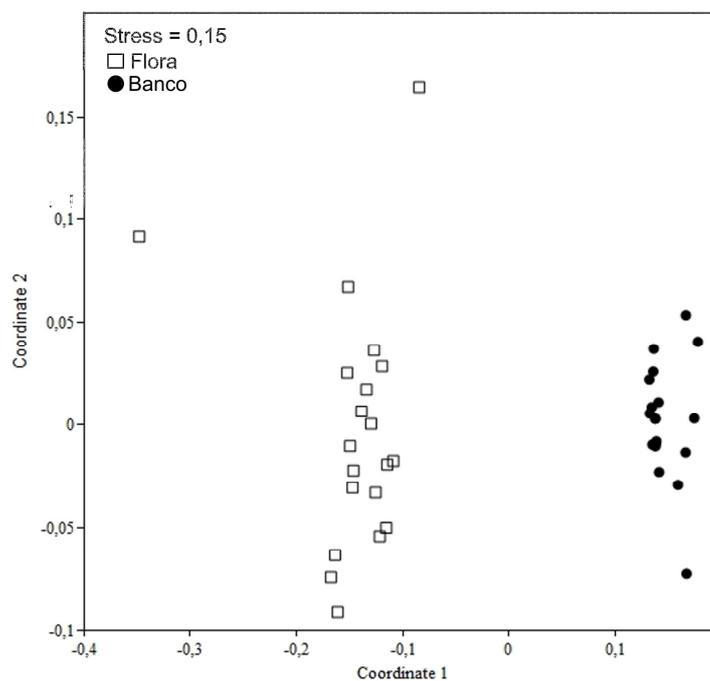


Figura 5. Ordenação NMDS, por meio do índice Bray-Curtis, da flora local e do banco de sementes das 20 lagoas amostradas no Pantanal (Stress= 0,15; Eixo1 $r^2= 0,82$; Eixo2 $r^2= 0,11$).

As lagoas permanentes, temporárias e vazantes não apresentaram diferença em relação à abundância de sementes no banco ($H= 2,287$; 2 g.l.; $p= 0,319$), assim como para riqueza de espécies no mesmo ($H= 4,883$; 2 g.l.; $p= 0,087$; Figura 6).

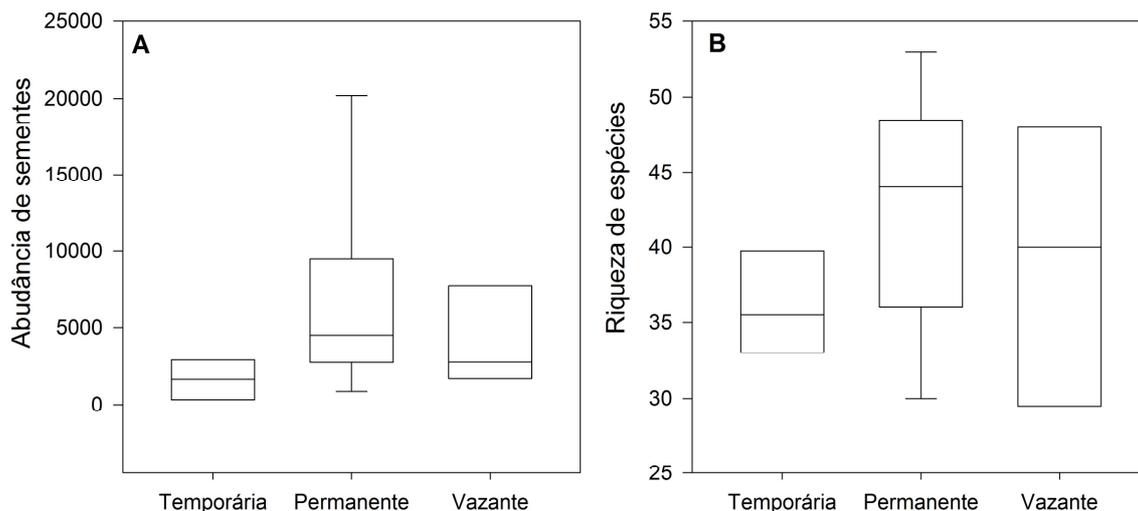


Figura 6. Abundâncias (A) e riquezas (B) das sementes do sedimento das 20 lagoas (1kg/lagoa) temporárias, permanentes e vazantes amostradas no Pantanal ($p=0,05$).

Houve tendência dos tipos de lagoas diferenciarem-se (Stress= 0,18; Eixo1 $r^2=48$; Eixo2 $r^2=15$), e observa-se que a vazante engloba espécies das lagoas permanentes e temporárias (Figura 7). Lagoas temporárias apresentaram a maior média de similaridade (84,2; $\pm 13,4$), seguidas das vazantes (76,2; $\pm 10,7$) e das lagoas permanentes (75,6; $\pm 22,3$).

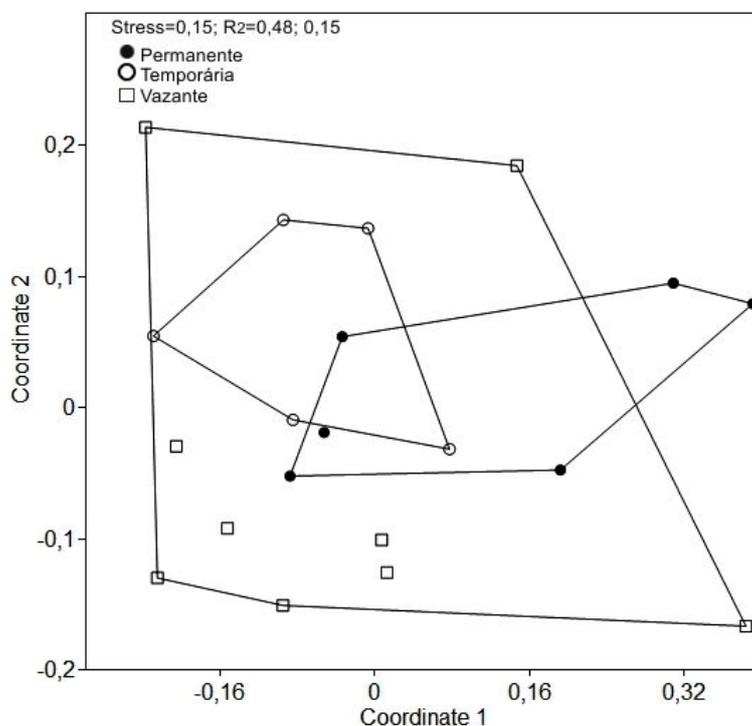


Figura 7. Ordenação NMDS, por meio do índice Bray-Curtis, das espécies que compõem o banco de sementes das 20 lagoas permanentes, temporárias e vazantes amostradas no Pantanal (stress= 0,15).

Discussão

As 81 espécies registradas nas amostras do banco de sementes representam 26,3% do total das macrófitas aquáticas catalogadas para o Pantanal, e a flora estabelecida (106) representou 34,4% (308, Pott et al. 2012). Fabaceae, Poaceae, Cyperaceae e Alismataceae são as famílias mais representativas no banco de sementes e na flora estabelecida, corroborando dados de Pott & Silva (2015).

As espécies que contribuíram para a abundância do banco de sementes *Echinodorus* spp., *Nymphaea* spp. e *Ludwigia* spp., maximizam o crescimento populacional, produzindo vasto número de descendentes de uma vez ou em curtos intervalos. O fato das espécies viverem num ambiente em constante mudança reflete na manutenção de um banco abundante em sementes que podem germinar quando o solo adquira umidade. Ao contrário, quando observamos a flora estabelecida nas lagoas, várias espécies foram mais frequentes, o que está relacionado à forma de vida de cada uma, pois a maioria é anfíbia e emergente, sobrevivendo em quase todas as fases, principalmente as anfíbias, pois apresentam plasticidade morfológica. As espécies mais abundantes e mais frequentes contribuíram para a representabilidade das formas de vida anfíbia e emergente, corroborando Pott et al. (2011).

Os bancos de sementes apresentam poucas espécies singulares, entretanto muitas são compartilhadas entre as lagoas avaliadas. Estes resultados indicam que o sedimento pode ser um ambiente homogêneo em relação ao banco de sementes, provavelmente pela dispersão causada pela inundação. Entretanto, é provável que a escala utilizada neste estudo seja ainda pequena para detectar o “turnover” de espécies do banco. O fato de a inundação aumentar a conectividade dos ambientes da planície de inundação, causando um efeito homogeneizador assemelhando as características das lagoas durante as águas altas (Carvalho et al. 2001), provavelmente é expandido para o banco de sementes. A maioria das lagoas amostradas está localizada próxima ao corixo ou rio que inunda a planície em que se localiza o que acaba influenciando na dispersão das sementes e propágulos destas lagoas, tornando-as parecidas. Thomaz et al. (2002) observaram que há maior substituição de espécies entre lagoas conectadas a diferentes rios do que entre lagoas conectadas a um mesmo rio, o que é explicado pelo maior grau de conectividade entre habitats de um mesmo rio, proporcionando maior troca de propágulos e maior similaridade de fatores abióticos entre eles. Fato semelhante deve ocorrer nas lagoas estudadas no presente trabalho, conforme sugerido pelos resultados

da autocorrelação entre as lagoas, firmando a participação da conectividade na composição das espécies. Visto que a maioria das espécies observadas no banco de sementes dispersa os diásporos pela água e as lagoas serem conectadas através de água superficial na cheia, os bancos tornam-se similares. A dispersão pela água mistura o banco de sementes (van der Valk & Davis 1976, Welling et al.1988), o que torna sua composição independente da distribuição das espécies na lagoa.

Apesar de ocorrer um ligeiro aumento na densidade de sementes no perfil interno do banco das lagoas, não houve diferença significativa entre os perfis, inclusive em relação à família, espécie e forma de vida mais representativas, explicada provavelmente pelo efeito homogeneizador causado pela inundação descrito acima. Apesar de a vegetação da superfície da água exibir padrões distintos de zoneamento (Simpson et al. 1983, Pott et al. 1989), que acabam refletindo no banco de sementes (Parker & Leek 1985, Leek & Simpson 1987), este padrão não foi o observado no presente estudo, pois as formas de vida das espécies do banco ocorreram independentemente da localização das plantas na lagoa. As sucessivas fases de cheia e seca afetam o banco de sementes, consequentemente modificando a distribuição das espécies (Pagotto et al. 2011).

A baixa similaridade, em conjunto, do banco de sementes das lagoas com a flora estabelecida pode ser explicada pela presença na flora de espécies com sementes maiores e em menor número como *Cissus spinosa*, *Aniseia cernua*, *Thalia geniculata*, *Canna glauca* e *Cayaponia podantha*, contribuindo para a ausência destas no banco de sementes, pois como se alojam na camada superficial do solo acabam germinando rapidamente, não permanecendo no solo, ou são dispersas. Outro fator que pode ter interferido na composição do banco é o fluxo de sementes de áreas distantes, trazidas pela água durante a enchente. Espécies como *N. amazonum* e *P. stratiotes* apresentam diásporos com características que aumentam a flutuabilidade para o transporte em água, assim, o banco pode ser diferente da flora estabelecida, por conter espécies não registradas na flora no momento ou com abundâncias de sementes menores e correspondentes a floras remotas, o que necessitaria de vários anos de estudos. A idade do povoamento e estágio sucessional são fatores que modificam a constituição das sementes presentes no banco (Leal Filho & Borges 1992).

Apesar das lagoas permanentes, temporárias e as vazantes não se diferenciarem em relação à abundância e riqueza do banco de sementes, observa-se uma tendência à

diferenciação da composição florística. Em lagoas temporárias a maioria das espécies apresenta ciclo de vida rápido e tem capacidade de explorar rapidamente os períodos com água para germinar ou se propagar vegetativamente, como observado para *Lemna* sp., *Wolffia* sp., *Salvinia* spp. e *Azolla* sp. Já em lagoas permanentes, plantas com ciclos de vida longos têm vantagem por apresentarem propagação vegetativa por mais tempo, favorecendo a ocupação dos espaços e, posteriormente, sua reprodução sexuada, como observado para *Limnobium laevigatum*, *Utricularia gibba* e *Eichhornia crassipes*. Entretanto, nas vazantes ocorre a mistura de espécies no sedimento, pois com o final da cheia o solo acaba incorporando as sementes de várias áreas e lagoas trazidas pela água do escoamento da planície, explicando a similaridade com estas. Mesmo que haja a influência de um pool de espécies regionais compartilhadas, os processos determinantes das comunidades são diferentes de lagoa para lagoa (Thomaz et al. 2007). A inundação é um fator importante agindo no recrutamento da vegetação que se estabelecerá nas lagoas e na composição e distribuição do banco de sementes, também observada em trabalho recente (Ma et al. 2014), e foi descrita por van der Valk (1981) como um importante filtro ambiental.

Os bancos de diásporos coletados nas lagoas apresentam composição e distribuição espacial indiferente entre os perfis destas, sugerindo que a inundação homogeniza este sedimento. Além disso, a similaridade parcial entre a composição dos bancos e da flora estabelecida provavelmente é favorecida pela inundação, o que pode ser comprovado pela composição florística da vazante que compõe as espécies dos outros tipos de lagoas. A composição de espécies da flora e do banco de propágulos sugere que a inundação desempenha um papel importante na dinâmica destes em lagoas no Pantanal.

Literatura citada

- Abdon MM, Silva JSV, Pott VJ, Pott A & Silva MP. 1998. Utilização de dados analógicos do Landsat-Tm na discriminação da vegetação de parte da sub-região da Nhecolândia no Pantanal. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 33: 1799-1813.
- Anderson TM, Schutz M & Risch AC. 2012. Seed germination cues and the importance of the soil seed bank across an environmental gradient in the Serengeti. *Oikos* 121(2): 306-312.
- Bacani VM & Sakamoto AY. 2007. Evolução do uso e ocupação do solo no Pantanal da Nhecolândia, MS, Brasil., Três Lagoas - MS. *Revista Eletrônica da associação dos Geógrafos Brasileiros* 1: 81-102.
- Baider C, Tabarelli M & Mantovani W. 1999. O banco de sementes de um trecho de floresta Atlântica Montana (São Paulo, Brasil). *Revista Brasileira de Biologia* 59: 319-328.
- Baker HG. 1989. The natural history of seed banks. In: *Ecology of Soil Seed Banks* (Eds. MA Leck, VT Parker & RL Simpson). Academic Press, Inc., San Diego, CA. pp. 9-21.
- Bonis A, Lepart J & Grillas P. 1995. Seed bank dynamics and coexistence of annual macrophytes in a temporary and variable habitat. *Oikos* 74: 81-92.
- Bossuyt B & Honnay O. 2008. Can the seed bank be used for ecological restoration? An overview of seed bank characteristics in European communities. *Journal of Vegetable Science* 19: 875-884.
- Brown D. 1992. Estimating the composition of a Forest seed bank: a comparison of the seed extraction and seedling emergence methods. *Canadian Journal of Botany* 70: 1603-1612.
- Carvalho P., Bini LM, Thomaz SM, de Oliveira LG, Robertson B, Tavechio WLG & Darwisch AJ. 2001. Comparative limnology of South American floodplain lakes and lagoons. *Acta Scientiarum* 23(2): 265-273.
- Cook CDK. 1974. *Water plants of the world*. W. Junk, The Hague.
- Cook CDK. 1990. *Aquatic plant book*. The Hague: SPC Academic Publishing.
- Crawley MJ. 1997. Plant-herbivore dynamics. In: *Plant Ecology* (Ed. MJ Crawley). Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK. pp. 401-474.
- Dalling JW, Swaine MD & Garwood, N. 1998. Dispersal patterns and seed bank dynamics of pioneer trees in moist tropical forest. *Ecology* 79: 564-578.
- DeBerry DA & Perry JE. 2000. An introduction to wetland seed banks. Wetlands Program Technical Report No. 00-2. College of William and Mary, Virginia Institute of Marine Science, Gloucester Point, VA, USA.
- del Cacho M & Lloret F. 2012. Resilience of Mediterranean shrubland to a severe drought episode: the role of seed bank and seedling emergence. *Plant Biology* 14: 458-466.
- Faist, AM, Ferrenberg S & Collinge SK. 2013. Banking on the past: seed banks as a reservoir for rare and native species in restored vernal pools. *AoB Plants* 5: plt043.
- Fenner M. 1985. *Seed Ecology*. London: Chapman & Hall, 151 p.
- Fenner M. 1995. Ecology of seed banks. In: *Seed development and germination* (Eds. J Kigel & G Galili). Marcel Dekker: New York, pp. 507-528.
- Fenner M & Thompson K. 2005. *The Ecology of Seeds*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fernandes R, Gomes LC, Pelicice FM & Agostinho AA. 2009. Temporal organization of fish assemblages in floodplain lagoons: the role of hydrological connectivity. *Environmental Biology of Fishes* 85(2): 99-108.
- Ferreira FA, Mormul RP, Thomaz SM, Pott A & Pott VJ. 2011. Macrophytes in the upper Paraná river floodplain: checklist and comparison with other large South American wetlands. *Revista Biologia Tropical* 2: 541-556. 2011.
- Fox AM. 1994. Macrophytes. In: *The Rivers Handbook* (Eds. Calow P & Petts GE). Oxford Blackwell Scientific Publication, London, 52 pp.
- Grime JP. 1989. Seed Banks in Ecological Perspective. In: *Ecology of Soil Seeds Banks* (Eds. MA Leck, VT Parker & RL Simpson). London Academic Press, London, pp. 15-22.

- Gross KL. 1990. A comparison of methods for estimating seeds numbers in the soil. *Journal of Ecology* 78: 1079-1093.
- Hamilton SK & Lewis WM. 1990. Basin morphology in relation to chemical and ecological characteristics of lakes on the Orinoco River floodplain, Venezuela. *Archiv für Hydrobiologie* 119: 393-425.
- Harper JL. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press: New York, 892 pp.
- Hopfensperger, K.N. A review of similarity between seed bank and standing vegetation across ecosystems. *Oikos*, 116: 1438-1448. 2007.
- Hutchinson GE. 1959. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium. Quantitative Biology* 22: 415-427.
- Irgang BE & Gastal Jr. CVS. 1996. *Macrófitas Aquáticas da planície costeira do RS*. CPG - Botânica/UFRGS: Porto Alegre.
- Kissmann KG. 1997. *Plantas infestantes e nocivas*. BASF, Tomo 1, São Paulo.
- Kissmann KG & Groth D. 1999. *Plantas infestantes e nocivas*. BASF, Tomo 3, São Paulo.
- Koepfen W. 1948. *Climatologia: com un estudio de los climas de la Tierra*. Editora Fondo de Cultura Económica. México, DF, México. 478 pp.
- Kylafis G & Loreau M. 2011. Niche construction in the light of niche theory. *Ecology Letters* 14: 82-90.
- Leal Filho N & Borges EEL. 1992. Influência da temperatura e da luz na germinação de sementes de canudo de pito (*Mabea fistulifera* Mart.). *Revista Brasileira de Sementes* 14: 57-60.
- Leck MA & Simpson RL. 1987. Seed bank of a freshwater tidal wetland: turnover and relationship to vegetation change. *American Journal of Botany* 74: 360-370.
- Leck MA, Parker VT & Simpson RL. 1989. *Wetland Seed Banks: Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press, San Diego.
- Legendre P & Fortin MJ. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107-138.
- Lokker C, Lovett-Doust L & Lovett-Doust J. 1997. Seed output and the seed bank in *Vallisneria americana* (Hydrocharitaceae). *American Journal of Botany* 84(10): 1420-1428.
- Ma M, Ma Z & Du G. 2014. Effects of Water Level on Three Wetlands Soil Seed Banks on the Tibetan Plateau. *PLoS ONE* 9(7).
- Måren IE & Vandvik V. 2009. Fire and regeneration: the role of seed banks in the dynamics of northern heathlands. *Journal of Vegetation Science* 20: 871-888.
- McGrow JB. 1987. Seed bank properties of an Appalachian Sphagnum bog and the model of the depth distribution of viable seeds. *Canadian Journal of Botany* 65: 2028-2035.
- Nicholson A & Keddy PA. 1983. The depth profile of a shoreline seed bank in Matchedash Lake, Ontario. *Canadian Journal of Botany* 61: 3293-3296.
- Nishihiro J, Nishihiro MA & Washitani I. 2006. Assessing the potential for recovery of lakeshore vegetation: species richness of sediment propagule banks. *Ecological Research* 21: 436-445.
- Nunes da Cunha C & Junk WJ. 2011. A preliminary classification of habitats of the Pantanal of Mato Grosso and Mato Grosso do Sul and its relation to national and international wetland. In: *The Pantanal: Ecology, biodiversity and sustainable management of a large neotropical seasonal wetland* (Eds. WJ Junk, CJ da Silva, C Nunes da Cunha & M Wantzen), Sofia-Moscow: Pensoft Publishers, pp. 127-141.
- Ortega JCG, Dias RM, Petry AC, Oliveira EF & Agostinho AA. 2015. Spatio-temporal organization patterns in the fish assemblages of a Neotropical floodplain. *Hydrobiologia* 745(1): 31-41.
- Pagotto MA, Silveira RML, Nunes da Cunha C & Fantin-Cruz I. 2011. Distribution of herbaceous species in the soil seedbank of a flood seasonality area, Northern Pantanal, Brazil. *International Review of Hydrobiology* 96(2): 149-163.
- Parker VT & Leck MA. 1985. Relationship of seed banks to plant distribution patterns in a freshwater tidal wetland. *American Journal of Botany* 72: 161-174.
- Plue J & Cousins SAO. 2013. Temporal dispersal in fragmented landscapes. *Biological Conservation* 160: 250-262.

- Pott VJ, Bueno NC, Pereira RAC, Salis SM & Vieira NL. 1989. Distribuição de macrófitas aquáticas numa lagoa na fazenda Nhumirim, Nhecolândia, Pantanal, MS. *Acta Botanica Brasilica*, 3(2) Supl.: 153-168.
- Pott A & Pott VJ. 1994. *Plantas do Pantanal*. Brasília/DF: Embrapa, 320 pp.
- Pott VJ & Pott A. 2000. *Plantas aquáticas do Pantanal*. EMBRAPA, Brasília.
- Pott A, Oliveira, AKM, Damasceno-Junior GA & Silva JSV. 2011. Plant diversity of the Pantanal wetland. *Brazilian Journal of Biology* 71(1 suppl.): 265-273.
- Pott VJ, Ferreira FA, Arantes ACV & Pott A. 2012. How many species of aquatic macrophytes are there in the Brazilian Pantanal wetland? An updated checklist. In: *Anais do I Congresso Brasileiro de áreas úmidas (I CONBRAU)*, Cuiabá, 1:.-.
- Pott A & Silva JSV. 2015. Terrestrial and Aquatic Vegetation Diversity of the Pantanal Wetland. In: *Dynamics of the Pantanal Wetland in South America* (Eds. I Bergier & ML Assine), *Hdb Env Chem*, Springer International Publishing, Switzerland. pp. 1-21.
- Roberts HA. 1981. Seedbanks in soils. *Advanced Applied Biology* 6: 1-56.
- Silva JSV & Abdon MM. 1998. Delimitação do Pantanal Brasileiro e suas sub-regiões. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 33: 1703-1711.
- Silva MP da, Mauro R, Mourão G & Coutinho M. 2000. Distribuição e quantificação de classes de vegetação do Pantanal através de levantamento aéreo. *Revista Brasileira de Botânica*, 23: 143-152.
- Simpson RL, Good RE, Leck MA & Whigham DF. 1983. The ecology of freshwater tidal wetlands. *BioScience* 33: 255-259.
- Simpson RL, Leck MA & Parker VT. 1989. Seed banks: general concepts and methodological issues. In: *Ecology of Soil Seed Banks* (Eds. MA Leck, VT Parker & RL Simpson). Academic Press, San Diego, pp. 3-9.
- Soares AP, Soares PC & Assine ML. 2003. Areiais e lagoas do Pantanal, Brasil: herança paleoclimática? *Revista Brasileira de Geociências* 33(2): 211-224.
- Soriano BMA, Clarke RT & Catella AC. 2001. Evolução da erosividade das cheias na bacia do rio Taquari. Corumbá: Embrapa Pantanal. *Boletim de Pesquisa* 25: 18.
- Thomaz SM, Pagioro TA, Bini LM & Souza DC. 2002. Macrófitas aquáticas da planície de inundação do Alto Rio Paraná: listagem de espécies e padrões de diversidade em ampla escala. *Relatório Peld/CNPq/Nupelia, Maringá*, pp. 187-191.
- Thomaz SM, Bini LM & Bozelli RL. 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia* 579(1): 1-13.
- Thompson K. 1992. The functional ecology of seed banks. In: *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities* (Ed. M Fenner). CAB International, Wallingford, Oxon, UK. pp. 231-258.
- Thompson K. 2000. The Functional Ecology of soil Seed Banks. *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. (2nd ed.) CABI Publishing, London, pp. 215-235.
- Tur NM. 1972. Embalsados y camalotes de la Región Isleña Del Paraná Médio. *Darwiniana* 17: 397-407.
- van der Valk AG & Davis CB. 1976. The seed banks of prairie glacial marshes. *Canadian Journal of Botany*, 54: 1832-1838.
- van der Valk AG & Davis CB. 1978. The role of seed banks in the vegetation dynamics of prairie glacial marshes. *Ecology* 59: 322-335.
- van der Valk AG. 1981. Succession in wetlands: a Gleasonian approach. *Ecology* 62: 688-696.
- van der Valk AG & Pederson RL. 1989. Seed banks and the management and restoration of natural vegetation. In: *Ecology of Seed Banks* (Eds. MA Leck, VT Parker & RL Simpson), Academic Press, San Diego, pp. 329-346.
- van der Valk AG, Pederson RL & Davis CB. 1992. Restoration and creation of freshwater wetlands using seed banks. *Wetlands Ecology and Management* 1: 191-197.
- Welling CH, Pederson RL & van der Valk AG. 1988. Temporal patterns in recruitment from the seed bank during drawdowns in a prairie wetland. *Journal of Applied Ecology* 25: 999-1007.

Apêndices

Apêndice 1. Flora e formas de vida das espécies ocorrentes no banco de sementes das 20 lagoas amostradas nas sub-regiões Abobral e Nhecolândia, Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brasil em dois ciclos de inundação (2012-2014). FV = forma de vida (Anf = anfíbia; Em = emergente; FF = flutuante fixa; FL = flutuante livre; SF = submersa fixa; SL = submersa livre; Ep = epífita; Ter = terrestre); Perfis (E = externo, I = interno).

Família	Espécie	FV	Perfil
Algas			
Charophyceae	<i>Chara</i> sp.	SF	E, I
	<i>Nitella</i> sp.	SF	E, I
Angiospermas			
Alismataceae	<i>Echinodorus</i> spp.	Em	E, I
	<i>Helanthium tenellum</i> (Mart. ex Schult.f.) J.G.Sm.	Em	E, I
	<i>Limnocharis flava</i> (L.) Buchenau	FF	E
Amaranthaceae	<i>Pfaffia glomerata</i> (Spreng.) Pedersen	Anf	E, I
Araceae	<i>Pistia stratiotes</i> L.	FL	E, I
Asteraceae	<i>Acanthospermum australe</i> (Loefl.) Kuntze	Ter	E, I
	<i>Eclipta alba</i> (L.) Hassk.	Anf	E, I
Boraginaceae	<i>Euploca filiformis</i> (Lehm.) J.I.M.Melo & Semir	Anf	E, I
	<i>Heliotropium procumbens</i> Mill.	Anf	E, I
Cabombaceae	<i>Cabomba furcata</i> Schult. & Schult.f.	SF	E, I
Cleomaceae	<i>Cleome affinis</i> DC.	Anf	E, I
Cyperaceae	<i>Cyperus ferax</i> Rich.	Anf	E, I
	<i>Cyperus</i> sp. 1	Em	E, I
	<i>Cyperus</i> sp. 2	Em	I
	<i>Cyperus</i> sp. 3	Em	E, I
	<i>Eleocharis</i> sp. 1		
	<i>Eleocharis</i> sp. 2	Anf	E, I
	<i>Eleocharis</i> sp. 3	Anf	E, I
	<i>Eleocharis</i> sp. 4	Anf	E
	<i>Eleocharis</i> sp. 5	Anf	E, I
	<i>Eleocharis</i> sp. 6	Anf	E, I
	<i>Fimbristylis</i> sp. 1	Anf	E, I
	<i>Fimbristylis</i> sp. 2	Anf	E, I
	<i>Oxycaryum cubense</i> (Poepp. & Kunth) Lye	Ep	E, I
	<i>Scirpus</i> sp.	Anf	E
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia hirta</i> L.	Anf	E, I
Fabaceae	<i>Aeschynomene</i> sp.	Anf	E, I
	<i>Mimosa pigra</i> L.	Anf	E, I
Hydrocharitaceae	<i>Egeria najas</i> Planch.	SF	E, I
	<i>Limnobium laevigatum</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Heine	FL	E, I
Lamiaceae	<i>Hyptis brevipes</i> Poit.	Anf	E, I
Lentibulariaceae	<i>Utricularia foliosa</i> L.	SL	E, I
	<i>Utricularia gibba</i> L.	SL	E, I
Malvaceae	<i>Melochia simplex</i> A.St.-Hil.	Anf	E, I
Nymphaeaceae	<i>Nymphaea</i> spp.	FF	E, I

Cont.

Cont.

Onagraceae	<i>Ludwigia helminthorrhiza</i> (Mart.) H.Hara	FL	E, I
	<i>Ludwigia leptocarpa</i> (Nutt.)H.Hara	Anf	E, I
	<i>Ludwigia octovalvis</i> (Jacq.)P.H. Raven	Anf	E, I
	<i>Ludwigia tomentosa</i> (Cambess.) H.Hara	Anf	E
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus</i> sp.	Anf	E, I
Plantaginaceae	<i>Angelonia angustifolia</i> Benth.	Em	I
Poaceae	<i>Digitaria</i> sp.	Anf	E, I
	<i>Echinochloa</i> sp.	Anf	E, I
	<i>Paspalum</i> sp.	Em	E, I
	<i>Setaria parviflora</i> (Poir.) Kerguélen	Anf	E, I
Polygonaceae	<i>Polygonum</i> sp.	Anf	E, I
Pontederiaceae	<i>Eichhornia</i> sp.	FF	E, I
	<i>Pontederia</i> sp.	Em	E, I
Portulacaceae	<i>Portulaca pilosa</i> L.	Ter	E, I
Rubiaceae	<i>Diodia kuntzei</i> K.Schum.	Anf	E, I
Urticaceae	<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	Anf	E, I
Vitaceae	<i>Cissus spinosa</i> Cambess.	Em	I

Apêndice 2. Flora e formas de vida das espécies ocorrentes na lamina d'água e margem das 20 lagoas amostradas nas sub-regiões Abobral e Nhecolândia, Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brasil em dois ciclos hidrológicos (2012-2014).

Família	Espécie	Forma de Vida
Monilophyta		
Marsileaceae	<i>Marsilea deflexa</i> A. Braun	Flutuante fixa
Pteridaceae	<i>Ceratopteris pteridoides</i> (Hook.) Hieron.	Flutuante livre
Salviniaceae	<i>Azolla filiculoides</i> Lam.	Flutuante livre
	<i>Salvinia auriculata</i> Aubl.	Flutuante livre
	<i>Salvinia minima</i> Baker	Flutuante livre
Angiospermae		
Alismataceae	<i>Echinodorus cylindricus</i> Rataj	Emergente
	<i>Echinodorus longiscapus</i> Arechav.	Emergente
	<i>Echinodorus paniculatus</i> Micheli	Emergente
	<i>Echinodorus scaber</i> Rataj	Emergente
	<i>Helanthium tenellum</i> (Mart) ex Britton	Anfibia
	<i>Hydrocleys nymphoides</i> (Willd.) Buchenau	Flutuante fixa
	<i>Sagittaria guayanensis</i> Kunth	Flutuante fixa
Amaranthaceae	<i>Sagittaria montevidensis</i> Cham. & Schldl.	Emergente
	<i>Alternanthera aquatica</i> (D.Parodi) Chodat	Flutuante livre
Apocynaceae	<i>Amaranthus lividus</i> L.	Terrestre
	<i>Funastrum clausum</i> (Jacq.) Schltr.	Emergente
	<i>Rhabdadenia madida</i> (Vell.) Miers	Emergente
Araceae	<i>Thevetia bicornuta</i> Müll.Arg.	Emergente
	<i>Lemna aequinoctialis</i> Welw.	Flutuante livre
	<i>Pistia stratiotes</i> L.	Flutuante livre
Asteraceae	<i>Wolffia brasiliensis</i> Wedd.	Flutuante livre
	<i>Enydra radicans</i> (Willd.) Lack	Terrestre
	<i>Pluchea sagittalis</i> (Lam.) Cabrera	Terrestre
Cabombaceae	<i>Sphagneticola brachycarpa</i> DC.	Terrestre
	<i>Cabomba furcata</i> Schult. & Schult.f.	Submersa fixa
	<i>Cabomba haynesii</i> Wiersema	Submersa fixa
Cannaceae	<i>Canna glauca</i> L.	Anfibia
Cleomaceae	<i>Cleome affinis</i> DC.	Terrestre
Convolvulaceae	<i>Aniseia martinicensis</i> Moric.	Anfibia
	<i>Ipomoea carnea</i> Jacq.	Anfibia
	<i>Ipomoea rubens</i> Choisy	Terrestre
	<i>Merremia umbellata</i> (L.) Hallier f.	Emergente
Curcubitaceae	<i>Cayaponia podantha</i> Cogn.	Emergente
Cyperaceae	<i>Cyperus compressus</i> L.	Emergente
	<i>Cyperus digitatus</i> Roxb.	Anfibia
	<i>Cyperus esculentus</i> L.	Anfibia
	<i>Cyperus ferax</i> Rich.	Emergente
	<i>Cyperus gardneri</i> Nees	Epífita

Cont.

Cont.

	<i>Cyperus giganteus</i> Vahl	Emergente
	<i>Cyperus haspan</i> L.	Terrestre
	<i>Cyperus surinamensis</i> Rottb.	Terrestre
	<i>Eleocharis interstincta</i> (Vahl) Roem. & Schult.	Emergente
	<i>Eleocharis geniculata</i> (L.) Roem. & Schult.	Anfibia
	<i>Eleocharis minima</i> Kunth	Anfibia
	<i>Kyllinga odorata</i> Vahl	Terrestre
	<i>Oxycaryum cubense</i> (Poepp. & Kunth) Lye	Epífita
	<i>Scleria melaleuca</i> Rchb. ex Schltld. & Cham.	Emergente
Euphorbiaceae	<i>Caperonia castaneifolia</i> (L.) A.St.-Hil.	Emergente
Fabaceae	<i>Aeschynomene denticulata</i> Rudd	Emergente
	<i>Aeschynomene fluminensis</i> Vell	Emergente
	<i>Aeschynomene rudis</i> Benth.	Emergente
	<i>Aeschynomene sensitiva</i> Sw.	Emergente
	<i>Crotalaria micans</i> Link	Anfibia
	<i>Indigofera sabulicola</i> Benth.	Anfibia
	<i>Mimosa pellita</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	Anfibia
	<i>Mimosa pigra</i> L.	Anfibia
	<i>Mimosa polycarpa</i> Kunth	Anfibia
	<i>Mimosa weddelliana</i> Benth.	Anfibia
	<i>Senna aculeata</i> (Pohl ex Benth.) H.S.Irwin & Barneby	Anfibia
	<i>Senna alata</i> (L.) Roxb.	Anfibia
	<i>Senna obtusifolia</i> (L.) H.S.Irwin & Barneby	Anfibia
	<i>Senna occidentalis</i> (L.) Link	Anfibia
	<i>Senna pendula</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) H.S.Irwin & Barneby	Anfibia
	<i>Sesbania virgata</i> (Cav.) Pers.	Anfibia
	<i>Vigna longifolia</i> (Mart. ex Benth.) Verdc.	Emergente
Hydrocharitaceae	<i>Egeria najas</i> Planch.	Submersa fixa
	<i>Limnobium laevigatum</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Heine	Flutuante livre
	<i>Najas microcarpa</i> K.Schum.	Submersa fixa
Lentibulariaceae	<i>Utricularia gibba</i> L.	Submersa livre
	<i>Utricularia foliosa</i> L.	Submersa livre
Lythraceae	<i>Rotala ramosior</i> (L.) Koehne	Anfibia
Malvaceae	<i>Hibiscus furcellatus</i> Desr.	Anfibia
Marantaceae	<i>Thalia geniculata</i> L.	Anfibia
Nymphaeaceae	<i>Nymphaea amazonum</i> Mart. & Zucc.	Flutuante fixa
	<i>Nymphaea gardneriana</i> Planch.	Flutuante fixa
	<i>Nymphaea oxypetala</i> Planch.	Submersa fixa
	<i>Nymphaea prolifera</i> Wiersema	Flutuante fixa
Onagraceae	<i>Ludwigia decurrens</i> Walt.	Emergente
	<i>Ludwigia grandiflora</i> (Michx.) Zardini	Emergente
	<i>Ludwigia helminthorrhiza</i> (Mart.) H.Hara	Flutuante livre

Cont.

Cont.

	<i>Ludwigia lagunae</i> (Morong) H.Hara	Emergente
	<i>Ludwigia leptocarpa</i> (Nutt.) H.Hara	Emergente
	<i>Ludwigia octovalvis</i> (Jacq.)P.H. Raven	Emergente
	<i>Ludwigia sedoides</i> (Humb. & Bonpl.) H.Hara	Flutuante fixa
	<i>Ludwigia tomentosa</i> (Cambess.) H.Hara	Anfibia
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus fluitans</i> Benth. ex Müll.Arg.	Flutuante livre
Plantaginaceae	<i>Bacopa arenaria</i> Loefgr. & Edwall	Anfibia
	<i>Bacopa australis</i> V.C. Souza	Anfibia
	<i>Bacopa monnierioides</i> (Cham.) B.L. Rob.	Anfibia
	<i>Bacopa myriophylloides</i> (Benth.) Wettst.	Anfibia
Poaceae	<i>Andropogon bicornis</i> L.	Emergente
Polygonaceae	<i>Polygonum acuminatum</i> Kunth	Anfibia
	<i>Polygonum ferrugineum</i> Wedd.	Anfibia
	<i>Polygonum hispidum</i> Kunth	Anfibia
	<i>Polygonum hydropiperoides</i> Michx.	Emergente
	<i>Polygonum punctatum</i> Elliot	Anfibia
Pontederiaceae	<i>Eichhornia azurea</i> (Sw.) Kunth	Flutuante fixa
	<i>Eichhornia crassipes</i> (Mart.) Solms	Flutuante livre
	<i>Pontederia parviflora</i> Alexander	Emergente
	<i>Pontederia rotundifolia</i> L.f.	Flutuante fixa
	<i>Pontederia subovata</i> (Seub.) Lowden	Flutuante fixa
Portulacaceae	<i>Portulaca pilosa</i> L.	Terrestre
Rubiaceae	<i>Diodia kuntzei</i> K.Schum.	Anfibia
	<i>Pentodon pentandrus</i> (Schumach. & Thonn.) Vatke	Anfibia
Sphenocleaceae	<i>Sphenoclea zeylanica</i> Gaertn.	Emergente
Vitaceae	<i>Cissus erosa</i> Rich.	Emergente
	<i>Cissus spinosa</i> Cambess.	Emergente

Efeitos da dinâmica de inundação na diversidade funcional de comunidade de macrófitas aquáticas no Pantanal

Resumo

As variações ambientais podem atuar como filtro nas comunidades selecionando espécies que tendem a apresentar características funcionais semelhantes para sobreviver num dado ambiente. Compreender a variação dos atributos funcionais dos organismos auxilia no entendimento do ecossistema. No Pantanal as macrófitas aquáticas apresentam plasticidade fisiológica, morfológica e de história de vida que permitem a estas adaptarem-se à dinâmica da inundação. Com isso, objetivou-se avaliar se a diversidade funcional varia para a comunidade macrofítica entre as fases da inundação do Pantanal, observando se os fatores ambientais influenciam e se os traços que denotam adaptação estão associados às fases da inundação. Foram avaliados 11 traços morfológicos internos e externos de 73 espécies de macrófitas aquáticas da comunidade de lagoas. Em 20 lagoas realizou-se mensalmente o levantamento florístico das espécies dentro e na margem das lagoas e medidos os parâmetros da água durante dois anos englobando duas fases de inundação. Observou-se que a composição de espécies e grupos funcionais mudou ao longo das fases de inundação. A diversidade funcional foi menor na seca e aumentou ao longo do ciclo de inundação até a vazante, quando atingiu valores máximos. A seca agiu como um filtro selecionando apenas algumas espécies adaptadas e a vazante uma área de transição combinando condições favoráveis para as espécies de ambos os extremos (seca e cheia). Os fatores ambientais condicionam a distribuição das espécies e grupos funcionais da comunidade de macrófitas aquáticas. O traço que mais contribuiu para diferenciar os grupos funcionais foi a forma de vida. Conclui-se que os ambientes que sofrem alterações espaço-temporais suportam diferentes comunidades com características funcionais distintos através do espaço e do tempo.

Palavras-chave: Filtro ambiental; lagoas; seca; traços anatômicos; vazante.

Effect of flooding dynamics in the functional diversity of aquatic macrophyte community in the Pantanal wetland

Abstract

Environmental variations can act as a filter in communities selecting species. The species tend to have similar functional characteristics to survive in selective environment. Getting to know the variation of functional attributes of organisms helps us to understand their ecosystem. In the Pantanal the aquatic macrophytes have physiological and morphological plasticity and life history allow them to adapt to the flood dynamics. Thus, the objective was to evaluate the functional diversity varies for macrophytic community between the phases of the Pantanal flood, noting whether environmental factors influence and the traces that denote adaptation are associated with the phases of the flood. We evaluated 11 internal and external morphological traits of 73 species of aquatic macrophytes in ponds community. Twenty ponds was held on a monthly basis the floristic survey of species within and on the edge of ponds and measured water parameters for two years covering two phases of flooding. It was observed that the composition of species and functional groups moved along the flooding phases. The functional diversity was lower in dry and increased over the flood cycle to water recede, reached maximum values. Dry acted as a filter by selecting only a few adapted species and the water recede a transition area combining favorable conditions for the species of both extremes (dry and flood). Environmental factors influence the distribution of species and functional groups of macrophytes community. The trait that most contributed to differentiate the functional groups was the form of life. It is concluded that the environments they suffer from spatial and temporal changes support different communities with different functional characteristics across space and time.

Keywords: Anatomical traits; drought; environmental filter; ponds; water recede.

Introdução

As comunidades são determinadas por diversos fatores que incluem variações ambientais e características intrínsecas dos organismos. Espécies selecionadas pelos filtros abióticos que ocorrem em um mesmo local tendem a apresentar características funcionais semelhantes relacionadas, direta ou indiretamente, à sua capacidade de se dispersar, se estabelecer, crescer e persistir naquele ambiente (Héroult 2007).

Para a manutenção da biodiversidade ecossistêmica é preciso entender a organização e os processos que influenciam o estabelecimento das comunidades (McGill et al. 2006). Processos que envolvam a descrição de diferentes aspectos da estrutura de uma comunidade ou ecossistema necessitam de medidas que indiquem o quanto funcionalmente diversa ela é (Walker et al. 1999, Díaz & Cabido 2001, Petchey & Gaston 2002, Mason et al. 2003). Desta forma, medir a variação dos atributos funcionais de seus organismos prioriza a compreensão de sua função no ecossistema mais do que suas histórias evolutivas (Petchey & Gaston 2006). De acordo com essa abordagem, as comunidades são representadas pelo conjunto de atributos funcionais morfológicos, fisiológicos ou estruturais das espécies que resultam diretamente na aptidão de um organismo (Solbrig 1994, Cornelissen et al. 2003, Violle et al. 2007).

A diversidade funcional é um componente da biodiversidade que mede a extensão das diferenças ecológicas entre as espécies (Díaz & Cabido 2001, Hooper et al. 2002), auxiliando a compreensão dos padrões de coocorrência destas e regras de estruturação das comunidades dirigidas por características funcionais (Mason et al. 2007, Petchey et al. 2007, Gómez et al. 2010, Safi et al. 2011). Consideram-se informações que se relacionam com a capacidade das espécies em manterem suas populações em dada área, indicando como exploram os recursos do ambiente, a velocidade de crescimento populacional, a capacidade de dispersão e colonização, além da quantidade de recursos que as espécies podem adquirir (Sobral & Cianciaruso 2012). Diversos atributos têm sido propostos como bons preditores do funcionamento do ecossistema para comunidades vegetais, entretanto, para comunidade, de macrófitas aquáticas poucos traços foram definidos.

Para a adaptação à dinâmica sazonal do ambiente as plantas apresentam plasticidade fisiológica, morfológica, anatômica e de história de vida, permitindo que as mesmas cresçam e se reproduzam em ambientes variáveis espacial ou temporalmente (Kuiper & Kuiper 1988, Gratani et al. 2006, Gratani 2014). As plantas aquáticas

apresentam traços anatômicos que minimizam os efeitos das variações dos diferentes fatores ambientais, resultando em sucesso de colonização por essas espécies em ambientes aquáticos (Sculthorpe 1967), a exemplo das planícies de inundação. Além disso, as respostas anatômicas às variações ambientais recebem atenção especial (Morretes & Ferri 1959; Scremin-Dias et al. 2011) porque refletem adaptações morfológicas das espécies em relação aos filtros ambientais.

Dentre as áreas úmidas de grande importância no continente sul-americano, o Pantanal, que é considerada a maior área úmida contínua do planeta, é regulado pelos ciclos de inundações (Junk et al. 1989), evento natural que promove mudanças na estrutura e composição florística (Prado et al. 1994, Schessl 1999), principalmente em comunidades de macrófitas aquáticas. A diversidade das espécies varia entre os diferentes habitats dispostos ao longo do gradiente de inundação (Nunes da Cunha & Junk 2001, Silva et al. 2001). Assim, as oscilações sazonais dos níveis de inundação causadas por variação pluviométrica e mudanças na dinâmica dos sedimentos funcionam como um filtro ao estabelecimento e desenvolvimento das espécies de plantas (Collischonn et al. 2001, van Der Valk 1981), as quais enfrentam condições de extremo estresse hídrico, seja pela falta ou pelo excesso de água (Junk & Da Silva 1999). As mudanças provocadas pela inundação afetam a capacidade das plantas de sobreviverem em tais condições (Parent et al. 2008), sendo que a tolerância à inundação varia muito com a espécie e idade da planta, bem como com a duração do ciclo (Kozłowski 1997).

Visto que atributos funcionais compreendem aquelas propriedades que influenciam fortemente o desempenho da espécie no ambiente (McGill et al. 2006) e que as macrófitas aquáticas apresentam traços que conferem sua sobrevivência em ambientes aquáticos, ocorrendo também em solos livres de inundação, pretende-se avaliar se a diversidade funcional varia para a comunidade macrofítica entre as fases da inundação do Pantanal, utilizando traços morfológicos externos e internos das plantas que denotam adaptação a este tipo de ambiente. Testamos as hipóteses: 1. As comunidades apresentam diversidade funcional distinta entre fases da inundação, sendo maior na vazante; 2. Os parâmetros da água determinam os atributos funcionais das comunidades, principalmente a profundidade; e 3. Os traços morfológicos de adaptação das espécies ao ambiente estão associados às fases de inundação.

Métodos

A área de coleta contemplou 20 lagoas localizadas na área sul do Pantanal nas sub-regiões do Abobral e Nhecolândia (Silva & Abdon 1998), entre as coordenadas 19°24'21,89"S, 57°01'44,57"O, 92 m e 19°14'45,14"S, 57°02'18,00"O, 89 m. O clima da região é tropical subúmido – Aw (Koeppen 1948), com precipitação média anual entre 1.000 e 1.200 mm (Soriano et al. 2001). A inundação é do tipo monomodal coincidindo com a estação chuvosa (Hamilton et al. 1996), sendo duas estações observadas durante o ano, uma seca no período de abril a setembro e outra chuvosa de outubro a março (Abdon et al. 1998), sendo constituída de quatro fases hidrológicas: seca, enchente, cheia e vazante, com uma considerável variabilidade interanual nas inundações (Padovani 2010).

A coleta abrangeu as quatro fases da inundação (seca, enchente, cheia e vazante) durante dois anos (2012-2014), as quais foram definidas conforme o observado em campo. Em 20 lagoas realizou-se mensalmente o levantamento florístico (observando a presença e ausência das espécies dentro e na margem das lagoas), assim como a coleta de parâmetros da água (pH, condutividade, temperatura, transparência e profundidade). O material biológico para estudo florístico e as espécies foram identificadas e caracterizadas em relação aos atributos funcionais morfológicos externos e internos qualitativos importantes para a adaptação ao ambiente aquático, seguindo o protocolo elaborado por Cornelissen et al. (2003), pelo qual certas características ecofisiológicas das espécies de plantas podem ser inferidas através de suas características morfológicas.

Mediu-se 11 atributos funcionais relacionados a processos fisiológicos ou ecossistêmicos: posição dos estômatos; presença de aerênquima nos tecidos; presença de tricomas no limbo; presença de tricomas no pecíolo; presença de raiz adventícia; resistência à seca; história de vida; formas de vida; tipo de propagação vegetativa; presença de heterofilia; e presença de espinhos (descritos na Tabela 1). Os atributos tipo de propagação vegetativa, resistência à seca e história de vida foram baseados em Pott & Pott (1994, 2000). As formas de vida seguiram a classificação de Irgang et al. (1984) e Tur (1972). A identificação das espécies foi fundamentada em Pott & Pott (1994, 2000), com nomenclatura atualizada conforme Flora do Brasil (Forzza et al. 2010). A listagem das espécies seguiu a proposta de classificação das famílias reconhecidas pelo APG III (2009).

Análises

Para testar se a composição específica variou em relação às quatro fases da inundação (seca, enchente, cheia e vazante), utilizou-se uma análise de variância multivariada permutacional baseada na matriz de distância de Bray-Curtis entre as lagoas. Nessa análise foram realizadas 999 permutações na matriz de espécies por sítios e comparou-se a distribuição das diferenças aleatórias com o tamanho da diferença observada entre as fases. Foi utilizada também uma análise de correspondência canônica com as fases como fator (Legendre & Legendre 2012). Calculou-se o volume convexo das réplicas em cada fase, ou seja, o menor volume que contenha todas as amostras de uma dada fase, e plotou-se como polígonos no diagrama de ordenação para visualizar as diferenças entre as fases: quanto mais sobrepostos forem os polígonos, mais parecida é a composição específica entre as fases. As funções do pacote *vegan* para o ambiente computacional R (Oksanen et al. 2013) utilizadas foram: *adonis* para realizar a análise de variância multivariada permutacional; *CCA* para a análise de correspondência canônica; e *ordihull* para calcular o volume convexo.

Construiu-se uma matriz de dissimilaridade entre as espécies, baseada nos atributos de cada espécie utilizando a distância de Gower. A partir dessa matriz, foi usada a análise de agrupamento pelo método UPGMA (Unweighted Pair – Group Methods Using Arithmetic Average) para formar grupos de acordo com a semelhança entre as espécies quanto aos atributos. Posteriormente foram separados os grupos a 0,5 de dissimilaridade e utilizado uma árvore de classificação para indicar quais atributos separam as espécies nos grupos.

Com base nos atributos funcionais e na matriz de frequência das espécies por sítio, calculou-se a dispersão funcional (FDis) de cada lagoa em cada coleta (Laliberté & Legendre 2010). A FDis é uma medida de quão bem dispersas estão as espécies no multi-espaco dos traços funcionais, com valores maiores indicando presença de indivíduos mais diferentes funcionalmente nas lagoas (Laliberté & Legendre 2010). Utilizamos análise de variância seguida de teste Tukey para testar se a dispersão funcional diferiu entre as fases de inundação.

Para avaliar se os parâmetros da água apresentaram diferenças entre os meses utilizou-se Rayleigh Test (Z) ($\alpha = 0,05$).

Para testar a associação dos traços funcionais das espécies com as características ambientais foi usado a análise RLQ, um método de ordenação que relaciona a matriz

ambiental (R) com a matriz funcional (Q) por meio da matriz florística (L) (Dolédéc et al. 1996): A matriz R é a matriz ambiental, com características ambientais nas colunas e os sítios nas linhas; a matriz L é a matriz florística com os sítios nas linhas e as espécies nas colunas; e a matriz Q é a matriz funcional com as espécies nas linhas e as características funcionais nas colunas. A análise RLQ consiste de três ordenações: a primeira é uma análise de correspondência baseada na matriz florística; a segunda uma análise de componentes principais baseada na matriz de variáveis ambientais ponderando os sítios pelo peso das linhas da análise de correspondência anterior; e a terceira uma análise de componentes principais baseada na matriz de traços funcionais ponderando as espécies pelo peso das colunas da análise de correspondência. Por fim relacionamos as três ordenações, analisando a co-inércia das matrizes R e Q por meio da tabela de contingência L, utilizando o pacote ade4. Testou-se a dependência da distribuição das espécies nas lagoas em relação às condições ambientais e aos traços funcionais por meio de permutações. Todos os testes realizados na plataforma R.

Tabela 1. Lista dos traços morfológicos estudados para as 64 espécies de macrófitas aquáticas amostradas nas 20 lagoas do Pantanal no período 2012-2014. Descrição: Ad = adaxial; An = anfiestomática; A = anfíbia; E = emergente; FF = flutuante fixa; FL = flutuante livre; SF = submersa fixa; SL = submersa livre; Ep = epífita; Est = estolão; Riz = rizoma; Frag = fragmentação; Estaq = estaquia; M = muda; 1 = presente; 0 = ausente.

Traço funcional	Descrição	Processo fisiológico e ecossistêmico relacionado
Posição estômatos	Ad/An/0	¹ Condutância de CO ₂
Aerênquima	1/0	² Armazenamento/transporte de O ₂
Tricomas	1/0	³ Herbívoros/radiação UV; transpiração/calor
Raiz adventícia	1/0	⁴ Transporte; absorção; hormônios; armazenamento O ₂
Resistência à seca	1/0	⁵ Sobrevivência no ambiente
História de vida	Anual/Perene	⁶ Persistência da população
Formas de Vida	A/E/FF/FL/SF/SL/Ep/M	⁷ Adaptação ecofisiológica
Propagação	Est/Riz/Frag/Estaq	⁸ Recuperação após perturbações ambientais
Heterofilia	1/0	⁹ Adaptações à flutuação dos níveis de água
Espinhas	1/0	¹⁰ Defesa contra herbivoria

¹(Mott et al. 1982, Parkhurst 1978); ²(Fahn 1990, Williams & Barber 1961); ³(Mauseth 1988, Haberlandt 1990); ⁴(Vartapetian & Jackson 1997); ⁵(Cronk & Fennessy 2001); ⁶(Pérez-Harguindeguy et al. 2013); ⁷(Pérez-Harguindeguy et al. 2013); ⁸(Klimes & Klimesová 2005); ⁹(Cronk & Fennessy 2001); ¹⁰(Cronk & Fennessy 2001).

Resultados

No total foram amostradas 73 espécies pertencentes a 24 famílias, sendo que Fabaceae (15), Onagraceae (8) e Alismataceae (7) apresentaram mais espécies

(Apêndice 1). As espécies que ocorreram em todas as lagoas foram *Ludwigia leptocarpa* (Nutt.) H. Hara, *Mimosa pigra* L. e *Mimosa weddelliana* Benth., 56 espécies ocorreram em todas as fases da inunda o, em pelo menos um m s da fase.

A composi o espec fica das lagoas variou entre as fases de inunda o ($F = 11,18$; $P = 0,001$), com maiores diferen as entre as fases de seca e cheia e com grande sobreposi o entre as fases de vazante e enchente com a fase de cheia (Figura 1).

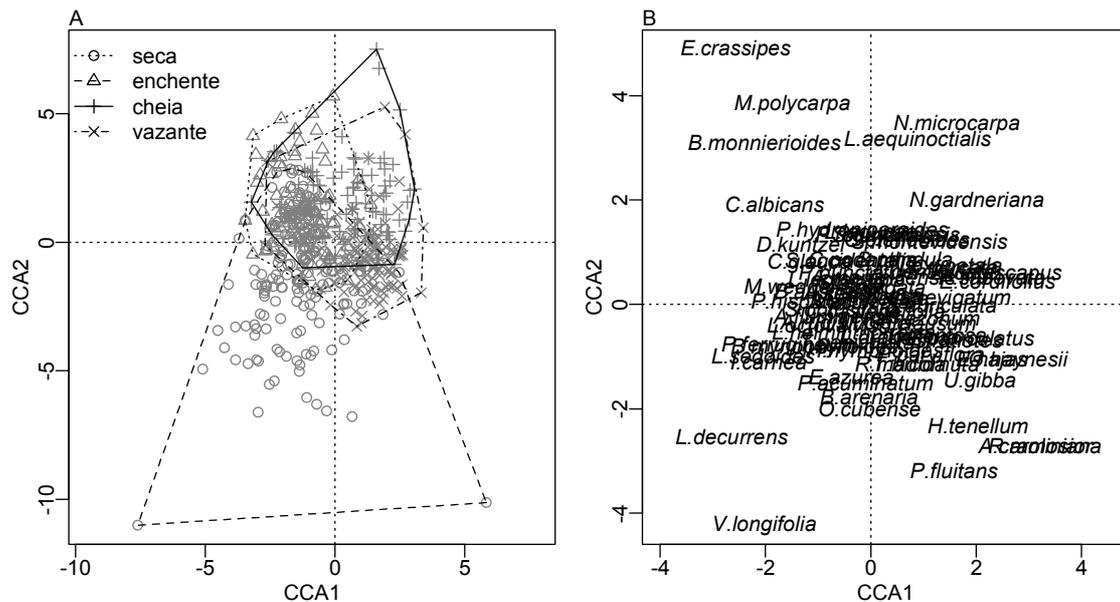


Figura 1. Diagrama de ordena o de an lise de correspond ncia can nica. Os s tios est o divididos nas quatro fases de inunda o (A) e distribui o das esp cies (B).

O agrupamento das esp cies com um corte a 0,5 de dissimilaridade produz cinco grupos (Figura 2A). Pela an lise de classifica o, plantas com forma de vida anf bia ou emergente pertencem ao grupo A se tiverem resist ncia   seca ou tricomas no limbo ($RS > 0,5$ e $TL > 0,5$); e pertencem ao grupo E se n o tiverem estes tra os (RS e $TL < 0,5$). J  outras formas de vida pertencem ao grupo C, se n o possuirem est matos; ou ao grupo E se os possuirem. Os grupos B e D s o muito pequenos para entrar na an lise, entretanto o grupo B   caracterizado por forma de vida flutuante livre, tricomas no limbo, resist ncia   seca e est matos adaxiais; e o grupo D por ra zes advent cias (Figura 2B).

A dispers o funcional foi diferente entre as fases ($F = 12,72$; $P < 0,001$) sendo menor na fase de seca e aumentando at  a fase de vazante (Figura 3).

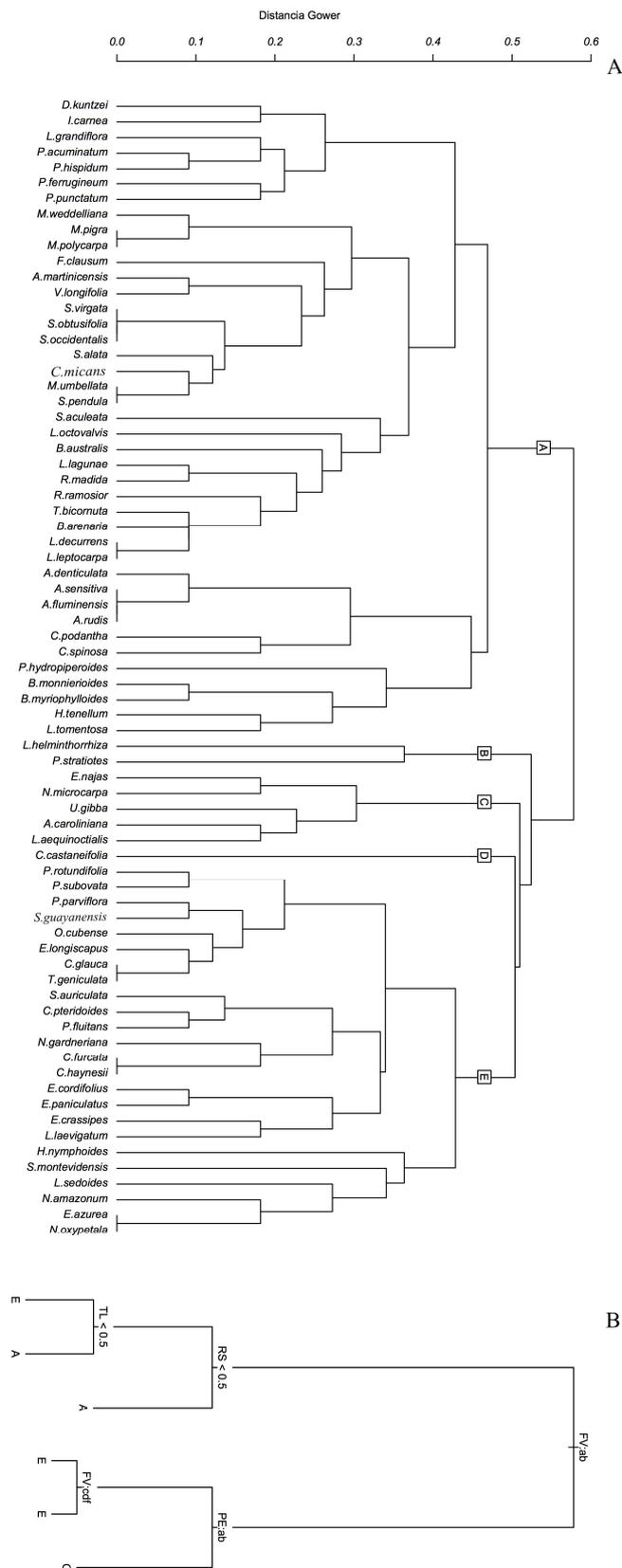


Figura 2. (A) Dendrograma de dissimilaridade entre as espécies e (B) classificação dos grupos formados a 0,5 de dissimilaridade de acordo com os traços. FV= forma de vida (a= anfíbia, b= emergente, c= epífita, d= flutuante fixa, e= flutuante livre, f= submersa fixa, g= submersa livre); PE = posição do estômato (a= adaxial, b= anfiestomática, c= ausente); RS = resistência à seca; TL = tricoma no limbo.

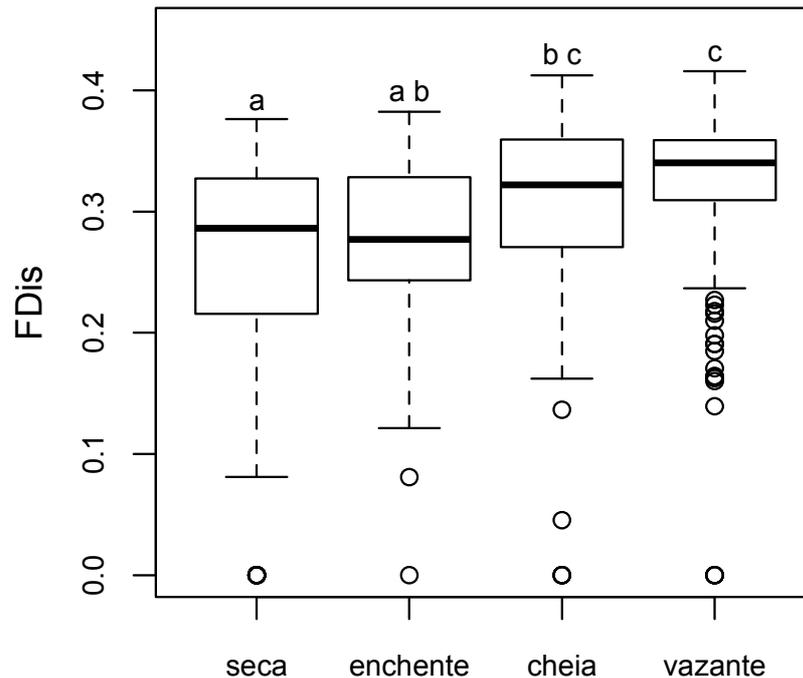


Figura 3. Dispersão funcional em relação às fases de inundação. Letras iguais indicam que não houve diferenças significativas pelo teste de Tukey ($\alpha = 0,05$).

A distribuição das espécies nas lagoas está associada às condições ambientais ($p < 0,001$) e também aos traços funcionais ($p = 0,003$) (Apêndices 2, 3 e 4).

O primeiro eixo do RLQ explicou 78,64% da variação, relacionando-se: positivamente com profundidade e transparência, bem como com plantas flutuantes fixas com propagação vegetativa por rizomas (Figura 4A), tais como *Nymphaea amazonum* e *Nymphaea oxypetala* (Apêndice 5A); e negativamente com condutividade, assim como com plantas anfíbias, propagação por estaquia ou muda e com resistência à seca (Figura 4A), tais como *Senna obtusifolia*, *Senna pendula*, e *Sesbania virgata*. O segundo eixo do RLQ explicou 13,12% e esteve relacionado: positivamente com condutividade e profundidade, bem como com plantas flutuantes livres ou submersas com propagação por fragmentação (Figura 4B), tais como *Lemna aequinoctialis* e *Egeria najas* (Apêndice 5B); e negativamente com temperatura e plantas emergentes, propagação por estolão (Figura 4B), tais como *Ipomoea carnea*, *Aeschynomene fluminensis*, *Aeschynomene rudis*, e *Aeschynomene sensitiva*.

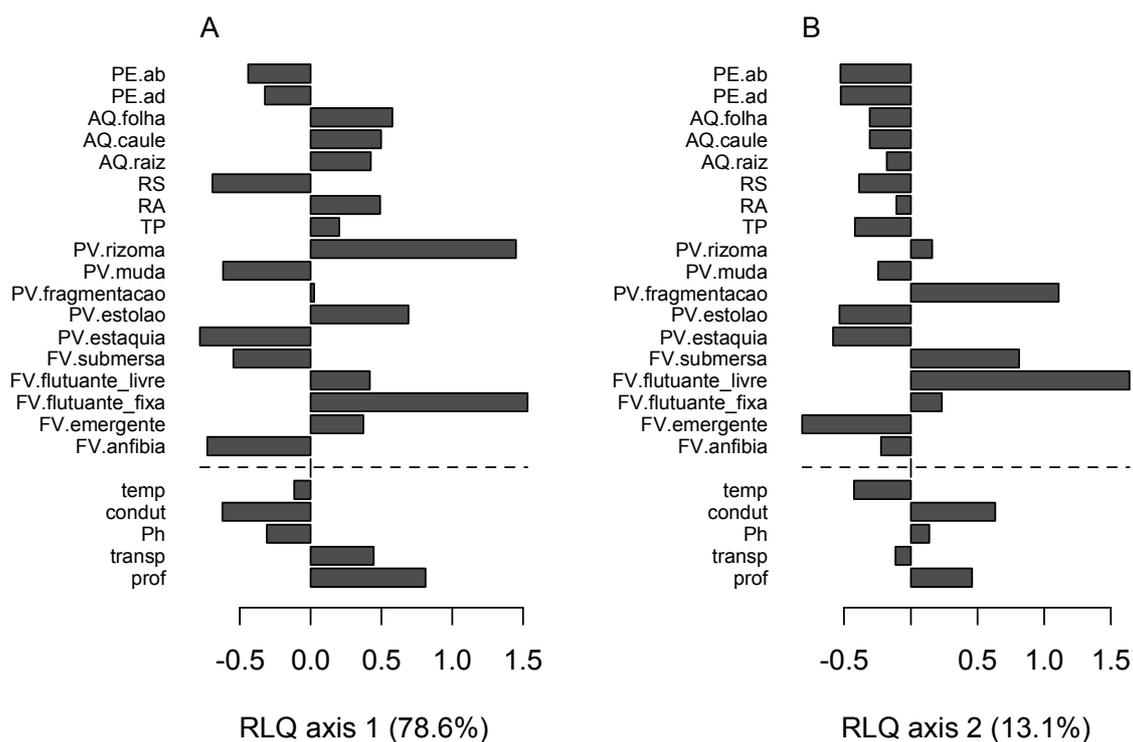


Figura 4. Parâmetros da água e traços funcionais das espécies de macrófitas aquáticas em relação aos eixos 1 (A) e 2 (B) da análise RLQ. FV = forma de vida; PE = posição do estômato (ad = adaxial, ab = abaxial); AQ = aerênquima; RS = resistência à seca; RA = raiz adventícia; TP = tricoma no limbo; PV = propagação vegetativa.

Discussão

A variação mais intensa na composição das espécies ocorreu principalmente entre as fases de seca e cheia. A substituição de espécies observada durante o ciclo de inundação modifica a dominância no ambiente ao longo do tempo, respondendo ao processo sazonal da variação do nível da água. Algumas espécies predominando na seca, como *Crotalaria micans* e *Bacopa arenaria*, outras adaptadas a baixos níveis de água, como *Polygonum acuminatum* e *Thalia geniculata*, e aquelas essencialmente aquáticas, como *Pistia stratiotes* e *Limnobium laevigatum*. Esta alternância na composição de espécies, resultado da sazonalidade, é fundamental para a definição da diversidade regional (Fernández-Aláez et al. 1999, Mormul et al. 2015). Entretanto existe uma sobreposição das fases vazante, enchente e cheia, principalmente por estas serem sequenciais, e por apresentarem água, sendo um fator importante para o estabelecimento e crescimento das espécies essencialmente aquáticas, o que aumenta a similaridade entre a composição da flora destas. Já na fase seca, com a diminuição da coluna de água, somente as macrófitas aquáticas anfíbias permanecem se estabelecendo

no solo livre de inundação. Estas variações das espécies são explicadas pelo grupo funcional que cada espécie apresenta. Portanto, o regime dos pulsos de inundações funciona como um filtro dinâmico, permitindo que algumas espécies ocorram em pelo menos uma das estações recolonizando as lagoas após as modificações sazonais no habitat.

A disponibilidade de nichos provavelmente está afetando a composição das espécies. O pulso de inundação cria diferentes nichos durante a fase da seca, como observado neste estudo, com a existência de pequenas manchas de água e de lama distribuídas na planície seca. Entretanto ocorreu a homogeneização durante a cheia, igualando o ambiente. Este aumento das conexões entre as lagoas menores durante a enchente e a cheia foi observado em outros estudos (Junk et al. 1989, Thomaz et al. 2007, Junk et al. 2012, Chaparro et al. 2014). Enquanto que na vazante, observa-se que a planície torna-se mais heterogênea, com lagoas de variadas profundidades e planície com correnteza. Ambientes mais heterogêneos disponibilizam mais recursos, acarretando em maior número de nichos, suportando maior diversidade de espécies (MacArthur & MacArthur 1961). Assim, a mudança na heterogeneidade também influencia a dinâmica e composição das comunidades (Vivian-Smith 1997, Durães et al. 2005).

No agrupamento das espécies segundo os traços mais fortes, o maior grupo (A) foi caracterizado por espécies anfíbias e emergentes com resistência à seca, constituído por espécies mais relacionadas a esta fase, como, por exemplo, *L. decurrens* e *Vigna longifolia*. Além disso, espécies deste grupo possuem tricomas que auxiliam no combate à perda de água, outro traço que confere resistência à seca. Espécies anfíbias apresentam grande amplitude de nicho, pois possuem plasticidade em mudar sua morfologia externa e interna, sobrevivendo por um determinado tempo nesta fase. As alterações na morfologia dos tecidos minimizam os efeitos de diferentes fatores ambientais, facilitando a colonização por estas espécies (Sculthorpe 1967, Ridge 1987, Scremin-Dias et al. 2011). Já o segundo maior grupo (E), que não apresentou o traço tricomas no limbo, assim como resistência à seca, é composto por espécies mais relacionadas à fase da cheia como, por exemplo, *L. laevigatum* e *N. gardneriana*. Estas espécies possuem um nicho mais restrito, necessitando de água para a sustentação dos seus tecidos e para a propagação. A composição dos outros três grupos funcionais esteve relacionada à fase de vazante. Dessa forma, a substituição de espécies entre as fases ocorreu

paulatinamente em resposta à diminuição do nível da água, resultando em alteração dos grupos funcionais predominantes. O grupo C foi caracterizado por espécies com traço de ausência de estômatos, como, por exemplo, *Utricularia gibba* e *Najas microcarpa*, pelo fato dessas plantas estarem em contato direto com a água, de onde obtêm carbono utilizado na fotossíntese, ou espécies com folhas minúsculas como *Lemna* sp. e *Azolla* sp.. Os grupos funcionais apresentam características que otimizam a percepção de mudanças ambientais, agregando organismos que afetam de modo similar o ambiente ou apresentam uma resposta similar às mesmas variações ambientais (Mioduski & Moro 2011). Desta forma, o peso do ambiente contra a história de vida varia com a espécie (Capers et al. 2010) ou formas funcionais das plantas (Akasaka & Takamura 2011).

Observou-se que o traço que mais contribuiu para diferenciar os grupos funcionais foi a forma de vida, sendo anfíbia a mais abundante em todas as fases da inundação (cerca de 40%), presente nos dois maiores grupos funcionais. Este traço foi usado como um indicador da diversidade funcional por Michelan et al. (2010) e representa adaptações às condições ambientais prevalentes (Mioduski & Moro 2011). Plantas anfíbias garantem a manutenção da comunidade ao longo das mudanças resultantes da inundação. Por outro lado, outras formas de vida foram favorecidas na fase da vazante, que combina as condições favoráveis, sem os impactos negativos da seca e da cheia, principalmente para as submersas. Para as plantas submersas, o rebaixamento da água que ocorre na vazante fornece oxigênio para o sedimento, promovendo o estabelecimento (van Geest et al. 2007). Assim, a mudança estacional permite a ocorrência de mais espécies por repartição temporal de nicho.

A baixa diversidade funcional na fase de seca pode estar relacionada ao ciclo de seca mais prolongada (2012-2013), favorecendo o desenvolvimento das espécies terrestres e delimitando o aparecimento de espécies aquáticas que não apresentam as características funcionais que lhes permitem habitar sob o efeito dessa pressão. O fato de a vazante apresentar a maior diversidade funcional resulta do processo de colonização por espécies que se estabeleceram na cheia, e por aquelas que foram se estabelecendo durante o recuo do nível d'água nesta fase o que foi tornando esta fase similar a um "ecótono", onde são agregadas várias espécies das diferentes fases aumentando a diversidade funcional. Esta fase permite a coexistência de espécies que apresentam estratégias ecológicas diferentes e que conseqüentemente exploram nichos distintos. Rebellato et al. (2012) observaram que alternâncias de longa duração entre as

fases de seca e cheia, aliadas à suas imprevisibilidades interanuais, podem propiciar comunidades vegetais com elevada diversidade funcional. A perturbação por inundação fornece múltiplas oportunidades de partilha de recursos, suportando as espécies com uma maior diversidade de traços (Schoener 1974).

Em ambientes com limitações de disponibilidade de recursos há restrição na variação dos atributos capazes de conferir maior aptidão aos organismos, o que acaba selecionando plantas mais eficientes na utilização do recurso disponível. A baixa disponibilidade de recursos provenientes da seca restringe o estabelecimento de plantas com alta exigência hídrica para sobreviver, enquanto ambientes ricos em recursos, como a água, acabam privilegiando plantas com baixos níveis de exigências deste. Este fator resulta na formação de comunidades com espécies portadoras de diferentes características quanto à utilização dos recursos disponíveis, resultando em uma maior diversidade funcional. Na vazante, as espécies com diferentes formas de vida distribuem-se em relação à profundidade da água de forma a não competirem entre si e, por este motivo, na cheia e vazante mais combinações de traços puderam ocorrer, pois uma ampla gama de recursos está sendo mais bem utilizada. Neste aspecto, pode-se afirmar a inundação seleciona as espécies que possuem atributos de resistência e plasticidade para permanecer no ambiente alagado e com variação nos níveis de água.

Indivíduos da mesma espécie que crescem em lagoas com água e lama podem variar quanto às suas características funcionais, levando comunidades com composição similar a apresentar diversidade funcional diferente, fato explicado pela elevada plasticidade fenotípica de indivíduos da mesma espécie. Espécies como *Ludwigia grandiflora* e *Ludwigia helminthorrhiza* que apresentaram atributos morfológicos diferentes como, por exemplo, algumas características anatômicas: presença ou ausência de raiz respiratória e aerênquima nos tecidos, em resposta aos ambientes com e sem água. Estas características permitem a sobrevivência das plantas em áreas úmidas, superando as restrições impostas pela redução periódica do oxigênio (Junk & Piedade 1997). Um único genótipo produz diferentes fenótipos em diferentes ambientes, dentro da lagoa, na margem, ou no seco. O benefício desta plasticidade é a habilidade de combinar fenótipo-ambiente, variando em diferentes ambientes, ao invés de produzir um único fenótipo (Boschilia et al. 2006).

No primeiro eixo do RLQ (78,6%) houve relação positiva dos parâmetros profundidade e transparência da água com o traço flutuante fixa. Espécies flutuantes

fixas apresentam plântulas submersas que necessitam de transparência para desenvolver. Além disso, a profundidade não é um empecilho para o desenvolvimento destas, pois alongam o pecíolo com o aumento da profundidade da água. Fato descrito por outros autores (Wooten 1986, Armstrong et al. 1994, Lenssen et al. 1998, Paillisson & Marion 2006, Cassol et al. 2008). Os traços aerênquima e propagação vegetativa através de rizomas foram observados nestas formas de vida, e são traços adaptativos para mantê-las vivas em solos inundados e para seu estabelecimento após a seca, apresentando uma relação indireta com os parâmetros. Complementando, o traço forma de vida anfíbia e condutividade também foram relacionados. O fato de espécies com esta forma de vida não dependerem totalmente da água para sobreviver, facilita a permanência destas em águas baixas com condutividade alta, e por apresentarem os traços resistência à seca e forma de propagação por estaquia, conseqüentemente houve correlação com a condutividade. Com isso, a maior condutividade não tem efeito direto nos traços, sendo apenas uma coincidência de lagoas apresentarem águas baixas e a condutividade aumentar por causa do efeito de concentração dos sólidos em suspensão. Com isso, um traço importante é a resistência à seca, apresentado pelas espécies anfíbias *Senna aculeata* e *Mimosa pigra*, que permanecem no ambiente sem água, e muitas vezes se propagam rebrotando partes da planta. Estas macrófitas apresentam maior amplitude ecológica, podendo retirar os nutrientes necessários ao seu desenvolvimento da coluna d'água e também do sedimento (Gopal & Chamanlal 1991, Carr et al. 1997).

No segundo eixo do RLQ (13,1%), podemos notar a relação positiva entre o traço flutuante livre, propagação por fragmentação e condutividade. Novamente existe uma relação indireta com a condutividade, pois espécies desta forma de vida ocupam profundidades da água baixas que ocorrem na vazante, onde se fragmentam para ocupar a lamina d'água. Observa-se também que o traço emergente e todos os traços atrelados a este, está relacionado com a temperatura da água. A produtividade de espécies flutuantes e emergentes está diretamente relacionada ao aumento da temperatura (Menendez & Peñuelas 1993, Menendez & Sanchez 1998), pois os processos metabólicos ocorrem em maior intensidade (Larcher 2000). Como observado por Mormul et al. (2010), os fatores ambientais determinam a distribuição das espécies e dos grupos funcionais de macrófitas aquáticas.

Agregar traços morfológicos de adaptação nestas análises foi importante, principalmente, por ser possível relacioná-los com o ambiente preferencial de

desenvolvimento da espécie. Sabe-se que a distribuição das macrófitas no Pantanal é heterogênea, havendo espécies exclusivas de certos habitats ou totalmente generalistas (Pott & Pott 2000). Esta plasticidade junto à história de vida permite que as plantas cresçam e se reproduzam em ambientes espacial ou temporalmente variáveis (Kuiper & Kuiper 1988), favorecendo a manutenção de nichos distintos, cuja predominância varia ao longo de um ciclo sazonal. A perturbação conduz a alterações na diversidade funcional que em determinadas condições se traduz na sua diminuição, com consequente perda de funções das comunidades (Mayfield et al. 2010) e que resulta na perda de resiliência dos ecossistemas devido à homogeneização funcional (Laliberté et al. 2010).

Conclui-se que o pulso de inundação condiciona os grupos funcionais das comunidades nas lagoas nas diferentes fases da inundação, resultado da adaptação das plantas para a sobrevivência num ambiente com diferentes parâmetros da água. A seca é considerada um filtro ambiental e leva ao recuo da diversidade funcional da comunidade, entretanto, a vazante é a fase mais diversa funcionalmente, mantendo o sistema com espécies que apresentam alto nível de plasticidade fenotípica resultante do processo da evolução adaptativa e que se encontra ativo.

Literatura citada

- Abdon MM, Silva JSV, Pott VJ, Pott A & Silva MP. 1998. Utilização de dados analógicos do Landsat-Tm na discriminação da vegetação de parte da sub-região da Nhecolândia no Pantanal. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 33: 1799-1813.
- Akasaka M & Takamura N. 2011. The relative importance of dispersal and the local environment for species richness in two aquatic plant growth forms. *Oikos* 120: 38-46.
- APG III (Angiosperm Phylogeny Group). 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 105-121.
- Armstrong W, Brendle R & Jackson MB. 1994. Mechanisms of flood tolerance in plants. *Acta Botanica Neerlandica* 43: 307-358.
- Boschilia SM, Thomaz SM & Piana PA. 2006. Plasticidade morfológica de *Salvinia herzogii* de La Sota em resposta à densidade populacional. *Acta Scientiarum Biological Sciences* 28(1): 35-39.
- Capers RS, Selsky R & Bugbee GJ. 2010. The relative importance of local conditions and regional processes in structuring aquatic plant communities. *Freshwater Biology* 55: 952-966.
- Carr GM, Duthie HC & Taylor WD. 1997. Models of aquatic plant productivity: a review of the factors that influence growth. *Aquatic Botany* 59(3-4): 195-215.
- Cassol B, Agostinetto DI & Mariath JEA. 2008. Análise morfológica de *Sagittaria montevidensis* desenvolvida em diferentes condições de inundação. *Planta Daninha*, 26(3): 487-496.
- Chaparro G, Fontanarrosa MS, Schiaffino MR, Pinto PD & O'Farrell I. 2014. Seasonal-dependence in the responses of biological communities to flood pulses in warm temperate floodplain lakes: implications for the "alternative stable states" model. *Aquatic Sciences* 76(4): 579-594.
- Collischonn W, Tucci CEM & Clarke RT. 2001. Further evidence of changes in the hydrological regime of the river Paraguay: part of a wider phenomenon of climate change? *Journal of Hydrology* 245: 218-238.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, Ter Steege H, Morgan HD, van der Heijden MGA, Pausas JG & Poorter H. 2003. Handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- Cronk JK & Fennessy MS. 2001. *Wetland plants: biology and ecology*. Lewis Publishers, New York, 462 pp.
- Díaz S & Cabido M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16(11): 646-655.
- Dolédec S, Chessel D, ter Braak CJF & Champely S. 1996. Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics* 3: 143-166.
- Durães R, Martins WP & Vaz-de-Mello FZ. 2005. Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) assemblages across a natural forest-cerrado ecotone in Minas Gerais, Brazilian Neotropical Entomology 34: 721-731.
- Fahn A. 1990. *Plant anatomy*. 4 ed., Pergamon Press, Oxford, 588 pp.
- Fernández-Aláez C, Fernández-Aláez M & Bécares E. 1999. Influence of water level fluctuation on the structure and composition of the macrophyte vegetation in two small temporary lakes in the northwest of Spain. *Hydrobiologia* 415: 155-162.
- Forzza RC et al. 2010. Introdução. Lista de Espécies da Flora do Brasil. Rio de Janeiro Botanical Garden. (30 May 2010; <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2010>)
- Gómez JP, Bravo GA, Brumfield RT, Tello JG & Cadena CD. 2010. A phylogenetic approach to disentangling the role of competition and habitat filtering in community assembly of Neotropical forest birds. *Journal of Animal Ecology* 79(6): 1181-1192.

- Gopal B & Chamanlal L. 1991. Distribution of aquatic macrophytes in polluted water bodies and their bioindicator value. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 24: 2125-2129.
- Gratani L, Covone F & Larcher W. 2006. "Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the Mediterranean maquis". *Trees-Structure and Function* 20(5): 549-558.
- Gratani L. 2014. *Plant Phenotypic Plasticity in Response to Environmental Factors*. Hindawi Publishing Corporation *Advances in Botany*, 17 pp.
- Haberlandt G. 1990. *Physiological plant anatomy*. New Delhi: Today & Tomorrow's, 777 pp.
- Hamilton SK, Sippel SJ & Melack JM. 1996. Inundation patterns in the Pantanal wetland of South America determined from passive microwave remote sensing. *Archives of Hydrobiology* 137: 1-23.
- Hérault B. 2007. Reconciling niche and neutrality through the emergent group approach. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9: 71-78.
- Hooper DU, Solan M, Symstada AJ, Diaz S, Gessner MO & Buchmann N. 2002. Species diversity functional diversity and ecosystem functioning. In: *Biodiversity and ecosystems functioning: synthesis and perspectives* (Eds. M Loreau, S Naeen & P Inchausti), pp. 195-208. Oxford University Press, Oxford.
- Irgang BE, Pedralli G & Waechter JL. 1984. Macrófitos aquáticos da Estação Ecológica do Taim, Rio Grande do Sul, Brasil. *Roesslária* 6(1): 395-404.
- Junk WJ, Bayley PB & Sparks RS. 1989. The food pulse concept in river-foodplain systems. *Canadian Journal of Fishers and Aquatic* 106: 110-127.
- Junk WJ & Piedade MT. 1997. Plant life in the floodplain with special reference to herbaceous plants. In: *The Central Amazon Floodplain* (Ed. WJ Junk), pp. 147-181. Springer-Verlag, New York.
- Junk WJ & Da Silva CJ. 1999. O conceito do pulso de inundação e suas implicações para o Pantanal de Mato Grosso. In: *Anais do II Simpósio sobre Recursos Naturais e Sócio-econômicos do Pantanal, Manejo e Conservação*, pp.17-28. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa-CPAP), Corumbá, 537 pp.
- Junk WJ, Piedade MTF, Schongart J & Wittmann F. 2012. A classification of major natural habitats of Amazonian white-water river floodplains (varzeas). *Wetlands Ecology and Management* 20(6): 461-475.
- Klimeš L & Klimešová J. 2005 Clonal traits. In: *The Leda traitbase collecting and measuring standards of life-history traits of the Northwest European flora* (Eds. IC Knevel, RM Bekker, D Kunzmann, M Stadler & K Thompson), pp. 66-88. LEDA Traitbase project, University of Groningen, Community and Conservation Ecology group.
- Koepfen W. 1948. *Climatologia: con un estudio de los climas de la Tierra*. Ciudad de México: FCE, 87 pp.
- Kozłowski TT. 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiology Monograph* 1: 1-29.
- Kuiper D & Kuiper PJC. 1988. "Phenotypic plasticity in a physiological perspective". *Acta Oecologica Oecologia Plantarum* 9: 43-59.
- Laliberté E & Legendre P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91: 299-305.
- Larcher W. 2000. *Ecofisiologia Vegetal*. RiMa. São Carlos. 531p.
- Legendre P & Legendre LF. 2012. *Numerical ecology*, vol. 24. Elsevier.
- Lenssen JPM, Tendolle GE & Blom CWPM. 1998. The effect of flooding on the recruitment of reed marsh and tall forb plant species. *Plant Ecology* 139(1): 13-23.
- MacArthur RH & MacArthur JW. 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42: 594-598.
- Mason NWH, MacGillivray K, Steel JB & Wilson JB. 2003. An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science* 14: 571-578.
- Mason NWH, Lanoiselée C, Mouillot D, Irz P & Argillier C. 2007. Functional characters combined with null models reveal inconsistency in mechanisms of species turnover in lacustrine fish communities. *Oecologia* 153(2): 441-452.
- Mauseth JD. 1988. *Plant anatomy*. Benjamin/Cummings, California. Menlo Park.

- McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E & Westoby M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 178-185.
- Menendez M & Sanches A. 1998. Seasonal variations in P-I responses of *Chara hispida* L. and *Potamogeton pectinatus* L. from stream Mediterranean ponds. *Aquatic Botany* 61: 1-15.
- Menendez M & Peñuelas J. 1993. Seasonal photosynthetic and respiratory responses of *Ruppia cirrhosa* (PETAGNA) GRANDE to changes in light and temperature. *Archiv für Hydrobiologie* 129(2): 221-230.
- Michelan TS, Thomaz SM, Mormul RP & Carvalho P. 2010. Effects of an exotic invasive macrophyte (tropical signal grass) on native plant community composition, species richness and functional diversity. *Freshwater Biology* 55: 1315-1326.
- Mioduski J & Moro RS. 2011. Grupos funcionais da vegetação campestre de Alagados, Ponta Grossa, Paraná. *Iheringia Série Botânica* 66: 241-256.
- Mormul RP, Ferreira FA, Michelan TS, Carvalho P, Silveira MJ & Thomaz SM. 2010. Aquatic macrophytes in the large, sub-tropical Itaipu Reservoir, Brazil. *Revista de Biologia Tropical* 58(4): 1437-1452.
- Mormul RP, Esteves FA, Farjalla VF & Bozelli RL. 2015. Space and seasonality effects on the aquatic macrophyte community of temporary Neotropical upland lakes. *Aquatic Botany* 126: 54-59.
- Morretes BL & Ferri MG. 1959. Contribuição ao estudo da anatomia de folhas de plantas do cerrado. *Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da USP* 16: 7-70.
- Mott KA, Gibson AC & O'Leary JW. 1982. The adaptive significance of amphistomatic leaves. *Plant, Cell and Environment* 5: 455-460.
- Nunes da Cunha C & Junk WJ. 2001. Distribution of wood plant communities along the flood gradient in the Pantanal of Poconé, Mato Grosso, Brazil. *International Journal of Ecology and Environmental* 27: 63-70.
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH & Wagner H. 2013. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-6.
- Padovani CA. 2010. Dinâmica Espaço-Temporal das Inundações do Pantanal, Tese de Doutorado (Doutorado em Ecologia Aplicada). Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade de São Paulo, Piracicaba.
- Paillisson JM & Marion L. 2006. Can small water level fluctuations affect the biomass of *Nymphaea alba* in large lakes? *Aquatic Botany* 84: 259-266.
- Parent C, Capelli N, Berger A, Crevecoeur M & Dat JF. 2008. An overview of plant responses to soil waterlogging. *Plant Stress* 2: 20-27.
- Parkhurst DF. 1978. Adaptive significance of stomatal occurrence on one or both surfaces of leaves. *Journal of Ecology* 66: 367-383.
- Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, et al. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61: 137-234.
- Petchey OL & Gaston KJ. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5: 402-411.
- Petchey OL & Gaston KJ. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9: 741-758.
- Petchey OL, Evans KL, Fishburn IS & Gaston KJ. 2007. Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *Journal of Animal Ecology* 76(5): 977-985.
- Pott A & Pott VJ. 1994. *Plantas do Pantanal*. Brasília: Embrapa, 320 pp. il.
- Pott VJ & Pott A. 2000. *Plantas aquáticas do Pantanal*. EMBRAPA, Brasília, 320 pp.
- Prado AL, Heckman CW & Martins FR. 1994. The seasonal succession of biotic communities in wetlands of the tropical wet-and-dry climatic zone: II. The Aquatic Macrophyte Vegetation in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *Internationale Revue gesamten Hydrobiologie* 79: 569-589.

- Rebellato L., Nunes da Cunha C & Figueira JEC. 2012. Respostas da comunidade herbácea ao pulso de inundação no Pantanal de Poconé, Mato Grosso. *Oecologia Australis* 16(4): 797-818.
- Ridge I. 1987. Ethylene and growth control in amphibious plants. In: *Plant life in aquatic and amphibious habitats* (Ed. RMM Crawford), pp. 53-77. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Safi K, Cianciaruso MV, Loyola RD, Brito D, Armour-Marshall K & Diniz-Filho JAF. 2011. Understanding global patterns of mammalian functional and phylogenetic diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 366(1577): 2536-2544.
- Schessl M. 1999. Floristic composition and structure of floodplain vegetation in Northern Pantanal of Mato Grosso, Brasil. *Phyton* (Horn, Austria) 39: 303-336.
- Schoener T. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185(4145): 27-39.
- Scremin-Dias E, Lorenz-Lemke AP & Oliveira AKM. 2011. The floristic heterogeneity of Pantanal and the occurrence of species with different adaptive strategies to water stress. *Brazilian Journal of Biology* 71(1): 275-282.
- Sculthorpe CD. 1967. *The Biology of aquatic vascular plants*. London: Eduard Arnold, 610 pp.
- Silva, J. dos S.V.; Abdon, M.M. 1998. Delimitação do Pantanal Brasileiro e suas sub-regiões. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 33: 1703-1711.
- Silva CJ, Wantzen KM, Nunes da Cunha C & Machado FA. 2001. Biodiversity in the Pantanal wetland, Brasil. In: *Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation* (Eds. B Gopal, WJ Junk & JA Davis), v.2., pp. 187-215. The Netherlands, Backnuys Publishers, Leiden.
- Sobral FL & Cianciaruso MV. 2012. Estrutura filogenética e funcional de assembléias: (re) montando a ecologia de comunidades em diferentes escalas espaciais. *Bioscience Journal* 28(4): 617-631.
- Solbrig OT. 1994. Plant traits and adaptive strategies: their role in ecosystem function. In: *Biodiversity and ecosystem function* (Eds. ED Schulze & HA Mooney), pp. 97-116. Berlin: Springer-Verlag.
- Soriano BMA, Clarke RT & Catella AC. 2001. Evolução da erosividade das cheias na bacia do rio Taquari. Corumbá: Embrapa Pantanal. *Boletim de Pesquisas* 25: 18.
- Thomaz SM, Bini LM & Bozelli RL. 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia* 579(1): 1-13.
- Tur NM. 1972. Embalsados y camalotes de la Región Isleña Del Paraná Médio. *Darwiniana* 17: 397-407.
- van Der Valk AG. 1981. Succession in wetlands: a Gleasonian approach. *Ecology* 62: 689-696.
- van Geest GJ, Coops H, Scheffer M & Van Nes EH. 2007. Long transients near the ghost of a stable state in eutrophic shallow lakes with fluctuating water levels. *Ecosystems* 10: 36-46.
- Vartapetian BB & Jackson MB. 1997. Plant adaptation to anaerobic stress. *Annals of Botany* (Supplement A) 79:3-20.
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I & Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882-892.
- Vivian-Smith G. 1987. Microtopographic heterogeneity and floristic diversity in experimental wetland communities. *Journal of Ecology* 85: 71-82.
- Walker B, Kinzig A & Langridge J. 1999. Plant attribute diversity and ecosystem function: The nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems* 2: 95-113.
- Williams WT & Barber DA. 1961. The functional significance of aerenchyma in plants. *Symposia of the Society for Experimental Biology* 15: 132-144.
- Wooten JW. 1986. Variations in leaf characteristics of six species of *Sagittaria* (Alismataceae) caused by various water levels. *Aquatic Botany* 23: 321-327.

Apêndices

Apêndice 1. Lista de espécies e formas de vida (FV) de macrófitas aquáticas ocorrentes nas fases do ciclo de inundação nos anos de 2012-2014 em 20 lagoas do Pantanal/MS. FV = forma de vida (A = anfíbia; FL = flutuante livre; FF = flutuante fixa; Em = emergente; SL = submersa livre; SF = submersa fixa; Ep = epífita). Fases: S = seca; E = enchente; C = cheia; V = vazante.

Família/Espécie	FV	Fase
Monilophyta		
PTERIDACEAE		
<i>Ceratopteris pteridoides</i> (Hook.) Hieron.	FL	S,E,C,V
SALVINIACEAE		
<i>Azolla caroliniana</i> Willd.	FL	V
<i>Salvinia auriculata</i> Aubl.	FL	S,E,C,V
Magnoliophyta		
ALISMATACEAE		
<i>Echinodorus cordifolius</i> (L.) Griseb.	Em	C,V
<i>Echinodorus longiscapus</i> Arechav.	Em	C,V
<i>Echinodorus paniculatus</i> Micheli	Em	S,E,C,V
<i>Helanthium tenellum</i> (Mart. ex Schult. & Schult. f.) Britton	A	S,E,C,V
<i>Hydrocleys nymphoides</i> (Willd.) Buchenau	FF	S,E,C,V
<i>Sagittaria guayanensis</i> Kunth	FF	S,E,C,V
<i>Sagittaria montevidensis</i> Cham. & Schldl.	Em	S,E,C,V
APOCYNACEAE		
<i>Funastrum clausum</i> (Jacq.) Schltr.	Em	S,E,C,V
<i>Rhabdadenia madida</i> (Vell.) Miers	Em	S,E,C,V
<i>Thevetia bicornuta</i> Müll.Arg.	A	S,C,V
ARACEAE		
<i>Lemna aequinoctialis</i> Welw.	FL	S,E,C,V
<i>Pistia stratiotes</i> L.	FL	S,E,C,V
CABOMBACEAE		
<i>Cabomba furcata</i> Schult. & Schult. f.	SF	S,E,C,V
<i>Cabomba haynesii</i> Wiersema	SF	S,E,V
CANNACEAE		
<i>Canna glauca</i> L.	Em	S,E,C,V
CONVOLVULACEAE		
<i>Aniseia martinicensis</i> (Jacq.) Choisy	A	S,E,C,V
<i>Ipomoea carnea</i> Jacq.	A	S,E,V
<i>Merremia umbellata</i> (L.) Hallier f.	A	S,E,C,V
CURCUBITACEAE		
<i>Cayaponia podantha</i> Cogn.	Em	S,E,C,V
CYPERACEAE		
<i>Oxycaryum cubense</i> (Poepp. & Kunth) Lye	Ep	S,E,C,V

Cont.

Cont.

EUPHORBIACEAE

<i>Caperonia castaneifolia</i> (L.) A.St.-Hil.	Em	S,E,C,V
--	----	---------

FABACEAE

<i>Aeschynomene denticulata</i> Rudd.	A	S,E,C,V
<i>Aeschynomene fluminensis</i> Vell.	A	S,E,C,V
<i>Aeschynomene rudis</i> Benth.	A	S,E,C,V
<i>Aeschynomene sensitiva</i> Sw.	A	S,E,C,V
<i>Crotalaria micans</i> Link	A	S,E,C,V
<i>Mimosa pigra</i> L.	A	S,E,C,V
<i>Mimosa polycarpa</i> Kunth	A	S,E,C,V
<i>Mimosa weddelliana</i> Benth.	A	S,E,C,V
<i>Senna aculeata</i> (Pohl ex Benth.) H.S.Irwin & Barneby	A	S,E,C,V
<i>Senna alata</i> (L.) Roxb.	A	S,E,C,V
<i>Senna obtusifolia</i> (L.) H.S.Irwin & Barneby	A	S,E,C,V
<i>Senna occidentalis</i> (L.) Link	A	S,E,C,V
<i>Senna pendula</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) H.S.Irwin & Barneby	A	S,E,C,V
<i>Sesbania virgata</i> (Cav.) Pers.	A	S,E,C,V
<i>Vigna longifolia</i> (Benth.) Verdc.	Em	S,V

HYDROCHARITACEAE

<i>Egeria najas</i> Planch.	SF	S,C,V
<i>Limnobium laevigatum</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Heine	FL	S,E,C,V
<i>Najas microcarpa</i> K. Schum.	SF	C,V

LENTIBULARIACEAE

<i>Utricularia gibba</i> L.	SL	S,C,V
-----------------------------	----	-------

LYTHRACEAE

<i>Rotala ramosior</i> (L.) Koehne	A	V
------------------------------------	---	---

MARANTACEAE

<i>Thalia geniculata</i> L.	A	S,E,C,V
-----------------------------	---	---------

NYMPHAEACEAE

<i>Nymphaea amazonum</i> Mart. & Zucc.	FF	S,E,C,V
<i>Nymphaea gardneriana</i> Planch.	FF	C,V
<i>Nymphaea oxypetala</i> Planch.	FF	S,E,C,V

ONAGRACEAE

<i>Ludwigia decurrens</i> Walter	A	S,E,C,V
<i>Ludwigia grandiflora</i> (Michx.) Greuter & Burdet	A	S,E,C,V
<i>Ludwigia helminthorrhiza</i> (Mart.) H. Hara	FL	S,E,C,V
<i>Ludwigia lagunae</i> (Morong) H. Hara	A	S,E,C,V
<i>Ludwigia leptocarpa</i> (Nutt.) H. Hara	A	S,E,C,V
<i>Ludwigia octovalvis</i> (Jacq.) P.H. Raven	A	S,E,C,V
<i>Ludwigia sedoides</i> (Bonpl.) H. Hara	FF	S,E,C,V
<i>Ludwigia tomentosa</i> (Cambess.) H. Hara	Em	S,E,C,V

Cont.

Cont.

PHYLLANTHACEAE

Phyllanthus fluitans Benth. ex Müll.Arg. FL S,V

PLANTAGINACEAE

Bacopa arenaria Loefgr. & Edwall A S,E,C,V

Bacopa australis V.C. Souza SF S,E,C,V

Bacopa monnierioides (Cham.) B.L. Rob. A S,E,C

Bacopa myriophylloides (Benth.) Wettst. A S,E,V

POLYGONACEAE

Polygonum acuminatum Kunth Em S,E,C,V

Polygonum ferrugineum Wedd. Em S,E,C,V

Polygonum hispidum Kunth Em S,E,C,V

Polygonum hydropiperoides Michx. Em S,E,C,V

Polygonum punctatum Elliott Em S,E,C,V

PONTEDERIACEAE

Eichhornia azurea (Sw.) Kunth FF S,E,C,V

Eichhornia crassipes (Mart.) Solms FL E,C

Pontederia parviflora Alexander Em S,E,C,V

Pontederia rotundifolia L.f. FF S,E,C,V

Pontederia subovata (Seub.) Lowden FF E,C,V

RUBIACEAE

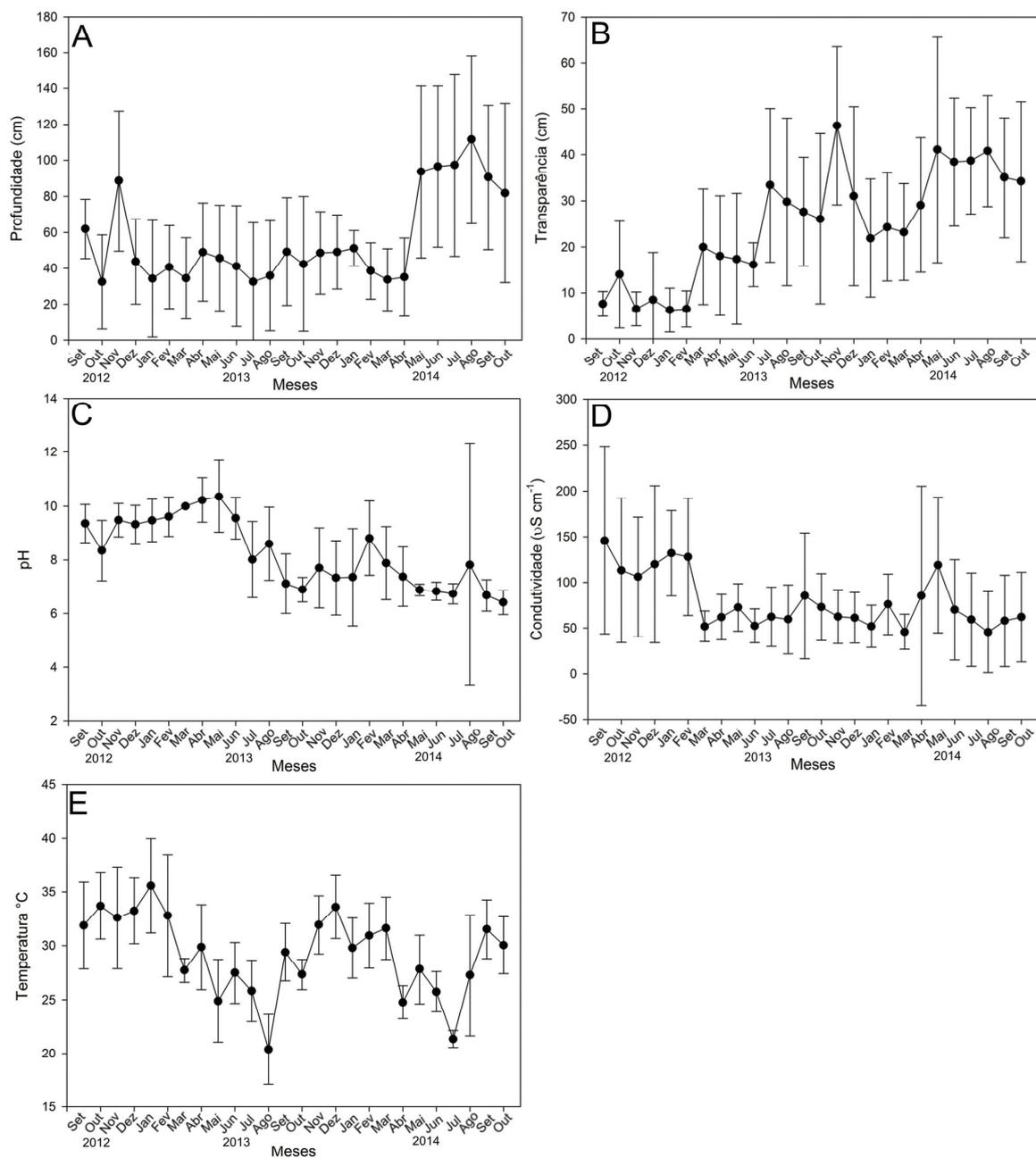
Diodia kuntzei K. Schum. A S,E,C,V

VITACEAE

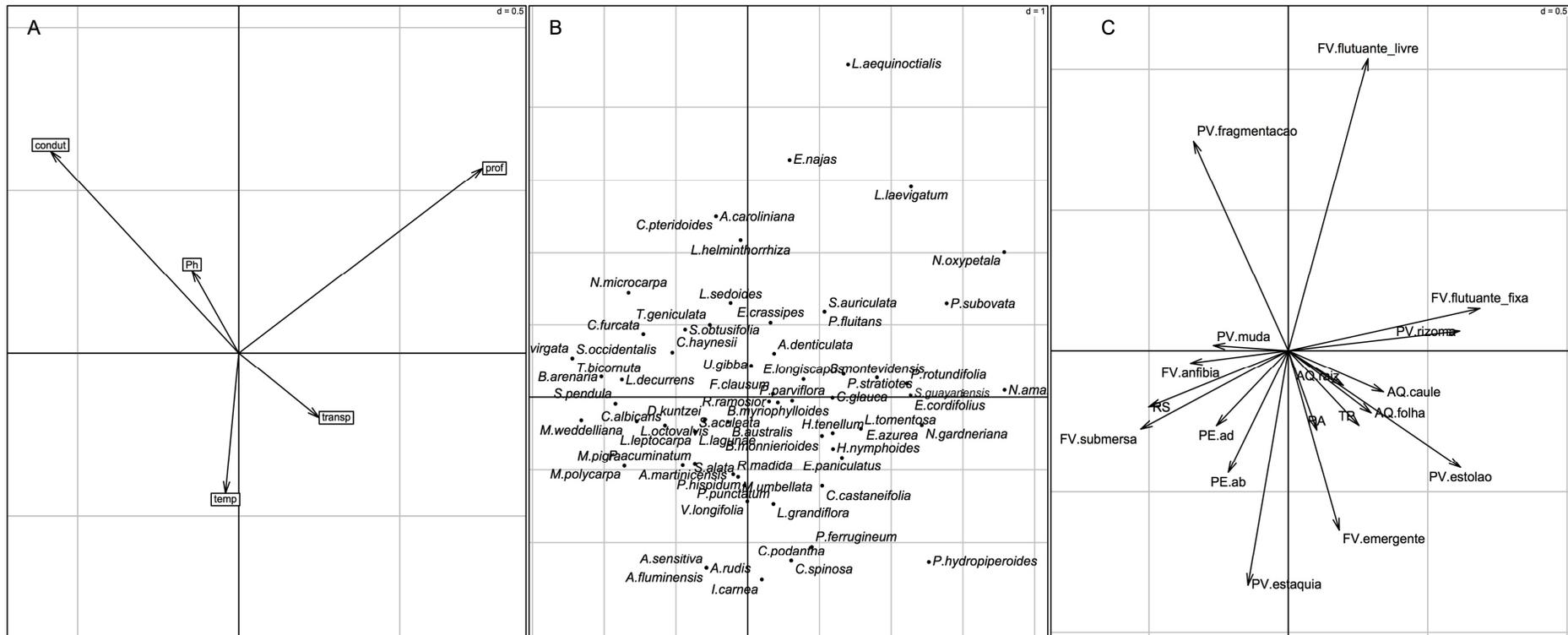
Cissus spinosa Cambess. Em S,E,C,V

Apêndice 2. Valores do RLQ entre os traços das macrófitas e parâmetros da água das 20 lagoas do Pantanal. Prof = profundidade (cm); Transp = transparência (cm); Conduct = condutividade ($\mu\text{S cm}^{-1}$); Temp = temperatura ($^{\circ}\text{C}$). Traços: FV = forma de vida; PV = propagação vegetativa; TP = tricomas no pecíolo; RA = raiz adventícia; RE = resistência à seca; AQ = aerênquima; Eada = estômatos adaxiais; Eaba = estômatos abaxiais.

Traços	Prof.	Transp.	pH	Conduct.	Temp.
FV.anfíbia	-0,097	-0,027	0,008	0,070	0,006
FV.emergente	-0,005	0,045	-0,017	-0,095	0,035
FV.flutuante_fixa	0,206	-0,020	-0,021	-0,148	0,005
FV.flutuante_livre	0,163	0,038	-0,029	0,069	-0,064
FV.submersa	-0,223	0,004	0,278	-0,033	-0,088
PV.estaquia	-0,101	0,066	-0,079	-0,001	0,063
PV.estolao	0,134	0,077	-0,045	-0,154	0,030
PV.fragmentacao	-0,037	-0,086	0,090	0,100	-0,058
PV.muda	-0,067	-0,020	0,009	0,063	0,010
PV.rizoma	0,164	0,031	-0,030	-0,133	-0,030
TP	0,055	0,042	-0,042	-0,055	0,036
RA	0,008	-0,009	-0,010	-0,054	0,024
RS	-0,142	-0,053	0,006	0,089	0,034
AQ.raiz	0,038	0,010	-0,014	-0,060	-0,008
AQ.caule	0,078	0,035	-0,011	-0,086	0,006
AQ.folha	0,053	0,023	-0,016	-0,094	-0,012
E.ad	-0,092	-0,039	0,018	0,013	0,013
E.ab	-0,098	0,011	-0,005	0,007	0,016

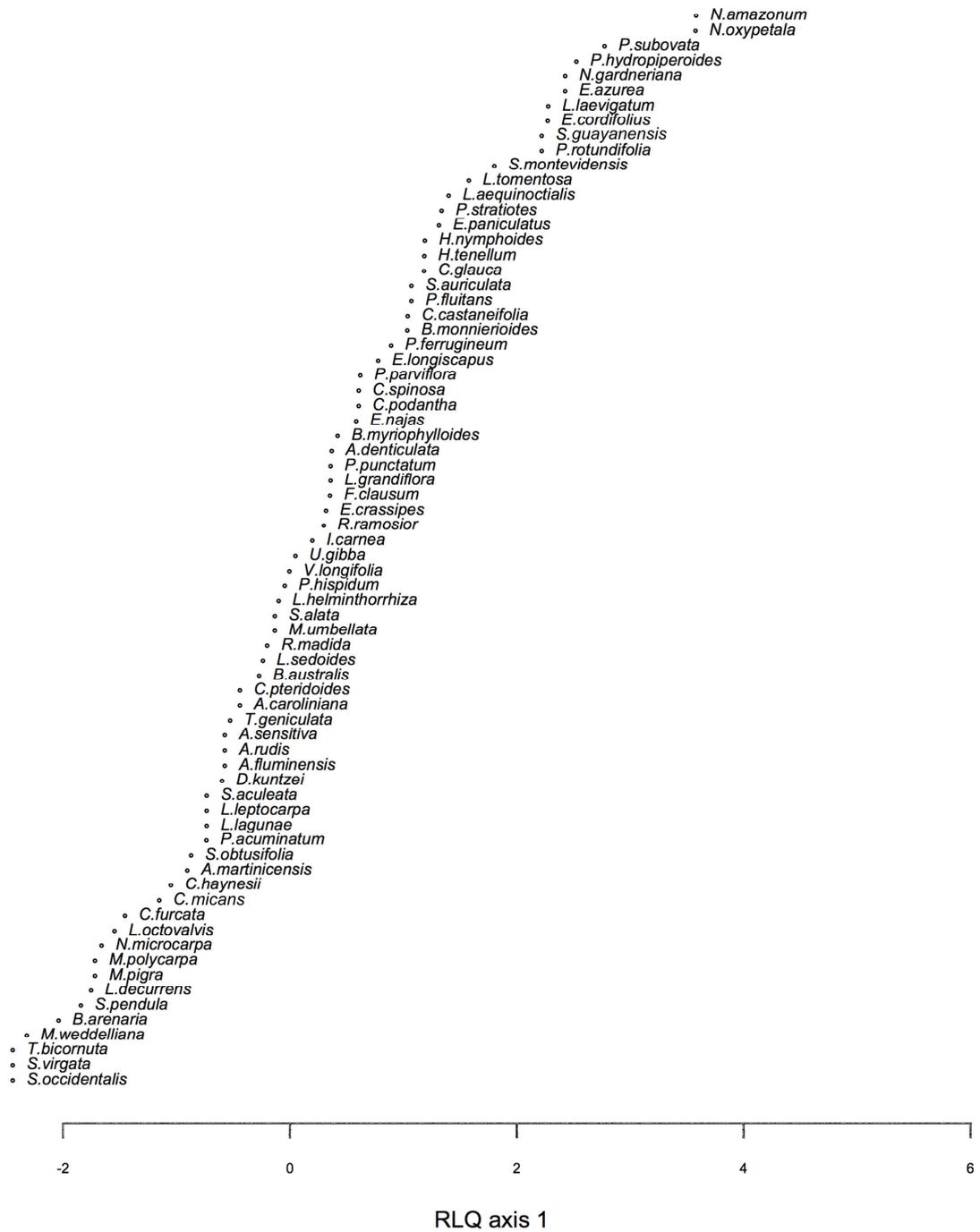


Apêndice 3. Parâmetros da água das 20 lagoas das quatro fases do regime de inundação no período de 2012 a 2014. Fases: Seca (Set/2012 – Jan/2013, Dez/2013 – Mar/2014); Enchente (Fev – Mar/2013, Abr – Mai/2014); Cheia (Abr – Jul/2013, Jun – Jul/2014); Vazante (Ago – Nov/2013, Ago – Out/2014).



Apêndice 4. Diagramas de ordenação da análise RLQ: (A) variáveis ambientais; (B) espécies; (C) Traços funcionais. Inércia total= 0,1553, proporção explicada pelos 2 primeiros eixos (%): 78,64 e 13,12.

A



B



Apêndice 5. Distribuição das espécies de macrófitas em relação aos valores do eixo RLQ dos parâmetros da água das 20 lagoas e traços das espécies. O primeiro eixo do RLQ explicou 0,87% da inércia potencial projetada da análise separada para R e 0,80% para Q. A razão entre a correlação canônica do RLQ e a correlação entre espécies e sítios foi 0,294.

Conclusão geral

Este estudo evidenciou que a composição e a distribuição das comunidades de macrófitas aquáticas em lagoas do Pantanal estão estruturadas em relação ao regime de pulsos, o qual age como um filtro ambiental sobre os aspectos funcionais das espécies.

As comunidades apresentam dinâmicas diferentes associadas a respostas às alterações ambientais, através da plasticidade morfológica e histórias de vida diversificadas entre as espécies, como pode ser observado no primeiro capítulo. A biologia reprodutiva está sincronizada com o regime de pulsos, sendo que o investimento em ambas as propagações – sexuada e vegetativa – maximiza o sucesso das espécies encontrarem novos habitats, apresentando grande potencial de propagação, ou seja, as espécies são capazes de se ajustarem à variabilidade ambiental.

O banco de sementes é homogeneizado pela movimentação do sedimento causada pelo fluxo da água durante o período de inundação e de seu recuo, o que acaba igualando a composição do banco de sementes dentro e fora das lagoas. Além disso, aumenta a similaridade entre as lagoas e a similaridade entre o banco e a flora local, conforme demonstraram os resultados do segundo capítulo. A inundação tem grande importância no recrutamento das macrófitas aquáticas do banco de sementes nas áreas úmidas, desempenhando um importante papel na dinâmica sazonal da vegetação no Pantanal.

No terceiro capítulo, demonstrou-se que o regime de pulsos condiciona os grupos funcionais das comunidades nas lagoas nas diferentes fases da inundação. A seca é considerada um filtro ambiental e leva ao recuo da diversidade da comunidade, entretanto, a vazante é a fase mais diversa funcionalmente, mantendo o sistema com espécies que apresentam alto nível de adaptação.

Os resultados comprovam que a ocupação do habitat pelas espécies é influenciada pela atuação de diferentes filtros ambientais que estão expressos nas macrófitas aquáticas pelas características funcionais compartilhadas por espécies de diferentes taxa.

Literatura citada

- Abdon MM, Silva JSV, Pott VJ, Pott A & Silva MP. 1998. Utilização de dados analógicos do Landsat-Tm na discriminação da vegetação de parte da sub-região da Nhecolândia no Pantanal. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 33: 1799-1813.
- Akasaka M & Takamura N. 2011. The relative importance of dispersal and the local environment for species richness in two aquatic plant growth forms. *Oikos* 120: 38-46.
- Almeida FFM & Lima MA. 1959. Planalto Centro-Occidental e Pantanal Mato-Grossense. In *União Geográfica Internacional, Congresso Internacional de Geografia*, 28, Rio de Janeiro, 169 pp.
- Almeida TIR, Sigolo JB, Fernandes E, Queiroz Neto JP, Barbiero L & Sakamoto AY. 2003. Proposta de classificação e gênese das lagoas da baixa Nhecolândia-MS com base em sensoriamento remoto e dados de campo. *Revista Brasileira de Geociências* 33(2-Suplemento): 83-90.
- Almeida-Cortez JS. 2004. Dispersão e banco de sementes. In: *Germinação: do básico ao aplicado* (Eds. AG Ferreira & F Borghetti), pp. 225-235. Artmed, Porto Alegre.
- Anderson TM, Schutz M & Risch AC. 2012. Seed germination cues and the importance of the soil seed bank across an environmental gradient in the Serengeti. *Oikos* 121(2): 306-312.
- APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 105-121.
- Armstrong W, Brendle R & Jackson MB. 1994. Mechanisms of flood tolerance in plants. *Acta Botanica Neerlandica* 43: 307-358.
- Bacani VM & Sakamoto AY. 2007. Evolução do uso e ocupação do solo no Pantanal da Nhecolândia, MS, Brasil, Três Lagoas - MS. *Revista Eletrônica da associação dos Geógrafos Brasileiros* 1: 81-102.
- Baider C, Tabarelli M & Mantovani W. 1999. O banco de sementes de um trecho de floresta Atlântica Montana (São Paulo, Brasil). *Revista Brasileira de Biologia* 59: 319-328.
- Baker HG. 1989. The natural history of seed banks. In: *Ecology of Soil Seed Banks* (Eds. MA Leck, VT Parker & RL Simpson). Academic Press, Inc., San Diego, CA. pp. 9-21.
- Bao F, Pott A, Ferreira FA & Arruda R. 2014. Soil seedbank of floodable native and cultivated grassland in the Pantanal wetland: effects of flood gradient, season and species invasion. *Brazilian Journal of Botany* 37(3): 239-250.
- Barrat-Segretain M-H. 1996. Strategies of reproduction, dispersion, and competition in river plants: a review. *Vegetatio* 123: 13-37.
- Barrat-Segretain M-H, Bornette G & Hering-Vilas-Boas A. 1998. Comparative abilities of vegetative regeneration among aquatic plants growing in disturbed habitats. *Aquatic Botany* 60(3): 201-211.
- Barrett SCH, Kohn JS & Cruzan MB. 1992. Experimental studies of mating system evolution: the marriage of marker genes and floral biology. In: *Ecology and evolution of plant reproduction: new approaches* (Eds. R Wyatt), pp. 192-230. Chapman & Hall, New York, NY, USA.
- Barrett SCH. 2015. Influences of clonality on plant sexual reproduction. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112(29): 8859-8866.
- Bigwood DW & Inouye DW. 1988. Spatial pattern analysis of seed banks: An improved method and optimized sampling. *Ecology* 69: 497-507.
- Bini LM. 1996. Influência do pulso de inundação nos valores de fitomassa de três espécies de macrófitas aquáticas na planície de inundação do alto rio Paraná. *Arquivos of Biology and Tecnology* 39(3): 715-721.
- Bonis A, Lepart J & Grillas P. 1995. Seed bank dynamics and coexistence of annual macrophytes in a temporary and variable habitat. *Oikos* 74: 81-92.
- Bornette G & Amoros C. 1996. Disturbance regimes and vegetation dynamics: role of floods in riverine wetlands. *Journal Vegetable Science* 7: 615-622.

- Bornette G, Amoros C & Lamouroux N. 1998. Aquatic plant diversity in riverine wetlands: the role of connectivity. *Freshwater Biology* 39: 267-283.
- Boschilia SM, Thomaz SM & Piana PA. 2006. Plasticidade morfológica de *Salvinia herzogii* de La Sota em resposta à densidade populacional. *Acta Scientiarum Biological Sciences* 28(1): 35-39.
- Bostrom C, Baden S, Boeckelmann A-C, Dromph K, Frederiksen S, Gustavsson C, Krause-Jensen D, Moller T, Nielsen SL, Olesen B, Olsen J, Pihl L & Rinde E. 2014. Distribution, structure and function of Nordic eelgrass (*Zostera marina*) ecosystems: implications for coastal management and conservation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 24: 410-434.
- Bossuyt B & Honnay O. 2008. Can the seed bank be used for ecological restoration? An overview of seed bank characteristics in European communities. *Journal Vegetable Science* 19: 875-884.
- Brower JE & Zar JH. 1984. Field and laboratory methods for general ecology. Second edition. Wm. C. Brown, Dubuque, IA. 226 pp.
- Brown D. 1992. Estimating the composition of a Forest seed bank: a comparison of the seed extraction and seedling emergence methods. *Canadian Journal of Botany* 70: 1603-1612.
- Brummitt RK & Powell CE. 1992. Authors of plant names. Royal Botanic Gardens: Richmond, VA. 732 pp.
- Cabido M, Acosta A, Diaz S & Gonzalez AC. 1996. Factores estructuradores en pastizales cerranos del centro de Argentina. In *Biodiversidad y Funcionamiento de Pastizales y Sabanas en América Latina* (Eds. G Sarmiento & M Cabido), pp. 103-134. Mérida, CYTED/CIELAT.
- Callaghan TV. 1987. Physiological and demographic implications of modular construction in cold environments. In *Plant Population Ecology* (Eds. AJ Davy, MJ Hutchings & AR Watkinson), pp. 111-135. Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- Camargo AFM & Esteves FA. 1996. Influence of water level variation on biomass and chemical composition of the aquatic macrophyte *Eichhornia azurea* (Kunth) in an oxbow lake of the Rio Mogi Guaçu (São Paulo, Brazil). *Archives of Hydrobiology* 135(3): 423-432.
- Camargo AFM, Pezzato MM, Henry-Silva GG, Thomaz SM & Bini LM. 2003. Fatores limitantes à produção primária de macrófitas aquáticas. In *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas* (Eds. SM Thomaz, LM BINI), pp. 59-83. Maringá: Eduem.
- Camargo AFM, Pezzato MM, Henry-Silva GG & Assumpção AM. 2006. Primary production of *Utricularia foliosa* L., *Egeria densa* Planchon and *Cabomba furcata* Schult & Schult.f. from rivers of the coastal plain of the State of São Paulo, Brazil. *Hydrobiologia Netherlands* 570(13): 35-39.
- Capers RS. 2003. Macrophyte colonization in a freshwater tidal wetland (Lyme, Connecticut, USA). *Aquatic Botany* 77(4): 325-338.
- Capers RS, Selsky R & Bugbee GJ. 2010. The relative importance of local conditions and regional processes in structuring aquatic plant communities. *Freshwater Biology* 55: 952-966.
- Capon SJ. 2003. Plant community responses to wetting and drying in a large arid floodplain. *River Research Applications* 19: 509-520.
- Carr GM, Duthie HC & Taylor WD. 1997. Models of aquatic plant productivity: a review of the factors that influence growth. *Aquatic Botany* 59(3-4): 195-215.
- Carvalho P., Bini LM, Thomaz SM, de Oliveira LG, Robertson B, Tavechio WLG & Darwisch AJ. 2001. Comparative limnology of South American floodplain lakes and lagoons. *Acta Scientiarum* 23(2): 265-273.
- Casanova MT & Brock MA. 2000. How do depth, duration and frequency of flooding influence the establishment of wetland plant communities? *Plant Ecology* 147: 237-250.
- Cassol B, Agostinetto DI & Mariath JEA. 2008. Análise morfológica de *Sagittaria montevidensis* desenvolvida em diferentes condições de inundação. *Planta Daninha*, 26(3): 487-496.

- Chaparro G, Fontanarrosa MS, Schiaffino MR, Pinto PD & O'Farrell I. 2014. Seasonal-dependence in the responses of biological communities to flood pulses in warm temperate floodplain lakes: implications for the "alternative stable states" model. *Aquatic Sciences* 76(4): 579-594.
- Cienciaruso MV, Silva IA & Batalha MA. 2009. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotropica* 9(3): 093- 103.
- Cirne P & Scarano FR. 2001. Resprouting and growth dynamics after fire of the clonal shrub *Andira legalis* (Leguminosae) in a sandy coastal plain in south-eastern Brazil. *Journal of Ecology* 89: 351-357.
- Coelho FF, Lopes FS & Sperber CF. 2005. Persistence strategy of *Salvinia auriculata* Aublet in temporary ponds of Southern Pantanal, Brazil. *Aquatic Botany* 81: 343-352.
- Coelho FF, Capelo CDL, Neves ACO & Figueira JEC. 2007. Vegetative propagation strategies of four rupestrian species of *Leiothrix* (Eriocaulaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 30: 687-694.
- Coelho FF, Capelo C & Figueira JEC. 2008. Seedlings and ramets recruitment in two rhizomatous species of Rupestrian grasslands: *Leiothrix curvifolia* var. *lanuginosa* and *Leiothrix crassifolia* (Eriocaulaceae). *Flora* 203: 152-161.
- Cook RE. 1979. Asexual reproduction: a further consideration. *American Naturalist* 113: 769-772.
- Collischonn W, Tucci CEM & Clarke RT. 2001. Further evidence of changes in the hydrological regime of the river Paraguay: part of a wider phenomenon of climate change? *Journal of Hydrology* 245: 218-238.
- Cook CDK. 1974. *Water plants of the world*. W. Junk, The Hague.
- Cook RE. 1979. Asexual reproduction: a further consideration. *American Naturalist* 113: 769-772.
- Cook CDK. 1990. *Aquatic plant book*. The Hague: SPC Academic Publishing.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, Ter Steege H, Morgan HD, van der Heijden MGA, Pausas JG & Poorter H. 2003. Handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- Crawford RMM & Braendle R. 1996. Oxygen deprivation stress in a changing environment. *Journal of Experimental Botany* 47: 145-159.
- Crawley MJ. 1986. Life history and environment. In: *Plant ecology* (Ed. MJ Crawley), pp. 253-290. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Crawley MJ. 1997. Plant-herbivore dynamics. In: *Plant Ecology* (Ed. MJ Crawley). Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK. pp. 401-474.
- Cronquist A. 1988. *The evolution and classification of flowering plants*. 2 ed. New York: The New York Botanical Garden, pp. 556.
- Cronk JK & Fennessy MS. 2001. *Wetland plants: biology and ecology*. Lewis Publishers, New York, 462 pp.
- Cunha-Santino MB & Bianchini Jr. I. 2011. Colonização de macrófitas aquáticas em ambientes lênticos. *Boletim ABLimno* 39(1): -.
- Dalling JW, Swaine MD & Garwood, N. 1998. Dispersal patterns and seed bank dynamics of pioneer trees in moist tropical forest. *Ecology* 79: 564-578.
- Damasceno Júnior G, Bezerra MA, Bortolotto IM & Pott A. 1996. Aspectos florísticos e fitofisionômicos dos capões do Pantanal do Abobral. In *Simpósio sobre recursos naturais e sócio-econômicos do Pantanal: Manejo e conservação, II*. Corumbá.
- DeBerry DA & Perry JE. 2000. An introduction to wetland seed banks. Wetlands Program Technical Report No. 00-2. College of William and Mary, Virginia Institute of Marine Science, Gloucester Point, VA, USA.
- Deegan BM, White S & Ganf GG. 2007. The influence of water level fluctuations on the growth of four emergent macrophyte species. *Aquatic Botany* 86: 309-315.
- del Cacho M & Lloret F. 2012. Resilience of Mediterranean shrubland to a severe drought episode: the role of seed bank and seedling emergence. *Plant Biology* 14: 458-466.

- Della Bella V, Bazzanti M, Dowgiallo MG & Iberite M. 2008. Macrophyte diversity and physico-chemical characteristics of Tyrrhenian coast ponds in central Italy: implications for conservation. *Hydrobiologia* 597: 85-95.
- Díaz S & Cabido M. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science* 8: 463-474.
- Díaz S & Cabido M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16(11): 646-655.
- Dolédec S, Chessel D, ter Braak CJF & Champely S. 1996. Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics* 3: 143-166.
- Dong M & Alaten B. 1999. Clonal plasticity in response to rhizome severing and heterogeneous resource supply in the rhizomatous grass *Psammochloa villosa* in an Inner Mongolian dune, China. *Plant Ecology* 141: 53-58.
- Drinkard MK, Kershner MW, Romito A, Nieset J & de Szalay FA. 2011. Responses of plants and invertebrate assemblages to water-level fluctuation in headwater wetlands. *Journal of the North American Benthological Society* 30: 981-996.
- Duarte CM, Planas D & Peñuelas J. 1994. Macrophytes, taking control of ancestral home. In *Limnology now: a paradigm of planetary problems* (Ed. R Margalef). pp. 59-79. Amsterdam: Elsevier.
- Durães R, Martins WP & Vaz-de-Mello FZ. 2005. Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) assemblages across a natural forest-cerrado ecotone in Minas Gerais, Brazilian Neotropical Entomology 34: 721-731.
- Eckert CG, Dorken ME & Mitchell SA. 1999. Loss of sex in clonal populations of a flowering plant, *Decodon verticillatus* (Lythraceae). *Evolution* 53(4): 1079-1092.
- Eckert CG. 2002. The loss of sex in clonal plants. *Evolutionary Ecology* 15: 501-520.
- Eriksson O. 1992. Evolution of seed dispersal and recruitment in clonal plants. *Oikos* 63: 439-448.
- Eriksson O & Fröberg H. 1996. "Windows of opportunity" for recruitment in long-lived clonal plants: experimental studies of seedling establishment in *Vaccinium* shrubs. *Canadian Journal of Botany* 74: 1369-1374.
- Esteves FA. 1998. *Fundamentos de limnologia*. Rio de Janeiro: Interciência/Finep.
- Fahn A. 1990. *Plant anatomy*. 4 ed., Pergamon Press, Oxford, 588 pp.
- Faist, AM, Ferrenberg S & Collinge SK. 2013. Banking on the past: seed banks as a reservoir for rare and native species in restored vernal pools. *AoB Plants* 5: plt043.
- Fenner M. 1985. *Seed Ecology*. London: Chapman & Hall, 151 pp.
- Fenner M. 1995. Ecology of seed banks. In: *Seed development and germination* (Eds. J Kigel & G Galili). Marcel Dekker: New York, pp. 507-528.
- Fenner M & Thompson K. 2005. *The Ecology of Seeds*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fernandes R, Gomes LC, Pelicice FM & Agostinho AA. 2009. Temporal organization of fish assemblages in floodplain lagoons: the role of hydrological connectivity. *Environmental Biology of Fishes* 85(2): 99-108.
- Fernández-Aláez M, Fernández-Aláez C & Bécares E. 1999. Nutrient content in macrophytes in Spanish shallow lakes. *Hydrobiologia* 408-409, 317-326.
- Fernández-Aláez C, Fernández-Aláez M & Bécares E. 1999. Influence of water level fluctuation on the structure and composition of the macrophyte vegetation in two small temporary lakes in the northwest of Spain. *Hydrobiologia* 415: 155-162.
- Ferreira CS, Piedade MTF, Wittmann AO & Franco AC. 2010. Plant reproduction in the Central Amazonian floodplains: challenges and adaptations. *AoB Plants* vol. 2010, plq. 009.
- Ferreira FA. 2011. O papel da conectividade e da flora local na composição do banco de diásporos de ambientes aquáticos da planície de inundação do alto rio Paraná. Tese. Programa de Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais - Universidade Estadual de Maringá, 87 pp.

- Ferreira FA, Mormul RP, Thomaz SM, Pott A & Pott VJ. 2011. Macrophytes in the upper Paraná river floodplain: checklist and comparison with other large South American wetlands. *Revista Biologia Tropical* 2: 541-556. 2011.
- Fox AM. 1994. Macrophytes. In: *The Rivers Handbook* (Eds. Calow P & Petts GE). Oxford Blackwell Scientific Publication, London, 52 pp.
- French TD & Chambers PA. 1996. Habitat partitioning in riverine macrophyte communities. *Freshwater Biology* 36: 509-520.
- Forzza RC et al. 2010. Introdução. Lista de Espécies da Flora do Brasil. Rio de Janeiro Botanical Garden. (30 May 2010; <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2010>)
- Garwood NC. 1989. Tropical soil seed banks: a review. In: *Ecology of soil seed banks* (Eds. M Leck, V Parker & R Simpson). San Diego: Academic Press, pp. 149-209.
- Goetghebeur P. 1998. Cyperaceae. In: *The families and genera of vascular plants* (Ed. K Kubitzki). Springer, Berlin. pp. 141-190.
- Gómez JP, Bravo GA, Brumfield RT, Tello JG & Cadena CD. 2010. A phylogenetic approach to disentangling the role of competition and habitat filtering in community assembly of Neotropical forest birds. *Journal of Animal Ecology* 79(6): 1181-1192.
- Gopal B & Chamanlal L. 1991. Distribution of aquatic macrophytes in polluted water bodies and their bioindicator value. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 24: 2125-2129.
- Gratani L, Covone F & Larcher W. 2006. "Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the Mediterranean maquis". *Trees-Structure and Function* 20(5): 549-558.
- Gratani L. 2014. Plant Phenotypic Plasticity in Response to Environmental Factors. Hindawi Publishing Corporation *Advances in Botany*, 17 pp.
- Grillas P & Roché J. 1997. *Vegetation of Temporary Marshes. Ecology and Management. Tour du Valat Arles, France.*
- Grillas P, Gauthier P, Yavercovski N & Perennou C. 2004. *Mediterranean Temporary Pools; Volume 1 – Issues relating to conservation, functioning and management. Station biologique de la Tour du Valat.*
- Grime JP. 1989. Seed Banks in Ecological Perspective. In: *Ecology of Soil Seeds Banks* (Eds. MA Leck, VT Parker & RL Simpson). London Academic Press, London, pp. 15-22.
- Gross KL. 1990. A comparison of methods for estimating seeds numbers in the soil. *Journal of Ecology* 78: 1079-1093.
- Haberlandt G. 1990. *Physiological plant anatomy. New Delhi: Today & Tomorrow's, 777 pp.*
- Hamilton SK & Lewis WM. 1990. Basin morphology in relation to chemical and ecological characteristics of lakes on the Orinoco River floodplain, Venezuela. *Archiv für Hydrobiologie* 119: 393-425.
- Hamilton SK, Sippel SJ & Melack JM. 1996. Inundation patterns in the Pantanal wetland of South America determined from passive microwave remote sensing. *Archives of Hydrobiology* 137: 1-23.
- Harper JL. 1977. *Population biology of plants. Academic Press: New York, 892 pp.*
- Héroult B. 2007. Reconciling niche and neutrality through the emergent group approach. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9: 71-78.
- Hoffman GL & Stockey RA. 1994. Sporophytes, megaspores, and massules of *Azolla stanleyi* from the Paleocene Joffre Bridge locality, Alberta. *Canadian Journal of Botany* 72: 301-308.
- Hooper DU, Solan M, Symstada AJ, Diaz S, Gessner MO & Buchmann N. 2002. Species diversity functional diversity and ecosystem functioning. In: *Biodiversity and ecosystems functioning: synthesis and perspectives* (Eds. M Loreau, S Naeen & P Inchausti), pp. 195-208. Oxford University Press, Oxford.
- Hopfersperger, K.N. A review of similarity between seed bank and standing vegetation across ecosystems. *Oikos*, 116: 1438-1448. 2007.
- Howard-Williams C. 1975. Seasonal and spatial changes in the composition of the aquatic and semiaquatic vegetation of lake Chilwa, Malawi. *Vegetatio* 30(1): 33-39.

- Howe HF & Smallwood PD. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Hrivnák R, Ot'ahel'ová H, Kochjarová J & Pal'ove-Balang P. 2013. Effect of environmental conditions on species composition of macrophytes—study from two distinct biogeographical regions of Central Europe. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 411: 09.
- Hughes I & Cass WC. 1997. Pattern and process of a floodplain forest. Vermont USA: predicted responses of vegetation to perturbation. *Journal Applied of Ecology* 34: 594-612.
- Hutchinson GE. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposium of Quantitative Biology 22: 415-427.
- Hutchinson GE. 1959. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposium. Quantitative Biology 22: 415-427.
- Irgang BE, Pedralli G & Waetcher JL. 1984. Macrófitos aquáticos da Estação Ecológica do Taim, Rio Grande do Sul, Brail. *Roessléria* 6(1): 395-404.
- Irgang BE & Gastal Jr. CVS. 1996. Macrófitas Aquáticas da planície costeira do RS. CPG - Botânica/UFRGS: Porto Alegre.
- Jalili A, Hamzeh'ee B, Asri Y, et al. 2003. Soil seed banks in the Arasbaran Protected Area of Iran and their significance for conservation management. *Biological Conservation* 109: 425-431.
- Judd WS, Singer R & Singer R. 2009. *Sistemática vegetal: um enfoque filogenético*. 3. ed. Porto Alegre: Artmed, p. 632.
- Jutila HM. 2003. Germination in Baltic coastal wetland meadows: similarities and differences between vegetation and seed bank. *Plant Ecology* 166: 275-293.
- Junk WF. 1980. Áreas inundáveis - Um desafio para a limnologia. *Acta Amazonica* 10: 775-795.
- Junk WJ. 1989. Flood tolerance and tree distribution in central Amazonia. In *Tropical Forest Botanical Dynamics. Speciation and Diversity* (Eds. LB Holm-Nielsen, IC Nielsen & H Balslev), pp.47-64. London: Academic Press.
- Junk WJ, Bayley PB & Sparks RE. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 106: 110-127.
- Junk WJ & Piedade MT. 1997. Plant life in the floodplain with special reference to herbaceous plants. In: *The Central Amazon Floodplain* (Ed. WJ Junk), pp. 147-181. Springer-Verlag, New York.
- Junk WJ & Da Silva CJ. 1999. O conceito do pulso de inundação e suas implicações para o Pantanal de Mato Grosso. In: *Anais do II Simpósio sobre Recursos Naturais e Sócio-econômicos do Pantanal, Manejo e Conservação*, pp.17-28. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa-CPAP), Corumbá, 537 pp.
- Junk WJ, Piedade MTF, Schongart J & Wittmann F. 2012. A classification of major natural habitats of Amazonian white-water river floodplains (varzeas). *Wetlands Ecology and Management* 20(6): 461-475.
- Keddy PA. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157-164.
- Keddy PA. 2010. *Wetland Ecology: Principles and Conservation*. 2 ed., Cambridge University Press, Cambridge, 497 pp.
- Kissmann KG. 1997. *Plantas infestantes e nocivas*. BASF, Tomo 1, São Paulo.
- Kissmann KG & Groth D. 1999. *Plantas infestantes e nocivas*. BASF, Tomo 3, São Paulo.
- Klimeš L, Klimešová J, Hendriks R & van Groenendal JM. 1997. Clonal plant architecture: a comparative analysis of form and function. In: *The ecology and evolution of clonal plants* (Eds. H de Kroon & JM van Groenendal), pp. 1-29. Leiden: Backhuys.
- Klimeš L & Klimešová J. 2005 Clonal traits. In: *The Leda traitbase collecting and measuring standards of life-history traits of the Northwest European flora* (Eds. IC Knevel, RM Bekker, D Kunzmann, M Stadler & K Thompson), pp. 66-88. LEDA Traitbase project, University of Groningen, Community and Conservation Ecology group.

- Koeppen W. 1948. *Climatologia: con un estudio de los climas de la Tierra*. Fondo de Cultura Económica, México. 479 pp.
- Kozłowski TT. 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiology Monograph* 1: 1-29.
- Kuiper D & Kuiper PJC. 1988. Phenotypic plasticity in a physiological perspective. *Acta Oecologica Oecologia Plantarum* 9: 43-59.
- Laliberté E & Legendre P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91: 299-305.
- Leal Filho N & Borges EEL. 1992. Influência da temperatura e da luz na germinação de sementes de canudo de pito (*Mabea fistulifera* Mart.). *Revista Brasileira de Sementes* 14: 57-60.
- Leck MA & Simpson RL. 1987. Seed bank of a freshwater tidal wetland: turnover and relationship to vegetation change. *American Journal of Botany* 74: 360-370.
- Leck MA. 1989. Wetland seed banks. In: *Ecology of Soil Seed Banks* (Eds. MA Leck, VT Parker, RL Simpson), Academic Press, San Diego, CA, USA. pp. 283-308.
- Leck MA, Parker VT & Simpson RL. 1989. *Wetland Seed Banks: Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press, San Diego.
- Legendre P & Legendre L. 1998. *Numerical ecology*, 2nd English edn. Elsevier, Amsterdam.
- Legendre P & Legendre LF. 2012. *Numerical ecology*, vol. 24. Elsevier.
- Lenssen JPM, Tendolle GE & Blom CWPM. 1998. The effect of flooding on the recruitment of reed marsh and tall forb plant species. *Plant Ecology* 139(1): 13-23.
- Lenssen JPM & de Kroon H. 2005. Abiotic constraints at the upper boundaries of two *Rumex* species on a freshwater flooding gradient. *Journal of Ecology* 93: 138-147.
- Lewis Jr. WM, Hamilton SK, Lasi MA, Rodriguez M, Saunders JF III. 2000. Ecological determinism on the Orinoco floodplain. *Bio Science* 50: 681-692.
- Lokker C, Lovett-Doust L & Lovett-Doust J. 1997. Seed output and the seed bank in *Vallisneria americana* (Hydrocharitaceae). *American Journal of Botany* 84(10): 1420-1428.
- Lovett-Doust L. 1981. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. *Journal of Ecology* 69: 743-755.
- Luceño M, Alves MV & Mendes AP. 1997. Catálogo florístico y claves de identificación de las ciperáceas de los Estados de Paraíba y Pernambuco (Nordeste del Brasil). *Annales del Jardín Botánico de Madrid* 57: 67-100.
- Ma M, Ma Z & Du G. 2014. Effects of Water Level on Three Wetlands Soil Seed Banks on the Tibetan Plateau. *PLoS ONE* 9(7).
- MacArthur RH & MacArthur JW. 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42: 594-598.
- Magurran AE. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. New Jersey: Princeton University Press, 179 pp.
- Mäkelä S, Huitu E & Arvola L. 2004. Spatial patterns in aquatic vegetation composition and environmental covariates along chains of lakes in the Kokemäenjoki watershed (S, Finland). *Aquatic Botany* 80: 253-269.
- Maltchik L & Pedro F. 2001. Responses of aquatic macrophytes to disturbance by flash floods in a Brazilian semiarid intermittent stream. *Biotropica Lawrence* 33(4): 566-572.
- Maltchik L, Rolon AS, Guadagnini DL & Stenert C. 2004. Wetlands of Rio Grande do Sul, Brazil: a classification with emphasis on plant communities. *Acta Limnologica Brasiliensia* 16(2): 137-151.
- Manolaki P & Papastergiadou E. 2013. The impact of environmental factors on the distribution pattern of aquatic macrophytes in a middle-sized Mediterranean stream. *Aquatic Botany* 104: 34-46.
- Manolaki P & Papastergiadou E. 2015. Environmental factors influencing macrophytes assemblages in a middle-sized mediterranean stream. *River Research and Applications*.
- Måren IE & Vandvik V. 2009. Fire and regeneration: the role of seed banks in the dynamics of northern heathlands. *Journal of Vegetation Science* 20: 871-888.

- Martinez-Ramos M & Soto-Castro A. 1993. Seed rain and advanced regeneration in tropical rain forest. *Vegetatio* 107/108: 299-318.
- Martins RCC. 2004. Germinação e crescimento inicial de três espécies pioneiras do bioma Cerrado no Distrito Federal, Brasil. Universidade Federal de Viçosa, Tese de doutorado, Viçosa, MG.
- Mason NWH, MacGillivray K, Steel JB & Wilson JB. 2003. An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science* 14: 571-578.
- Mason NWH, Lanoiselée C, Mouillot D, Irz P & Argillier C. 2007. Functional characters combined with null models reveal inconsistency in mechanisms of species turnover in lacustrine fish communities. *Oecologia* 153(2): 441-452.
- Matlack GR & Good RE. 1990. Spatial heterogeneity in the soil seed bank of a mature coastal plain forest. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 112: 143-152
- Mauseth JD. 1988. Plant anatomy. Benjamin/Cummings, California. Menlo Park.
- McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E & Westoby M. 2006. Response to Kearney and Porter: Both functional and community ecologists need to do more for each other. *Trends in Ecology and Evolution* 21(9): 482-483.
- McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E & Westoby M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 178-185.
- McGrow JB. 1987. Seed bank properties of an Appalachian Sphagnum bog and the model of the depth distribution of viable seeds. *Canadian Journal of Botany* 65: 2028-2035.
- McIntyre S, Lavorel S, Landsberg J & Forbes TDA. 1995. Disturbance response in vegetation – towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science* 10(5): 621-630.
- Michelan TS, Thomaz SM, Mormul RP & Carvalho P. 2010. Effects of an exotic invasive macrophyte (tropical signal grass) on native plant community composition, species richness and functional diversity. *Freshwater Biology* 55: 1315-1326.
- Middleton B. 1999. Wetland Restoration; Flood Pulsing and Disturbance Dynamics. John Wiley and Sons, New York.
- Mioduski J & Moro RS. 2011. Grupos funcionais da vegetação campestre de Alagados, Ponta Grossa, Paraná. *Iheringia Série Botânica* 66: 241-256.
- Mitchell DS. 1974. Water weeds. In *Aquatic vegetation and its use and control* (Ed. DS Mitchell), pp. 13-22. Paris: UNESCO.
- Ferreira FA, Mormul RP, Pedralli G, Pott VJ & Pott A. 2010. Estrutura da comunidade de macrófitas aquáticas em três lagoas do Parque Estadual do Rio Doce, Minas Gerais, Brasil. *Hoehnea* 37(1): 43-52.
- Moraes EC, Pereira G & Cardozo FS. 2013. Evaluation of reduction of Pantanal wetlands in 2012. *Geografia* 38(1): 81-94.
- Mormul RP, Ferreira FA, Michelan TS, Carvalho P, Silveira MJ & Thomaz SM. 2010. Aquatic macrophytes in the large, sub-tropical Itaipu Reservoir, Brazil. *Revista de Biologia Tropical* 58(4): 1437-1452.
- Mormul RP, Esteves FA, Farjalla VF & Bozelli RL. 2015. Space and seasonality effects on the aquatic macrophyte community of temporary Neotropical upland lakes. *Aquatic Botany* 126: 54-59.
- Morretes BL & Ferri MG. 1959. Contribuição ao estudo da anatomia de folhas de plantas do cerrado. *Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da USP* 16: 7-70.
- Mott KA, Gibson AC & O'Leary JW. 1982. The adaptive significance of amphistomatic leaves. *Plant, Cell and Environment* 5: 455-460.
- Murphy KJ, Dickinson G, Thomaz SM, Bini LM, Dick K, Greaves K, Kennedy MP, Livingstone S, McFerran H, Milne JM, Oldroyd J & Wingfield RA. 2003. Aquatic plant communities and predictors of diversity in a sub-tropical river floodplain: the upper Rio Paraná, Brazil. *Aquatic Botany* 77: 257-276.
- Nathan R & Muller-Landau HC. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 278-285.

- Neiff JJ. 1979. Fluctuaciones de la vegetacion acuatica en ambientes Del Valle de inundacion Del Parana Medio. *Physis* 38: 41-53.
- Neiff JJ. 2001. Diversity in some tropical wetland systems of South America. In: *Biodiversity in Wetlands: Assessment, Function and Conservation* (Eds. B Gopal, WJ Junk & JA Davis), pp.157-86. Backhuys, Leiden.
- Neiff JJ & Poi De Neiff ASG. 2003. Connectivity processes as a basis for the management of aquatic plants. In: *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas* (Eds. SM Thomaz & LM Bini), pp. 39-58. Maringá: EDUEM: Nupélia.
- Nicholson A & Keddy PA. 1983. The depth profile of a shoreline seed bank in Matchedash Lake, Ontario. *Canadian Journal of Botany* 61: 3293-3296.
- Nishihiro J, Nishihiro MA & Washitani I. 2006. Assessing the potential for recovery of lakeshore vegetation: species richness of sediment propagule banks. *Ecological Research* 21: 436-445.
- Nunes da Cunha C & Junk WJ. 1999. Composição florística de capões e codilheiras: localização das espécies lenhosas quanto ao gradiente de inundação no Pantanal de Poconé, MT-Brasil. In: *Anais do II Simpósio sobre Recursos Naturais e Sócio-econômicos do Pantanal, Manejo e Conservação*. Corumbá-MS 1996. Brasília, EMBRAPA-CPAP, pp. 387-405.
- Nunes da Cunha C & Junk WJ. 2001. Distribution of wood plant communities along the flood gradient in the Pantanal of Poconé, Mato Grosso, Brazil. *International Journal of Ecology and Environmental* 27: 63-70.
- Nunes da Cunha C & Junk WJ. 2011. A preliminary classification of habitats of the Pantanal of Mato Grosso and Mato Grosso do Sul and its relation to national and international wetland. In: *The Pantanal: Ecology, biodiversity and sustainable management of a large neotropical seasonal wetland* (Eds. WJ Junk, CJ da Silva, C Nunes da Cunha & M Wantzen), Sofia-Moscow: Pensoft Publishers, pp. 127-141.
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH & Wagner H. 2013. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-6.
- Oliveira M De LAA, Neves MTMB, Strehl T, Ramos RLD & Bueno OL. 1988. Vegetação de macrófitos aquáticos das nascentes do rio Gravataí (banhado Grande e banhado Chico Lomã), Rio Grande do Sul, Brasil – levantamento preliminar. *Iheringia Ser. Bot., Porto Alegre* 38: 67-80.
- Oliveira SF. 2007. Comparação do banco de sementes do solo de três fitofisionomias do bioma cerrado em áreas perturbadas. *Dissertação em Engenharia Florestal, Publicação EFL – 077/2007*, Departamento de Engenharia Florestal, Universidade de Brasília, DF, 44 pp.
- Oliveira PC de, Torezan JMD & Nunes da Cunha C. 2015. Effects of flooding on the spatial distribution of soil seed and spore banks of native grasslands of the Pantanal wetland. *Acta Botanica Brasilica* 29(3): 400-407.
- Ortega JCG, Dias RM, Petry AC, Oliveira EF & Agostinho AA. 2015. Spatio-temporal organization patterns in the fish assemblages of a Neotropical floodplain. *Hydrobiologia* 745(1): 31-41.
- Padovani CR. 2010. Dinâmica espaço temporal das inundações do Pantanal. Piracicaba, 2010. Tese pela Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Centro de energia Nuclear na Agricultura. 174 pp.
- Pagotto MA, Silveira RML, Nunes da Cunha C & Fantin-Cruz I. 2011. Distribution of herbaceous species in the soil seedbank of a flood seasonality area, Northern Pantanal. *Brazilian International Review of Hydrobiology* 96: 149-163.
- Paillisson JM & Marion L. 2006. Can small water level fluctuations affect the biomass of *Nymphaea alba* in large lakes? *Aquatic Botany* 84: 259-266.
- Parent C, Capelli N, Berger A, Crevecoeur M & Dat JF. 2008. An overview of plant responses to soil waterlogging. *Plant Stress* 2: 20-27.
- Parker VT & Leck MA. 1985. Relationship of seed banks to plant distribution patterns in a freshwater tidal wetland. *American Journal of Botany* 72: 161-174.

- Parkhurst DF. 1978. Adaptive significance of stomatal occurrence on one or both surfaces of leaves. *Journal of Ecology* 66: 367-383.
- Pereira IM, Alvarenga AP & Botelho SA. 2010. Banco de Sementes do Solo, Como Subsídio à Recomposição de Mata Ciliar. *Floresta* 40(4): 721-730.
- Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, et al. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61: 137-234.
- Petchey OL & Gaston KJ. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5: 402-411.
- Petchey OL & Gaston KJ. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9: 741-758.
- Petchey OL, Evans KL, Fishburn IS & Gaston KJ. 2007. Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *Journal of Animal Ecology* 76(5): 977-985.
- Piedade M. 1988. Biomassa, produtividade e atividade fotossintética de *Echinochloa polystachya* (HBK) (Graminea, Poaceae), capim semi-aquático da várzea amazônica. Tese pelo Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. 154 pp.
- Piedade MTF. 1993. Biologia e ecologia de *Echinochloa polystachya* (H.B.K.) Hitchcock (Graminae = Poaceae), capim semi-aquático da várzea amazônica. *Acta Limnologica Brasiliensia* 6: 173-185.
- Piedade MTF, Worbes M & Junk WJ. 2001. Geo-ecological controls on elemental fluxes in communities of higher plants in Amazonian floodplains. In: *The Biogeochemistry of the Amazon Basin* (Eds. ME McClain, RL Victoria & JE Richey), pp. 209-234. Oxford University Press, New York.
- Pierini AS, Sgorlon D & Thomaz SM. 2006. Efeitos da exposição ao ambiente seco sobre o crescimento e regeneração de *Egeria najas* Planchon (Hydrocharitaceae). *Acta Scientiarum Biological Science* 28(1): 31-34.
- Pinheiro EP & Lolis SF. 2012. Influência da transparência da coluna de água na distribuição espaço-temporal de macrófitas aquáticas no reservatório Luis Eduardo Magalhães, rio Tocantins. *Interface* 5: 66-75.
- Plue J & Cousins SAO. 2013. Temporal dispersal in fragmented landscapes. *Biological Conservation* 160: 250-262.
- Pollock MM, Naiman RJ & Hanley TA. 1998. Plant species richness in riparian Wetlands - A test of biodiversity theory. *Ecology* 79(1): 94-105.
- Pott VJ, Bueno NC, Pereira RAC, De Salis SM & Vieira NL. 1989. Distribuição de macrófitas aquáticas numa lagoa na fazenda Nhumirim, Nhecolândia, Pantanal, MS. *Acta Botanica Brasilica*, 3(2) Supl.: 153-168.
- Pott A & Pott VJ. 1994. *Plantas do Pantanal*. Brasília/DF: Embrapa, 320 pp.
- Pott VJ & Pott A. 2000. *Plantas aquáticas do Pantanal*. EMBRAPA, Brasília.
- Pott VJ & Pott A. 2003. Dinâmica da vegetação aquática do Pantanal. In: *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas* (SM Thomaz & LM Bini), pp. 145-162. Editora da Universidade Estadual de Maringá, Maringá.
- Pott VJ. 2008. Plantas de ambientes aquáticos e úmidos do Centro-Oeste brasileiro. In: *Anais do 59º Congresso Nacional de Botânica*. Natal: Sociedade Brasileira de Botânica. pp. 441-442.
- Pott A, Oliveira, AKM, Damasceno-Junior GA & Silva JSV. 2011. Plant diversity of the Pantanal wetland. *Brazilian Journal of Biology* 71(1 suppl.): 265-273.
- Pott VJ, Ferreira FA, Arantes ACV & Pott A. 2012. How many species of aquatic macrophytes are there in the Brazilian Pantanal wetland? An updated checklist. In: *Anais do I Congresso Brasileiro de áreas úmidas* (I CONBRAU), Cuiabá, 1:.-.
- Pott A & Silva JSV. 2015. Terrestrial and Aquatic Vegetation Diversity of the Pantanal Wetland. In: *Dynamics of the Pantanal Wetland in South America* (Eds. I Bergier & ML Assine), *Hdb Env Chem*, Springer International Publishing Switzerland. pp. 1-21.
- Prado AL, Heckman CW & Martins FR. 1994. The seasonal succession of biotic communities in wetlands of the tropical wet-and-dry climatic zone: II. The Aquatic Macrophyte

- Vegetation in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *Internationale Revue gesammten Hydrobiologie* 79: 569-589.
- Prince EAC & Marshall C. 1999. Clonal plants and environment heterogeneity. *Plant Ecology* 141: 3-7.
- Pulliam HR. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* 3: 349-361.
- Raven PH, Evert RF & Eichhorn SE. 1992. *Biology of Plants*. Worth Publishers, New York, NY. pp. 441-452.
- Rebellato L, Nunes da Cunha C & Figueira JEC. 2012. Respostas da comunidade herbácea ao pulso de inundação no Pantanal de Poconé, Mato Grosso. *Oecologia Australis* 16(4): 797-818.
- Ridge I. 1987. Ethylene and growth control in amphibious plants. In: *Plant life in aquatic and amphibious habitats* (Ed. RMM Crawford), pp. 53-77. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Roberts HA. 1981. Seedbanks in soils. *Advanced Applied Biology* 6: 1-56.
- Rocha CG, Resende UM & Lugnani JS. 2007. Diversidade de macrófitas em ambientes aquáticos do IPPAN na Fazenda Santa Emília, Aquidauana, MS. *Revista Brasileira de Biociências* 5(supl. 2): 456-458.
- Rodrigues MA. 2006. Avaliação da chuva e banco de sementes em áreas de restinga, morfoecologia e potencial biótico de espécies ocorrentes nestes locais. 2006. xv, 125 f. *Dissertação* Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências.
- Safi K, Cianciaruso MV, Loyola RD, Brito D, Armour-Marshall K & Diniz-Filho JAF. 2011. Understanding global patterns of mammalian functional and phylogenetic diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 366(1577): 2536-2544.
- Sampaio MC, Araújo TF, Scarano FR & Stuefer JF. 2004. Directional growth of a clonal bromeliad species in response to spatial habitat heterogeneity. *Evolutionary Ecology* 18: 429-442.
- Santos AM. 2004. Macrófitas aquáticas da planície de inundação do alto Rio Paraná: produtividade primária, decomposição, ciclagem de nutrientes e diversidade. Tese pela Universidade de Maringá, Maringá. 101 pp.
- Scatena VL, Lima AMA & Filho JPL. 1997. Aspectos fenológicos de *Syngonanthus elegans* (Bong.) Ruhl. (Eriocaulaceae) da serra do Cipó, MG, Brasil. *Arquivos de Biologia & Tecnologia* 40: 153-167.
- Schessl M. 1999. Floristic composition and structure of floodplain vegetation in Northern Pantanal of Mato Grosso, Brasil. *Phyton* (Horn, Austria) 39: 303-336.
- Schoener T. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185(4145): 27-39.
- Schupp EW. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* 82: 399-409.
- Schott P, Rolon AS & Maltchik L. 2005. Macrophyte dynamics in an oxbow lake of the Sinos River basin in south Brazil. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 29: 815-820.
- Schwartz SS & Jenkins DG. 2000. Temporary aquatic habitats: constraints and opportunities. *Aquatic Ecology* 34:3-8.
- Scremin-Dias E. 1999. O retorno à origem aquática. In: *Nos Jardins Submersos da Bodoquena: Guia para Identificação de Plantas Aquáticas de Bonito* (Eds. E Scremin-Dias, VJ Pott & PR Souza), pp. 25-41. UFMS, Campo Grande, BR.
- Scremin-Dias, E. 2000. A plasticidade fenotípica das macrófitas aquáticas em resposta à dinâmica ambiental. In *Tópicos Atuais em Botânica: Palestras convidadas do 51 Congresso Nacional de Botânica*, pp.189-193. Brasília-DF, BR.
- Scremin-Dias E. 2009. Tropical aquatic Plants: morphoanatomical adaptations. In: *Encyclopedia of Tropical Biology and Conservation Management* (Eds. K Del-Claro & Rico-Gray), pp. 84-132. EOLSS (www.eolss.net). 1. ed. Paris: UNESCO/EOLSS Vol I.

- Scremin-Dias E, Lorenz-Lemke AP & Oliveira AKM. 2011. The floristic heterogeneity of Pantanal and the occurrence of species with different adaptive strategies to water stress. *Brazilian Journal of Biology* 71(1): 275-282.
- Sculthorpe CD. 1967. *The biology of aquatic vascular plants*. Edward Arnold, London, England. 610 pp.
- Sculthorpe CD. 1985. *The biology of aquatic vascular plants*. Königstein: West Germany: Koeltz Scientific Books, 610 pp.
- Silva JSV & Abdon MM. 1998. Delimitação do Pantanal Brasileiro e suas sub-regiões. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 33: 1703-1711.
- Silva MP da, Mauro R, Mourão G & Coutinho M. 2000. Distribuição e quantificação de classes de vegetação do Pantanal através de levantamento aéreo. *Revista Brasileira de Botânica* 23: 143-152.
- Silva CJ, Watzen KM, Nunes da Cunha C & Machado FA. 2001. Biodiversity in the Pantanal wetland, Brasil. In *Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation* (Eds. B Gopal, WJ Junk & JA Davis), v.2., pp. 187-215. The Netherlands, Backnuys Publishers, Leiden.
- Silvertown J. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & Evolution*, 19: 605-611.
- Silva MP da, Mauro R, Mourão G & Coutinho M. 2000. Distribuição e quantificação de classes de vegetação do Pantanal através de levantamento aéreo. *Revista Brasileira de Botânica* 23: 143-152.
- Silva RMM & Carniello MA. 2007. Ocorrência de macrófitas em lagoas intermitentes e permanentes em Porto Limão Cáceres-MT. *Revista Brasileira de Biociências* 5(2): 519-521.
- Simpson RL, Good RE, Leck MA & Whigham DF. 1983. The ecology of freshwater tidal wetlands. *BioScience* 33: 255-259.
- Simpson RL, Leck Man & Parker VT. 1989. Seed banks: general concepts and methodological issues. In: *Ecology of Soil Seed Banks* (Eds. MA Leck, VT Parker & RL Simpson). Academic Press, San Diego, pp. 3-9.
- Simpson MG. 2010. *Plants systematic*. 2. ed. Oxford: Elsevier, pp.740.
- Smith JM. 1978. *The Evolution of Sex*. Cambridge Univ., Cambridge, London, New York, Melbourne.
- Smith LM & Kadlec JA. 1983. Seed banks and their role during draw-down of a North American marsh. *Journal of Applied Ecology* 20: 673-684.
- Soares AP, Soares PC & Assine ML. 2003. Areiais e lagoas do Pantanal, Brasil: herança paleoclimática? *Revista Brasileira de Geociências* 33(2): 211-224.
- Sobral FL & Cianciaruso MV. 2012. Estrutura filogenética e funcional de assembléias: (re) montando a ecologia de comunidades em diferentes escalas espaciais. *Bioscience Journal* 28(4): 617-631.
- Solbrig OT. 1994. Plant traits and adaptive strategies: their role in ecosystem function. In: *Biodiversity and ecosystem function* (Eds. ED Schulze & HA Mooney), pp. 97-116. Berlin: Springer-Verlag.
- Song M & Dong M. 2002. Clonal plants and plant species diversity in wetland ecosystems in China. *Journal of Vegetation Science* 13: 237-244.
- Soriano BMA, Clarke RT & Catella AC. 2001. Evolução da erosividade das cheias na bacia do rio Taquari. Corumbá: Embrapa Pantanal. *Boletim de Pesquisas* 25: 18.
- Suzuki J & Stuefer JF. 1999. On the ecological and evolutionary significance of storage in clonal plants. *Plants Species Biology* 14: 11-17.
- Szoszkiewicz K, Ciecierska H, Kolada A, Schneider SC, Szwabinska M & Ruszczyńska J. 2014. Parameters structuring macrophyte communities in rivers and lakes—results from a case study in North-Central Poland. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 415: 08.
- Tanaka RH. 2000. Levantamento da Ocorrência de Plantas Aquáticas nos Reservatórios da CESP. CESP Report, São Paulo, 25 pp.

- Tanaka MO, Ferreira RS & Costa MV. 2005. Dispersão de propágulos de macrófitas aquáticas em rios no município de Bonito, MS. In: Anais do VII Congresso de Ecologia do Brasil, 20 a 25 de novembro, Caxambu – MG.
- Thomaz, SM, Bini LM, Souza, DC, Pagioro TA, Carmo M, Pierini S, Ribeiro R & Heil SA. 1999. Estudos de macrófitas aquáticas no reservatório de Itaipú: monitoramento e fatores ecológicos relacionados com as alterações da biomassa. Maringá: UEM/Nupélia. 83 p. [Relatório Técnico].
- Thomaz SM. 2002. Fatores ecológicos associados à colonização e ao desenvolvimento de macrófitas aquáticas e desafios de manejo. *Planta daninha* 20: 21-33.
- Thomaz SM, Pagioro TA, Bini LM & Souza DC. 2002. Macrófitas aquáticas da planície de inundação do Alto Rio Paraná: listagem de espécies e padrões de diversidade em ampla escala. Relatório Peld/CNPq/Nupelia, Maringá, pp. 187-191.
- Thomaz SM, Pagioro TA, Bini LM & Murphy KJ. 2006. Effect of reservoir drawdown on biomass of three species of aquatic macrophytes in a large sub-tropical reservoir (Itaipu, Brazil). *Hydrobiologia* 570(1): 53-59.
- Thomaz SM, Bini LM & Bozelli RL. 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-foodplain systems. *Hydrobiologia* 579: 1-13.
- Thompson K & Grime JP. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology* 67: 893-921.
- Thompson K. 1992. The functional ecology of seed banks. In: *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities* (Ed. M Fenner). CAB International, Wallingford, Oxon, UK. pp. 231-258.
- Thompson K. 2000. The Functional Ecology of soil Seed Banks. *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. (2nd ed.) CABI Publishing, London, pp. 215-235.
- Tilman D. 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton.
- Tilman D. 1988. *Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 362pp.
- Tilman D. 2001. Functional diversity. In *Encyclopedia of Biodiversity* (Ed. SA Levin), pp. 109-120. Academic Press, San Diego.
- Tur NM. 1972. Embalsados y camalotes de la Región Isleña Del Paraná Médio. *Darwiniana* 17: 397-407.
- Ungar IA & Woodell SRJ. 1996. Similarity of seed banks to aboveground vegetation in grazed and ungrazed salt marsh communities on the Gower peninsula, South Wales. *International Journal of Plant Sciences* 157: 746-749.
- van der Valk AG & Davis CB. 1976. The seed banks of prairie glacial marshes. *Canadian Journal of Botany*, 54: 1832-1838.
- van der Valk AG & Davis CB. 1978. The role of seed banks in the vegetation dynamics of prairie glacial marshes. *Ecology* 59: 322-335.
- van der Valk AG. 1981. Succession in wetlands: a Gleasonian approach. *Ecology* 62: 688-696.
- van der Valk AG & Pederson RL. 1989. Seed banks and the management and restoration of natural vegetation. In: *Ecology of Seed Banks* (Eds. MA Leck, VT Parker & RL Simpson), Academic Press, San Diego, pp. 329-346.
- van der Valk AG, Pederson RL & Davis CB. 1992. Restoration and creation of freshwater wetlands using seed banks. *Wetlands Ecology and Management* 1: 191-197.
- van Geest GJ, Coops H, Scheffer M & Van Nes EH. 2007. Long transients near the ghost of a stable state in eutrophic shallow lakes with fluctuating water levels. *Ecosystems* 10: 36-46.
- Vartapetian BB & Jackson MB. 1997. Plant adaptation to anaerobic stress. *Annals of Botany* (Supplement A) 79:3-20.
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I & Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882-892.
- Vivian-Smith G. 1987. Microtopographic heterogeneity and floristic diversity in experimental wetland communities. *Journal of Ecology* 85: 71-82.

- Walker BH & Coupland RT. 1968. An analysis of vegetation-environment relationships in Saskatchewan sloughs. *Canadian Journal of Botany* 46: 509-522.
- Walker B. 1995. Conserving biological diversity through ecosystem resilience. *Conservation Biology* 9:747-752.
- Walker B, Kinzig A & Langridge J. 1999. Plant attribute diversity and ecosystem function: The nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems* 2: 95-113.
- Warwick NWM & Brock MA. 2003. Plant reproduction in temporary wetlands: the effects of seasonal timing, depth, and duration of flooding. *Aquatic Botany* 77: 153-167.
- Welling CH, Pederson RL & van der Valk AG. 1988. Temporal patterns in recruitment from the seed bank during drawdowns in a prairie wetland. *Journal of Applied Ecology* 25: 999-1007.
- Wetzel RG. 2001. *Limnology - Lake and river ecosystems*. San Diego: Academic Press., 1006 pp.
- White PS. 1979. Pattern, process and natural disturbance in vegetation. *Botanic Review* 45: 229-299.
- Williams WT & Barber DA. 1961. The functional significance of aerenchyma in plants. *Symposia of the Society for Experimental Biology* 15: 132-144.
- Willson MF. 1992. The ecology of seed dispersal. In: Fenner, M. (ed.). *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CAB International, Wallingford, Oxon, UK. pp. 61-86.
- Wooten JW. 1986. Variations in leaf characteristics of six species of *Sagittaria* (Alismataceae) caused by various water levels. *Aquatic Botany* 23: 321-327.
- Zar JH. 1999. *Biostatistical Analysis*. Fourth edition. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey USA.