

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

WILSON TREGER ZYDOWICZ DE SOUSA

Efeito do regime hidroecológico sobre uma comunidade de macrófitas aquáticas
na planície de inundação do alto rio Paraná

Maringá
2009

WILSON TREGER ZYDOWICZ DE SOUSA

Efeito do regime hidroecológico sobre uma comunidade de macrófitas aquáticas
na planície de inundação do alto rio Paraná

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

Orientador: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz
Co-Orientador: Prof. Dr. Kevin Josef Murphy

Maringá
2009

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

S725e Sousa, Wilson Treger Zydowicz de, 1978-
Efeito do regime hidroecológico sobre uma comunidade de macrófitas aquáticas na planície de inundação do alto rio Paraná / Wilson Treger Zydowicz de Sousa. – Maringá, 2009.
72 f. : il.

Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2009.
Orientador: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz.
Co-Orientador: Prof. Dr. Kevin Josef Murphy.

1. Macrófitas aquáticas, Assembléia de – Planície de inundação – Alto rio Paraná. 2. Macrófitas aquáticas, Assembléia de – Diversidade de espécies - Planície de inundação – Alto rio Paraná. 3. Macrófitas aquáticas, Assembléia de – Regime hidrológico - Planície de inundação – Alto rio Paraná I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em "Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais".

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

FOLHA DE APROVAÇÃO

WILSON TREGER ZYDOWICZ DE SOUSA

Efeito do regime hidroecológico sobre uma comunidade de macrófitas aquáticas na planície de inundação do alto rio Paraná

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

COMISSÃO JULGADORA

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

Prof. Dr. Irineu Bianchini Junior
Universidade Federal de São Carlos

Prof. Dr. Antônio Fernando Monteiro Camargo
Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho

Prof^a Dr^a Liliana Rodrigues
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

Prof^a Dr^a Cláudia Costa Bonecker
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

Aprovado em: 27 de março de 2009.

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

AGRADECIMENTOS

A Deus por tudo.

Ao empenho de meu orientador Prof. Dr. Sidinei M. Thomaz sem o qual a realização deste trabalho não seria possível.

Ao Prof. Dr. Kevin J. Murphy por me receber em seus domínios e contribuir enormemente para o desenvolvimento dos trabalhos realizados.

Ao Prof. Dr. Daniel Haydon pela grande ajuda ao desenvolvimento dos trabalhos.

Ao Nupélia pela infra-estrutura e recursos oferecidos para realização deste trabalho.

Ao CNPq e a CAPES pelo custeio de bolsas de estudo.

A todos os membros dos laboratórios de Limnologia e Macrófitas Aquáticas pelo companheirismo e auxílio prestados, em especial a Márcio J. Silveira pelo auxílio nos trabalhos de campo e laboratoriais.

A grande amiga Eli, Eliana Barbosa Pereira, pelo enorme apoio.

Ao Prof. William Severi por todo apoio durante minha vida acadêmica.

A Paulo Oliveira (Paulinho) por todo apoio durante minha preparação para seleção do programa do Nupélia.

A Luiz Carlos Cavalcante Junior, vulgo Pinona (π^9), por me acolher em seu quarto na REU 2 da UFRPE do segundo semestre de 2004 até minha ida a Maringá em 2005.

A Sérgio Bocão por me acolher em sua casa na Várzea desde minha chegada ao Recife, no final de 2003 ao primeiro semestre de 2004.

A meus pais por me amarem e educarem.

A todos os amigos que, mesmo longe em distância, continuam perto.

A capoeira pela força.

O mundo de Deus é grande,
Não cabe numa mão fechada.
O pouco com Deus é muito
E o muito, sem Deus não é nada.

(DO POVO)

Efeito do regime hidroecológico sobre uma comunidade de macrófitas aquáticas na planície de inundação do alto rio Paraná

RESUMO

A presente tese compreende dois artigos científicos (cada um representado por um capítulo) resultantes de estudos ecológicos sobre macrófitas aquáticas na planície do alto rio Paraná. O primeiro enfoca a comunidade de macrófitas de uma lagoa ribeirinha enquanto o segundo trata de populações de duas espécies de Hydrocharitaceae, *Egeria najas* (nativa) e *Hydrilla verticillata* (exótica), em habitats do rio Paraná. Ambos os estudos relacionam a dinâmica espaço-temporal das plantas a fatores abióticos e bióticos, tendo como principal enfoque a avaliação dos efeitos de duas cheias anuais distintas, sendo a segunda uma cheia extrema, causada por Oscilação Sul do *El Niño*, constituída pelo maior pulso de inundação (em amplitude e duração) dos últimos 20 anos neste ecossistema. A hipótese geral explorada é a de que o grau de conectividade hidrológica e eventos de cheia governam os padrões espaço-temporais de composição e abundância de macrófitas aquáticas em habitats da planície de inundação do alto rio Paraná.

No primeiro artigo, explora-se a hipótese de que conectividade (distância ao rio) e episódios de cheias interagem com fatores locais determinando mudanças na estrutura da comunidade de plantas aquáticas de uma lagoa conectada ao rio Paraná. A vegetação da lagoa estava primariamente estruturada pela distância ao rio. A abundância total da comunidade e a diversidade de espécies emergentes aumentaram da entrada ao interior da lagoa, enquanto o oposto ocorreu com as espécies flutuantes e submersas. Mudanças espaciais na vegetação foram relacionadas com gradientes de profundidade, declividade do solo, transparência da água, oxigênio e fósforo. As seções externa e mediana da lagoa foram provavelmente favorecidas por um maior fluxo de propágulos trazidos pela água do rio, enquanto que o meio da lagoa ainda foi favorecido por uma maior área e heterogeneidade espacial. O interior da lagoa foi aparentemente mais protegido de distúrbios de curto-prazo (p. ex. dinâmicas de vento e fluxo de água) e mais suscetível a processos bióticos locais. As duas fases de cheia apresentaram diferentes efeitos sobre a comunidade de macrófitas dependendo das características da cheia (p. ex. intensidade, duração), localidade dentro da lagoa e estado da vegetação. No geral, as cheias tenderam a reestruturar a comunidade em termos de diversidade e abundância de espécies, além de interromper processos de competição. Distúrbios causados pelas cheias provavelmente governaram interações entre processos de competição e facilitação. Conectividade e pulsos de inundação foram os principais fatores

responsáveis pela manutenção de alta diversidade de macrófitas na lagoa, mas estes fatores regionais interagiram no tempo e no espaço com fatores ambientais e bióticos locais para estruturar o mosaico mutante formado pela vegetação da lagoa.

No segundo estudo foram conduzidas expedições mensais, compreendendo dois ciclos anuais, a duas estações amostrais no rio Paraná e duas lagoas marginais, com o objetivo de responder: (1) como flutuações no regime hidrométrico e associadas variações nas condições ambientais afetam populações de *E. najas* e *H. verticillata*?; (2) como a espécie nativa e a exótica respondem a diferentes distúrbios de cheia e que espécie possui um maior potencial de recuperação?; (3) que variáveis ambientais podem melhor explicar variações na biomassa de *E. najas* e *H. verticillata*?; e (4) existe evidências de que alguma das espécies seja competitivamente superior nos habitats estudados? *Hydrilla verticillata* não se desenvolveu nas lagoas, possivelmente devido a elevada proporção de matéria orgânica no sedimento (~ 10 % MS). Porém, a espécie exótica dominou as estações amostrais do rio, aparentemente suprimindo *E. najas*. O desenvolvimento da biomassa das macrófitas foi maior durante períodos de águas baixas, com elevada transparência e temperatura da água. Cheias impactaram as macrófitas submersas aparentemente através de processos de revolvimento de sedimento e arrasto de plantas, junto com estresse causado por baixa transparência da água. A recuperação dos estande de macrófitas começou rapidamente após a cheia de 2006 (menos intensa), porém a grande cheia de 2007 teve um maior impacto sobre as plantas. No rio a recuperação começou cinco meses após um grande distúrbio. Nas lagoas a recuperação da transparência da água se deu mais lentamente e nenhuma regeneração significativa das plantas foi observada mesmo nove meses após o distúrbio. *Egeria najas* e *H. verticillata* começaram o processo de regeneração praticamente ao mesmo tempo, mas *H. verticillata* obteve taxas de aumento de biomassa bem maiores.

Palavras-chave: Planície fluvial. Distúrbios de cheia. Macrófitas aquáticas. Facilitação.

Fatores de força ecológica. Hydrocharitaceae. Biomassa. Regeneração.

Effect of the hydroecological regime on an aquatic macrophyte community in the Upper River Paraná Floodplain

ABSTRACT

The present thesis comprises two scientific papers (represented by a chapter each) resulted from ecological studies about aquatic macrophytes in the Upper River Paraná floodplain. The first study focus on the plants community in a riverine lagoon, while the second leads with populations of two species of Hydrocharitaceae, *Egeria najas* (native) and *Hydrilla verticillata* (exotic), in habitats of the River Paraná. Both researches relate the spatio-temporal dynamics of plants with abiotic and biotic factors. The main focus of these studies is the effect evaluation of two distinct floods, which the second was an extreme flood (caused by the *El Niño* South Oscillation) comprised by the stronger flood pulse (in amplitude and duration) of the last twenty years in this ecosystem.

In the first paper, we explore the hypothesis that flood events and connectivity (distance from the river) interact with local factors to drive changes in the structure of an aquatic plant community in a lagoon connected to the River Paraná. The lagoon vegetation was primarily structured by distance from the river. Total community abundance and emergent species diversity increased from the outer to the inner section of the lagoon while the opposite occurred for submersed and floating species. Spatial changes in the vegetation were strongly associated with gradients of depth, slope, water transparency, oxygen and phosphorus. A greater propagule flux brought by river water input into the lagoon favoured diversity in the entrance and middle lagoon, while the middle was also favoured by a greater area and spatial heterogeneity. The inner lagoon was probably more protected especially from short-term disturbances (e.g. water flow and wind dynamics) and was more susceptible to local biotic processes. Both flood events had different effects upon the macrophyte community depending on flood features (e.g. intensity, duration), location and vegetation state. In general, flood-pulses tended to reset the community, in terms of species abundance and richness, and disrupt competitive processes. Interactions among facilitation and competition processes are likely governed by flood disturbances. Connectivity and flood-pulses were the main factors responsible for sustaining high diversity of aquatic macrophytes in the lagoon, but these drivers interact, in both time and space, with local environmental and biotic drivers to structure the shifting mosaic of lagoon vegetation.

In the second study, we carried monthly surveys, comprising two annual cycles, to two sampling stations in the River Paraná and two marginal lagoons, aiming to answer: (1) how do water level regimes and their associated changing environmental conditions, affect populations of *E. najas* and *H. verticillata*?; (2) how do native and exotic species respond to distinct flood disturbances and which species has the greater recovery potential?; (3) which environmental variables can best explain variations in *E. najas* and *H. verticillata* biomass?; and (4) is there evidence that either species is competitively superior in the habitats studied? *Hydrilla verticillata* did not develop in the lagoons, possibly due to the elevated proportion of organic matter in the sediment (~ 10 % DM). However the exotic species dominated the river sites apparently suppressing *E. najas*. Macrophyte biomass development was greatest during low-water periods, with clear water and high temperatures. Floods probably impacted submersed macrophytes through processes of sediment movement and plant scouring (uprooting), coupled with stress caused by low water transparency. Macrophyte recovery started soon after the 2006 flood (less intense) but the major flood of 2007 had a greater impact upon plants. In the river recovery started five months after the major flood, however in the lagoons water transparency did not improve so fast and no significant plant regeneration was found even nine months after the disturbance event. *Egeria najas* and *H. verticillata* started regeneration practically at the same time but *H. verticillata* had much higher rates of biomass increases.

Keywords: Riverine floodplain. Flood disturbances. Aquatic macrophytes. Facilitation. Ecological drivers. Hydrocharitaceae. Biomass. Regeneration.

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO I - Fatores ecológicos determinantes da estrutura da comunidade de macrófitas aquáticas em uma lagoa fluvial neotropical

Tabela 1 Espécies registradas na lagoa com respectivas famílias, forma de vida (E: emergente, F: flutuante e S: submersa), frequência de ocorrência e abundância (média \pm desvio padrão).....	24
Tabela 2 Resultados da ANOVA (P) indicando os efeitos da data de coleta e da seção da lagoa sobre as variáveis ambientais e da comunidade com média \pm desvio padrão dadas por seção da lagoa. Valores médios (por variável dependente) dividindo uma letra em comum não são estatisticamente diferentes ($P > 0.05$).....	26
Tabela 3 Correlações significativas (r , $P < 0,05$) entre riqueza de espécies por m^{-2} ($\ln(1 + S m^{-2})$) e abundância total (Raiz AbTot%; área %), e variáveis bióticas e abióticas.....	30
Tabela 4 Variáveis ambientais (média \pm desvio padrão) para cada grupo TWINSpan junto com resultados da ANOVA (P). Valores médios (por variável dependente) dividindo uma letra em comum não diferem estatisticamente ($P > 0,05$).....	36

CAPÍTULO II - - Resposta da espécie nativa *Egeria najas* Planch. e da exótica *Hydrilla verticillata* L.f. Royle ao regime hidroecológico em um rio subtropical.

Tabela 1 Variáveis ambientais (média \pm desvio padrão) nas estações do rio e lagoas ribeirinhas, com resultados da ANOVA (p) e teste Tukey para diferenciação entre médias (letras iguais simbolizam igualdade estatística, $p > 0,05$).....	55
Tabela 2 Número de quadrados amostrados, % de ocorrência e biomassa (média \pm desvio padrão) de <i>E. najas</i> e <i>H. verticillata</i> nas estações do rio e lagoas ribeirinhas.	58
Tabela 3 Modelos gerados por análise de regressão para biomassa ($g MS m^{-2}$) e produtividade primária líquida (PPL; $g MS m^{-2} d^{-1}$) de <i>H. verticillata</i> e <i>E. najas</i>	64

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO I - Fatores ecológicos determinantes da estrutura da comunidade de macrófitas aquáticas em uma lagoa fluvial neotropical.

- Figura 1** Lagoa conectada ao rio Paraná. As seções do interior, meio e entrada da lagoa correspondem respectivamente às transeções 1-5, 6-10 e 11-14.....20
- Figura 2** Nível hidrométrico do rio Paraná, com setas indicando datas de coleta e a linha horizontal tracejada indicando o nível médio (3,5 m), e as variáveis profundidade, oxigênio dissolvido e pH (média \pm desvio padrão) nas seções do interior, meio e entrada da lagoa. As linhas verticais tracejadas e contínuas indicam as amostras coletadas durante o primeiro período de cheia (janeiro e abril de 2006) e o segundo período de cheia (janeiro de 2007), respectivamente.....25
- Figura 3** Variáveis físico-químicas da água ZDS, $ZDS/Z_{máx}$, condutividade elétrica, alcalinidade, PT e NT (média \pm desvio padrão) no interior, meio e entrada da lagoa. As linhas verticais tracejadas e contínuas indicam as amostras coletadas durante o primeiro período de cheia (janeiro e abril de 2006) e o segundo período de cheia (janeiro de 2007), respectivamente.....26
- Figura 4** Riqueza (S ; número de espécies: por expedição, por transeção e por m^2) e índice de Shannon (H) para macrófitas no interior, meio e entrada da lagoa. As linhas verticais tracejadas e contínuas indicam as amostras coletadas durante o primeiro período de cheia (janeiro e abril de 2006) e o segundo período de cheia (janeiro de 2007), respectivamente.....28
- Figura 5** Abundância total de macrófitas, abundância e frequência de ocorrência de *E. azurea*, e abundância total de todas as outras espécies de macrófitas que não *E. azurea*, no interior, meio e entrada da lagoa. As linhas verticais tracejadas e contínuas indicam as amostras coletadas durante o primeiro período de cheia (janeiro e abril de 2006) e o segundo período de cheia (janeiro de 2007), respectivamente.....29
- Figura 6** Relações significativas ($P < 0,001$) entre riqueza (S) média por m^2 e, A) frequência de *E. azurea* (% de ocorrência), e B) abundância de *E. azurea* (área %)......32
- Figura 7** Ordenação de amostras da vegetação (composição e abundância) das seções da lagoa ($n = 36$, 3 seções x 12 expedições amostrais) feita pela CCA relacionando-as à 12 variáveis ambientais: nível hidrométrico do rio Paraná ($\ln NH$), profundidade (Z), declive do

solo, pH, oxigênio (OD), ZDS, $ZDS/Z_{m\acute{a}x}$, alcalinidade (Alcal), PT, NT, condutividade elétrica (ln Cond) e temperatura (Temp). Áreas demarcadas pelas linhas grossa, fina e tracejada compreendem as amostras das seções do interior, meio e entrada da lagoa, respectivamente. A primeira letra do código de cada amostra (i, m ou e) representa a seção da amostra (interior, meio ou entrada, respectivamente) enquanto as letras e números restantes representam mês e anos da amostragem. Os dados de abundância das espécies (não mostrados) foram $\ln(1 + x)$ transformados. Significância do teste Monte Carlo, eixo 1: $P < 0,01$; todos os eixos canônicos: $P = 0,001$. Eigenvalues, eixo 1: 0,187; eixo 2: 0,102.....34

CAPÍTULO II - Resposta da espécie nativa *Egeria najas* Planch. e da exótica *Hydrilla verticillata* L.f. Royle ao regime hidroecológico em um rio subtropical

Figura 1 Mapa das estações amostrais: dois bancos rasos do rio Paraná (R1 e R2) e duas lagoas ribeirinhas (L1 e L2).....51

Figura 2 Nível hidrométrico do rio Paraná, com a linha horizontal tracejada indicando o nível médio, e temperatura da água (média \pm desvio padrão) nas estações de coleta do rio Paraná (R1 e R2) e lagoas ribeirinhas (L1 e L2). As coletas realizadas durante o primeiro período de cheia encontram-se a esquerda da linha vertical tracejada e as linhas verticais contínuas indicam o início e fim do segundo período de cheia.....54

Figura 3 Valores (média \pm erro padrão) de pH, condutividade elétrica e alcalinidade da água nas estações de coleta no rio Paraná (R1 e R2) e lagoas ribeirinhas (L1 e L2). As coletas realizadas durante o primeiro período de cheia encontram-se a esquerda da linha vertical tracejada e as linhas verticais contínuas indicam o início e fim do segundo período de cheia.....56

Figura 4 Valores (média \pm erro padrão) de k e $ZDS/Z_{m\acute{a}x}$ nas estações de coleta no rio Paraná (R1 e R2) e lagoas ribeirinhas (L1 e L2). As coletas realizadas durante o primeiro período de cheia encontram-se a esquerda da linha vertical tracejada e as linhas verticais contínuas indicam o início e fim do segundo período de cheia.....57

Figura 5 Valores (média \pm erro padrão) de PT e NT da água nas estações de coleta no rio Paraná (R1 e R2) e lagoas ribeirinhas (L1 e L2). As coletas realizadas durante o primeiro período de cheia encontram-se a esquerda da linha vertical tracejada e as linhas verticais contínuas indicam o início e fim do segundo período de cheia.....58

Figura 6 Biomassa e altura $_{m\acute{a}x}$ (média \pm erro padrão) de *H. verticillata* e *E. najas* na estação R1 do rio Paraná. As coletas realizadas durante o primeiro período de cheia encontram-se a

esquerda da linha vertical tracejada e as linhas verticais contínuas indicam o início e fim do segundo período de cheia.....59

Figura 7 Biomassa e altura máx (média ± erro padrão) de *H. verticillata* e *E. najas* na estação R2 do rio Paraná. As coletas realizadas durante o primeiro período de cheia encontram-se a esquerda da linha vertical tracejada e as linhas verticais contínuas indicam o início e fim do segundo período de cheia.....60

Figura 8 Biomassa e altura máx (média ± erro padrão) de *H. verticillata* e *E. najas* nas lagoas ribeirinhas. As coletas realizadas durante o primeiro período de cheia encontram-se a esquerda da linha vertical tracejada e as linhas verticais contínuas indicam o início e fim do segundo período de cheia.....62

O primeiro artigo (Capítulo I) desta tese foi elaborado e formatado conforme as normas da publicação científica *Freshwater Biology*, disponível em: <http://www.wiley.com/bw/submit.asp?ref=0046-5070&site=1>. Já o segundo artigo (Capítulo II) foi elaborado e formatado conforme as normas da publicação científica *Aquatic Botany*, disponível em: http://www.elsevier.com/wps/find/journaldescription.cws_home/503303/authorinstructions.

SUMÁRIO

CAPÍTULO I - Fatores ecológicos determinantes da estrutura da comunidade de macrófitas aquáticas em uma lagoa fluvial neotropical.

RESUMO.....	16
1 INTRODUÇÃO.....	17
2 MATERIAIS E MÉTODOS.....	19
2.1 Área de estudo.....	19
2.2 Amostragens.....	19
2.3 Variáveis da comunidade de macrófitas.....	20
2.4 Variáveis ambientais.....	21
2.5 Análise dos dados.....	22
3 RESULTADOS.....	23
3.1 Composição de espécies.....	23
3.2 Análise espacial e temporal das variáveis ambientais.....	23
3.3 Análise espacial e temporal das variáveis da comunidade.....	26
3.4 Análises de correlação e regressão.....	30
3.5 Análise de ordenação.....	33
3.6 Análise TWINSPLAN.....	33
4 DISCUSSÃO.....	36
5 CONCLUSÕES.....	41
REFERÊNCIAS.....	42

CAPÍTULO II - Resposta da espécie nativa *Egeria najas* Planch. e da exótica *Hydrilla verticillata* L.f. Royle ao regime hidroecológico em um rio subtropical

RESUMO.....	47
1 INTRODUÇÃO.....	48
2 MATERIAIS E MÉTODOS.....	50
2.1 Área de estudo.....	50
2.2 Coleta de dados.....	50
2.3 Análise de dados.....	53

3 RESULTADOS.....	53
3.1 Variáveis ambientais.....	53
3.2 Dinâmica das macrófitas.....	57
3.3. Análises de regressão múltipla.....	61
4 DISCUSSÃO.....	63
REFERÊNCIAS.....	68

CAPÍTULO I

Fatores ecológicos determinantes da estrutura da comunidade de macrófitas aquáticas em uma lagoa fluvial neotropical.

RESUMO

1. Exploramos a hipótese de que conectividade (distância ao rio) e episódios de cheias interagem com fatores locais determinando mudanças na estrutura da comunidade de plantas aquáticas em uma lagoa conectada ao rio Paraná, sudeste do Brasil.

2. A vegetação da lagoa estava estruturada primariamente pela distância ao rio. A abundância total da comunidade e a diversidade de espécies emergentes aumentaram da entrada ao interior da lagoa enquanto o oposto ocorreu com as espécies flutuantes e submersas. Mudanças espaciais na composição e abundância das macrófitas estiveram fortemente relacionadas com gradientes de profundidade, declividade do solo, transparência da água, oxigênio e fósforo. As seções externa e mediana da lagoa foram provavelmente favorecidas por um maior fluxo de propágulos trazidos pela água do rio, enquanto que o meio da lagoa ainda foi favorecido por uma maior área e heterogeneidade espacial. O interior da lagoa era aparentemente mais protegido de distúrbios de curto-prazo (p.ex. dinâmicas de vento e fluxo de água) e mais suscetível a processos bióticos locais.

3. Duas fases de cheia apresentaram diferentes efeitos sobre a comunidade de macrófitas dependendo das características de cada fase (p.ex. intensidade, duração), localização e estado da vegetação. No geral, pulsos de inundação tenderam a reestruturar a comunidade em termos de diversidade e abundância de espécies, além de interromper processos de competição. Distúrbios causados pelas cheias provavelmente governaram interações entre processos de competição e facilitação.

4. A conectividade e os pulsos de inundação, as principais funções de força ecológica em escala regional, foram os principais fatores responsáveis pela manutenção de alta diversidade de macrófitas aquáticas na lagoa, mas estes fatores ecológicos regionais aparentemente interagiram no tempo e no espaço com fatores ambientais e bióticos locais para estruturar o alternante mosaico formado pela vegetação da lagoa.

Palavras-chave: Distúrbio de cheia. Planície alagável. Comunidade de plantas. Facilitação. Escala local.

1. INTRODUÇÃO

O funcionamento ecológico de ecossistemas rios-planície de inundação tropicais e subtropicais é mantido principalmente por interações entre a conectividade e a dinâmica hidrológica (Junk, Bayley & Sparks, 1989; Neiff, 1990; Ward, Tockner & Schiemer, 1999; Thomaz, Bini & Bozelli, 2007). Graus de conectividade entre ambientes promovem gradientes ambientais e alta heterogeneidade ambiental em meso e macro-escalas espaciais, *i.e.*, dentro de um mesmo ambiente e entre ambientes. Como resultado, uma grande variedade de nichos é disponibilizada permitindo a coexistência de diversos organismos com diferentes ótimos e tolerâncias ambientais (Ward et al., 2002; Amoros & Bornette, 2002). Variações hidrométricas levam a mudanças abióticas e bióticas substanciais no tempo. Durante períodos de águas baixas os habitats aquáticos da planície tornam-se mais isolados uns dos outros e ficam sujeitos a fatores ecológicos locais. Eventos de cheias aumentam a conectividade e similaridade entre habitats e os fatores locais são superados por fatores ecológicos que atuam em escala regional (Ward & Tockner, 2001; Thomaz *et al.*, 2007). Oscilações do nível de água diferindo em frequências, magnitudes e durações causam diferentes impactos físicos e bióticos sobre os habitats fortemente associados à conectividade de cada habitat (p. ex. distância do rio principal, topografia) criando um estado de mosaico mutável caracterizado por habitats em diferentes estágios de sucessão (Amoros & Bornette, 2002; Neiff & Poi de Neiff, 2003; Whited *et al.*, 2007; Palijan *et al.*, 2008).

Planícies fluviais tropicais e subtropicais estão sendo seriamente ameaçadas pelo desenvolvimento humano, especialmente operação de reservatórios (Tockner & Stanford, 2002; Agostinho, Thomaz & Gomes, 2004). A regulação do fluxo de água por usinas hidroelétricas altera os regimes hidrológicos naturais tendendo a reduzir a amplitude das flutuações do nível de água e alterar padrões de conectividade entre habitats (Ward & Stanford, 1995; Souza-Filho *et al.*, 2004a). Esforços para prever como regimes hidrológicos afetam atributos de planícies, especialmente funções que sustentam a biodiversidade, estão se tornando um enfoque central para o desenvolvimento de programas de manejo e conservação (Tockner *et al.*, 1999; Leyer, 2005; van Geest *et al.*, 2005b; Kennedy, Murphy & Gilvear, 2006; Maltchik, Rolon & Schott, 2007). Os princípios gerais de conectividade e dinâmica hidrológica como fatores regionais que sustentam o funcionamento ecológico de planícies fluviais estão bem estabelecidos (Junk *et al.*, 1989; Ward & Tockner, 2001; Amoros & Bornette, 2002; Thomaz *et al.*, 2007). Numerosos estudos sobre ecologia de planícies vêm sendo conduzidos em nível paisagístico (Bornette, Amoros & Lamouroux, 1998, Tockner *et*

al., 1999; Bini, Thomaz & Souza, 2001; Murphy *et al.*, 2003; van Geest *et al.*, 2005a; Santos & Thomaz, 2007; Whited *et al.*, 2007). No entanto, ainda há considerável carência de entendimento sobre os processos que regulam a biodiversidade (Ward *et al.*, 2002; Boschilia, Oliveira & Thomaz, 2008), especialmente a escalas locais.

A conectividade hidrológica, a troca de matéria, energia e biota, atua em diferentes escalas espaciais e temporais estruturando a biodiversidade (Amoros & Bornette, 2002; Ward *et al.*, 2002). Neste contexto, maioria dos estudos com macrófitas aquáticas tem focado escalas regionais ou de bacia hidrográfica (*e.g.* Tockner *et al.*, 1999; Bini *et al.*, 2001; van Geest *et al.*, 2005b, Santos & Thomaz, 2007). Devido aos padrões observados em ecologia poderem ser afetados pela escala da análise (Pollock *et al.*, 1998; Levin, 2000; Boschilia *et al.*, 2008) vários autores também têm salientado a importância de fatores ambientais locais (Henry, Amoros & Bornette, 1996; Bornette *et al.*, 1998; Bornette *et al.*, 2001; Murphy *et al.*, 2003). Menor atenção empírica vem sendo dada a interações bióticas locais como competição e facilitação (Santos & Thomaz 2008; Boschilia *et al.*, 2008), em parte devido às inerentes dificuldades em se mensurar tais processos na natureza. Mais além, pouco se sabe sobre o efeito de distúrbios de cheias em comunidades de plantas aquáticas estruturadas em uma escala local (mas ver Bornette *et al.*, 1994; Henry *et al.*, 1996; Bornette *et al.*, 2001 e Maltchik *et al.*, 2007).

Nesse estudo, examinou-se como interações complexas (fatores regionais e locais, processos bióticos e abióticos) estão relacionadas à organização espacial e à dinâmica temporal (*e.g.* sucessão e flutuações) de uma comunidade de plantas aquáticas presentes em uma lagoa fluvial tropical. A lagoa está localizada na planície do alto rio Paraná no sudeste do Brasil, área considerada de importância estratégica para conservação da biodiversidade; porém, que vem sendo seriamente ameaçada, principalmente pela regulação do fluxo hidrológico por usinas hidroelétricas a montante (Murphy *et al.*, 2003; Agostinho *et al.*, 2004). Dados coletados em um período de 34 meses permitiram avaliar o efeito de dois períodos de cheia sobre a comunidade de plantas. A lagoa é estreita e alongada, com uma conexão permanente com o rio Paraná em sua porção final de jusante, promovendo um gradiente de conectividade em nível local (distância da conexão com o rio) desde sua seção de entrada (onde a lagoa é conectada ao rio Paraná) até o interior. Testou-se a hipótese de que o grau de conectividade e eventos de cheia governam os padrões espaço-temporais de composição e abundância de macrófitas dentro da lagoa por afetar fatores ecológicos locais. Portanto, os objetivos deste estudo foram i) caracterizar padrões espaciais e temporais de diversidade, abundância e composição de espécies da vegetação da lagoa, e ii) explorar a

importância relativa de fatores regionais (conectividade e regimes hidrológicos) e locais (condições bióticas e abióticas) sobre mudanças na estrutura da vegetação.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

No trecho superior do rio Paraná ocorrem flutuações diárias do nível hidrométrico, que podem atingir 1,0 m de amplitude, devido à regulagem do fluxo de água por usinas hidroelétricas (Souza-Filho *et al.*, 2004a). Apesar da intensa regulagem do fluxo hidrológico, cheias de verão ainda costumam acontecer, variando largamente em tempo, duração e magnitude de ano para ano (Agostinho *et al.*, 2004). Quando o nível de água do rio Paraná (todos os valores de nível de água expressos abaixo correspondem a valores de altura acima de dados locais em Porto Rico (22° 46' S; 53° 15' W)) ultrapassa 3,5 m (nível a partir do qual aqui se denomina que o rio está em fase de cheia ou de pulso de inundação), os corpos de água conectados são fortemente afetados e a similaridade entre eles aumenta (Thomaz, Roberto & Bini, 1997). Quando o nível atinge 4,6 m bancos marginais são inundados e o sistema rio-planície torna-se intensamente conectado (Souza-Filho *et al.*, 2004b).

A lagoa em questão (S 22°45,427'; W 053°16,204') localiza-se em uma ilha do rio Paraná, próximo ao município de Porto Rico (Fig. 1). A lagoa é permanentemente conectada ao rio Paraná em seu final de jusante (entrada), tornando sua dinâmica altamente influenciada pelas flutuações de nível de água do rio. A lagoa é estreita e alongada, com comprimento de 1,1 km e largura média de 27 m. Ela é mais estreita em sua porção de entrada do rio (largura média da seção de entrada 24 m), e em seu interior (largura média de 9 m). Em sua seção do meio a lagoa é mais larga (largura média 38 m). A lagoa compreende uma zona litorânea extensa e rasa (profundidade média: $1,32 \pm 0,98$ m; máx.: 4,90 m, fora de períodos de cheia) promovendo habitats bastante favoráveis ao desenvolvimento de uma rica comunidade de macrófitas. A lagoa é circundada por uma densa vegetação ripária de floresta.

2.2 Amostragens

Entre maio de 2005 e fevereiro de 2008 foram conduzidas doze expedições, a intervalos de três em três meses aproximadamente, para coleta de dados bióticos e abióticos

na lagoa. Ao longo da lagoa foram demarcadas quatorze transeções fixas perpendiculares às margens (distância média entre transeções: 75 m). Para caracterizar um gradiente de conectividade com o rio a lagoa foi subdividida em três seções denominadas interior, meio e entrada, correspondentes as transeções 1-5, 6-10 e 11-14, respectivamente (Fig. 1).

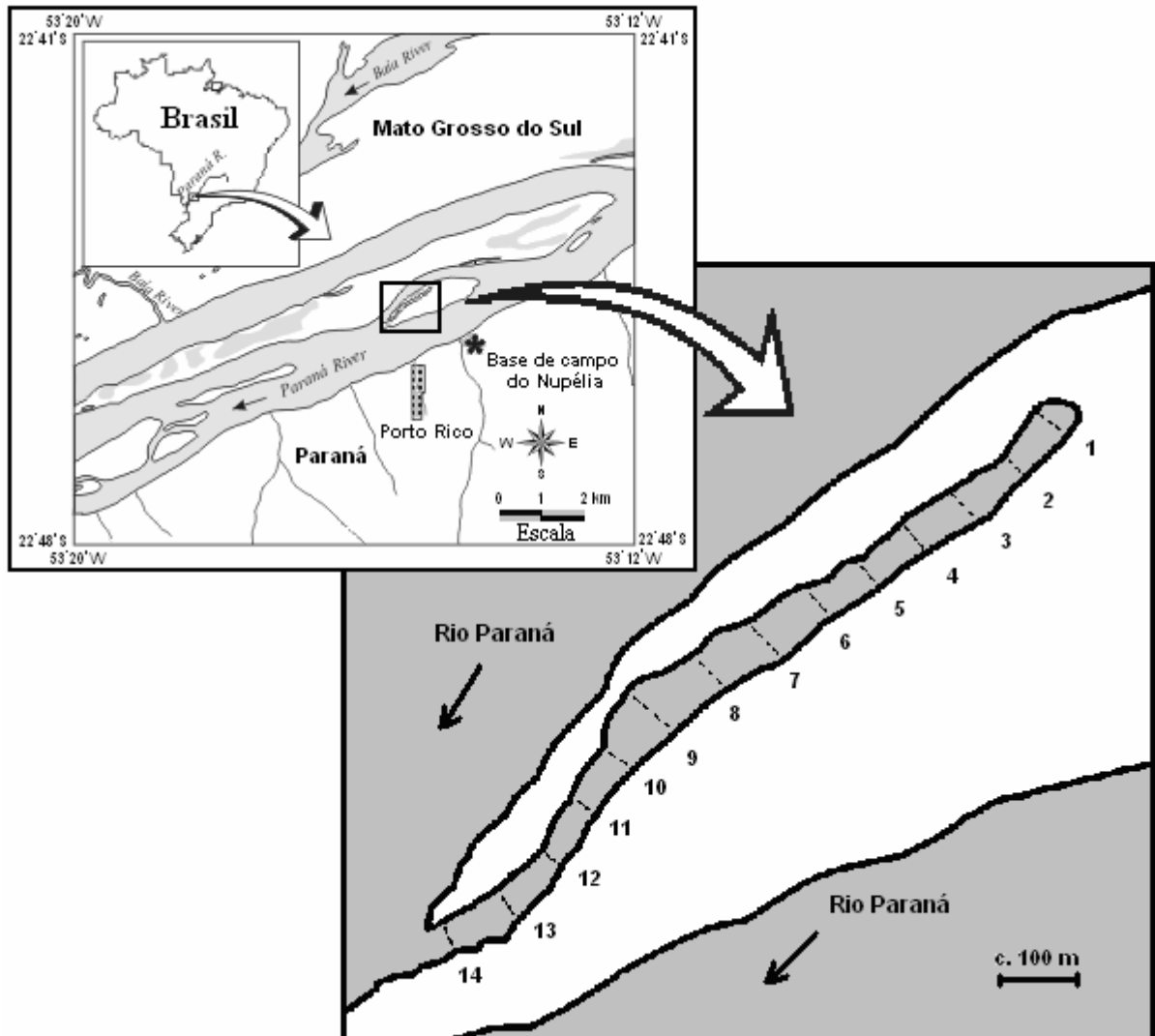


Fig. 1 Lagoa conectada ao rio Paraná. As seções do interior, meio e entrada da lagoa correspondem respectivamente às transeções 1-5, 6-10 e 11-14.

2.3 Variáveis da comunidade de macrófitas

A vegetação foi amostrada através de um quadrado de 1 m^2 colocado a intervalos de 3 m ao longo de cada transeção. As espécies de plantas aquáticas presentes no quadrado foram registradas junto com uma estimativa visual de sua área de cobertura percentual (1, 5, 10, 20,

...100%). Um rastelo foi utilizado para amostrar macrófitas submersas em ambientes mais profundos. Apesar de algumas plantas anfíbias estarem presentes nas amostras o estudo foi restrito a plantas verdadeiramente aquáticas, seguindo a definição fornecida por Murphy *et al.* (2003): “qualquer planta que possua suas estruturas fotossintéticas funcionais e/ou sistema de raízes dentro, sobre ou acima da superfície de sedimentos submersos, ou da coluna de água acima do sedimento, por pelo menos 50% do ano”. Para identificação das plantas foram consultados Neiff (1986), Cook (1990), Hoehne (1979), Velasquez (1994) e Pott & Pott (2000). As transeções foram consideradas as unidades amostrais principais, com quadrados como sub-amostras. Variáveis chave da comunidade foram geradas para cada transeção, p.ex. riqueza (S , número de espécies) por transeção e por quadrado amostrado (m^{-2}), índice de diversidade de Shannon ($H = -\sum p_i \ln p_i$; p_i = abundância relativa de cada espécie), abundância relativa total da comunidade (área de cobertura %; soma da abundância média de todas as espécies em uma transeção), abundância média (área de cobertura, em %) e frequência de ocorrência (% de quadrados em que uma espécie ocorreu) para cada espécie.

2.4 Variáveis ambientais

A profundidade e a declividade do solo foram mensuradas para cada quadrado amostral. A declividade de cada quadrado foi calculada como: Declividade = $(Q_1 - Q_2) / \Delta_{1-2}$, onde $(Q_1 - Q_2)$ é a diferença absoluta entre a profundidade dos dois pontos de referência mais próximos (margem e/ou anterior e/ou posterior quadrado amostrado), e Δ_{1-2} é a distância entre estes dois pontos de referência mais próximos. Variáveis físico-químicas da água foram amostradas no centro de cada transeção. Condutividade elétrica e pH foram mensurados utilizando medidores portáteis (Digimed, São Paulo, Brasil), enquanto temperatura e oxigênio dissolvido foram mensurados com medidor YSI (Yellow Springs, Ohio, U.S.A.). A transparência da água foi estimada através da profundidade do disco de Secchi (ZDS). Quando o disco de Secchi atingia o sedimento adotou-se o valor do disco de Secchi mensurado na transeção mais próxima. Uma estimativa da disponibilidade de luz no substrato foi obtida dividindo os valores de Secchi pela profundidade máxima da transeção (taxa $ZDS/Z_{m\acute{a}x}$). No interior, meio e entrada da lagoa foram coletadas amostras de água para subsequente determinação da alcalinidade através de titulação Gran (Carmouze, 1994) e para análise laboratorial de fósforo total (PT) e nitrogênio total (NT), seguindo Golterman, Clymo & Ohmstad (1978) e Zagatto *et al.* (1981), respectivamente. As variáveis limnológicas foram

amostradas entre 10:00 e 13:00. O nível hidrométrico do rio Paraná foi registrado diariamente na régua da estação de campo da UEM.

2.5 Análise dos dados

Através do teste ANOVA bi-fatorial para medidas repetidas (Two-way Repeated Measures ANOVA) explorou-se o efeito do espaço (seções da lagoa) e do tempo (datas de coleta) sobre o conjunto de dados. Para alcalinidade, PT e NT, mensurados apenas uma vez por transeção por data, foi utilizada ANOVA uni-fatorial. Nestes casos a influência do tempo foi analisada tomando a lagoa inteira em cada data como um tratamento e as medidas de cada seção como unidades amostrais, enquanto que a influência espacial foi analisada considerando as seções como tratamento e cada data como amostras. Análises de correlação e regressão foram empregadas para explorar relações entre valores de variáveis da comunidade (riqueza por m², abundância total relativa, abundância e frequência da espécie dominante) e ambientais (profundidade, declividade, temperatura, oxigênio, pH, ZDS, ZDS/Z_{máx}, condutividade elétrica, alcalinidade, fósforo e nitrogênio). Análises de regressão múltipla (*stepwise*), utilizando variáveis bióticas e ambientais selecionadas *a priori*, foram aplicadas visando à geração de modelos para riqueza por m² e abundância total relativa. Todas as análises consideraram um nível de significância de 0,05. Quando apropriado, as variáveis foram transformadas (ln ou raiz quadrada) para satisfazer requerimentos estatísticos de normalidade e heterogeneidade de variância. O programa estatístico Statistica 7 para Windows (StatSoft Inc.) foi aplicado.

Os valores médios de abundância de macrófitas e variáveis abióticas de cada seção da lagoa em cada data de coleta (amostras de seção da lagoa, n = 36) foram analisados empregando o procedimento de ordenação Análise de Correspondência Canônica (CCA). Este enfoque foi utilizado para explorar padrões espaciais e temporais na composição e abundância de espécies além da influência relativa potencial de fatores ambientais sobre a estrutura da vegetação aquática. O teste Monte Carlo (999 permutações) foi utilizado para examinar a significância da variabilidade expressa nos eixos da ordenação (CANOCO versão 4.5; ter Braak & Šmilauer, 2002). A classificação multivariada dos dados da vegetação considerando cada seção por data como unidade amostral (amostras de seção da lagoa) foi feita utilizando TWINSpan (*Two-Way Indicator Species Analysis*: Hill & Šmilauer, 2005).

3 RESULTADOS

3.1 Composição de espécies

Um total de 34 espécies de plantas aquáticas pertencentes a 20 famílias foram registradas (Tabela 1). Espécies emergentes representaram 58,8% do total enquanto espécies flutuantes e submersas representaram 20,6% cada. Uma maior variedade de macrófitas ocorreu nas seções do meio e da entrada da lagoa, 31 e 30 espécies respectivamente, enquanto no interior da lagoa foram registradas 27 espécies. A comunidade da lagoa como um todo foi fortemente dominada por *E. azurea* com co-dominância de *Hygrophila costata* na porção interior, *Salvinia auriculata* e *H. costata* na seção do meio e *S. auriculata* na seção de entrada.

3.2 Análise espacial e temporal das variáveis ambientais

Durante o período de estudo ocorreram dois períodos de cheia distintos (Fig. 2). O primeiro durou de dezembro de 2005 a abril de 2006 e apresentou níveis de água relativamente baixos (média: $3,6 \pm 0,6$ m; máx.: 4,8 m), comparado à segunda cheia. Compreendeu vários pequenos pulsos de cheia totalizando 56 dias de cheia (cheia definida como nível da régua $> 3,5$ m na estação de campo da UEM). O segundo período de cheia, de janeiro a março de 2007, foi caracterizado por um atípico forte pulso de inundação, associado com um evento de Oscilação Sul do *El Niño* (OSEN), durando 60 dias com nível hidrométrico médio de $5,6 \pm 0,5$ m e pico de 6,0 m.

A análise de variância detectou diferenças significativas ao longo do tempo (data de coleta) e do espaço (seção da lagoa) assim como interações para quase todas as variáveis ambientais (Tabela 2). A temperatura da água variou entre 19 e 24° C durante o inverno (coletas de julho) a 28 e 30° C no verão (coletas de janeiro-fevereiro). Nas seções de entrada e do meio a temperatura seguiu padrões similares ao longo do tempo. Já o interior da lagoa mostrou maior variação da temperatura.

Entre as seções da lagoa, o interior apresentou a menor profundidade e declividade; no meio apresentou-se sempre a mais profunda, e a seção de entrada obteve o maior declive. Valores de oxigênio dissolvido, pH e ZDS decresceram significativamente da entrada ao interior da lagoa (Tabela 2). No entanto, o interior e a entrada da lagoa não diferiram em disponibilidade de luz e ambos tiveram maiores valores de $ZDS/Z_{máx}$ do que a seção mais profunda do meio da lagoa. A condutividade elétrica aumentou significativamente da entrada

Tabela 1 Espécies registradas na lagoa com respectivas famílias, forma de vida (E: emergente, F: flutuante e S: submersa), frequência de ocorrência e abundância (média \pm desvio padrão).

Nome da espécie	Família	Forma de vida	Frequência (%)	Abundância (area %)
<i>Eichhornia azurea</i> (Swartz) Kunth	Pontederiaceae	E	48,8 \pm 8,2	29,3 \pm 11,7
<i>Hygrophila costata</i> Nees	Acanthaceae	E	17,8 \pm 3,9	5,1 \pm 1,2
<i>Salvinia auriculata</i> Aubic.	Salviniaceae	F	11,9 \pm 8,9	2,0 \pm 1,5
<i>Polygonum punctatum</i> Elliott.	Polygonaceae	E	10,9 \pm 4,9	1,6 \pm 1,1
<i>Pontederia cordata</i> L.	Pontederiaceae	E	7,8 \pm 3,5	2,4 \pm 1,6
<i>Nymphaea amazonum</i> Mart. Et Zucc.	Nymphaeaceae	E	7,6 \pm 4,1	1,1 \pm 0,7
<i>Oxycaryum cubense</i> (Poepp. & Kunth) Lye	Cyperaceae	E	7,1 \pm 4,1	1,3 \pm 0,9
<i>Eleocharis elegans</i> (Kunth.) Roem . Schult	Cyperaceae	E	6,9 \pm 5,0	2,1 \pm 1,6
<i>Salvinia minima</i> Bak	Salviniaceae	F	6,4 \pm 8,2	0,9 \pm 1,3
<i>Commelina nudiflora</i> L.	Comelinaceae	E	6,2 \pm 4,0	0,8 \pm 0,5
<i>Utricularia foliosa</i> L.	Lentibulariaceae	S	5,2 \pm 4,7	1,1 \pm 1,1
<i>Paspalum repens</i> Berg.	Poaceae	E	4,4 \pm 4,0	0,6 \pm 0,5
<i>Ludwigia</i> sp	Onagraceae	E	4,2 \pm 5,4	0,6 \pm 0,8
<i>Cabomba furcata</i> Schult. & Schult.f	Cabombaceae	S	4,2 \pm 4,3	1,1 \pm 1,2
<i>Leersia cf hexandra</i>	Poaceae	E	3,6 \pm 3,9	0,4 \pm 0,5
<i>Panicum cf laxum</i>	Poaceae	E	3,1 \pm 4,9	0,3 \pm 0,6
<i>Myriophyllum aquaticum</i> (Vell.) Verdcourt.	Haloragaceae	S	3,0 \pm 3,5	0,3 \pm 0,4
<i>Ricciocarpus natans</i> (L.) Corda	Ricciaceae	F	2,8 \pm 5,8	0,1 \pm 0,2
<i>Egeria najas</i> Planch.	Hydrocharitaceae	S	2,4 \pm 2,9	0,6 \pm 0,9
<i>Hydrilla verticillata</i> (L.f.) Royle	Hydrocharitaceae	S	2,1 \pm 4,0	0,3 \pm 0,6
<i>Polygonum hydropiperoides</i> Michx.	Polygonaceae	E	1,4 \pm 1,9	0,2 \pm 0,2
<i>Caperonia castaneifolia</i> (L.) A. St.-Hil.	Euphorbiaceae	E	1,4 \pm 1,8	0,1 \pm 0,2
<i>Aeschynomene sensitiva</i> Sw.	Fabaceae	E	1,3 \pm 3,3	0,1 \pm 0,3
<i>Aeschynomene</i> sp	Fabaceae	E	1,2 \pm 2,0	0,1 \pm 0,2
<i>Chara guairensis</i> R.Bicudo	Characeae	S	1,1 \pm 2,4	0,3 \pm 0,8
<i>Polygonum ferrugineum</i> Weed.	Polygonaceae	E	1,1 \pm 0,9	0,1 \pm 0,1
<i>Nitella furcata</i> (Roxburgh ex Bruzelius) C. Agardh emend R.D.Wood	Charophyceae	S	0,8 \pm 2,2	0,2 \pm 0,5
<i>Eichhornia crassipes</i> (Mart.) Salsus	Pontederiaceae	F	0,7 \pm 0,8	0,1 \pm 0,1
<i>Bacopa</i> sp	Scrophulariaceae	E	0,4 \pm 1,3	< 0,1
<i>Polygonum acuminatum</i> Kunth.	Polygonaceae	E	0,4 \pm 0,7	< 0,1
<i>Lemna cf valdiviniana</i> Phil.	Lemnaceae	F	0,3 \pm 0,6	< 0,1
<i>Salvinia herzogii</i> de la Sota	Salviniaceae	F	0,2 \pm 0,6	< 0,1
<i>Wolffiella oblonga</i> (Phil.) Hegelm.	Lemnaceae	F	0,2 \pm 0,5	< 0,1
<i>Polygonum stelligerum</i> Cham.	Polygonaceae	E	0,1 \pm 0,3	< 0,1

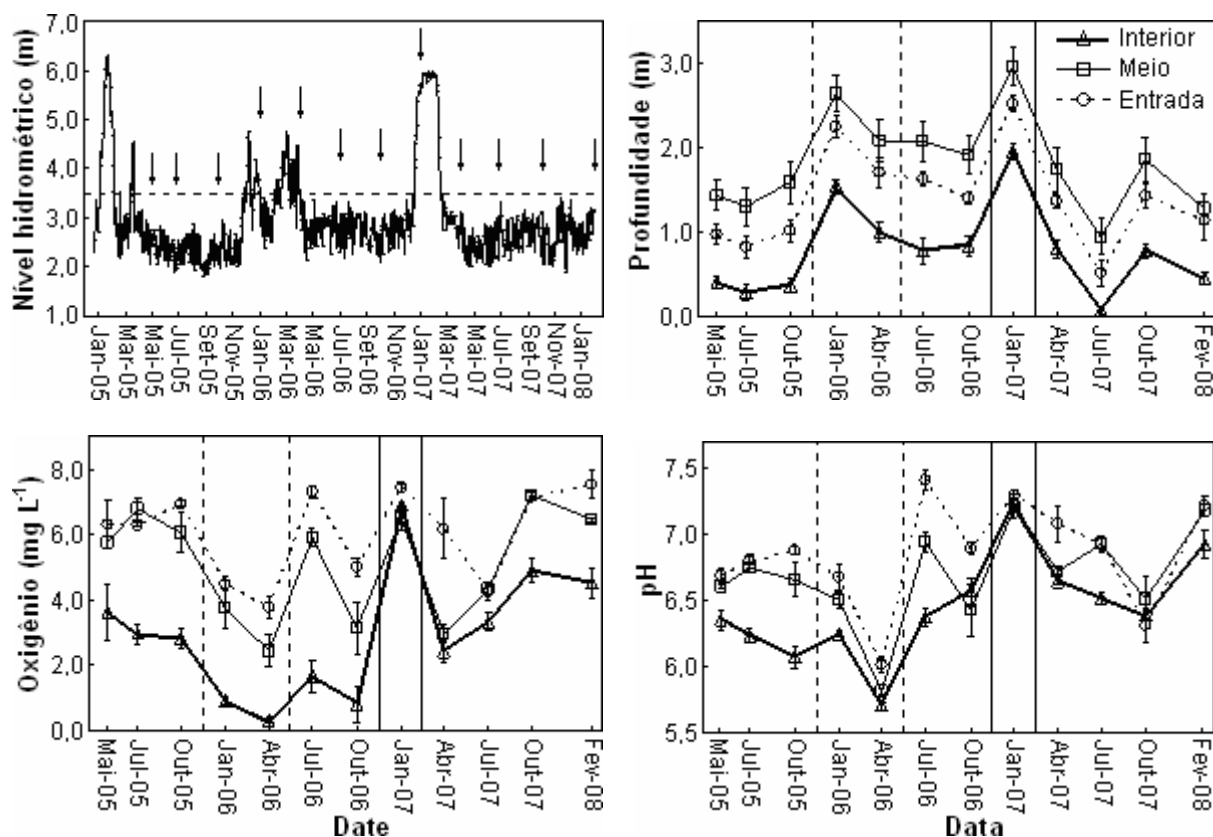


Fig. 2 Nvel hidromtrico do rio Paran, com setas indicando datas de coleta e a linha horizontal tracejada indicando o nvel mdio (3,5 m), e as variveis profundidade, oxignio dissolvido e pH (mdia \pm desvio padro) nas seoes do interior, meio e entrada da lagoa. As linhas verticais tracejadas e contnuas indicam as amostras coletadas durante o primeiro perodo de cheia (janeiro e abril de 2006) e o segundo perodo de cheia (janeiro de 2007), respectivamente.

ao interior da lagoa. Os valores de alcalinidade, PT e NT foram maiores e com maior varincia na seao interna da lagoa, enquanto as seoes do meio e da entrada da lagoa demonstraram tendncias similares para estas variveis ambientais (Tabela 2).

O regime hidrolgico do rio Paran desempenhou papel primordial na dinmica temporal das variveis ambientais da lagoa (Figs. 2 e 3). Valores de ZDS e $ZDS/Z_{mx}$ tenderam a decrescer durante e aps episdios de cheias e a aumentar com a estabilizao do nvel de gua. As cheias tenderam a elevar os valores de condutividade, alcalinidade, fsforo e nitrognio, especialmente no interior da lagoa. Embora gradientes significativos ao longo da lagoa tenham ocorrido para todas as variveis ambientais (Tabela 2), durante a maior cheia em janeiro de 2007 diferenas entre as seoes da lagoa desapareceram ou foram bastante reduzidas.

Tabela 2 Resultados da ANOVA (P) indicando os efeitos da data de coleta e da seção da lagoa sobre as variáveis ambientais e da comunidade com média \pm desvio padrão dadas por seção da lagoa. Valores médios (por variável dependente) dividindo uma letra em comum não são estatisticamente diferentes ($P > 0.05$).

Variáveis dependentes	Interior	Meio	Entrada	Data (P)	Seção (P)	Interação (P)
Ambientais						
Temperatura ($^{\circ}$ C)	24,9 \pm 3,7 a	25,4 \pm 3,4 b	25,3 \pm 3,3 b	< 0,001	< 0,001	< 0,001
Profundidade (m)	0,77 \pm 0,54 a	1,82 \pm 0,58 b	1,40 \pm 0,58 c	< 0,001	< 0,001	1,000
Declividade ($m\ m^{-1}$)	0,09 \pm 0,04 a	0,15 \pm 0,03 b	0,17 \pm 0,04 c	< 0,001	< 0,001	> 0,05
Oxigênio dissolvido ($mg\ L^{-1}$)	2,9 \pm 1,9 a	5,1 \pm 1,7 b	6,0 \pm 1,3 c	< 0,001	< 0,001	< 0,001
pH	6,4 \pm 0,4 a	6,7 \pm 0,4 b	6,8 \pm 0,4 c	< 0,001	< 0,001	< 0,001
ZDS (m)	1,0 \pm 0,5 a	1,8 \pm 0,8 b	2,0 \pm 0,7 c	< 0,001	< 0,001	< 0,001
ZDS/ $Z_{m\acute{a}x}$	0,84 \pm 0,23 a	0,66 \pm 0,17 b	0,87 \pm 0,16 a	< 0,001	< 0,001	< 0,05
Condutividade elétrica ($\mu S\ cm^{-1}$)	61,8 \pm 17,9 a	60,7 \pm 9,1 b	59,6 \pm 7,5 c	< 0,001	< 0,001	< 0,001
Alcalinidade ($mEq\ L^{-1}$)	435 \pm 91 a	401 \pm 75 ab	351 \pm 64 b	> 0,05	< 0,05	
PT ($\mu g\ L^{-1}$)	50,0 \pm 29,1 a	20,4 \pm 8,8 b	14,4 \pm 5,9 b	> 0,05	< 0,001	
NT ($mg\ L^{-1}$)	0,49 \pm 0,15 a	0,33 \pm 0,10 b	0,31 \pm 0,84 b	> 0,05	0,001	
Bióticas						
Número de quadrados por data	6,2 \pm 0,8 a	12,6 \pm 1,2 b	7,9 \pm 1,0 c	< 0,05	< 0,001	> 0,05
Riqueza (S) por expedição	13,2 \pm 4,1	15,4 \pm 4,2	13,1 \pm 3,0	> 0,05	> 0,05	
S média por transeção	6,6 \pm 2,6 a	7,9 \pm 1,6 b	5,5 \pm 1,4 a	< 0,001	< 0,001	< 0,01
S média por m^2	2,37 \pm 1,06 a	1,56 \pm 0,49 b	1,32 \pm 0,51 b	0,001	< 0,001	< 0,001
Índice de Shannon (H)	1,59 \pm 0,40 a	1,79 \pm 0,25 b	1,42 \pm 0,35 a	< 0,001	< 0,001	< 0,01
Abundância total (área %)	83,6 \pm 19,7 a	46,3 \pm 18,4 b	26,0 \pm 12,6 c	< 0,001	< 0,001	< 0,001
Abundância de <i>E. azurea</i> (área %)	48,8 \pm 16,3 a	25,7 \pm 17,5 b	9,6 \pm 5,7 c	< 0,001	< 0,001	> 0,05
Abundância de outras sps. (área %)	34,8 \pm 18,0 a	20,7 \pm 6,0 b	16,4 \pm 8,2 b	> 0,05	< 0,001	0,001
S de espécies emergentes por data	10,9 \pm 3,3 a	10,7 \pm 1,8 a	7,8 \pm 1,6 b	> 0,05	< 0,01	
S de espécies emergentes por m^2	2,11 \pm 0,89 a	1,10 \pm 0,22 b	0,72 \pm 0,25 c	0,001	< 0,001	< 0,001
S de espécies flutuantes por data	1,2 \pm 0,6 a	2,5 \pm 1,0 b	2,5 \pm 1,2 b	> 0,05	< 0,01	
S de espécies flutuantes por m^2	0,13 \pm 0,10 a	0,29 \pm 0,23 b	0,27 \pm 0,18 b	< 0,01	< 0,01	< 0,01
S de espécies submersas por data	1,0 \pm 0,8 a	2,2 \pm 1,4 b	2,7 \pm 1,5 b	> 0,05	< 0,01	
S de espécies submersas por m^2	0,12 \pm 0,17 a	0,16 \pm 0,15 a	0,31 \pm 0,30 b	< 0,001	< 0,001	< 0,001

3.3 Análise espacial e temporal das variáveis da comunidade

Resultados da ANOVA indicaram efeito significativo do tempo e do espaço, bem como interações, sobre a maioria das variáveis da comunidade (Tabela 2). A riqueza por transeção e o índice de Shannon foram significativamente maiores na seção do meio da lagoa do que nas seções do interior e entrada, que não diferiram uns dos outros. Entretanto, a seção

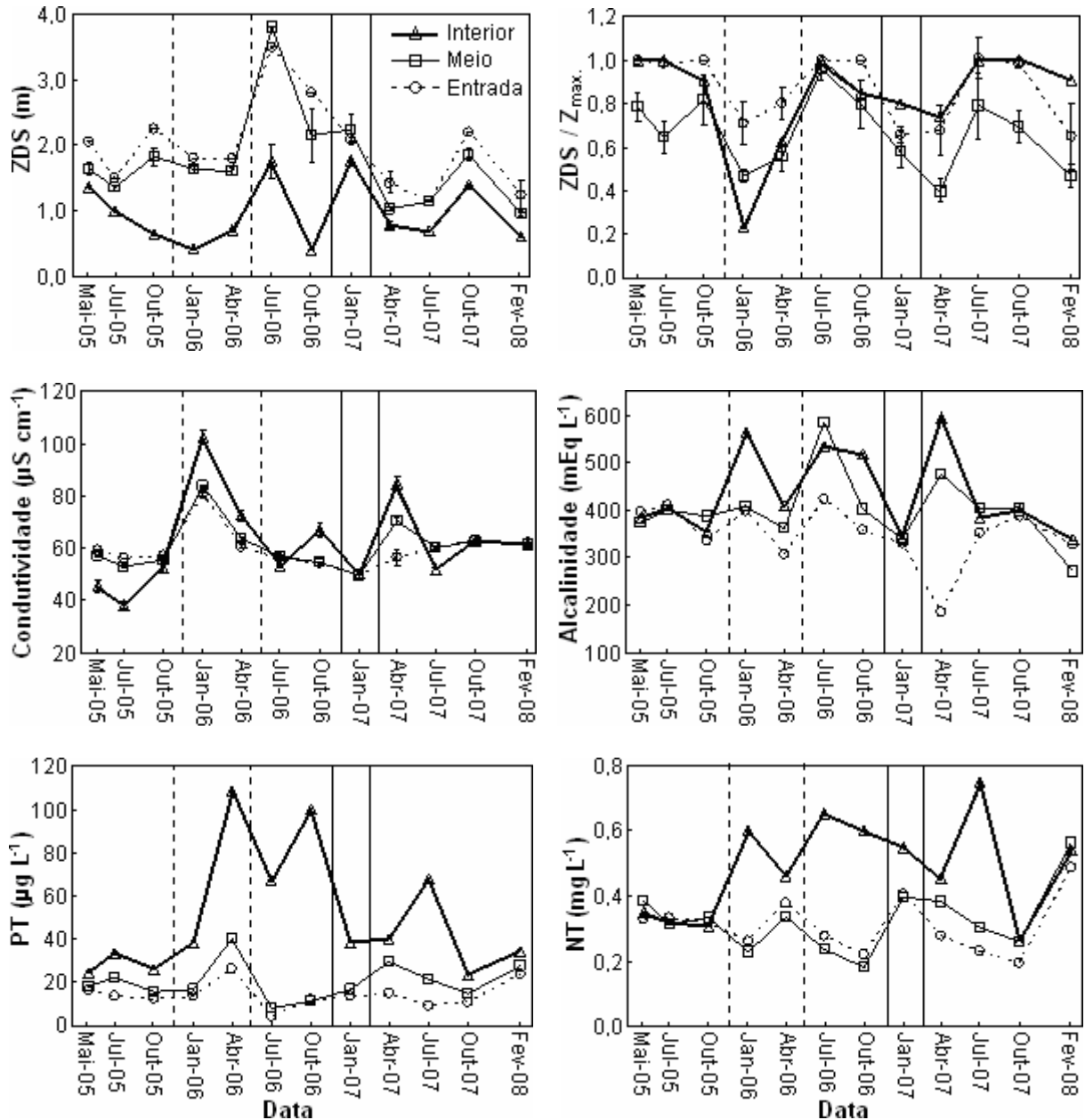


Fig. 3 Variáveis físico-químicas da água ZDS, ZDS/Z_{\max} , condutividade elétrica, alcalinidade, PT e NT (média \pm desvio padrão) no interior, meio e entrada da lagoa. As linhas verticais tracejadas e contínuas indicam as amostras coletadas durante o primeiro período de cheia (janeiro e abril de 2006) e o segundo período de cheia (janeiro de 2007), respectivamente.

interna foi significativamente mais rica em número de espécies por m^2 , enquanto as seções do meio e entrada não diferiram entre si. A abundância de macrófitas, especialmente *E. azurea*, assim como a diversidade e abundância de espécies emergentes aumentaram significativamente da entrada ao interior da lagoa, enquanto o oposto aconteceu com as espécies submersas. A comunidade de espécies flutuantes foi mais pobre na porção interna da

lagoa, enquanto as seções do meio e entrada não diferiram quanto à diversidade e abundância de macrófitas flutuantes.

Eventos de cheia foram seguidos de mudanças substanciais na riqueza de espécies da lagoa, que variou entre 17 e 25 espécies (Fig. 4). No geral, o padrão temporal de diversidade e abundância foi de declínio em resposta a cheias e de recuperação após isto. No entanto, observou-se diferenças significativas entre os efeitos dos dois episódios de cheia bem como entre as respostas de cada seção da lagoa a cada cheia. A dissimilaridade espacial nas variáveis da comunidade foi rompida em abril de 2007, logo após a maior cheia (Figs. 4 e 5).

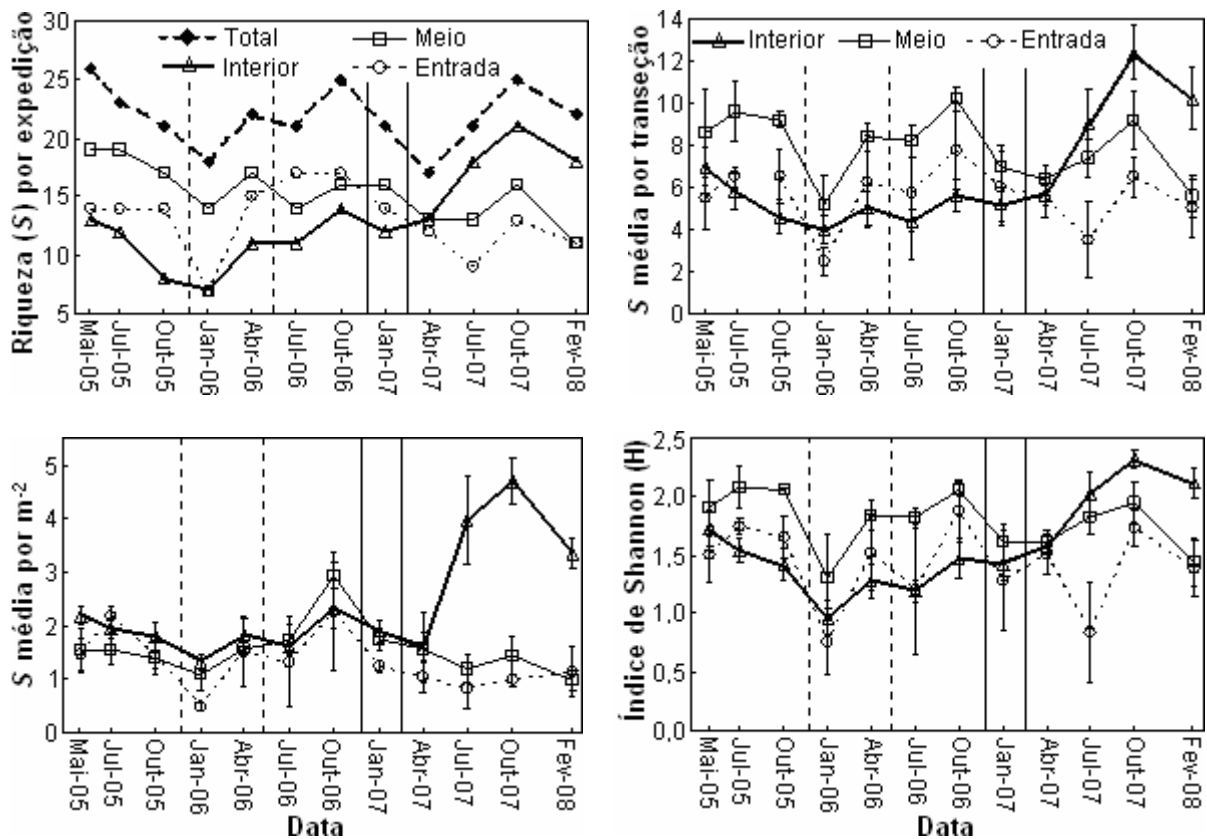


Fig. 4 Riqueza (S ; número de espécies: por expedição, por transeção e por m^2) e índice de Shannon (H) para macrófitas no interior, meio e entrada da lagoa. As linhas verticais tracejadas e contínuas indicam as amostras coletadas durante o primeiro período de cheia (janeiro e abril de 2006) e o segundo período de cheia (janeiro de 2007), respectivamente.

Até a maior cheia em 2007 o meio da lagoa geralmente apresentou os maiores valores de riqueza por data de coleta, riqueza média por transeção e índice de Shannon. Porém, após a maior cheia a seção interna tornou-se a mais rica da lagoa de acordo com essas três medidas de diversidade (Fig. 4). Considerando a lagoa como um todo, houve um aumento significativo

da riqueza por m² de janeiro a outubro de 2006 para então decrescer ($P < 0,05$) até abril de 2007. No entanto, após a maior cheia a comunidade do interior da lagoa apresentou um aumento extraordinário ($P < 0,05$) alcançando $4,6 \pm 1,0$ espécies por m² em outubro de 2007, enquanto que as seções do meio e entrada da lagoa não recuperaram a diversidade, como demonstrado pela riqueza por m² (Fig. 4).

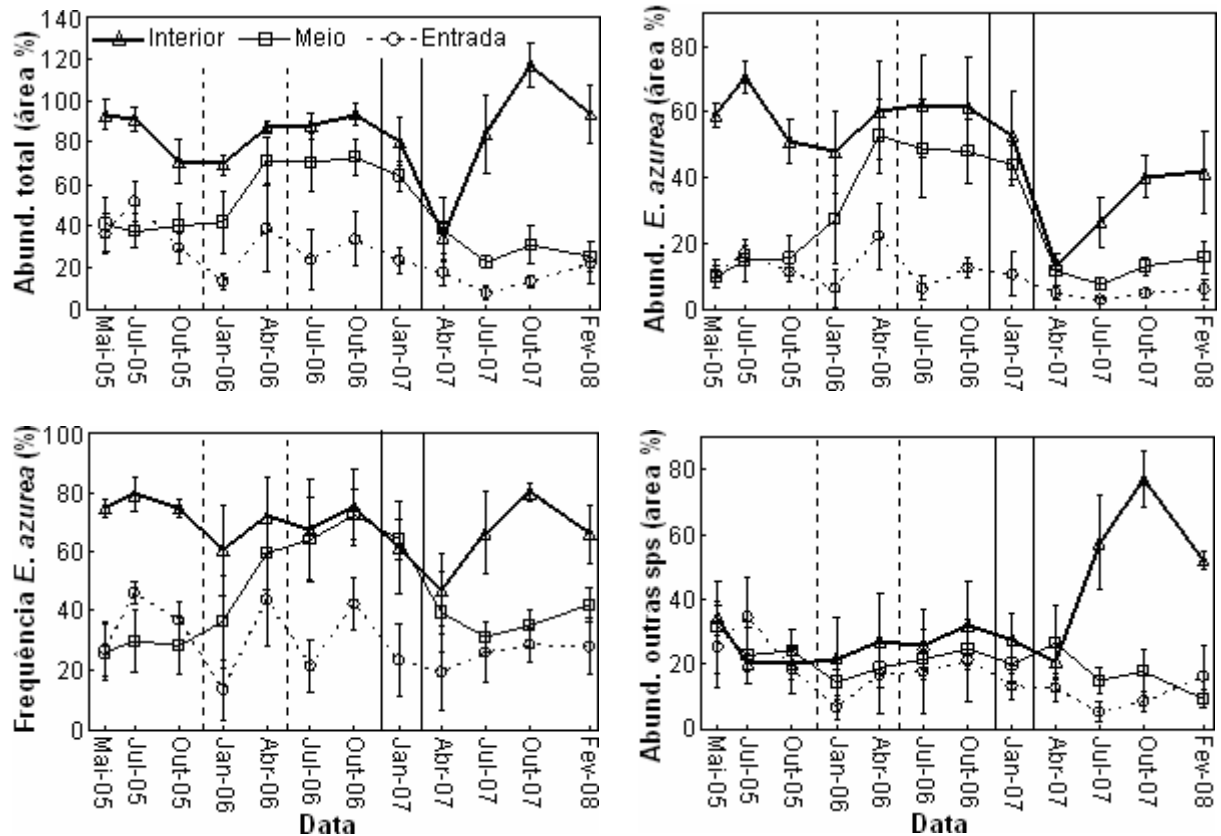


Fig. 5 Abundância total de macrófitas, abundância e frequência de ocorrência de *E. azurea*, e abundância total de todas as outras espécies de macrófitas que não *E. azurea*, no interior, meio e entrada da lagoa. As linhas verticais tracejadas e contínuas indicam as amostras coletadas durante o primeiro período de cheia (janeiro e abril de 2006) e o segundo período de cheia (janeiro de 2007), respectivamente.

O primeiro período de cheia, de dezembro de 2005 a abril de 2006, apresentou um efeito estimulante sobre a abundância de macrófitas (área de cobertura %) na lagoa como um todo, e principalmente na seção do meio (Fig. 5). Em contraste, a maior cheia de 2007 reduziu severamente a abundância, particularmente por impactar a espécie dominante *E. azurea*. Após a cheia de 2007 a abundância no interior da lagoa apresentou uma rápida recuperação, o que

não foi observado no restante da lagoa. As primeiras espécies responsáveis por esta recuperação foram principalmente outras espécies que não *E. azurea* (Fig. 5).

3.4 Análises de correlação e regressão

Para o conjunto de dados das transeções, as relações significativas encontradas entre riqueza por m² e abundância total e variáveis ambientais estão expostas na Tabela 3. Uma forte relação positiva ocorreu entre riqueza por m² e abundância. Riqueza por m² também apresentou alta correlação com frequência de *E. azurea* (% de ocorrência) e apesar de sua relação linear significativa com abundância de *E. azurea* (área %) os maiores valores de riqueza foram registrados sob abundância intermediária de *E. Azurea*, produzindo também uma relação curvilínea ($P < 0,001$) entre estas duas variáveis (Fig. 6).

Tabela 3 Correlações significativas (r , $P < 0,05$) entre riqueza de espécies por m⁻² ($\ln(1 + S \text{ m}^{-2})$) e abundância total (Raiz AbTot%; área %), e variáveis bióticas e abióticas.

Variáveis	$\ln(1 + S \text{ m}^{-2})$	Raiz AbTot%
Raiz AbTot%	0,82	
FrEaz%	0,58	0,76
Raiz AbEaz%	0,46	0,78
Profundidade	-0,36	-0,28
Declividade	-0,35	-0,32
ln PT	0,27	0,49
ZDS/Z _{máx}	0,27	
pH	-0,22	-0,38
ln Condutividade	-0,21	-0,16
ln ZDS	-0,20	-0,31
Oxigênio	-0,19	-0,43
NT	0,18	0,32
Alcalinidade		0,24

Raiz: raiz quadrada; AbTot%: abundância total relativa de macrófitas (area %); FrEaz%: frequência de *E. azurea* (% de ocorrência); AbEaz%: abundância de *E. azurea* (área %).

Riqueza por m² também variou positivamente com disponibilidade de luz na superfície do substrato (ZDS/Z_{máx}) além de PT e NT na água; e negativamente com profundidade, declividade, pH, condutividade elétrica, ZDS e oxigênio (Tabela 3). A abundância total de plantas apresentou relação positiva com PT, NT e alcalinidade. Oxigênio, pH, declividade,

profundidade, ZDS e condutividade elétrica foram negativamente relacionados à abundância total da vegetação.

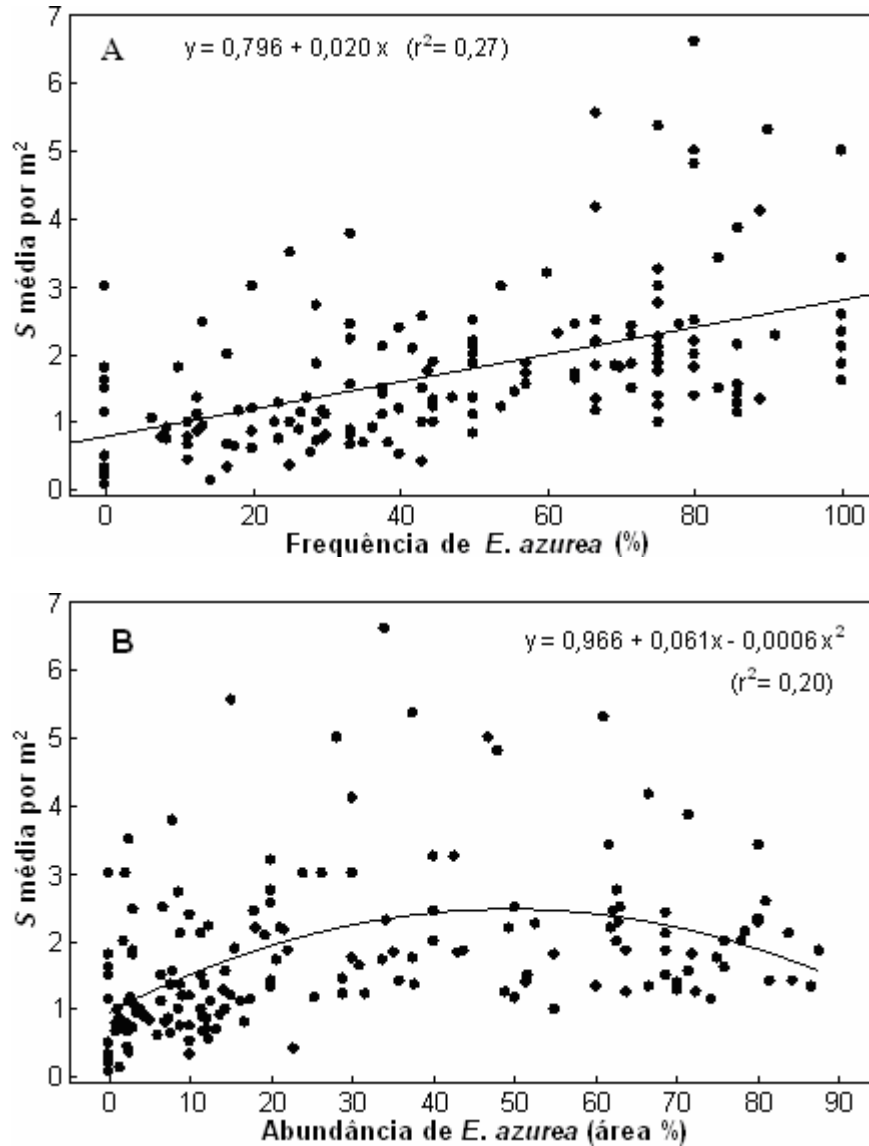


Fig. 6. Relações significativas ($P < 0,001$) entre riqueza (S) média por m^2 e, A) frequência de *E. azurea* (% de ocorrência), e B) abundância de *E. azurea* (área %).

Utilizando análise de regressão múltipla com variáveis ambientais e da comunidade (dados de transeções) selecionadas *a priori* foram gerados três modelos lineares mínimos adequados para prever riqueza ($S\ m^{-2}$) e abundância (área %) da comunidade. O primeiro e mais significativo modelo produzido para riqueza por m^2 foi:

Modelo 1: ($r^2 = 0,86$; $P < 0,001$)

$$\ln(1 + S \text{ m}^{-2}) = 0,583 + 0,164 (\text{Raiz AbTot}\%) - 0,136 (\text{Raiz AbEaz}\%) + 0,0091 (\text{FrEaz}\%) - 0,115 (\ln \text{NH}) - 0,0005 (\text{alcalinidade}) - 0,080 (\ln \text{PT})$$

onde: Raiz AbTot% é raiz quadrada da abundância total (área %), AbEaz% e FrEaz% são abundância e frequência de *E. azurea* respectivamente, e NH é nível hidrométrico.

Porém, como a abundância total e a abundância e a frequência de *E. azurea* apresentaram alta correlação entre as mesmas (Tabela 3), explorou-se a análise com frequência de *E. azurea* como sendo a única variável biótica para evitar colinearidades, além de explorar o papel de potenciais processos de facilitação propiciados por *E. azurea* sobre a riqueza de espécies (como sugerido previamente pela correlação entre frequência de *E. azurea* e riqueza por m^{-2}). Então, um modelo mais simples explicou a riqueza a partir de quatro variáveis, mas ainda com significância:

Modelo 2: ($r^2 = 0,44$; $P < 0,001$)

$$\ln(1 + S \text{ m}^{-2}) = -0,246 + 0,0071 (\text{FrEaz}\%) + 0,379 (\text{ZDS}/\text{Z}_{\text{máx}}) - 1,251 (\text{declividade}) + 0,024 (\text{temperatura})$$

No Modelo 2, FrEaz% representou 75% da variância total explicada pelo modelo, enquanto os restantes 25% foram relacionados a taxa ZDS/Z_{máx}, declividade e temperatura.

Para evitar auto-correlações ou colinearidades apenas variáveis ambientais foram usadas para construir um modelo preditivo para abundância total da comunidade, tal como segue:

Modelo 3: ($r^2 = 0,42$; $P < 0,001$)

$$\text{onde, Raiz AbTot}\% = 20,23 + 1,01 (\ln \text{PT}) - 4,928 (\ln \text{condutividade}) + 0,0065 (\text{alcalinidade}) - 0,268 (\text{oxigênio}) + 3,145 (\ln \text{NH}) - 0,831 (\text{profundidade}).$$

PT foi a variável preditiva mais forte para abundância total, sendo responsável por 57% da variação total explicada pelo Modelo 3; enquanto condutividade elétrica, alcalinidade, oxigênio, nível hidrométrico e profundidade também contribuíram significativamente.

3.5 Análise de ordenação

A análise de ordenação CCA conduzida com as 36 amostras de seção da lagoa (médias das transeções: 3 seções x 12 expedições amostrais) demonstrou evidências de relações significativas entre a comunidade e as condições ambientais (teste Monte Carlos para o eixo 1: $P < 0,01$). Os dois primeiros eixos capturaram 24,1% da variância nos dados das espécies e 51,1% da variância da relação espécie-ambiente (Fig. 7). O eixo 1 do diagrama de ordenação foi majoritariamente relacionado com o gradiente ambiental dentro da lagoa enquanto que as mudanças na vegetação expressas no eixo 2 associaram-se fortemente às flutuações do nível hidrométrico.

As amostras da seção interna da lagoa localizaram-se principalmente no lado esquerdo do diagrama de ordenação, sendo principalmente associadas a altos valores de PT e baixos de oxigênio, ZDS, declividade, profundidade, e pH, mas também com altos níveis de NT, alcalinidade e condutividade elétrica. As amostras da entrada da lagoa ocuparam principalmente o lado direito do diagrama da CCA e, portanto, apresentaram tendências opostas àquelas da vegetação interna da lagoa. A comunidade do meio da lagoa foi caracterizada por níveis intermediários do gradiente ambiental da lagoa.

De acordo com os resultados da CCA (Fig. 7), mudanças temporais na vegetação foram mais provavelmente relacionadas a interações entre temperatura, nível de água e disponibilidade de luz no substrato ($ZDS/Z_{máx}$) e as maiores mudanças tenderam a ocorrer em resposta a episódios de cheia. Por exemplo, as amostras das seções do interior de janeiro de 2007 e do meio de janeiro de 2006 e janeiro e abril de 2007 distinguiram-se bastante das outras amostras da mesma seção. Oito das amostras da seção do meio foram localizadas acima do eixo 2 enquanto que apenas amostras coletadas durante ou logo após eventos de cheia (mJan6, mAbr6, mJan7 e mAbr7) ficaram a esquerda do eixo 2. Isto indica que as cheias tendem a afetar a vegetação do meio da lagoa de tal forma que aumenta sua similaridade com a vegetação comum ao interior da lagoa.

3.6 Análise TWINSpan

No primeiro nível da divisão a análise TWINSpan dividiu as 36 amostras de seções da lagoa em um grupo grande ($n = 26$), indicado por abundante *E. azurea* e *H. costata* além da presença de *Eleocharis elegans* e *Pontederia cordata*, e um grupo pequeno ($n = 10$) completamente formado por amostras da seção de entrada da lagoa e indicado pela presença

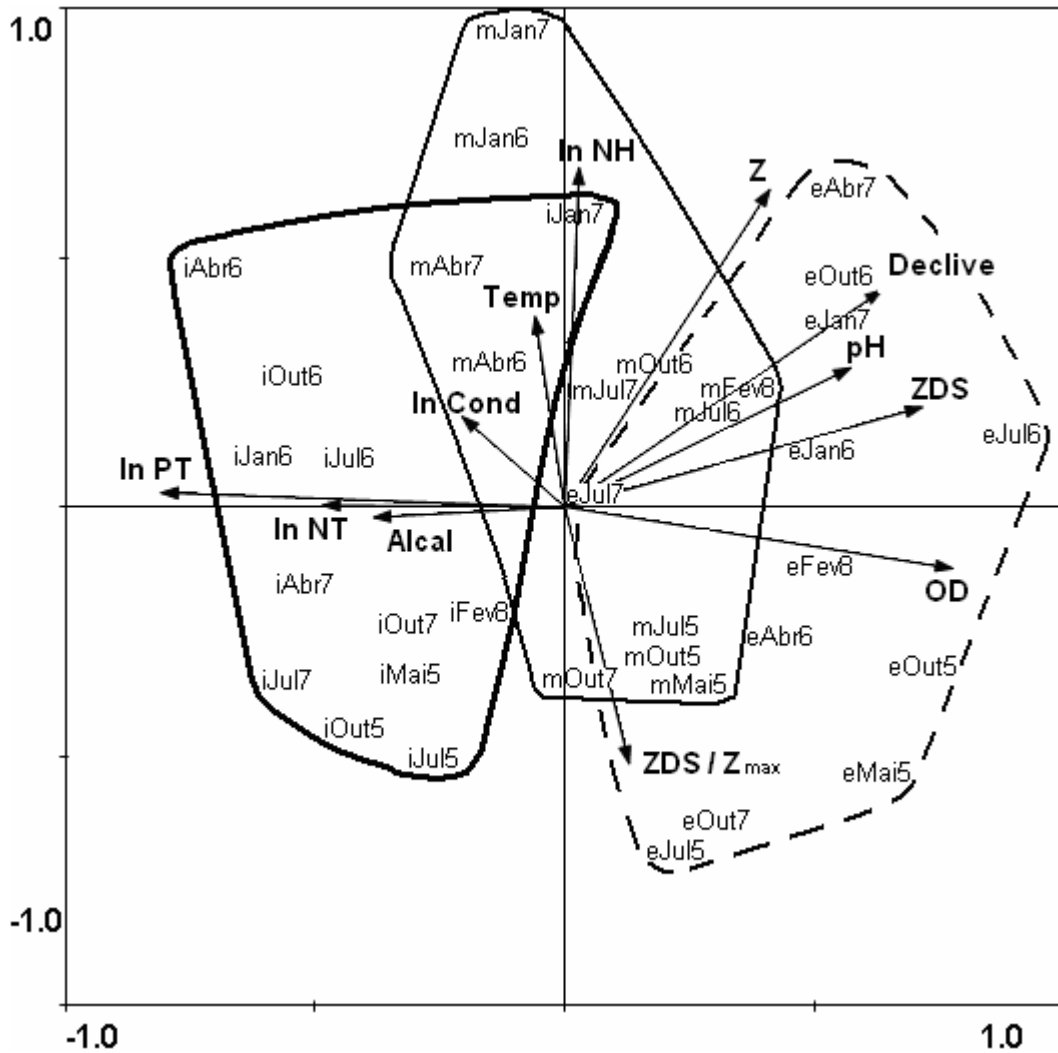


Fig. 7 Ordenação de amostras da vegetação (composição e abundância) das seções da lagoa ($n = 36$, 3 seções \times 12 expedições amostrais) feita pela CCA relacionando-as à 12 variáveis ambientais: nível hidrométrico do rio Paraná (In NH), profundidade (Z), declive do solo, pH, oxigênio (OD), ZDS, ZDS/Z_{máx}, alcalinidade (Alcal), PT, NT, condutividade elétrica (In Cond) e temperatura (Temp). Áreas demarcadas pelas linhas grossa, fina e tracejada compreendem as amostras das seções do interior, meio e entrada da lagoa, respectivamente. A primeira letra do código de cada amostra (i, m ou e) representa a seção da amostra (interior, meio ou entrada, respectivamente) enquanto as letras e números restantes representam mês e anos da amostragem. Os dados de abundância das espécies (não mostrados) foram $\ln(1 + x)$ transformados. Significância do teste Monte Carlo, eixo 1: $P < 0,01$; todos os eixos canônicos: $P = 0,001$. Eigenvalues, eixo 1: 0,187; eixo 2: 0,102.

de *Egeria najas* (eigenvalue: 0,258). No segundo nível da divisão o grupo grande foi subdividido gerando o grupo I (n = 14), formado principalmente por amostras da seção interna da lagoa (11 amostras), e grupo M (n = 12) formado principalmente por amostras da seção do meio da lagoa (9 amostras; eigenvalue: 0,167). O grupo I teve como espécies indicadoras *E. elegans* e *P. cordata* abundantes e a presença de *Polygonum hydropiperoides* e *Caperonia castaneifolia*, enquanto o grupo M foi indicado por relativa abundância de *S. auriculata* e *Paspalum repens*. Ainda no segundo nível da divisão, o grupo formado pelas amostras da seção de entrada foi dividido no grupo E1 (n = 7) e grupo E2 (n = 3) compreendido pelas amostras da seção de entrada da lagoa coletadas em 2005 e indicado pela abundância de *E. najas* e *Salvinia minima* (eigenvalue: 0,334). Os eigenvalues foram todos fracos para níveis hierárquicos inferiores, indicando uma forte sobreposição de espécies em ocorrência em amostras do conjunto de dados, então a análise foi interrompida neste ponto.

A análise também separou fortemente as espécies em dois grupos principais (eigenvalue: 0,697). Um grupo de espécies foi composto basicamente por espécies emergentes, junto com duas espécies flutuantes, *S. auriculata* e *Wolffiella oblonga*, e duas espécies submersas, *Utricularia foliosa* e *Cabomba furcaqta*, que ocorreram principalmente em amostras do grupo I e M. O outro grupo de espécies abrangeu espécies predominantemente presentes nos grupos de amostras M, E1 e E2. Este grupo foi formado principalmente por espécies submersas (p.ex. *E. najas*, *Hydrilla verticillata*, *Myriophyllum aquaticum* e *Chara guairensis*) e flutuantes (p.ex. *S. minima*, *Eichhornia crassipes* e *Ricciocarpus natans*), além de quatro espécies emergentes (*Nymphaea amazonum*, *Oxycaryum cubense*, *Polygonum ferrugineum* e *Aeschynomene* sp).

Não foram detectadas diferenças significativas entre as amostras representativas de cada grupo TWINSPAN para temperatura, taxa ZDS/Z_{máx}, condutividade elétrica, alcalinidade e NT (Tabela 4). Porém, diferenças significativas foram encontradas para profundidade, declividade, oxigênio, pH, ZDS e PT. Amostras do grupo I detiveram menores profundidades e declividades do que as amostras dos grupos M e E1, enquanto o grupo E2 não diferiu de nenhum grupo a respeito destas variáveis. O grupo I apresentou menores níveis de oxigênio do que os grupos E1 e E2 enquanto o grupo M não diferiu de nenhum grupo. O grupo I também apresentou menores valores de pH do que o grupo E1, mas os grupos M e E2 não diferiram em pH de nenhum grupo. O grupo E2 não diferiu de nenhum grupo a respeito em ZDS, mas os grupos M e E1 apresentaram águas mais transparentes do que o grupo I. Os maiores níveis de PT apareceram no grupo I, enquanto os grupos M, E1 e E2 não diferiram quanto a esta variável (Tabela 4).

Tabela 4 Variáveis ambientais (média \pm desvio padrão) para cada grupo TWINSPAN junto com resultados da ANOVA (P). Valores médios (por variável dependente) dividindo uma letra em comum não diferem estatisticamente ($P > 0,05$).

Variáveis dependentes	I	M	E1	E2	ANOVA (P)
Temperatura ($^{\circ}$ C)	24,2 \pm 3,3	26,0 \pm 3,5	26,9 \pm 3,2	23,0 \pm 0,2	> 0,05
Profundidade (m)	0,83 \pm 0,49 a	1,80 \pm 0,67 b	1,67 \pm 0,51 b	0,93 \pm 0,10 ab	< 0,001
Declividade (m m ⁻¹)	0,10 \pm 0,04 a	0,15 \pm 0,04 b	0,18 \pm 0,04 b	0,15 \pm 0,03 ab	< 0,001
Oxigênio (mg L ⁻¹)	3,3 \pm 2,1 a	4,8 \pm 1,7 ab	6,4 \pm 1,3 b	6,5 \pm 0,4 b	< 0,01
pH	6,4 \pm 0,3 a	6,7 \pm 0,5 ab	7,0 \pm 0,4 b	6,8 \pm 0,1 ab	< 0,05
ZDS (m)	1,04 \pm 0,50 a	1,76 \pm 0,8 b	2,15 \pm 0,79 b	1,93 \pm 0,39 ab	< 0,01
ZDS/Z _{máx}	0,82 \pm 0,22	0,69 \pm 0,20	0,81 \pm 0,17	0,99 \pm 0,01	> 0,05
Condutividade elétrica (μ S cm ⁻¹)	61,2 \pm 16,4	61,2 \pm 9,2	60,4 \pm 10,0	57,4 \pm 1,5	> 0,05
Alcalinidade (mEq L ⁻¹)	431,1 \pm 83,1	387,5 \pm 82,3	344,4 \pm 78,2	380,3 \pm 39,5	> 0,05
PT (μ g L ⁻¹)	44,2 \pm 30,0 a	21,8 \pm 10,7 b	13,4 \pm 5,8 b	14,3 \pm 2,2 b	< 0,001
NT (mg L ⁻¹)	0,45 \pm 0,15	0,34 \pm 0,12	0,30 \pm 0,11	0,33 \pm 0,57	> 0,05

4 DISCUSSÃO

Os resultados demonstraram haver mudanças espaciais e temporais na vegetação da lagoa relacionadas com mudanças nas condições ambientais, que por vez foram principalmente governadas pela distância do rio e regime hidrológico. Estes resultados sugerem que conectividade e regime hidrológico, fatores que afetam macrófitas em planícies de inundação em ampla escala (entre lagoas e alagados dentro de uma planície; *e.g.* Bini *et al.*, 2001; Tockner & Stanford, 2002; Murphy *et al.*, 2003; Maltchik *et al.*, 2005; Thomaz *et al.*, 2007; Neiff, Casco & Poi de Neiff, 2008), também são importantes a uma escala menor (em uma única lagoa). Há evidências de que processos de competição e facilitação, afetados por regimes hidrológicos, desempenharam importante papel na dinâmica da comunidade da lagoa.

Profundidade, declividade, disponibilidade de luz e fósforo, importantes fatores relacionados a organização espacial da comunidade dentro da lagoa, são fatores reconhecidamente influentes sobre o desenvolvimento de plantas aquáticas (Duarte & Kalf, 1986; Carr, Duthie & Taylor, 1997; Middelboe & Markager, 1997) e já haviam sido apontados por estudos prévios como potenciais determinantes da composição de assembléias de macrófitas na planície de inundação do alto rio Paraná (Murphy *et al.*, 2003; Milne, Murphy & Thomaz, 2006; Santos & Thomaz, 2007). De fato, atributos morfológicos assim

como transparência da água e quantidade de nutrientes são afetados por gradientes de conectividade e são todos considerados entre os principais fatores que influenciam padrões de diversidade entre e dentro de corpos de água de planícies inundáveis (Amoros & Bornette, 2002). Por exemplo, interações entre atributos morfométricos tais como profundidade e declividade podem influenciar fortemente os efeitos causados pelo fluxo de água e, conseqüentemente, a força potencial da correnteza de distúrbios de cheias em uma ampla gama de escalas espaciais (Henry *et al.*, 1996; Bornette *et al.*, 1998; Bornette *et al.*, 2001).

A seção interna da lagoa teve os menores valores de profundidade, declividade e transparência da água e os maiores valores de fósforo favorecendo o desenvolvimento de espécies emergentes, especialmente *E. azurea* (cujas raízes dos internódulos absorvem nutrientes diretamente da coluna de água), enquanto espécies flutuantes e submersas pareciam estar sendo competitivamente pressionadas. A seção de entrada da lagoa teve os maiores valores de ZDS, favorecendo espécies submersas. Foram também detectadas fortes interações entre as concentrações de oxigênio e pH e o padrão espacial da vegetação. Os decréscimos nas concentrações de oxigênio e de pH no interior da lagoa provavelmente refletem o acúmulo de matéria orgânica de origem tanto autóctone quanto alóctone da vegetação ripária. A reduzida profundidade e declividade na seção interna, juntamente com seu grau de isolamento e elevada abundância de plantas, provavelmente combinaram-se propiciando menores taxas de circulação de água, e, logo, o acúmulo de detritos orgânicos. Portanto, enquanto o elevado desenvolvimento de plantas no interior da lagoa foi aparentemente favorecido por baixos valores de profundidade e declive e altos níveis de fósforo, ele também parece ter influenciado as condições ambientais dificultando o fluxo de água.

Considerando a pequena área da lagoa estudada, sua riqueza de macrófitas (34 espécies) pode ser considerada uma coleção representativa da riqueza total encontrada em todo o sistema de planície do alto rio Paraná (29% de 118 espécies; Thomaz *et al.*, *in press*). Entre estas espécies, 30 e 31 espécies foram registradas nas seções de entrada e do meio, respectivamente, enquanto 27 espécies ocorreram no interior da lagoa. Até o maior distúrbio de cheia a seção do meio apresentou a maior riqueza por expedição e por transeção. Esta tendência poderia ser parcialmente atribuída ao efeito do tamanho da área amostrada ou esforço amostral (Bini *et al.*, 2001; Rolon *et al.*, 2008) já que houve uma fraca relação linear ($r = 0,22$; $P < 0,05$) entre riqueza por transeção e número de quadrados amostrados. Entretanto, outros fatores como heterogeneidade de habitats e fluxo de propágulos, tal como encontrado em outras planícies alagáveis (Bornette *et al.*, 1998; Rolon *et al.*, 2008) também devem ter afetado a diversidade de plantas. Dada a alta taxa de troca de água entre a lagoa e o

rio Paraná devido a flutuações diárias do nível hidrométrico governadas pela operação de usinas hidroelétricas, supõe-se que o rio tenha agido como uma significativa fonte de propágulos, especialmente para as seções de entrada e do meio da lagoa. Isto é verdade especialmente para macrófitas submersas, devido sua alta colonização em reservatórios de montante (Martins *et al.*, 2008), e fragmentos de plantas serem bastante comuns nas águas do rio Paraná (Thomaz *et al.*, *in press*). Junto com os valores de ZDS, a disponibilidade de propágulos também explica a alta frequência de plantas submersas na entrada da lagoa. A entrada e o meio da lagoa também foram mais similares quanto às variáveis limnológicas, o que também sugere uma circulação de água significativa entre as mesmas. A seção do meio foi a maior e a mais profunda área da lagoa, com níveis intermediários de declividade, o que favoreceu a heterogeneidade ambiental ao longo de transeções e conseqüentemente a disponibilidade de nichos. O meio da lagoa também teve uma maior heterogeneidade ao longo do eixo longitudinal da lagoa pois representou a zona de transição entre a entrada e o interior da lagoa. Logo, a seção do meio apresentou alguma similaridade ambiental, assim como propágulos, com ambas as seções de entrada e interior da lagoa. Embora aparentemente favorecida por uma alta disponibilidade de propágulos, a entrada da lagoa provavelmente teve o estabelecimento e crescimento de plantas prejudicado pela maior declividade e dinâmica da água nesta seção. Grandes oscilações do índice de Shannon na entrada da lagoa sugerem que esta seção esteve sujeita a altas taxas de remoção e recolonização de plantas. Portanto, o padrão espacial observado na lagoa converge para a visão geral de que áreas mais estáveis (p. ex., protegidas da ação de ventos e ondas, ou de dinâmicas de nível de água de curto prazo) tendem a favorecer maior abundância de plantas (Janauer & Kum, 1996), especialmente as competidoras dominantes, enquanto que áreas mais expostas tendem a dispor de mais lacunas e receber maior fluxo de propágulos, favorecendo uma diversidade elevada (Bornette *et al.*, 1994; Bornette *et al.*, 1998; Santos & Thomaz, 2008).

Os dois períodos de cheia distintos ocorrentes durante o tempo deste estudo diferiram em seus efeitos sobre a vegetação da lagoa. A comunidade de plantas também respondeu de diferentes formas dependendo de sua localidade na lagoa. Comparado ao primeiro período de cheia, o segundo (janeiro-março 2007), causado pela OSEN, foi muito mais intenso e pode ser considerado a maior cheia, em termos de amplitude e duração, dos últimos 20 anos. Esta cheia maior rompeu drasticamente o padrão espacial da comunidade removendo a maior parte da biomassa vegetal e espalhando propágulos por toda a lagoa. A cheia não só homogeneizou as variáveis limnológicas ao longo de toda a lagoa, mas também a composição, diversidade e abundância da comunidade de macrófitas. Isto corrobora com a predição geral de que tais

eventos homogeneízam habitats de planícies alagáveis em diferentes escalas espaciais, *i.e.*, entre corpos de água bem como dentro de um mesmo corpo de água (Ward & Tockner, 2001; Thomaz *et al.*, 2007). Interações entre elevadas profundidades e baixa transparência de água junto com intenso fluxo de água aparentemente afetaram sobremaneira toda a comunidade.

Ambas as cheias tiveram um efeito fertilizante na lagoa, causado por aporte de nutrientes vindos da decomposição de plantas terrestres e aquáticas, notada especialmente na seção interna. Após o primeiro período de cheia a vegetação foi aparentemente estimulada na lagoa inteira. No entanto, após a cheia maior não houve recuperação significativa da comunidade nas seções de entrada e do meio, enquanto o interior da lagoa apresentou um forte aumento na diversidade e abundância. Pelo fato do distúrbio reestruturar a vegetação de toda a lagoa, parece que as condições do interior da lagoa (*e.g.* morfometria, isolamento, nutrientes derivados de decomposição, banco de sementes) favoreceram recuperação mais rápida da comunidade em relação aos outros setores da lagoa. A forte relação positiva obtida neste estudo entre abundância de plantas e PT sugerem que a produtividade da lagoa seja limitada por este nutriente.

Eichhornia azurea é geralmente a espécie dominante em corpos de água da planície do alto rio Paraná (Murphy *et al.*, 2003; Boschilia *et al.*, 2008) onde ela apresenta alta plasticidade morfológica para lidar com as restrições ambientais (Milne *et al.*, 2006), especialmente as relacionadas com distúrbios de cheias (Neiff *et al.*, 2008). *E. azurea* é enraizada, possui longos caules flutuantes (de até 8 m) que se desenvolvem poucos centímetros abaixo da superfície da água com raízes livres na água a partir dos nós das hastes e folhas emergentes. Após a maior cheia *E. azurea* investiu energia primeiramente em crescimento horizontal dos caules, ao invés de investir em densidade de folhas emergentes. A planta se alastrou rapidamente pelo interior da lagoa tornando-se muito frequente, mas não tão abundante e lacunas ainda eram disponíveis para outras espécies. Mais além, o extraordinário aumento da diversidade e da abundância de espécies que não *E. azurea* os resultados sugerem que sob estas condições a estrutura física fornecida pelos estandes de *E. azurea* propiciou sua co-ocorrência com várias espécies (Agostinho *et al.*, 2007; Boschilia *et al.*, 2008). A planta parece representar um nicho espacial provendo, por exemplo, estruturas flutuantes onde espécies emergentes menores podem crescer. De fato, várias plantas emergentes como *O. cubensis*, *Polygonum* spp., *Ludwigia* sp. e *P. repens* foram observadas estabelecidas sobre hastes e raízes flutuantes de *E. azurea*. Bancos de *E. azurea* também parecem prover microhabitats favoráveis às plantas flutuantes por reduzir os distúrbios pela ação de ventos e ondas (Thomaz *et al.*, 2005; Boschilia *et al.*, 2008). *Salvinia* spp., *R. natans* e *E. crassipes*, espécies

flutuantes não comuns no interior da lagoa, se desenvolveram nesta área após a cheia maior quando *E. azurea* era bastante frequente mas não tão abundante. Mesmo a submersa-livre *U. foliosa* ocorreu predominantemente associada às raízes de *E. azurea* e também apresentou um grande desenvolvimento no interior da lagoa após a maior cheia.

Portanto, esse estudo sugere que fortes interações entre processos de facilitação e competição devem ocorrer em comunidades de planícies fluviais dominadas por *E. azurea*. A tendência em direção a um dos dois processos opostos é determinada pelo regime hidrológico. Sob efeitos de distúrbios *E. azurea* tende a investir em crescimento horizontal das hastes fornecendo facilidades estruturais para aumentar a diversidade. Porém, sob condições estáveis *E. azurea* tende a formar estandes bastante densos (*e.g.* investindo em densidade de folhas emergentes) e desloca competidores mais fracos. Esta suposição é suportada pela curva tipo *hump back* resultante da relação entre biomassa de *E. azurea* e riqueza de macrófitas encontrada neste trabalho. Essas evidências reforçam os resultados obtidos por Murphy *et al.* (2003) em uma escala espacial mais ampla neste mesmo ambiente. Comparando assembléias de macrófitas entre habitats da planície do alto rio Paraná, estes autores encontraram riqueza de macrófitas significativamente maior em locais dominados por *E. azurea* mas com níveis intermediários de biomassa total. A vegetação dominada por *E. azurea* com maior biomassa total teve riqueza intermediária, enquanto locais não dominados por *E. azurea* apresentaram as menores riqueza e biomassa. Neste estudo a forte relação positiva entre diversidade e abundância total sugere que o espaço de tempo entre distúrbios de cheia não permitiu que processos de exclusão competitiva impusessem efeito significativo sobre a diversidade da comunidade, corroborando com modelos que predizem que a diversidade responde em função da produtividade e de distúrbios, tal qual a teoria dos distúrbios intermediários (Connell, 1978; Huston, 1979; Ward *et al.*, 1999).

A análise de trajetórias temporais é um enfoque importante em ecologia de comunidades (Johnson & Miyanishi, 2008). A trajetória temporal da vegetação de lagos pequenos em direção à terrestrialização (hidrosere ou sucessão de brejo) é um exemplo clássico de sucessão (*e.g.* Ricklefs, 1990; Beeby & Brennan, 2008). Enquanto tendências de sucessão de curto prazo têm sido detectadas na vegetação de lagoas conectadas aos rios Ivinheima e Baía na planície do alto Paraná durante períodos sem grandes distúrbios de cheia (Santos & Thomaz, 2008), essa pesquisa mostra que distúrbios de cheias quebram as trajetórias temporais, reestruturando a comunidade a estágios iniciais da sucessão, tal como observado pelo declínio da diversidade e abundância de plantas logo após os distúrbios. A extensão de tais mudanças depende da intensidade do distúrbio causado pela cheia bem como

das condições bióticas e abióticas locais (Bornette *et al.*, 1994; Henry *et al.*, 1996). Cheias interferem em outros fatores bióticos (p. ex. competição) e estocásticos (p. ex. chegada de propágulos) que são de fundamental importância na dinâmica da vegetação de tais sistemas. Por exemplo, *S. minima* tendeu a ser mais frequente em coletas que precederam as cheias enquanto *S. auriculata* tendeu a deslocar *S. minima* após episódios de cheia. Isto pode refletir alguma vantagem competitiva de *S. auriculata* (Milne *et al.* 2007) sob as condições de fertilidade trazidas pelas cheias enquanto *S. minima* poderia se desenvolver sob condições mais oligotróficas.

Apesar das limitações de um estudo focado em apenas uma única lagoa, foi possível relacionar padrões espaciais e temporais da estrutura da comunidade com várias interações envolvendo variáveis bióticas e abióticas assim como funções de força ecológicas que operam em escalas locais e regionais.

5 CONCLUSÕES

O grau de conectividade estruturou espacialmente a comunidade de plantas desta pequena lagoa fluvial neotropical em questão impondo um gradiente ambiental em ao longo da mesma. Os efeitos dos distúrbios de cheia dependeram das características da cheia (p. ex. intensidade, duração) bem como do local e do estado da vegetação. No geral, pulsos de inundação tendem a reestruturar as comunidades, levando-as a estágios iniciais da sucessão, romper processos competitivos e abrir lacunas favorecendo a diversidade. Facilitação e competição aparentemente desempenharam importante influência sobre as dinâmicas da comunidade. Interações entre estes processos bióticos contrários são principalmente governadas pela história recente do regime hidrológico. Portanto, há evidências de que a conectividade e os pulsos de inundação sejam também os principais determinantes da composição, diversidade e abundância de macrófitas aquáticas nessa lagoa ribeirinha. Estes dois fatores interagem com variáveis ambientais e processos bióticos fazendo a vegetação da lagoa comportar-se como um mosaico mutável.

REFERÊNCIAS

- Agostinho A.A., Thomaz S.M. & Gomes L.C. (2004) Threats for biodiversity in the floodplain of the Upper Paraná River: effects of hydrological regulation by dams. *Ecohydrology & Hydrobiology*, **4**, 267-280.
- Agostinho AA., Thomaz S.M., Gomes L.C. & Baltar L.S.M.A. (2007) Influence of the macrophyte *Eichhornia azurea* on fish assemblage of the Upper Paraná River floodplain (Brazil). *Aquatic Ecology*, **41**, 611-619.
- Amoros C. & Bornette G. (2002) Connectivity and biocomplexity in waterbodies of riverine floodplains. *Freshwater Biology*, **47**, 761-776.
- Beeby A. & Brennan A. (2008) *First Ecology: ecological principles and environmental issues*, 3rd edn. Oxford University Press, Oxford. p. 403.
- Bini L.M., Thomaz S.M. & Souza D.C. (2001) Species richness and β -diversity of aquatic macrophytes in the Upper Paraná River floodplain. *Archives of Hydrobiology*, **51**, 511-525.
- Bornette G., Amoros C., Castella C. & Beffy J.L. (1994) Succession and fluctuation in the aquatic vegetation of two former Rhône River channels. *Vegetatio*, **110**, 171-184.
- Bornette G., Amoros C. & Lamouroux N. (1998) Aquatic plant diversity in riverine wetlands: the role of connectivity. *Freshwater Biology*, **39**, 267-283.
- Bornette G., Piegay H., Citterio A., Amoros C. & Godreau V. (2001) Aquatic plant diversity in four river floodplains: a comparison at two hierarchical levels. *Biodiversity and Conservation*, **10**, 1683-1701.
- Boschilia S.M., Oliveira E.F. & Thomaz S.M. (2008). Do aquatic macrophytes co-occur randomly? An analysis of null models in a tropical floodplain. *Oecologia*, **156**, 203-214.
- Carmouze J.P. (1994) *O metabolismo dos ecossistemas aquáticos*. Edgard Blücher/SBL/FABESP, São Paulo, Brazil.
- Carr G.M., Duthie H.C. & Taylor W.D. (1997) Models of aquatic plant productivity: a review of the factors that influence growth. *Aquatic Botany*, **59**, 195-215.
- Connell J.H. (1978) Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science*, **199**, 1302-1310.
- Cook, C.D.K. (1990) *Aquatic plant book*. SPB Academic, The Hague, 228 pp.
- Duarte C.M. & Kalff J, (1986) Littoral slope as a predictor of the maximum biomass of submersed macrophyte communities. *Limnology and Oceanography*, **31**, 1072-1080.
- Golterman H.L., Clymo R.S. & Ohmstad M.M. (1978) *Methods for physical and chemical analysis of fresh waters*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

- Henry C.P., Amoros C. & Bornette (1996) Species traits and recolonization process after flood disturbances in riverine macrophytes. *Vegetatio*, **122**, 13-27.
- Hill M.O. & Šmilauer P. (2005) *TWINSPAN for Windows version 2.3*. Centre for Ecology and Hydrology & University of South Bohemia, Huntingdon & Ceske Budejovice.
- Hoehne F.C. (1979) *Plantas aquáticas*. Instituto de Botânica Série D, São Paulo, 168 pp.
- Huston M. (1979) A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist*, **113**, 81-101.
- Janauer G.A. & Kum G. (1996) Macrophytes and flood plain water dynamics in the River Danube ecotone research region (Austria). *Hydrobiologia*, **340**, 137-140.
- Johnson, E.A. & Miyanishi (2008) Testing the assumptions of the chronosequences in succession. *Ecology Letters*, **11**, 419-431.
- Junk W.J., Bayley P.B. & Sparks R.E. (1989) The flood pulse concept in river-floodplains systems. In: *Procedures of the International Large Rivers Symposium (LARS)* (ed. D.P. Dodge). *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, **106**, 110-127.
- Kennedy M.P., Murphy K.J. & Gilvear D.J. (2006) Predicting interactions between wetland vegetation and the soil-water and surface-water environment using diversity, abundance and attribute values. *Hydrobiologia*, **570**, 189-196.
- Levin S.A. (2000) Multiple scales and the maintenance of biodiversity. *Ecosystems*, **3**, 498-506.
- Leyer I. (2005) Predicting plant species' responses to river regulation: the role of water level fluctuations. *Journal of Applied Ecology*, **42**, 239-250.
- Maltchik L., de Oliveira G.R., Rolon A.S., Stenert C. (2005) Diversity and stability of aquatic macrophyte community in three shallow lakes associated to a floodplain system in the south of Brazil. *Interciencia*, **30**, 166-170.
- Maltchik L., Rolon A.S. & Schott P. (2007) Effects of hydrological variation on the aquatic plant community in a floodplain palustrine wetland of southern Brazil. *Limnology*, **8**, 23-28.
- Martins D., Costa N.V., Terra M.A., Marchi S.R. (2008) Characterization of the aquatic plant communities of 18 reservoirs of five watersheds in São Paulo, Brazil. *Planta Daninha*, **26**: 17-32.
- Middelboe A.L. & Markager S. (1997) Depth limits and minimum light requirements of freshwater macrophytes. *Freshwater Biology*, **37**, 553-568.
- Milne J.M., Murphy K.J. & Thomaz S.M. (2006) Morphological variation in *Eichhornia azurea* (Kunth) and *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms in relation to aquatic vegetation

- type and environment in the floodplain of the Rio Paraná, Brazil. *Hydrobiologia*, **570**, 19-25.
- Milne J.M., Lang P. & Murphy K.J. (2007). Competitive interactions between *Salvinia auriculata* Aubl., *Limnobium laevigatum* (Humb. and Bonpl. ex Willd.) Heine, and other free-floating aquatic macrophytes under varying nutrient availability. *Fundamental and Applied Limnology*, **169**, 169-176.
- Murphy K.J., Dickinson G., Thomaz S.M., Bini L.M., Dick K., Greaves K., Kennedy M., Livingstone S., McFerran H., Milne J., Oldroyd J. & Wingfield R. (2003) Aquatic plant communities and predictors of diversity in a sub-tropical river floodplain: the Upper Rio Paraná, Brazil. *Aquatic Botany*, **77**, 257 - 276.
- Neiff J.J. (1986) Aquatic plants of the Paraná River system. In: *The Ecology of River Systems* (Eds. Davies B.R. & Walker K.F.), pp. 557-571. W. Junk Publishers, Dordrecht.
- Neiff J.J. (1990) Ideas para la interpretacion ecologica del Paraná. *Interiencia*, **15**, 424-440.
- Neiff J.J. & Poi de Neiff A.S.G. (2003) Connectivity process as a basis for the management of aquatic plants. In: Thomaz S.M., Bini L.M. (eds) *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas*. Eduem, Maringá, Paraná, Brazil, pp 39–58.
- Neiff J.J., Casco S.L. & Poi de Neiff A. (2008). Response of *Eichhornia crassipes* (Pontederiaceae) to water level fluctuations in two lakes with different connectivity in the Paraná River floodplain. *Journal of Tropical Biology*, **56**: 613-623.
- Palijan G., Bogut I. & Vidaković J. (2008). The impact of inuncation-isolation cycles on the culturable bacterioplankton in the Danube River floodplain. *Polish Journal of Ecology*, **56**, 391-403.
- Pollock M.M., Naiman R.J., Hanley, T.A. (1998) Plant species richness in riparian wetlands – a test of biodiversity theory. *Ecology*, **79**, 94-105.
- Pott V.J. & Pott A. (2000) *Plantas Aquáticas do Pantanal*. Embrapa, Brasília, Brazil.
- Ricklefs R.E. (1990) *Ecology*, 3rd edn. W.H. Freeman and Company, New York. p. 896.
- Rolon A.S., Lacerda T., Maltchik L. & Guadagnin D.L. (2008) Influence of area, habitat and water chemistry on richness and composition of macrophyte assemblages in southern Brazilian wetlands. *Journal of Vegetation Science*, **19**, 221-228.
- Santos A.M. & Thomaz S.M. (2007) Aquatic macrophytes diversity in lagoons of a tropical floodplain: The role of connectivity and water level. *Austral Ecology*, **32**, 177-190.
- Santos A.M. & Thomaz S.M. (2008) Short term fluctuations and succession trends in tropical floodplain vegetation measured by correspondence analysis. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, **51**, 581-591.

- Souza-Filho E.E., Rocha P.C., Comunello E. & Stevaux J.C. (2004a). Effects of the Porto Primavera Dam on physical environment of the downstream floodplain. In: *The Upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation* (Eds. Thomaz S.M., Agostinho A.A., Hahn N.S.), pp.55-74. Blackhuys, Liden.
- Souza-Filho E.E.S., Comunello E. & Rocha P.C. (2004b) Flood extension in the Baía-Curutuba-Ivinheima complex of the Parana River Floodplain. In: *Structure and functioning of the Paraná River and its floodplain: LTER – Site 6 – (PELD – Sítio 6)*. (Eds. Agostinho A.A, Rodrigues L., Gomes L.C., Thomaz S.M. & Miranda L.A.), pp. 19-24. Eduem, Maringá, Brazil.
- Ter Braak C.J.F. & Šmilauer P. (2002) CANOCO Reference manual and CanoDraw for Windows User's guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5), 500 pp. Microcomputer Power (Ithaca, NY, USA).
- Thomaz S.M., Roberto M.C. & Bini L.M. (1997) Caracterização limnológica dos ambientes aquáticos e influência dos níveis fluviométricos. In: *A Planície de Inundação do Alto Rio Paraná: Aspectos Físicos, Biológicos e Socioeconômicos* (Eds. Vazzoler A.E.A.M., Agostinho A.A. & Hahn N.S.), pp. 73-102. Eduem, Maringá.
- Thomaz S.M., Pagioro T.A., Bini L.M., Roberto M.C. (2005) Ocorrência e distribuição espacial de macrófitas aquáticas em reservatórios. In: *Bioscenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais* (Eds. Rodrigues L., Thomaz S.M., Agostinho A.A. & Gomes L.C.), pp. 281-292. RiMa, São Carlos.
- Thomaz S.M., Pagioro T.A., Bini L.M., Roberto M.C., Rocha R.R.A. (2004) Limnology of the Upper Paraná Floodplain habitats: patterns of spatio-temporal variations and influence of the water levels. In: *Structure and functioning of the Paraná River and its floodplain: LTER – Site 6 – (PELD – Sítio 6)*. (Eds. Agostinho, A.A, Rodrigues, L., Gomes, L.C., Thomaz, S.M., Miranda, L.A.), pp. 37-42. Eduem, Maringá.
- Thomaz S.M., Bini L.M. & Bozelli, R.L. (2007) Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia*, **579**, 1-13.
- Thomaz, S.M., Carvalho, P., Padial, A.A., Kobayashi, J.T. (in press) Macrophytes in the Upper Paraná River floodplain: long term patterns over large spatial scales. *Brazilian Journal of Biology*.
- Tockner K., Schiemer F., Baumgartner C., Kum G., Weigand E., Zweimüller I. & Ward J.V. (1999) The Danube restoration project: species diversity patterns across connectivity gradients in the floodplain system. *Regulated Rivers: Research & Management*, **15**, 245-258.

- Tockner K. & Stanford J.A. (2002) Riverine flood plains: present state and future trends. *Environmental Conservation*, **29**, 308-330.
- van Geest G.J., Coops H., Roijackers R.M.M., Buijse A.D. & Scheffer M. (2005a) Succession of aquatic vegetation driven by reduced water-level fluctuations in floodplain lakes. *Journal of Applied Ecology*, **42**, 251-260.
- van Geest G.J., Wolters H., Roozen F.C.J.M., Coops H., Roijackers R.M.M., Buijse A.D. & Scheffer M. (2005b) Water-level fluctuations affect macrophyte richness in floodplain lakes. *Hydrobiologia*, **539**, 239-248.
- Velasquez J. (1994) *Plantas acuaticas vasculares de Venezuela*. Universidade Central de Venezuela, Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico, Caracas.
- Ward J.V. & Stanford J.A. (1995) Ecological connectivity in alluvial river ecosystems and its disruption by flow regulation. *Regulated Rivers: Research & Management*, **11**, 105-119.
- Ward J.V. & Tockner K. (2001). Biodiversity: towards a unifying theme for river ecology. *Freshwater Biology*, **46**, 807-819.
- Ward J.V., Tockner K. & Schiemer F. (1999) Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity. *Regulated Rivers: Research & Management*, **15**, 125-139.
- Ward J.V., Tockner K., Arscott D.B. & Claret C. (2002) Riverine landscape diversity. *Freshwater Biology*, **47**, 517-539.
- Whited D.C., Lorang M.S., Harner M.J., Hauer F.R., Kimball J.S. & Stanford J.A. (2007) Climate, Hydrologic disturbance, and succession: drivers of floodplain pattern. *Ecology*, **88**, 940-953.
- Zagatto E.A.G., Jacintho A.O., Reis B.F., Krug F.J., Bergamin H., Pessenda L.C., Mortatti R.J. & Giné M.F. (1981) *Manual de análises de plantas empregando sistemas de injeção em fluxo*. 45 p. Universidade de São Paulo, Piracicaba.

CAPÍTULO II

Resposta da espécie nativa *Egeria najas* Planch. e da exótica *Hydrilla verticillata* L.f. Royle ao regime hidroecológico em um rio subtropical

RESUMO

Egeria najas é a macrófita submersa nativa dominante no alto rio Paraná, Brasil, enquanto *Hydrilla verticillata* invadiu recentemente este ecossistema. O regime hidrológico do rio tem sofrido grandes alterações nos últimos anos, coincidindo com o início da operação de uma grande represa hidroelétrica imediatamente a montante do designado trecho do rio. De janeiro de 2006 a dezembro de 2007, compreendendo dois ciclos anuais, foram realizadas coletas mensais em duas estações amostrais no rio e duas lagoas ribeirinhas conectadas com o canal principal, dentro deste trecho do rio Paraná, objetivando responder quatro questões: (1) como o nível hidrométrico e as condições ambientais associadas afetam populações de *E. najas* e *H. verticillata*?; (2) como a espécie nativa e a exótica respondem a distúrbios de cheia e que espécie possui um maior potencial de recuperação?; (3) que variáveis ambientais podem melhor explicar variações na biomassa de *E. najas* e *H. verticillata*?; e (4) existe evidências de que alguma das espécies seja competitivamente superior nos habitats estudados? *H. verticillata* não se desenvolveu nas lagoas, aparentemente devido a elevada proporção de matéria orgânica no sedimento ($\sim 10\%$ MS). No entanto, a espécie exótica dominou as estações amostrais do rio, aparentemente suprimindo *E. najas*. Nas lagoas, *E. najas* alcançou uma biomassa máxima de 629 ± 247 g MS m⁻². No entanto, no rio *E. najas* não ultrapassou 333 ± 249 g MS m⁻², enquanto *H. verticillata* obteve um pico de 1.415 ± 806 g MS m⁻². O desenvolvimento da biomassa das macrófitas foi maior durante períodos de águas baixas, com águas transparentes e altas temperaturas. As cheias impactaram as macrófitas submersas (especialmente em 2007, quando ocorreu uma cheia extrema causada por Oscilação Sul do *El Niño*) através de processos de revolvimento de sedimento e arrasto de plantas desenraizadas, junto com estresse causado por baixa transparência da água. A recuperação das macrófitas começou rapidamente após a cheia de 2006 (menos intensa), porém a grande cheia de 2007 teve um maior impacto sobre as plantas. No rio a recuperação começou cinco meses após a grande cheia, mas nas lagoas a transparência da água não aumentou tão rapidamente e nenhuma regeneração significativa das plantas foi observada mesmo nove meses após o distúrbio. *E. najas* e *H. verticillata* começaram o processo de regeneração praticamente ao

mesmo tempo, mas *H. verticillata* obteve taxas de aumento de biomassa bem maiores, evidenciando que essa última pode exercer uma pressão competitiva sobre a primeira.

Palavras-chave: Hydrocharitaceae; biomassa; distúrbios de cheia; regeneração; planície fluvial, Oscilação Sul do *El Niño*.

1. INTRODUÇÃO

Macrófitas aquáticas são componentes fundamentais na maioria dos rios tropicais-subtropicais com planícies inundáveis (Camargo e Esteves, 1995). Em tais rios, e seus corpos de água associados, as plantas aquáticas interagem com outros atributos bióticos e abióticos exercendo significativa influência sobre a estrutura e o funcionamento do sistema (Posey *et al.*, 1993; Bonecker *et al.*, 1998; Maltchik *et al.*, 2005; Poi de Neiff e Neiff, 2006; Bornette *et al.*, 2008). A planície do alto rio Paraná tem cerca de 118 espécies de macrófitas nativas, das quais 12 são de forma de vida submersa (Thomaz *et al.*, *in press*). Em anos recentes, coincidindo com o estabelecimento de pulsos de inundação com amplitudes reduzidas e períodos de cheia mais curtos, junto com aumento da transparência da água, atribuídos à operação de um novo reservatório de montante, vem ocorrendo um aumento substancial da vegetação submersa neste rio (Thomaz *et al.*, *in press*). Este aumento também se deve ao intenso fornecimento de propágulos de plantas vindos de reservatórios de montante, que são intensamente colonizados por vegetação submersa (Martins *et al.*, 2005; 2008).

Egeria najas é a espécie de macrófita submersa dominante no rio e em seus corpos de água associados, colonizando habitats lênticos e lóticos. *Hydrilla verticillata*, uma das espécies de macrófitas que mais causam problemas aos usos múltiplos de ecossistemas aquáticos no mundo (Murphy, 1988; Mullin *et al.*, 2000; Hershner e Havens, 2008), é uma recém invasora na bacia do alto rio Paraná (primeiro registro em Junho de 2005; Thomaz *et al.*, *in press*). *E. najas* pode causar alguns problemas localizados em corpos de água impactados pelo homem (Thomaz e Bini, 1999; Martins *et al.*, 2005; 2008) mas não é uma espécie invasora fora de seu território de origem no sudeste do Brasil, nordeste da Argentina e Paraguai (Cook e Urmi-König, 1984; Chambers *et al.*, 2008). Ambas as espécies pertencem à família Hydrocharitaceae e apresentam características morfológicas e ecológicas bastante similares. Elas crescem verticalmente na coluna de água, formando densos dosséis próximos à

superfície, e possuem plasticidade fisiológica que habilita crescimento sob baixos níveis de luz e de carbono inorgânico (Van *et al.*, 1976; Barko e Smart, 1981; Spencer *et al.*, 1994; Kahara e Vermaat, 2003; Tavechio e Thomaz, 2003; Pierini e Thomaz, 2004). No entanto, diferentemente de *E. najas*, *H. verticillata* possui estruturas especializadas para reprodução vegetativa (turiões e tubérculos) além de um sistema de raízes bem desenvolvido capaz de estocar reservas de carboidrato, permitindo que a planta persista e se recupere mesmo após distúrbios severos (Madsen e Smith, 1999; Owens e Madsen, 1998).

H. verticillata é bastante competitiva e pode potencialmente impactar comunidades nativas (Van *et al.*, 1999; Mony *et al.*, 2007; Wang *et al.*, 2008). Já que *E. najas* e *H. verticillata* apresentam estratégias ecológicas e forma de crescimento tão similares, existe a expectativa de que interações competitivas ocorram entre ambas. Enquanto *H. verticillata* é uma das macrófitas aquáticas mais estudadas, existem apenas poucas informações a respeito da biologia e ecologia de *E. najas* (e.g. Tavechio e Thomaz, 2003; Pierini e Thomaz, 2004), especialmente em seus habitats nativos (Bini e Thomaz, 2005; Thomaz *et al.*, 2006). Informações sobre que fatores afetam a dinâmica populacional dessas Hydrocharitaceae nativa e exótica podem ajudar a prever futuros cenários do ecossistema (e.g. complexidade estrutural da paisagem, biodiversidade, produtividade, processos metabólicos) bem como são de importância fundamental para o desenvolvimento de planos de manejo e conservação sobre tal cenário (Murphy e Pieterse, 1990; Wingfield *et al.*, 2006). Por exemplo, distúrbios de cheia poderiam ajudar a prevenir a exclusão competitiva de espécies nativas por *H. verticillata* (Mony *et al.*, 2007) ou, pelo contrário, podem acelerar processos de exclusão, caso a recuperação da planta exótica seja muito mais rápida do que aquelas das plantas nativas (Henry *et al.*, 1996; Barrat-Segretain *et al.*, 1998; Bornette *et al.*, 2008).

Embora o pulso anual de cheia seja considerado a principal função de força ecológica na planície de inundação do alto rio Paraná (Bonecker *et al.*, 1998; Agostinho *et al.*, 2004), apesar da crescente preocupação a respeito do desenvolvimento de macrófitas submersas neste ecossistema (Thomaz *et al.*, *in press*), os efeitos de diferentes regimes hidroecológicos sobre as macrófitas submersas não foram detalhadamente estudados até o presente momento. No presente trabalho foram examinadas, ao longo de 24 meses, a dinâmica da biomassa e altura das plantas em estandes de Hydrocharitaceae no rio Paraná e lagoas marginais visando responder as seguintes questões: 1) como o regime hidrológico afeta populações de *E. najas* e *H. verticillata*?; 2) como as espécies nativa e exótica respondem a distúrbios de cheia distintos e que espécie tem o maior potencial de recuperação?; 3) que variáveis ambientais podem melhor explicar a biomassa de *E. najas* e *H. verticillata*? 4) Existem evidências de que uma

das espécies seja competitivamente superior nos habitats estudados? Os resultados são relevantes porque durante o período de estudo houve a oportunidade de avaliar os efeitos de uma cheia extrema, de baixa re-ocorrência, causada por Oscilações Sul do *El Niño* (OSEN), que ocorre no rio Paraná em intervalos de 5 a 7 anos.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

A planície de inundação do alto rio Paraná é o único trecho (cerca de 230 km de comprimento por 20 km de largura) remanescente do rio livre de represamentos (Agostinho *et al.*, 2004). É um ecossistema estratégico para a conservação da biodiversidade regional e em 1997 foi designada uma área oficial de proteção ambiental (APA: Área de Proteção Ambiental das Ilhas e Várzeas do Rio Paraná) e foi incluído no Programa Brasileiro de Pesquisa de Longa Duração (sítio número 6). Sua alta heterogeneidade ambiental no tempo e no espaço sustenta uma grande biodiversidade e o pulso de inundação anual é o principal fator que regula a estrutura e o funcionamento do ecossistema. Apesar da grande regulação do fluxo de água por reservatórios de montante, em particular pela recém concluída represa de Porto Primavera, imediatamente a montante do trecho ativo da planície inundável, episódios de cheia ainda costumam ocorrer durante o verão, variando largamente em amplitude e duração de ano para ano. Quando o nível de água do rio Paraná ultrapassa 3,5 m (régua localizada na base de campo do Nupélia, Porto Rico: 22°46' S; 053°15' W) a conexão entre rio, planície e habitats marginais cresce consideravelmente (Agostinho *et al.*, 2004) e intensas mudanças abióticas e bióticas tendem a ocorrer.

A área do estudo localiza-se nas coordenadas 22°46' S; 053°19' W, nas proximidades do município de Porto Rico, estado do Paraná, Brasil (Fig. 1). Os habitats amostrais localizaram-se ao longo de dois bancos rasos no canal principal do rio Paraná (R1 e R2) e em duas lagoas marginais conectadas ao rio (L1 e L2).

2.2 Coleta de dados

De janeiro de 2006 a dezembro de 2007 foram conduzidas expedições mensais aos locais de coleta. Em todos os habitats, uma área de aproximadamente 1 ha era inspecionada

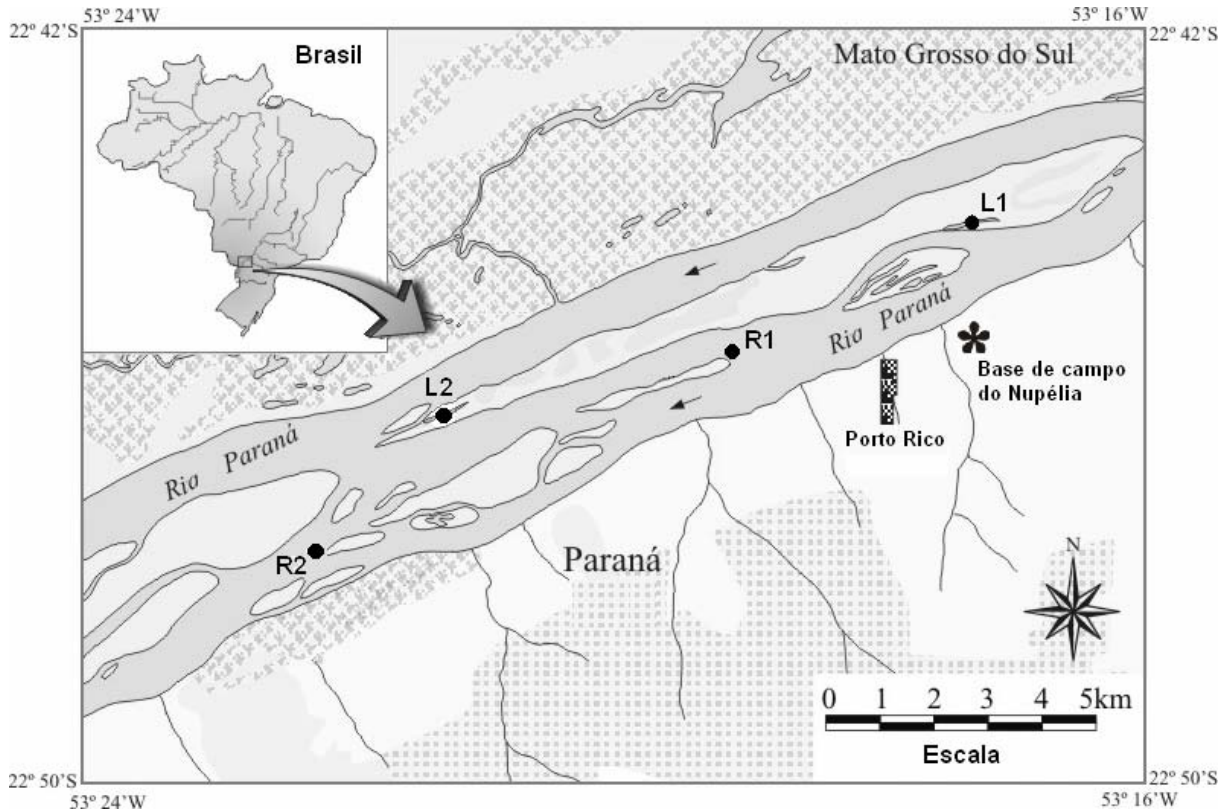


Fig. 1. Mapa das estações amostrais: dois bancos rasos do rio Paraná (R1 e R2) e duas lagoas ribeirinhas (L1 e L2).

em ziguezague através de mergulho apneia. Um quadrado de $0,25 \text{ m}^2$ foi utilizado para amostrar estandes de Hydrocharitaceae. O número de amostras por habitat por mês (média: $9,8 \pm 3,8$) variou com o tamanho dos estandes. Dentro de cada quadrado toda biomassa da planta acima do sedimento era coletada, sendo mensurada profundidade, altura máxima da planta e número de flores. Logo após a coleta as plantas eram lavadas e as espécies separadas (*E. najas* e *H. verticillata* co-ocorreram em 30% dos quadrados amostrados). As plantas foram secas a c. 80° C até atingirem peso constante e a biomassa das plantas (massa seca: MS g m^{-2}) mensurada. A produtividade primária líquida (PPL; $\text{g MS m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) de cada espécie em cada local foi calculada seguindo a equação:

$$\text{PPL} = \frac{(W_2 - W_1)}{(t_2 - t_1)}$$

onde $(W_2 - W_1)$ é a diferença entre a massa seca média de duas expedições consecutivas e $(t_2 - t_1)$ é o número de dias entre expedições.

Simultaneamente, variáveis físico-químicas da água foram mensuradas na sub-superfície em cada local. Condutividade elétrica e pH foram mensurados com medidores portáteis (Digimed, São Paulo, Brasil), e temperatura e oxigênio dissolvido foram registrados com um medidor YSY (Yellow Springs, OH, U.S.A.). A transparência da água foi medida através da profundidade do disco de Secchi (ZDS). Porém, como em algumas amostras o disco de Secchi atingiu o sedimento, os resultados foram expressos em porcentagem da coluna de água alcançada pelo disco de Secchi, obtida pela taxa $ZDS/Z_{\text{máx.}}$, onde $Z_{\text{máx.}}$ é a profundidade máxima de colonização das macrófitas. A radiação fotossinteticamente ativa (RFA; $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$) foi medida em duas profundidades (0,20 e 0,60 m abaixo da superfície da água) com aparelho LiCor® (Lincoln, NE, USA). O coeficiente de atenuação de luz (k ; m^{-1}) foi calculado utilizando a seguinte equação (Kirk, 1994):

$$k = \frac{\ln(I_{0,2}) - \ln(I_{0,6})}{0,4}$$

onde $I_{0,2}$ e $I_{0,6}$ são a RFA registradas nas profundidades de 0,20 e 0,60 m, respectivamente. Entretanto, devido a problemas técnicos, a radiação não pôde ser mensurada em janeiro, fevereiro, março e abril de 2007. Então, valores de k foram gerados para estas expedições através de valores de ZDS seguindo a equação proposta por Padial e Thomaz (2008):

$$k = 2,00 \times ZDS^{-0,76}$$

Amostras de água foram coletadas para determinação da alcalinidade através de titulação Gran (Carmouze, 1994) e para análises laboratoriais de fósforo total (PT) e nitrogênio total (NT) seguindo Golterman et al. (1978) e Zagatto et al. (1981), respectivamente. A partir de abril de 2006 também foram coletadas amostras de sedimento para análise da proporção de matéria orgânica por unidade de massa seca do sedimento ($M.O_{\text{-sed.}}$; $\% \text{MS}^{-1}$), obtida por métodos gravimétricos após queima de c. 0,3 g de sedimento em uma mufla a 450°C durante quatro horas. Amostras das variáveis ambientais foram coletadas entre 9:00 e 12:00 hs do dia. O nível hidrométrico do rio Paraná foi registrado diariamente na régua da base de campo do Nupélia, no município de Porto Rico.

2.3 Análise de dados

Análise de variância (ANOVA) seguida de teste Tuckey foi aplicada para avaliar diferenças nas variáveis abióticas entre datas e habitats. Teste t foi usado para comparar as profundidades em que *E. najas* e *H. verticillata* foram coletadas. Análise de correlação de Pearson foi empregada para busca por relações significativas entre variáveis ambientais. Procedimentos de regressão múltipla (*stepwise*) foram aplicados para buscar um conjunto de variáveis ambientais que pudessem melhor prever a abundância (em biomassa) e PPL de *E. najas* e *H. verticillata*. Para avaliar relações entre regimes hidrológicos e variáveis ambientais e bióticas foi utilizado o nível de água médio registrado no mês precedente à amostragem (p.ex. dados abióticos e bióticos coletados em janeiro de 2007 foram relacionados com o nível de água médio do mês de dezembro de 2006). Para todas as análises foi considerado o nível de significância de $p < 0,05$. Quando necessário, os dados foram transformados, em log (ln) ou raiz quadrada (Raiz), para satisfazer pressupostos de distribuição normal e homocedasticidade de variâncias. O programa Statistica 7 para *Windows* (StatSoft Inc.) foi usado.

3. RESULTADOS

3.1 Variáveis ambientais

Dois períodos de cheia distintos aconteceram durante este estudo (Fig. 2). O primeiro (de dezembro de 2005 a abril de 2006) foi uma cheia típica (Agostinho *et al.*, 2004) e apresentou níveis de água relativamente baixos (média: $3,6 \pm 0,6$ m; máx.: 4,8 m). Ele foi marcado por vários pequenos pulsos de inundação, totalizando 67 dias de cheia (cheia definida como nível da régua $> 3,5$ m). O segundo período de cheia (janeiro – março de 2007), associado com fenômeno de OSEN, foi muito mais intenso, compreendendo um único forte pulso de cheia com duração de 60 dias, nível de água médio de $5,5 \pm 0,6$ e pico de 6,0 m.

Variações hidrométricas foram associadas a mudanças em vários fatores ambientais (Figs. 2-5). O maior efeito dos níveis de água sobre a qualidade ambiental para macrófitas submersas foi aparentemente relacionado à disponibilidade de luz. O nível de água (média do mês anterior a coleta) apresentou forte relação linear significativa ($p < 0,001$) com a taxa

$ZDS/Z_{m\acute{a}x}$. ($r = -0,74$) e k ($r = 0,58$). O n\acute{ı}vel de \u00e1gua m\u00e9dio tamb\u00e9m mostrou rela\u00e7\u00f5es positivas significativas ($p < 0,05$) com NT ($r = 0,50$), temperatura ($r = 0,49$) e PT ($r = 0,25$).

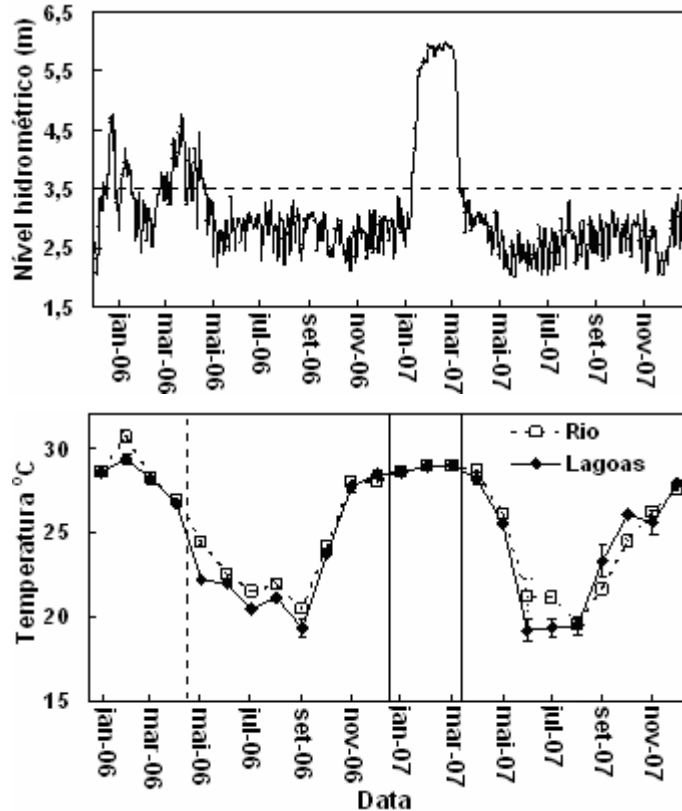


Fig. 2. N\u00edvel hidrom\u00e9trico do rio Paran\u00e1, com a linha horizontal tracejada indicando o n\u00edvel m\u00e9dio, e temperatura da \u00e1gua (m\u00e9dia \pm desvio padr\u00e3o) nas esta\u00e7\u00f5es de coleta do rio Paran\u00e1 (R1 e R2) e lagoas ribeirinhas (L1 e L2). As coletas realizadas durante o primeiro per\u00edodo de cheia encontram-se a esquerda da linha vertical tracejada e as linhas verticais cont\u00ednuas indicam o in\u00edcio e fim do segundo per\u00edodo de cheia.

A ANOVA aplicada ao conjunto de dados detectou mudan\u00e7as significativas ao longo do tempo para a temperatura, pH, condutividade, alcalinidade, k , taxa $ZDS/Z_{m\acute{a}x}$, PT e NT (Fig. 2-5), enquanto oxig\u00eanio dissolvido e $M.O_{sed}$ n\u00e3o variaram significativamente ao longo do tempo ($p > 0,05$). Os bancos rasos do rio diferiram significativamente das lagoas marginais em rela\u00e7\u00e3o ao oxig\u00eanio, pH, PT, k e $M.O_{sed}$. (Tabela 1), mas n\u00e3o houve diferen\u00e7as significativas entre os habitats quanto \u00e0 temperatura, condutividade, alcalinidade, taxa $ZDS/Z_{m\acute{a}x}$ e NT.

A temperatura da \u00e1gua oscilou entre 19-22\u00b0 C (expedi\u00e7\u00f5es entre junho e setembro) e 26-31\u00b0 C (expedi\u00e7\u00f5es entre novembro e abril; Fig. 2). A alcalinidade demonstrou uma fraca,

mas significativa relação com a temperatura ($r = -0.28$, $p < 0.05$). A condutividade não apresentou um padrão claro em resposta a variações do regime hidrológico ou estação do ano. As concentrações de oxigênio e o pH tenderam a decrescer enquanto os níveis de PT e NT tenderam a aumentar em resposta a episódios de cheia (Figs. 2, 3 e 5).

Tabela 1

Variáveis ambientais (média \pm desvio padrão) nas estações do rio e lagoas ribeirinhas, com resultados da ANOVA (p) e teste Tukey para diferenciação entre médias (letras iguais simbolizam igualdade estatística, $p > 0,05$).

Variáveis ambientais	Estações do rio		Lagoas ribeirinhas		p
	R1	R2	L1	L2	
Temperatura (C°)	25,4 \pm 3,4	25,3 \pm 3,4	24,9 \pm 3,8	25,0 \pm 3,6	> 0,05
Oxigênio dissolvido (mg L ⁻¹)	7,9 \pm 0,7 a	7,6 \pm 1,0 a	5,5 \pm 1,6 b	6,1 \pm 1,6 b	< 0,001
pH	7,6 \pm 0,5 a	7,3 \pm 0,4 a	6,8 \pm 0,5 b	6,9 \pm 0,6 b	< 0,001
Condutividade elétrica (μ S cm ⁻¹)	57,6 \pm 5,3	58,0 \pm 5,8	58,7 \pm 6,4	58,0 \pm 5,9	> 0,05
Alcalinidade (mEq L ⁻¹)	376 \pm 66	348 \pm 48	366 \pm 60	378 \pm 86	> 0,05
k (m ⁻¹)	0,94 \pm 0,37 ab	0,77 \pm 0,40 b	1,18 \pm 0,39 a	1,13 \pm 0,34 a	< 0,001
ZDS/Z _{max}	0,80 \pm 0,23	0,89 \pm 0,22	0,74 \pm 0,27	0,83 \pm 0,23	> 0,05
PT (μ g L ⁻¹)	9,8 \pm 4,5 a	10,2 \pm 4,8 a	16,6 \pm 8,0 b	14,9 \pm 6,7 b	< 0,001
NT (mg L ⁻¹)	0,28 \pm 0,71	0,29 \pm 0,62	0,30 \pm 0,62	0,29 \pm 0,59	> 0,05
M.O. _{sed} (% MS ⁻¹)	0,7 \pm 0,6 a	1,8 \pm 2,3 a	11,3 \pm 2,9 b	9,1 \pm 3,2 b	< 0,001

As cheias tenderam a reduzir drasticamente a transparência da água em todo o sistema fluvial enquanto períodos estáveis de águas baixas produziram aumento da transparência (Figs. 2 e 4). Por exemplo, de julho de 2006 a janeiro de 2007, período de águas baixas, o k apresentou os menores valores em todos os habitats (média: 0,71 \pm 0,21 m⁻¹; mín. - máx.: 0,27 – 1,09 m⁻¹), mas a grande cheia de 2007 elevou abruptamente os valores de k , que esteve em 1,46 \pm 0,31 m⁻¹ (mín. - máx.: 1,01 – 2,17 m⁻¹) de fevereiro a abril de 2007. Após a grande cheia de 2007, a transparência da água aumentou mais rapidamente nos pontos de amostragem do rio do que nas lagoas marginais. Devido à elevada transparência, de julho a dezembro de 2006 o disco de Secchi pode ser visualizado através de toda a coluna de água em todos os habitats amostrais (taxa ZDS/Z_{max} = 1,00). No entanto, devido à grande cheia, em fevereiro e março de 2007, a proporção da coluna de água alcançada pelo Secchi não ultrapassou 31% em nenhum local. No entanto, passada a cheia, a taxa ZDS/Z_{max} aumentou gradativamente até o fim do estudo (Fig. 4).

As lagoas apresentaram características mesotróficas a respeito do PT comparadas com as estações do rio, que são caracteristicamente oligotróficas, mas os habitats foram similares em relação às concentrações de NT (Tabela 1). As lagoas apresentaram valores significativamente menores de oxigênio e pH. A transparência da água também tendeu a ser menor dentro das lagoas do que nos locais do rio. O sedimento das lagoas teve aproximadamente dez vezes mais matéria orgânica do que o sedimento do rio (Tabela 1).

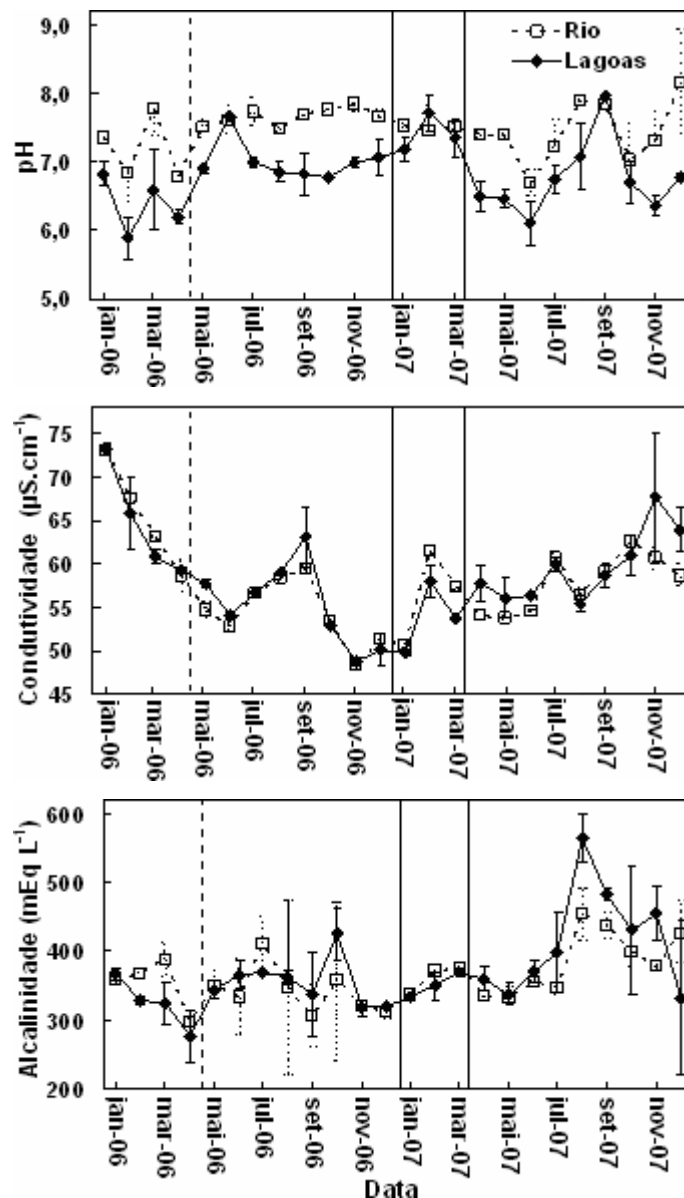


Fig. 3. Valores (média \pm erro padrão) de pH, condutividade elétrica e alcalinidade da água nas estações de coleta no rio Paraná (R1 e R2) e lagoas ribeirinhas (L1 e L2). As coletas realizadas durante o primeiro período de cheia encontram-se a esquerda da linha vertical tracejada e as linhas verticais contínuas indicam o início e fim do segundo período de cheia.

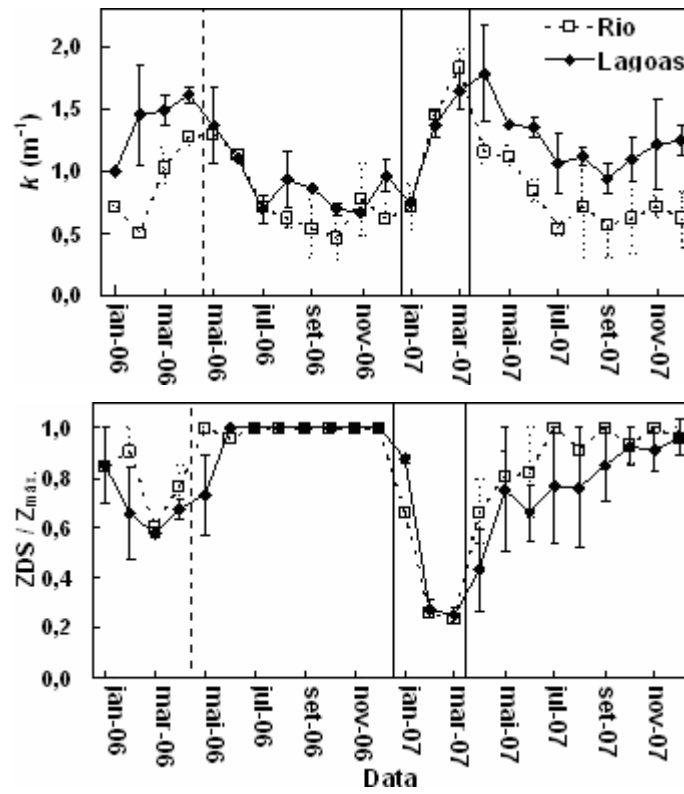


Fig. 4. Valores (média \pm erro padrão) de k e $ZDS/Z_{m\acute{a}x.}$ nas estações de coleta no rio Paraná (R1 e R2) e lagoas ribeirinhas (L1 e L2). As coletas realizadas durante o primeiro período de cheia encontram-se a esquerda da linha vertical tracejada e as linhas verticais contínuas indicam o início e fim do segundo período de cheia.

3.2 Dinâmica das macrófitas

H. verticillata foi rara nas lagoas, onde apareceu sob quantidades ínfimas de biomassa, mas dominou no canal do rio (Tabela 2). A biomassa e altura de ambas as espécies tenderam a declinar em resposta dos eventos de cheia e a recuperação com o estabelecimento de baixos níveis de água (Figs. 6-8). Após os distúrbios de cheia as espécies primeiramente investiram em altura (crescimento vertical) enquanto a recuperação da biomassa das plantas se deu mais lentamente. De janeiro a junho de 2006 a biomassa e altura das plantas oscilaram em resposta ao primeiro período de cheia. Em seguida, as macrófitas cresceram atingindo biomassas elevadas entre novembro de 2006 e janeiro de 2007, sendo este o período de maiores valores de temperatura e transparência da água. O maior pulso de inundação em 2007 impactou drasticamente as populações de Hydrocharitaceae. No rio as plantas começaram a recuperar-

se a partir de agosto de 2007, mas nenhum crescimento significativo foi notado nas lagoas até a última coleta em dezembro de 2007.

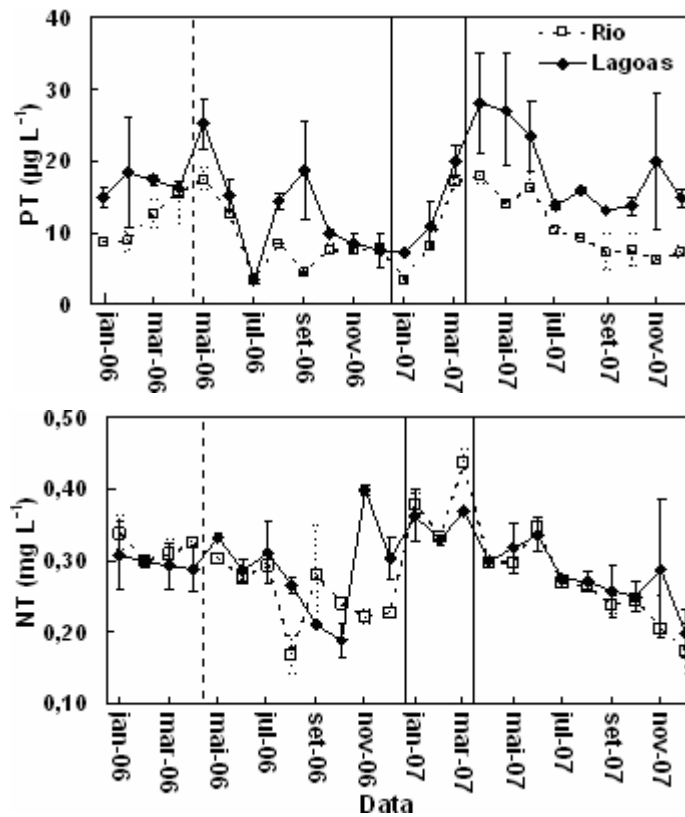


Fig. 5. Valores (média \pm erro padrão) de PT e NT da água nas estações de coleta no rio Paraná (R1 e R2) e lagoas ribeirinhas (L1 e L2). As coletas realizadas durante o primeiro período de cheia encontram-se a esquerda da linha vertical tracejada e as linhas verticais contínuas indicam o início e fim do segundo período de cheia.

Tabela 2

Número de quadrados amostrados, % de ocorrência e biomassa (média \pm desvio padrão) de *E. najas* e *H. verticillata* nas estações do rio e lagoas ribeirinhas.

Habitat	Estações do rio		Lagoas ribeirinhas	
	R1	R2	L1	L2
Total de quadrados amostrados	342	231	145	223
Ocorrência de <i>E. najas</i>	60%	63%	100%	96%
Ocorrência de <i>H. verticillata</i>	90%	85%	0%	5%
Biomassa de <i>E. najas</i> (g DM m ⁻²)	71,4 \pm 104,8	123,0 \pm 162,6	115,2 \pm 188,8	126,7 \pm 221,3
Biomassa de <i>H. verticillata</i> (g DM m ⁻²)	156,2 \pm 253,7	358,5 \pm 512,6	0,0 \pm 0,0	1,7 \pm 2,4

Na estação de coleta R1 do rio, nos períodos de águas baixas, *H. verticillata* foi coletada a profundidades (média: 2,01 \pm 0,83 m; mín.-máx.: 0,45 – 4,30 m)

significativamente maiores ($p < 0,01$) do que *E. najas* (média: $1,85 \pm 0,74$ m, mín.-máx.: 0,25 – 4,30 m). Durante os episódios de cheia (janeiro-março de 2007) *H. verticillata* e *E. najas* ocorreram a profundidades máximas de 6,50 e 6,00 m, respectivamente. Antes da cheia de 2007, no local R1, *H. verticillata* obteve sua maior PPL ($5,4$ g MS $m^{-2} d^{-1}$) de outubro a novembro de 2007, enquanto a maior biomassa ($400,1 \pm 383,7$ g MS m^{-2}) foi alcançada em janeiro de 2007 (Fig. 6). A maior PPL de *E. najas* ($3,7$ g MS $m^{-2} d^{-1}$) foi registrada de janeiro a março de 2006 (Fig. 6). Após o primeiro período de cheia, *E. najas* desenvolveu-se a taxas relativamente constantes, alcançando sua biomassa máxima ($171,5 \pm 156,9$ g MS m^{-2}) em novembro de 2006. Devido à maior cheia, de março a setembro de 2007 as duas espécies apresentaram abundâncias próximas à zero. Ambas as espécies mostraram sinais de recuperação a partir de outubro de 2007. No local do rio R1, *H. verticillata* teve sua maior PPL ($9,5$ g MS $m^{-2} d^{-1}$) de outubro a novembro de 2007, enquanto seu pico de biomassa ocorreu em dezembro de 2007, com $495,3 \pm 605,1$ g MS m^{-2} . Em 2007 *E. najas* alcançou o pico em biomassa novamente em novembro ($151,2 \pm 129,1$ g MS m^{-2}). No local R1 foram encontradas flores de *E. najas* em agosto ($0,3 \pm 1,1$ m^{-2}) e outubro ($1,2 \pm 3,8$ m^{-2}) de 2006.

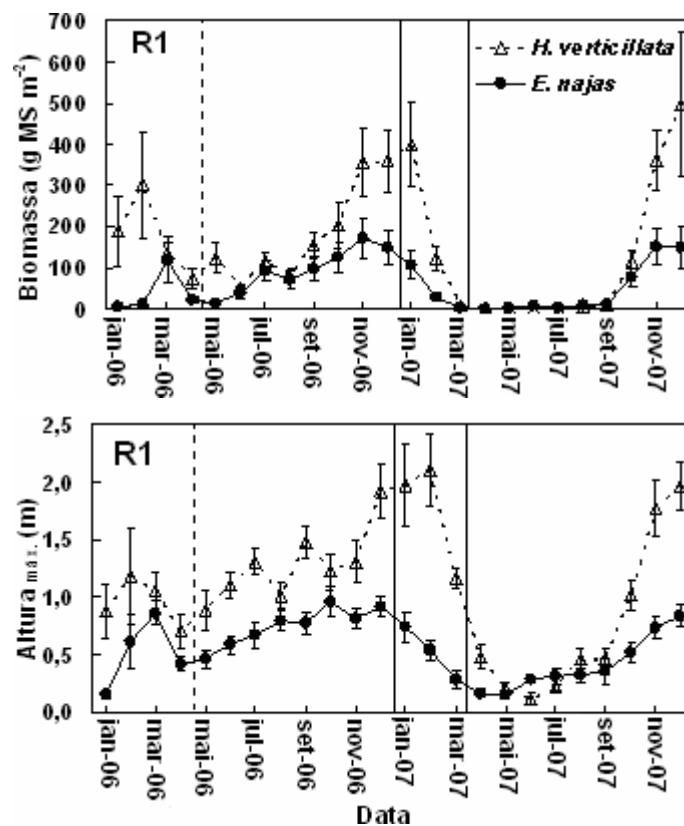


Fig. 6. Biomassa e altura máx (média \pm erro padrão) de *H. verticillata* e *E. najas* na estação R1 do rio Paraná. As coletas realizadas durante o primeiro período de cheia

encontram-se a esquerda da linha vertical tracejada e as linhas verticais contínuas indicam o início e fim do segundo período de cheia.

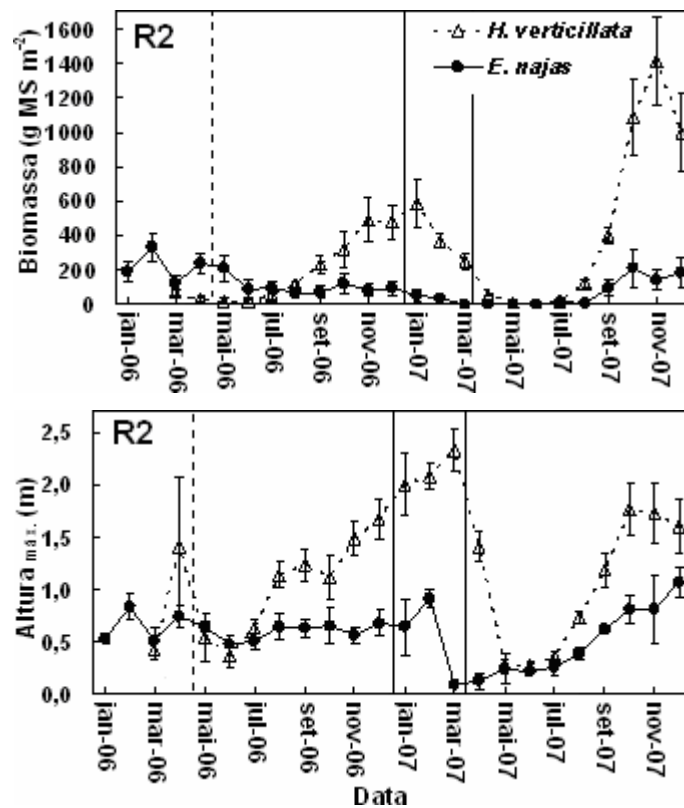


Fig. 7. Biomassa e altura máx (média \pm erro padrão) de *H. verticillata* e *E. najas* na estação R2 do rio Paraná. As coletas realizadas durante o primeiro período de cheia encontram-se a esquerda da linha vertical tracejada e as linhas verticais contínuas indicam o início e fim do segundo período de cheia.

Na estação R2 do rio não foram encontradas diferenças significativas ($p > 0.05$) entre as profundidades de *H. verticillata* ($1,46 \pm 0,75$ m; mín.-máx.: 0,10 – 4,05 m) e *E. najas* ($1,44 \pm 0,70$ m; mín.-máx.: 0,10 – 4,05 m) fora de períodos de cheia. Durante períodos de águas altas ambas as espécies ocorreram em profundidade de 5,30 m. *H. verticillata* não foi registrada no local R2 nos dois primeiros meses de coleta (janeiro e fevereiro de 2006) e em março e abril de 2006 essa espécie apareceu em quatro e três amostras, respectivamente, em abundâncias relativamente baixas (Fig. 7). No entanto, a partir de maio de 2006, *H. verticillata* passou a ocorrer na maioria dos quadrados amostrados em R2 e a partir de agosto de 2006, ultrapassou *E. najas* em biomassa. Antes do grande distúrbio provocado pela cheia, *H. verticillata* teve sua maior PPL de outubro a novembro de 2006 e a maior abundância em janeiro de 2007. Após a grande cheia de 2007, *H. verticillata* demonstrou seu primeiro sinal

substantial de recuperação em agosto de 2007. Neste momento, o desenvolvimento dos estandes de *H. verticillata* ocorreu de forma muito rápida e intensa. Em R2, entre setembro e outubro de 2007 registrou-se a maior PPL de todo o estudo ($19,5 \text{ g MS m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) e em novembro de 2007, *H. verticillata* alcançou o pico de biomassa, $1.415,0 \pm 805,8 \text{ g MS m}^{-2}$. O maior desenvolvimento de *E. najas* registrado nos bancos do rio ocorreu na estação R2 de janeiro a fevereiro de 2006 (enquanto *H. verticillata* ainda era ausente), quando a espécie nativa teve uma PPL de $5,2 \text{ g MS m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, atingindo $333,3 \pm 249,2 \text{ g MS m}^{-2}$ (Fig. 7). Após o primeiro período de cheia *E. najas* tornou-se aparentemente suprimida por *H. verticillata*. Após o distúrbio de 2007, *E. najas* apresentou sua maior recuperação de setembro a outubro de 2007 (PPL: $3,3 \text{ g MS m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), quando alcançou um pico de $209,7 \pm 280,9 \text{ g MS m}^{-2}$. Na estação do rio R2, flores de *E. najas* foram amostradas de outubro a dezembro de 2007 declinando de $88,6 \pm 145,2 \text{ flores m}^{-2}$ para $1,6 \pm 3,6 \text{ flores m}^{-2}$. Flores de *H. verticillata* não foram encontradas em nenhum local durante todo o período deste estudo.

Nos meses de águas baixas, na lagoa L1, *E. najas* foi coletada a uma profundidade média de $2,22 \pm 0,58 \text{ m}$ (mín.-máx.: $0,57 - 3,60 \text{ m}$) enquanto na lagoa L2 a $1,54 \pm 0,66 \text{ m}$ (mín.-máx.: $0,10 - 2,95 \text{ m}$). Durante coletas em período de cheia nas lagoas L1 e L2, *E. najas* ocorreu em profundidades máximas de $6,30 \text{ m}$ e $5,82 \text{ m}$, respectivamente. Após o primeiro período de cheia, *E. najas* apresentou um desenvolvimento luxuriante em ambas as lagoas, especialmente entre novembro e dezembro de 2006 (Fig. 8). O maior desenvolvimento de *E. najas* registrado durante todo o período do estudo ocorreu neste momento na lagoa L2, com PPL de $6,8 \text{ g MS m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ e um pico de biomassa de $628,5 \pm 247,1 \text{ g MS m}^{-2}$. Devido à cheia de 2007 nem mesmo propágulos foram encontrados na lagoa L1 de maio a novembro de 2007, sendo *E. najas* registrada em apenas uma amostra ($< 0,1 \text{ g MS m}^{-2}$) em dezembro de 2007. Em L2, as plantas permaneceram presentes após o distúrbio de 2007, mas a biomassa esteve abaixo de $1,0 \text{ g MS m}^{-2}$ de maio a novembro de 2007, alcançando $11,4 \text{ g MS m}^{-2}$ em dezembro de 2007. Flores de *E. najas* foram registradas nas lagoas de março de 2006 a janeiro de 2007. Um pico de $55,1 \pm 99,9 \text{ flores m}^{-2}$ foi encontrado em L1 em novembro de 2006. Em todo o período do estudo apenas onze amostras de *H. verticillata* foram registradas crescendo dentro de uma lagoa (L2). Elas foram coletadas a profundidade de $1,60 \pm 0,83 \text{ m}$ (mín.-máx.: $0,45 - 2,80 \text{ m}$) de outubro a dezembro de 2007, alcançando um pico de biomassa de apenas $2,0 \pm 2,7 \text{ g MS m}^{-2}$ (Fig. 8).

3.3. Análises de regressão múltipla

Procedimentos de regressão múltipla produziram modelos mínimos adequados para prever, respectivamente, biomassa e PPL de *H. verticillata* e *E. najas* (Tabela 3). O modelo

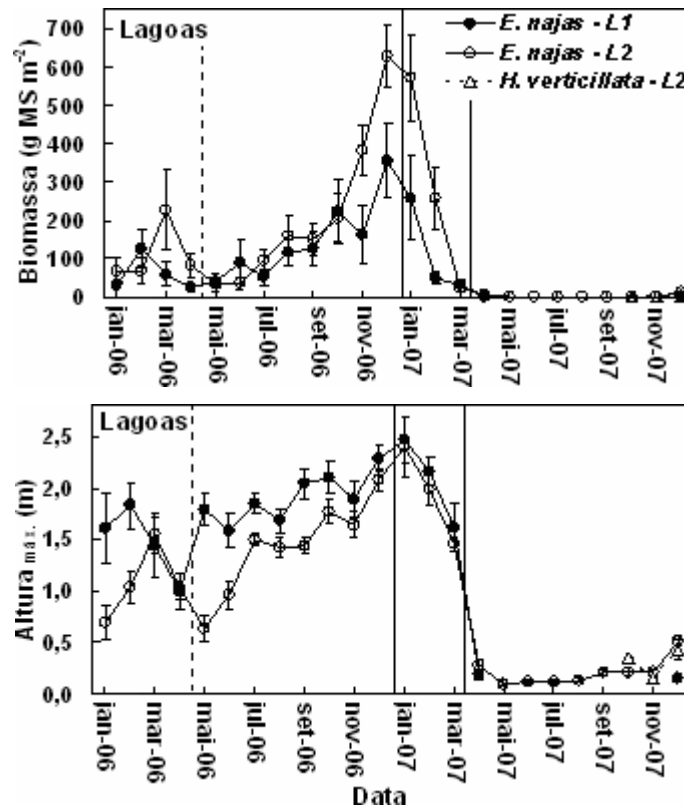


Fig. 8. Biomassa e altura máx (média \pm erro padrão) de *H. verticillata* e *E. najas* nas lagoas ribeirinhas. As coletas realizadas durante o primeiro período de cheia encontram-se a esquerda da linha vertical tracejada e as linhas verticais contínuas indicam o início e fim do segundo período de cheia.

gerado para biomassa de *H. verticillata* obteve um maior poder de predição do que o modelo produzido para biomassa de *E. najas*. O coeficiente de atenuação de luz (k), temperatura e condutividade elétrica foram variáveis explanatórias significantes para a biomassa de ambas as espécies. Além destas, a matéria orgânica do sedimento também foi um forte preditor no modelo de biomassa de *H. verticillata* enquanto oxigênio melhorou o poder de predição da biomassa de *E. najas*. A respeito dos modelos de PPL de *H. verticillata* e *E. najas*, k e nível de água foram, respectivamente, as únicas variáveis explanatórias significantes aceitas pelas análises de regressão múltipla. A PPL de *E. najas* foi melhor explicada pelo nível de água médio e a PPL de *H. verticillata* foi melhor explicada por k .

Tabela 3

Modelos gerados por análise de regressão para biomassa (g MS m^{-2}) e produtividade primária líquida (PPL; $\text{g MS m}^{-2} \text{d}^{-1}$) de *H. verticillata* e *E. najas*.

Variável dependente	r^2	F	p	Variáveis explanatórias	Coefficiente	β	p
Biomassa de <i>H. verticillata</i> (n = 84)	0,40	12,61	< 0,001	Intercepto	-826,8		0,030
				k	-274,5	- 0,44	< 0,001
				Temperatura	26,60	0,36	< 0,001
				M.O. _{sed}	-14,90	- 0,31	0,001
				Condutividade	11,51	0,21	0,029
Biomassa de <i>E. najas</i> (n = 96)	0,28	9,06	< 0,001	Intercepto	338,3		0,028
				k	-120,2	-0,42	< 0,001
				Temperatura	12,50	0,38	< 0,001
				Condutividade	-5,73	-0,29	0,003
				Oxigênio	-16,06	-0,22	0,028
PPL de <i>H. verticillata</i> (n = 92)	0,12	12,97	< 0,001	Intercepto	3,83		< 0,001
				k	- 3,39	-0,35	< 0,001
PPL de <i>E. najas</i> (n = 92)	0,17	18,64	< 0,001	Intercepto	4,56		< 0,001
				Nível médio de água	- 1,49	- 0,41	< 0,001

4. DISCUSSÃO

As duas espécies de Hydrocharitaceae demonstraram marcantes e diferentes padrões de colonização, recuperação e abundância em resposta a mudanças temporais e espaciais de condições ambientais como nível da água, disponibilidade de luz, temperatura e matéria orgânica no sedimento. *E. najas* atingiu a profundidade máxima das lagoas (L1: 3,60 m e L2: 2,95 m), mas no rio Paraná *E. najas* e *H. verticillata* restringiram-se a profundidades inferiores a 4,30 m (exceto nos episódios de cheia). Estas profundidades são similares às registradas no reservatório de Itaipu, que delimita a planície do alto rio Paraná em seu trecho final de jusante. Neste reservatório, a elevada turbidez (até o ano de 2000, ZDS < 2,0 m) limitou a colonização de *E. najas* a profundidades normalmente inferiores a 3,0-3,5 m (Thomaz e Bini, 1999; Bini e Thomaz, 2005). Não parece que este limite de profundidade no rio Paraná seja causado apenas pela disponibilidade de luz, já que a transparência da água neste rio ultrapassou 4,0 m de ZDS. Por exemplo, durante um período de águas baixas o disco

de Secchi alcançou o sedimento na parte mais profunda dos bancos do rio (7,1 m). Ao invés, estudos conduzidos no alto rio Paraná (Sousa *et al.*, dados não publicados) têm demonstrado que a profundidade máxima de colonização por macrófitas submersas é muito provavelmente limitada pela força de dragagem proporcionada pelo fluxo de água, que tende a crescer com a profundidade e com a distância das margens. De fato, a velocidade da água tem sido reconhecidamente um importante fator limitante ao desenvolvimento de macrófitas também em outros ambientes lóticos (*e.g.* Chambers *et al.*, 1991; Riis e Biggs, 2003; Sand-Jensen, 2008).

Sendo o principal fator de força ecológica no sistema de planície do alto rio Paraná (Agostinho *et al.*, 2004), variações de nível de água levaram a mudanças temporais substanciais em variáveis ambientais e dos estandes das macrófitas submersas. Cada período de cheia afetou de diferentes formas a vegetação. O período de cheia de baixa intensidade (2006) reduziu a abundância das macrófitas em todos os habitats, mas não a tal grau que impossibilitasse uma rápida recuperação das mesmas no período subsequente. Cheias de curta duração, com amplitudes bem menores que as observadas no alto Paraná, também afetaram a biomassa de macrófitas em outras planícies inundáveis subtropicais (Maltchik *et al.*, 2005, 2007). A cheia extrema de 2007, no entanto, eliminou quase que completamente a biomassa localizada acima do sedimento em todos os habitats. Nas estações do rio, que retornaram mais rápido do que as lagoas ao estado de águas claras, as plantas levaram de cinco a oito meses para começarem a regenerar enquanto nas lagoas, após a grande cheia até o fim do período da pesquisa não foram observados crescimentos expressivos de biomassa (embora em dezembro de 2008 *E. najas* cresceu luxuriantemente nas lagoas: K. J. Murphy e S. M. Thomaz, observação pessoal). Na ocorrência de pulsos de inundação a água do rio Paraná aparentemente recebeu considerável aporte de nutrientes e matéria suspensa da planície inundável circundante, tal qual evidenciado por aumentos de fósforo e nitrogênio, bem como pelo declínio da transparência. Além disso, elevado fluxo e turbulência da água acarretaram em intensos processos de erosão e deposição, especialmente durante o maior pulso de cheia. Portanto, as cheias provavelmente afetaram as macrófitas submersas (especialmente em 2007) através de processos de revolvimento do sedimento e arrasto de plantas desenraizadas, somado ao estresse causados pela baixa disponibilidade de luz.

E. najas e *H. verticillata* maximizam a obtenção de luz alongando os caules e formando densos e altos dosséis com biomassa geralmente concentrada na sub-superfície da água. Especialmente durante períodos de estresse causados por cheias, a aquisição de luz é muito provavelmente um problema para ambas as espécies nestes habitats fluviais, e elas

respondem crescendo em altura. Por exemplo, nos locais do rio *H. verticillata* atingiu sua altura máxima durante o pico da grande cheia, quando os maiores níveis de água (5,7 – 6,0 m) juntamente com os menores valores de ZDS (1,2 – 1,6 m) foram registrados (Figs. 2 e 3). Após sofrerem perdas de biomassa devido aos distúrbios de cheia, *E. najas* e *H. verticillata* investiram prioritariamente em alongamento de seus caules (altura dos estandes) antes de substanciais aumentos de biomassa. Embora ambas as espécies sejam capazes de adaptar a fotossíntese a baixas intensidades luminosas, o crescimento é maximizado sob altas concentrações luminosas (Van *et al.*, 1976; Tavecchio e Thomaz, 2003). Ainda, a habilidade de alongar-se e manter os tecidos fotossintéticos próximos à superfície da água pode oferecer uma vantagem competitiva para as plantas (Haller e Sutton, 1975; Van *et al.*, 1999).

O pico de biomassa das macrófitas ocorreu em períodos de alta temperatura (em torno de 28 - 29° C). Nas estações do rio, durante o processo de recuperação após os distúrbios de cheia, os maiores aumentos de biomassa (PPL) de ambas as espécies ocorreram quando a temperatura estava aumentando de 24 para 28° C (outubro-novembro de 2006) e de 22 para 25° C (setembro-outubro de 2007). No entanto, os maiores aumentos de biomassa de *E. najas* nas lagoas (onde *H. verticillata* foi encontrada apenas em raras ocasiões e em abundâncias diminutas, e portanto não poderia ter imposto pressão competitiva) ocorreram mais tardiamente, quando a temperatura já estava em torno de 28° C (novembro-dezembro de 2006). Este resultado sugere a hipótese de que *H. verticillata* pode sustentar crescimento luxuriante sob menores temperaturas do que *E. najas*. A temperatura ótima registrada para o crescimento de *H. verticillata* fica na faixa entre 32-36° C (Van *et al.*, 1976; Barko e Smart, 1981), mas a espécie encontra-se largamente distribuída, colonizando desde regiões temperadas (até uma latitude de 53° N na Irlanda) a tropicais (Cook e Lüönd, 1982), sugerindo uma grande amplitude de tolerância à temperatura. Não foram encontrados estudos conduzidos para avaliar o efeito da temperatura sobre o crescimento de *E. najas*, mas não há registros de ocorrência da espécie fora de condições tropicais-subtropicais (do Brasil ao nordeste da Argentina e Paraguai: Chambers *et al.*, 2008), o que sugere uma tolerância bem menor a condições de baixa temperatura.

Estudos conduzidos no reservatório de Itaipu (Bini e Thomaz, 2005), a jusante da planície do alto rio Paraná, e também neste sistema fluvial de planície (Sousa *et al.*, dados não publicados) têm apontado a condutividade elétrica da água como um forte fator relacionado à ocorrência de *E. najas* e *H. verticillata*. Os autores explicaram que a condutividade estaria positivamente relacionada com a distribuição espacial de ambas as espécies devido a relações positivas entre condutividade e alcalinidade que, por sua vez, reflete a disponibilidade de íons

bicarbonato. Assim, segundo os autores, as plantas devem ser limitadas pela disponibilidade de carbono inorgânico, já que ambas as espécies são capazes de aumentar sua fotossíntese utilizando bicarbonato além de dióxido de carbono livre (Van *et al.*, 1976; Kahara e Vermaat, 2003; Pierini e Thomaz, 2004). Em contraste com os resultados registrados por Bini e Thomaz (2005) e Sousa (dados não publicados), os modelos preditivos do presente trabalho apresentaram condutividade elétrica da água negativamente relacionada com a biomassa de *H. verticillata* e *E. najas*. No entanto, não houve diferenças significativas entre os locais amostrais e, ao invés de indicar um padrão espacial, o papel explanatório da condutividade no modelo parece ser uma evidência indireta do efeito de alterações do regime hidrológico sobre a biomassa das plantas. Como citado, junto com o impacto negativo sobre as macrófitas as cheias tenderam a carrear grandes quantidades de nutrientes e matéria orgânica da planície circundante provavelmente aumentando a concentração de íons na água.

Além do *k*, temperatura e condutividade, oxigênio dissolvido foi o último e mais fraco preditor incluído no modelo de biomassa de *E. najas*. As estações do rio tiveram níveis de oxigênio significativamente maiores do que as lagoas e *E. najas* não se desenvolveu tão bem nos bancos do rio quanto nas lagoas. *E. najas* aparentemente sofreu forte pressão competitiva de *H. verticillata* nos bancos do rio Paraná. O maior desenvolvimento de *E. najas* nos bancos do rio aconteceu no começo de 2006 quando *H. verticillata* estava apenas iniciando sua colonização. A supressão competitiva de *E. najas* por *H. verticillata* foi especialmente evidente em R2 quando a maior biomassa de *E. najas* ocorreu quando a espécie invasora ainda era ausente. Após colonizar esse local, *H. verticillata* gradualmente dominou a área, enquanto os estandes de *E. najas* declinaram. No entanto, *E. najas* apresentou uma recuperação substancial nos dois locais do rio após o grande distúrbio de cheia. Este resultado indica que cheias de alta intensidade podem inibir o deslocamento de *E. najas* por *H. verticillata*. Ambas as espécies possuem alta habilidade de dispersão-regeneração através de fragmentos de seus ramos (Cook e Lüönd, 1982; Cook e Urmi-König, 1984; Rybicki *et al.*, 2001; Thomaz *et al.*, 2006) e desde que existam fontes substanciais de propágulos as plantas podem facilmente colonizar as áreas abertas por cheias (Combroux *et al.*, 2002). Tal afirmativa corrobora as observações feitas por Mony *et al.* (2007) sobre as interações competitivas entre *H. verticillata* e *E. densa*. Eles sugeriram que apesar da superioridade competitiva da primeira, distúrbios causados por flutuações do nível de água devem permitir a co-ocorrência de ambas no rio Santa Fé, na Florida.

A habilidade de se regenerar após distúrbios de cheia depende das características ecológicas da espécie inferida, bem como da intensidade do impacto causado pelo distúrbio

(Henry *et al.*, 1996; Bornette *et al.*, 2008). *E. najas* e *H. verticillata* demonstraram considerável capacidade de recuperação após grandes distúrbios ambientais. Ambas espécies iniciaram o processo de regeneração praticamente ao mesmo tempo. Após o maior distúrbio de cheia o processo de regeneração começou mais cedo na estação do rio R2. A estação R1 foi altamente impactada por deposição de sedimento, o que provavelmente inibiu a regeneração das plantas. Durante a maior cheia, as águas do rio fluíram por sobre os terrenos circundantes às lagoas promovendo grande fluxo de água dentro das lagoas e intensa força de arrasto sobre a vegetação aquática. O processo de arraste da vegetação foi mais intenso na lagoa L1 devido sua forma alongada paralela ao fluxo do rio, enquanto a lagoa L2 apresentava uma forma arredondada. Também o trecho de conexão entre lagoa e rio era largo em L1 e bem estreito em L2. Essas características aparentemente facilitaram a retenção de propágulos na lagoa L2. No geral, pode-se afirmar que o maior tempo para recuperação da biomassa nas lagoas após a OSEN demonstra que esses habitats são muito menos resilientes a distúrbios de cheia do que habitats de bancos de rio. O constante suprimento de propágulos pelas águas do rio vindos de reservatórios de montante (que são densamente colonizados por macrófitas submersas; Martins *et al.*, 2008) também deve ter exercido um importante papel para a recuperação mais rápida mostrada nos bancos do rio do que nas lagoas. O atraso na regeneração das plantas dentro das lagoas também foi provavelmente influenciado por uma recuperação mais lenta da radiação sub-aquática dentro das lagoas do que nas estações do rio. Por exemplo, analisando o período de junho a dezembro de 2007, os valores de k foram significativamente menores (teste t, $p < 0,001$) nas estações do rio (média: $0,66 \pm 0,28 \text{ m}^{-1}$) do que nas lagoas (média: $1,15 \pm 0,24 \text{ m}^{-1}$). Além do mais, a colonização e o crescimento de macrófitas submersas dentro das lagoas são dificultados pela presença de outras espécies flutuantes livres (p.ex., *Eichhornia crassipes*) e emergentes-estoloníferas (p.ex., *Eichhornia azurea*)

Algumas peculiaridades de *H. verticillata* comparada a *E. najas* devem ter fornecido uma vantagem à primeira sobre a segunda em relação as suas maiores taxas de crescimento. Por exemplo, a principal reserva de carboidratos de *E. najas* localiza-se em seus ramos, enquanto *H. verticillata* pode alocar energia em seu desenvolvido sistema de raízes, bem como em tubérculos (Netherland, 1997; Owens e Madsen, 1998). Armazenamento de carboidratos em estruturas subterrâneas também é uma explicação plausível para o maior crescimento alcançado por *H. verticillata* em 2007 comparado a 2006. Em 2006, a invasora aparentemente investiu em partes subterrâneas e estruturas de resistência, sendo capaz de

utilizar essas reservas para produzir estruturas fotossintéticas após o grande distúrbio, garantindo assim maiores taxas de aumento de biomassa.

Na presente pesquisa registraram-se valores de biomassa de *E. najas* e *H. verticillata* bem maiores do que os observados por outros autores (e.g. Bowes *et al.*, 1979; Spencer *et al.*, 1994; Thomaz *et al.*, 1999; Rybicki *et al.*, 2001; Havens, 2003), o que enfatiza o alto potencial de produtividade deste sistema fluvial de planície. Enquanto as dinâmicas temporais de *E. najas* e *H. verticillata* estiveram principalmente relacionadas com variações de nível de água, transparência e temperatura da água, a principal variável que explicou a variação espacial na biomassa de *H. verticillata* foi a matéria orgânica no sedimento. A disponibilidade de propágulos não foi a causa para o insucesso na colonização das lagoas por *H. verticillata* porque fragmentos da planta estiveram visualmente sempre presentes dentro das lagoas, trazidos principalmente pela troca diária de água com o canal principal do rio, causada pelas flutuações no nível de água devido à operação de represas. Além disso, expedições periódicas mostraram que até dezembro de 2008, 3,5 anos após *H. verticillata* ter sido registrada pela primeira vez na planície inundável do alto rio Paraná, essa invasora ainda não havia se desenvolvido dentro das lagoas (ou teve apenas presença limitada) enquanto *E. najas* já estava crescendo luxuriantemente nesses habitats. O impacto negativo da matéria orgânica no sedimento sobre *H. verticillata* já havia sido mostrado experimentalmente por Barko e Smart (1983; 1986). Os autores citaram como explicações possíveis a toxicidade de compostos gerados pela decomposição anaeróbica e mecanismos relacionados com limitação por nutrientes. Logo, os resultados obtidos no presente estudo fornecem evidências de que *E. najas* tende a dominar as lagoas enquanto *H. verticillata* é competitivamente superior no canal do rio. Experimentos devem ser conduzidos para avaliar que fatores são responsáveis por essas tendências (e.g. condições ambientais ótimas e limitantes).

REFERÊNCIAS

- Agostinho, A.A., Gomes, L.C., Verissimo, S., Okada, E.K., 2004. Flood regime, dam regulation and fish in the Upper Parana River: effects on assemblage attributes, reproduction and recruitment. *Rev. Fish Biol. Fish.* 14, 11-19.
- Barko, J.W., Smart, R.M., 1981. Comparative influences of light and temperature on the growth and metabolism of selected submersed freshwater macrophytes. *Ecol. Monogr.* 51, 219-235.

- Barko, J.W., Smart, R.M., 1983. Effects of organic matter additions to sediment of the growth of aquatic plants. *J. Ecol.* 71, 161-175.
- Barko, J.W., Smart, R.M., 1986. Sediment relates mechanisms of growth limitation in submersed macrophytes. *Ecology* 67, 1328-1340.
- Barrat-Segretain, M., Bornette, G., Hering-Vilas-Bôas, A., 1998. Comparative abilities of vegetative regeneration among aquatic plants growing in disturbed habitats. *Aquat. Bot.* 60, 201-211.
- Bini, L.M., Thomaz, S.M., 2005. Prediction of *Egeria najas* and *Egeria densa* occurrence in a large subtropical reservoir (Itaipu Reservoir, Brazil-Paraguay). *Aquat. Bot.* 83, 227-238.
- Bonecker, C.C.; Lansac-Toha, F.A.; Rossa, D.C. 1998. Planktonic and non-planktonic rotifers in two environments of the Upper Paraná River floodplain, State of Mato Grosso do Sul, Brazil. *Braz. Arch. Biol. Technol.* 41, 447-456.
- Bornette, G., Tabacchi, E., Hupp, C., Puijalon, S., Rostan, C., 2008. A model of plant strategies in fluvial hydrosystems. *Freshwater Biol.* 53, 1692-1705.
- Bowes, G., Holaday, S., Haller, W.T., 1979. Seasonal variation in the biomass, tuber density, and photosynthetic metabolism of *Hydrilla* in three Florida lakes. *J. Aquat. Plant Manage.* 15, 32-35.
- Camargo, A.F.M., Esteves, F.A., 1995. Biomass and productivity of aquatic macrophytes in Brazilian lacustrine ecosystems. In: Tundisi, J.G., Bicudo, C.E.M., Matsumura-Tundisi, T. (Eds.), *Limnology in Brazil*. ABC/SBL, Rio de Janeiro, pp.137-149.
- Chambers, P.A., Prepas, E.E., Hamilton, H.R., Bothwell, M.L., 1991. Current velocity and its effect on aquatic macrophytes in flowing waters. *Ecol. Appl.* 1, 249-257.
- Chambers, P., Lacoul, P., Murphy, K.J., Thomaz, S.M., 2008. Aquatic macrophytes: world diversity and distribution. *Hydrobiologia* 595, 9-26
- Carmouze J.P. (1994) O metabolismo dos ecossistemas aquáticos. Edgard Blücher/SBL/FABESP, São Paulo, Brazil.
- Combroux, I.C.S., Bornette, G., Amoros, C., 2002. Plant regenerative strategies after a major disturbance: the case of a riverine wetland restoration. *Wetlands* 22, 234-246.
- Cook, C.D.K., Lüönd, R., 1982. A revision of the genus *Hydrilla* (Hydrocharitaceae). *Aquat. Bot.* 13, 485-504.
- Cook, C.D.K., Urmi-König, K., 1984. A revision of the genus *Egeria* (Hydrocharitaceae). *Aquat. Bot.* 19, 73-96.
- Golterman, H.L., Clymo, R.S., Ohmstad, M.M., 1978. *Methods for physical and chemical analysis of fresh waters*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

- Haller, W.T., Sutton, D.L., 1975. Community structure and competition between *Hydrilla* and *Vallisneria*. *J. Aquat. Plant Manage.* 13, 48-50.
- Havens, K.E., 2003. Submersed aquatic vegetation correlation with depth and light attenuating materials in a shallow subtropical lake. *Hydrobiologia* 493, 173-186.
- Henry, C.P., Amoros, C., Bornette, G., 1996. Species traits and recolonization process after flood disturbances in riverine macrophytes. *Vegetatio* 122, 13-27.
- Kirk, J.T.O., 1994. Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge. 509 p.
- Maltchik, L., de Oliveira, G.R., Rolon, A.S., Stenert, C., 2005. Diversity and stability of aquatic macrophyte community in three shallow lakes associated to a floodplain system in the south of Brazil. *Interciencia*, 30, 166-170.
- Maltchik, L., Rolon, A.S., Schott, P. 2007. Effects of hydrological variation on the aquatic plant community in a floodplain palustrine wetland of southern Brazil. *Limnology* 8, 23-28.
- Martins, D., Marchi, S.R., Costa, N.V. 2005. Estudo da movimentação de plantas aquáticas imersas presentes no reservatório da UHE Eng. Souza Dias – Jupia. *Planta Daninha* 23, 351-358.
- Martins, D., Costa, N.V., Terra, M.A., Marchi, S.R. 2008. Characterization of the aquatic plant communities of 18 reservoirs of five watersheds in São Paulo, Brazil. *Planta Daninha* 26, 17-32.
- Mony, C., Koschnick, T.J., Haller, W.T., Muller, S., 2007. Competition between two invasive Hydrocharitaceae (*Hydrilla verticillata* (L.f.) and *Egeria densa* (Planch)) as influenced by sediment fertility and season. *Aquat. Bot.* 86, 236-242.
- Mullin, B.H., Anderson, L.W.J., DiTomaso, J.M., Eplee, R.E., Getsinger, K.D., 2000. Invasive plant species. *CAST* 13, 1-18.
- Murphy, K.J., 1988. Aquatic weed problems and their management: a review – I. The worldwide scale of the aquatic weed problem. *Crop Prot.* 7, 232-248.
- Murphy, K.J., Pieterse, A.H., 1990. Present status and prospects of integrated control of aquatic weeds. In: Pieterse, A.H., Murphy, K.J. (Eds), *The Ecology and Management of Nuisance Aquatic Vegetation*. Oxford Publications, New York, 222-227.
- Netherland, M.D., 1997. Turion ecology of *Hydrilla*. *J. Aquat. Plant Manage.* 35, 1-10.
- Owens, C.S., Madsen, J.D., 1998. Phenological studies of carbohydrate allocation in *Hydrilla*. *J. Aquat. Plant Manage.* 36, 40-44.

- Padial, A.A., Thomaz, S.M., 2008. Prediction of the light attenuation coefficient through the Secchi disk depth: empirical modeling in two large Neotropical ecosystems. *Limnology* 9, 143-151.
- Pelicice, F.M., Agostinho, A.A., 2006. Feeding ecology of fishes associated with *Egeria* spp. patches in a tropical reservoir, Brazil. *Ecol. Freshw. Fish* 15, 10-19.
- Pierini, S.A., Thomaz, S.M., 2004. Effects of inorganic carbon source on photosynthetic rates of *Egeria najas* Planchon and *Egeria densa* Planchon (Hydrocharitaceae). *Aquat. Bot.* 78, 135-146.
- Posey, M.H., Wigand, C., Stevenson J.C., 1993. Effects of an introduced aquatic plant, *Hydrilla verticillata*, on benthic communities in the Upper Chesapeake Bay. *Estuar., Coastal Shelf Sci.* 37, 539-555.
- Poi de Neiff, A., Neiff, J.J. 2006. Species richness and similarity between invertebrates living on floating plants in the Parana River floodplain. *Interciencia* 31, 220-225.
- Riis, T., Biggs, B.J.F., 2003. Hydrologic and hydraulic control of macrophyte establishment and performance in streams. *Limnol. Oceanogr.* 48, 1488-1497.
- Rybicki, N.B., McFarland, D.G., Ruhl, H.A., Reel, J.T., Barko, J.W., 2001. Investigations of the availability and survival of submersed aquatic vegetation propagules in the tidal Potamic River. *Estuaries* 24, 407-427.
- Sand-Jensen, 2008. Drag forces on common plant species in temperate streams: consequences of morphology, velocity and biomass. *Hydrobiologia* 610, 307-319.
- Spencer, W.E., Teeri, J., Wetzel, R.G., 1994. Acclimatation of photosynthetic phenotype to environmental heterogeneity. *Ecology* 75, 301-314.
- Tavechio, W.L.G., Thomaz, S.M., 2003. Effects of light on the growth of *Egeria najas* Planchon. *Braz. Arch. Biol. Technol.* 46, 203-209.
- Thomaz, S.M., Bini, L.M., 1999. A expansão das macrófitas aquáticas e implicações para o manejo de reservatórios: um estudo na represa de Itaipu. In Henry, R. (Ed.), *Ecologia de Reservatórios: Estrutura, Função e Aspectos Sociais*. FAPESP/Fundibio, Botucatu, p. 599-625.
- Thomaz, S.M., Bini, L.M., Souza, M.C., Kita, K.K., Camargo, A.F.M., 1999. Aquatic macrophytes of Itaipu reservoir, Brazil: Surveys of species and ecological considerations. *Braz. Arch. Biol. Technol.* 42, 15-22.
- Thomaz, S.M., Pagioro, T.A., Bini, L.M., Murphy, K.J., 2006. Effect of reservoir drawdown on biomass of three species of aquatic macrophytes in a large sub-tropical reservoir (Itaipu, Brazil). *Hydrobiologia* 570, 53-59.

- Thomaz, S.M., Carvalho, P., Padial, A.A., Kobayashi, J.T. Macrophytes in the Upper Paraná River floodplain: long term patterns over large spatial scales. *Brazilian Journal of Biology* (in press).
- Van, T.K., Haller, W.T., Bowes, G., 1976. Comparison of the photosynthetic characteristics of three submersed aquatic plants. *Plant Physiol.* 58, 761-768.
- Van, T.K., Wheeler, G.S., Center, T.D., 1999. Competition between *Hydrilla verticillata* and *Vallisneria americana* as influenced by soil fertility. *Aquat. Bot.* 62, 225-233.
- Wang, J., Yu, D., Xiong, W., Han, Y., 2008. Above- and belowground competition between two submersed macrophytes. *Hydrobiologia* 607, 113-122.
- Wingfield, R., Murphy, K.J., Gaywood, M., 2006. Assessing and predicting the success of *Najas flexilis* (Willd.) Rostk. & Schmidt, a rare European aquatic macrophyte, in relation to lake environmental conditions. *Hydrobiologia* 570, 79-86.
- Zagatto, E.A.G., Jacintho, A.O., Reis, B.F., Krug, F.J., Bergamin, H., Pessenda, L.C., Mortatti, R.J., Giné M.F., 1981. Manual de análises de plantas empregando sistemas de injeção em fluxo. 45 p. Universidade de São Paulo, Piracicaba.