



**UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MATO GROSSO CARLOS
ALBERTO REYES MALDONADO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE
E BIOTECNOLOGIA - REDE BIONORTE**



**LIMNOLOGIA E DIVERSIDADE DE MACRÓFITAS AQUÁTICAS
NO CORREDOR ECOLÓGICO DO RIO PARAGUAI, NO
CONTEXTO DAS MUDANÇAS CLIMÁTICAS**

MICHELE DE MORAIS

CÁCERES – MT

2022

MICHELE DE MORAIS

**LIMNOLOGIA E DIVERSIDADE DE MACRÓFITAS AQUÁTICAS
NO CORREDOR ECOLÓGICO DO RIO PARAGUAI, NO
CONTEXTO DAS MUDANÇAS CLIMÁTICAS**

Tese de doutorado apresentada ao Curso de Doutorado do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Biotecnologia da Rede BIONORTE, na Universidade do Estado de Mato Grosso, como requisito parcial para a obtenção do Título de Doutor em Biodiversidade e Conservação.

Orientadora: Prof^a. Dra. Carolina Joana da Silva.

Co-orientador: Dr. Nilo Leal Sander.

CÁCERES - MT

JANEIRO/2022

FICHA CATALOGRÁFICA

Dados internacionais de catalogação da publicação

Walter Clayton de Oliveira CRB 1/2049

M827l	MORAIS, Michele De. Limnologia e Diversidade de Macrófitas Aquáticas no Corredor Ecológico do Rio Paraguai, no Contexto das Mudanças Climáticas / Michele de Moraes – Cuiabá, 2022. 15 f.; 30 cm. (ilustrações) Il. color. (sim) Trabalho de Conclusão de Curso (Tese/Doutorado) – Curso de Pós-graduação Stricto Sensu (Doutorado) Rede em Biodiversidade e Biotecnologia da Amazônia Legal: Rede Bionorte, Instituto Nacional de Pesquisas do Pantanal Cuiabá e Cidade Universitária Celso Campus Univers. de Cáceres., Pró-Reitoria de Pesquisa e Pós-Graduação, Universidade do Estado de Mato Grosso, 2022. Orientador: Carolina Joana da Silva Coorientador: Nilo Leal Sander 1. Área Úmida. 2. Grupo Ecológico. 3. Produtividade. 4. Fluxo Gênico. I. Michele de Moraes. II. Limnologia e Diversidade de Macrófitas Aquáticas no Corredor Ecológico do Rio Paraguai, no Contexto das Mudanças Climáticas: . CDU 574
-------	---

MICHELE DE MORAIS

**LIMNOLOGIA E DIVERSIDADE DE MACRÓFITAS AQUÁTICAS
NO CORREDOR ECOLÓGICO DO RIO PARAGUAI, NO
CONTEXTO DAS MUDANÇAS CLIMÁTICAS**

Tese de doutorado apresentada ao Curso de Doutorado do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Biotecnologia da Rede BIONORTE, na Universidade do Estado de Mato Grosso, como requisito parcial para a obtenção do Título de Doutor em Biodiversidade e Conservação.

Aprovada em

Banca examinadora

Documento assinado digitalmente



CAROLINA JOANA DA SILVA NOGUEIRA

Data: 14/01/2023 19:17:27-0300

Verifique em <https://verificador.iti.br>

Profa. Dra. Carolina Joana da Silva
Universidade do Estado de Mato Grosso - UNEMAT
Presidente

Documento assinado digitalmente



MARCO ANTONIO APARECIDO BARELLI

Data: 27/12/2022 11:27:42-0300

Verifique em <https://verificador.iti.br>

Prof. Dr. Marco Antonio Aparecido Barelli
Universidade do Estado de Mato Grosso - UNEMAT
Titular

Documento assinado digitalmente



CLAUDIA COSTA BONECKER

Data: 16/01/2023 15:43:25-0300

Verifique em <https://verificador.iti.br>

Profa. Dra. Cláudia Costa Bonecker
Universidade Estadual de Maringá – UEM
Titular

Documento assinado digitalmente



FABIO ROLAND FERREIRA DA SILVA

Data: 17/01/2023 10:46:34-0300

Verifique em <https://verificador.iti.br>

Prof. Dr. Fabio Roland Ferreira da Silva
Universidade Federal de Juiz de Fora - UFJF
Titular

Documento assinado digitalmente



DANIELA MAIMONI DE FIGUEIREDO

Data: 09/01/2023 11:11:03-0300

Verifique em <https://verificador.iti.br>

Profa. Dra. Daniela Maimoni de Figueiredo
Universidade Federal de Mato Grosso – UFMT
Titular

DEDICATÓRIA

À Marcia Tomaz (*in memorian*) que me ensinou muito sobre nunca desistir. Sei que sempre estará comigo!

À minha mãe pelos ensinamentos e amor de uma vida toda!

AGRADECIMENTOS

A Deus pela dádiva da vida, por abençoar e iluminar cada trajeto alcançado até aqui. Restaurando a força, sabedoria e me mantendo sob sua proteção para prosseguir por um caminho árduo, porém, que todos os dias se renovava a certeza de que com Ele iria vencer.

À Universidade do Estado de Mato Grosso - UNEMAT e a Rede de Doutorado Bionorte pela oportunidade de aperfeiçoar minha formação profissional. À Capes pela bolsa de estudos concedida durante esse processo.

À minha orientadora, professora Dra. Carolina Joana da Silva, obrigada por todo conhecimento e oportunidades, por me mostrar o caminho para melhorar como pessoa, pesquisadora e futura professora. Ao meu amigo e coorientador Dr. Nilo Leal Sander e ao Dr. Wilkinson Lopes Lázaro, obrigada pelo conhecimento compartilhado. A Carolina dos Santos que foi minha parceira de forma geral em toda essa jornada. A todos os bolsistas de iniciação científica e voluntários do Laboratório de Limnologia, Ecologia e Etnobiologia que participaram e trabalharam durante o desenvolvimento deste projeto, e que ainda aturaram minhas oscilações de humor quando algo dava errado, vocês foram parte primordial para a conclusão desse trabalho.

À minha mãe e irmão, minha base e exemplo de vida. Ao meu, hoje, anjo e saudade eterna, Marcia Tomaz que me deu muita força e palavras de afeto e conforto quando a carga parecia muito pesada e não me deixou desistir ou desistiu de mim nem nos meus e nos seus piores dias, te amarei para sempre! As verdadeiras amizades: Cíntia, Fausto, príncipe João Pedro e princesa Aurora por se sentirem felizes comigo ou até mais, em cada vitória durante toda essa jornada desde minha vinda a Cáceres, vocês não fazem ideia da minha gratidão a Deus por ter colocado vocês em minha vida. À Kelli Zortéa pela amizade e ajuda em campo e na parte genética. À minha antes patroa e sempre amiga Miriam Maria que desde a graduação vibrou e ainda vibra por mim, me deu sábios conselhos e apoiou minhas decisões. A todos que diretamente ou indiretamente me ajudaram e conviveram comigo durante mais essa etapa da minha vida. Muito obrigada!!!

EPÍGRAFE

“Há coisas que são colocadas em nossa vida para nos reconduzir ao verdadeiro caminho de nossa Lenda Pessoal. Outras surgem para que possamos aplicar tudo aquilo que aprendemos. E, finalmente, algumas chegam para nos ensinar”
(Paulo Coelho)

MORAIS, Michele de. **Limnologia e diversidade de macrófitas aquáticas no corredor ecológico do rio Paraguai, no contexto das mudanças climáticas**. 2022. 128 f. Tese (Doutorado em Biodiversidade e Biotecnologia da Amazônia Legal) Rede Bionorte - Universidade do Estado de Mato Grosso, Cáceres, 2022.

RESUMO

Variações espaciais e temporais nas variáveis limnológicas podem afetar tanto a hidrologia quanto as interações bióticas, a diversidade funcional, a diversidade genética e a estrutura das comunidades de macrófitas aquáticas. Para avaliar essas variáveis foram realizadas análises sobre o padrão das mudanças na diversidade das comunidades de macrófitas aquáticas ao longo de um período de dez anos (2008 - 2018), no rio Paraguai desde a cidade de Cáceres a Estação Ecológica de Taiamã, e avaliadas a relação de mudanças nos padrões de chuva sobre a conectividade hidrológica e as variáveis limnológicas, que por sua vez afetam diretamente a composição e produtividade da comunidade de macrófitas aquáticas. Nessa mesma escala espacial, foi analisado os padrões de diversidade espacial e temporal, no processo de estruturação da metacomunidade, bem como no padrão da diversidade genética e fluxo gênico em áreas úmidas. Para avaliar a influência desses fatores e a diversidade de macrófitas aquáticas foram selecionados lagos laterais, ao longo do ciclo hidrológico de 2018, e mensuradas as variáveis físico-químicas da água, a estrutura e composição da metacomunidade, seguindo a metodologia de Braun-Blanquet. Os resultados mostraram que a comunidade apresenta um padrão de tabuleiro e as espécies ocorrem independente umas das outras. Também foi avaliada a influência das variáveis limnológicas, espaciais e temporais sobre a composição, produção de biomassa e ciclagem dos nutrientes fósforo e nitrogênio total na comunidade de macrófitas aquáticas no rio Paraguai durante os ciclos hidrológicos de 2018 e 2019, desde a cidade de Cáceres ao encontro do rio Paraguai e Cuiabá, comparando a dinâmica entre o rio e lagos. Os resultados mostraram que as macrófitas respondem ao ciclo hidrológico com pico de produtividade na cheia, assim como os nutrientes com a necromassa detendo os maiores valores de contribuição. O estudo da diversidade genética das macrófitas aquáticas mostrou que a espécie cosmopolita *Eichhornia azurea* demonstrou baixa diversidade entre as bacias, porém, alta diversidade na espécie. Os resultados obtidos servem de base para futuros estudo com a espécie utilizando os marcadores genéticos ISSR pela sua alta resposta e amplificação gênica.

Palavras-chave: Pulso de inundação; Diversidade funcional; *Patch dynamics*; Corredor ecológico.

MORAIS, Michele de. **Limnologia e diversidade de macrófitas aquáticas no corredor ecológico do rio Paraguai, no contexto das mudanças climáticas**. 2022. 128 f. Tese (Doutorado em Biodiversidade e Biotecnologia da Amazônia Legal) Rede Bionorte - Universidade do Estado de Mato Grosso, Cáceres, 2022.

ABSTRACT

Spatial and temporal variations in limnological variables can affect both hydrology and biotic interactions, functional diversity, genetic diversity and the structure of aquatic macrophyte communities. To evaluate these variables, analyzes were carried out on the pattern of changes in the diversity of aquatic macrophyte communities over a period of ten years (2008 - 2018), in the Paraguay River from the city of Cáceres to the Taiaã Ecological Station, and evaluated the relationship of changes in rainfall patterns to hydrological connectivity and limnological variables, which in turn directly affect the composition and productivity of the aquatic macrophyte community. On this same spatial scale, patterns of spatial and temporal diversity were analyzed, in the process of structuring the metacommunity, as well as in the pattern of genetic diversity and gene flow in wetlands. To assess the influence of these factors and the diversity of aquatic macrophytes, lateral lakes were selected throughout the 2018 hydrological cycle, and the physicochemical variables of the water, structure and composition of the metacommunity were measured, following the Braun-Blanquet methodology. The results showed that the community has a board pattern and the species occur independently of each other. The influence of limnological, spatial and temporal variables on the composition, biomass production and cycling of phosphorus and total nitrogen nutrients in the community of aquatic macrophytes in the Paraguay River during the hydrological cycles of 2018 and 2019, from the city of Cáceres to the meeting of the Paraguay and Cuiabá rivers, comparing the dynamics between the river and lakes. The results showed that the macrophytes respond to the hydrological cycle with peak productivity in the flood, as well as the nutrients with the necromass having the highest contribution values. The study of the genetic diversity of aquatic macrophytes showed that the cosmopolitan species *Eichhornia azurea* showed low diversity between basins, however, high diversity within the species. The results obtained serve as a basis for future studies with the species using the ISSR genetic markers due to their high response and gene amplification.

Key-words: Flood pulse; Functional diversity; Dynamic patching; Ecological corridor.

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO I

- Fig. 1.** Study area along the Paraguay River corridor in the Pantanal (municipality of Cáceres). 43
- Fig. 2.** Monthly average of rainfall and the water level and discharge in the Paraguay River from Falling water of 2000 through Flood 2010 (A) and from Falling water of 2010 through Flood 2019 (B), measured at the upstream National Water Agency station (Cáceres DNPVN). 47
- Fig. 3.** PCA for the limnological variables between hydrological periods of the flood pulse (high waters –red, and low water - blue) of the Paraguay River, in the years of 2008 and 2018..... 48
- Fig. 4.** Aquatic macrophyte species richness (Figure 4A) and life forms (Figure 4B) in 2008 vs. 2018, averaged across all nine study lakes. (LMO – Morrinhos Lake; LTV – Toma Vara Lake; LDP – Das Pacas Lake; LRV – Retiro Velho Lake; LBN - Boca do Natalino Lake; LJV – Jauru Velho Lake; LSN – Simão Nunes Lake; LCG – Canto Grande Lake; LMR – Morro Lake)... 50
- Fig. 5.** RDA biplot showing the relationships between CWM values and RaoQ, for the aquatic macrophyte community in nine lakes of the Paraguay River, in the years of 2008 and 2018 (light blue). (CWM.Biomass=Community wheighted mean for biomass variable; CWM.Emer=Community wheighted mean for emergent species coverage; CWM.Float = Community wheighted mean for floating species coverage; CWM.SLA = Community wheighted mean for single leaf area variable; RaoQ= Fucntional diversity as Rao’s Quadratic Entropy..... 51

CAPÍTULO II

- Figura 1.** Localização das áreas de estudo no rio Paraguai, Pantanal de Mato Grosso.....79
- Figura 2.** Riqueza de espécies por formas de vida entre os períodos de cheia e seca nos setores funcionais do rio Paraguai, Cáceres, Pantanal/MT.....82
- Figura 3.** Padrão de ocorrência das espécies de macrófitas aquáticas em estrutura de metacomunidade com padrão de tabuleiro (Checkerboard) entre os períodos de cheia e seca nos setores funcionais do rio Paraguai, Cáceres, Pantanal/MT.....82
- Figura 4.** Análise de Redundância (RDA) realizada entre as formas de vida de macrófitas aquáticas e as variáveis D.O (Oxigênio Dissolvido), Transparency (Transparência), E.C. (Condutividade elétrica), pH, Depth (Profundidade) nos setores funcionais do rio Paraguai, Cáceres, Pantanal/MT. Eixo 1 explica 42.4 % e o eixo 2 explica 21.8% da variação nos dados.....83
- Figura 5.** Análise de Redundância (RDA) realizada entre as formas de vida de macrófitas aquáticas e os ciclos hidrológicos de seca e cheia nos setores funcionais do rio Paraguai, Cáceres, Pantanal/MT.....84

CAPÍTULO III

- Figura 1.** Localização dos pontos de coletas dos anos de 2018 e 2019 no rio Paraguai, Pantanal. Os pontos RP1, RP2, RP3, RP4, RP5 e RP6 são as coletas feitas em 2018 no rio, e os lagos no ano de 2019.....97
- Figura 2.** Análise discriminante canônica entre a produção de biomassa aérea (bsa), raiz (bsr) e necromassa (bsn) e a área de transição aquático-terrestre (ATTZ).....102
- Figura 3.** Análise dos componentes principais entre os quatro períodos hidrológicos e setores funcionais no ano de 2018 (figura 3a) e entre os períodos hidrológicos de cheia e seca e os lagos em 2019 (figura 3b).....102
- Figura 4.** Análise dos componentes principais entre as variáveis linológicas e concentrações de Fósforo Total e Nitrogênio Total, no rio Paraguai, Pantanal.....103

Figura 5. Análise dos componentes principais do ciclo hidrológico de 2018 entre a concentração de Nitrogênio Total (TN) e Fósforo Total (TP) nos quatro períodos (seca, enchente, cheia e vazante) e os lagos a montante da estação Ecológica de Taiamã Pantanal de Mato Grosso (figura 5a), e a contribuição dos nutrientes TN e TP na variação total dos dados (figura 5b).....	103
Figura 6. Análise dos componentes principais do ciclo hidrológico de 2019 entre os períodos de cheia e seca e os lagos a montante e a jusante da estação Ecológica de Taiamã Pantanal de Mato Grosso (figura 6a), e a contribuição dos nutrientes Nitrogênio Total (TN) e Fósforo Total (TP) na variação total dos dados (figura 6b).....	104

CAPÍTULO IV

Figura 1. Distribuição dos pontos de coleta de <i>E. azurea</i> nos biomas Pantanal e Amazônia, Brasil. Elaboração Olivo-Neto.....	116
Figura 2. Resultado da eletroforese em gel de agarose a 1% com amostras de DNA de 13 indivíduos de <i>E. azurea</i> extraído pelo método CTAB. M: marcador DNA Lambda (100ng/μL).....	117
Figura 3. Dendrograma gerado pelo método UPGMA e baseado na matriz de dissimilaridade de Jaccard para os 18 indivíduos de <i>E. azurea</i> . (CCC = 0,7; estresse = 10,64%; Distorção = 1,13%).....	120
Figura 4. Ordenação dos 18 indivíduos de <i>E. azurea</i> por meio da análise de coordenadas principais.....	121

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO I

Table 1. Total area inundated (km ²) in 2008 and 2018 during the four hydrological phases in the nine floodplain lakes. The degree of connectivity of each lake with the river is also shown. Boldfaced comparisons had less inundated area in 2018 than 2008.....	49
Table 2. Candidate models (GLM) to explain the functional traits (CWM) and RaoQ variations for the aquatic macrophyte community in nine lakes of the Paraguay River, between the years of 2008 and 2018. (Variables in red are negatively correlated; in blue, positively correlated).....	51

CAPÍTULO II

Tabela 1. Lista das espécies com suas respectivas famílias e formas de vida de macrófitas aquáticas no Corredor Ecológico do rio Paraguai entre a cidade de Cáceres e a Estação Ecológica de Taiamã, Pantanal/MT.....	80
--	----

CAPÍTULO III

Tabela 1. Lista de espécies e formas de vida de macrófitas aquáticas do Corredor Ecológico do Rio Paraguai nos anos de 2018 e 2019.....	100
--	-----

CAPÍTULO IV

Tabela 1. Identificação dos indivíduos de <i>Eichhornia azurea</i> coletados nas bacias do Pantanal e Amazônica.....	116
Tabela 2. Primers ISSR testados para as amplificações com <i>E. azurea</i>	118
Tabela 3. Número total de bandas amplificadas (NTB), número de bandas polimórficas (NBP), percentagem de polimorfismo (% P) e Conteúdo de Informação Polimórfica (PIC) dos primers ISSR utilizados na caracterização molecular de <i>Eichhornia azurea</i>	120
Tabela 4. Diversidade genética entre as duas populações coletadas nas bacias do Pantanal e Amazônica.....	121

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL	16
2. REFERENCIAL TEÓRICO	19
2.1 ÁREAS ÚMIDAS.....	19
2.2 PANTANAL DE MATO GROSSO	20
2.3 LIMNOLOGIA E MACRÓFITAS AQUÁTICAS COMO INDICADOR DE MUDANÇAS.....	21
2.4 DIVERSIDADE FUNCIONAL.....	23
2.5 PRODUÇÃO E ACÚMULO DE BIOMASSA.....	24
2.6 FLUXO GÊNICO	25
HIPÓTESE GERAL.....	26
1. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	28
Capítulo I. Diversidade espaço temporal de macrófitas aquáticas em baías com conectividade hidrológica lateral no rio Paraguai entre a cidade de Cáceres e a Estação Ecológica de Taiamã, Pantanal Mato-Grossense	38
Long-term analysis of aquatic macrophyte diversity and structure in the Paraguay River Ecological Corridor, Brazilian Pantanal Wetland	38
1. INTRODUCTION.....	39
2. METHODS.....	42
2.1 Study area.....	42
2.2 Data collection	44
2.3 Analysis of inundation regimes	44
2.4 Statistical analysis	45
3. RESULTS.....	46
4. DISCUSSION	51
5. Conclusions	54
Capítulo II. Estrutura da metacomunidade de macrófitas aquáticas no corredor ecológico do rio Paraguai, da cidade de Cáceres à Estação Ecológica de Taiamã, Pantanal de Mato Grosso... 73	
1. INTRODUÇÃO	76
2. MATERIAL E MÉTODOS	78
2.1 ÁREA DE ESTUDO.....	78
2.2 COLETA DOS DADOS	79
2.3 ANÁLISE DOS DADOS.....	80
3. RESULTADOS	80
4. DISCUSSÃO.....	84
5. CONCLUSÃO	86

6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	86
Capítulo III. Produção de biomassa de macrófitas aquáticas no Corredor Ecológico do rio Paraguai entre a cidade de Cáceres e o Parque Nacional do Pantanal	91
1. INTRODUÇÃO	94
2. MATERIAL E MÉTODOS	95
2.1 ÁREA DE ESTUDO E PONTOS DE AMOSTRAGEM.....	95
2.2 PARÂMETROS FÍSICOS E QUÍMICOS DA ÁGUA	97
2.3 COLETA DE BIOMASSA VEGETAL	97
2.4 ANÁLISE DA BIOMASSA E CONCENTRAÇÃO DE NUTRIENTES.....	98
2.5 ANÁLISE DOS DADOS.....	99
3. RESULTADOS	99
3.1 Riqueza de espécies e formas de vida.....	99
3.2 Produção de biomassa e variáveis ambientais	101
4. DISCUSSÃO.....	104
5. CONCLUSÃO	106
6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	107
Capítulo IV. Diversidade genética de <i>Eichhornia azurea</i> nas bacias do Pantanal e Amazônica.....	111
1. INTRODUÇÃO	114
2. MATERIAL E MÉTODOS	115
2.1 ÁREA DE ESTUDO E AMOSTRAGEM VEGETAL	115
2.2 COLETA DO MATERIAL VEGETAL	117
2.3 EXTRAÇÃO DE DNA.....	117
2.4 AMPLIFICAÇÃO VIA PCR COM MARCADOR ISSR	118
2.5 ANÁLISE DOS DADOS.....	119
3. RESULTADOS	119
4. DISCUSSÃO.....	121
5. CONCLUSÃO	123
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	123
3. CONCLUSÃO GERAL	127

APRESENTAÇÃO

Este estudo foi desenvolvido no bioma Pantanal, detentor de uma grande diversidade entre as áreas úmidas mundiais, e que nas últimas décadas vem sofrendo alterações aceleradas por processos antropogênicos, resultando em mudanças da paisagem e, conseqüentemente, no funcionamento do ecossistema. É neste cenário que estão as macrófitas aquáticas, produtoras primárias com diversos serviços ecossistêmicos no bioma, o que fortalece a necessidade de entender a estrutura e a dinâmica espacial e temporal do grupo na área úmida do Pantanal, objetivo principal deste estudo. Esta tese é apresentada com uma introdução geral, revisão bibliográfica, objetivos gerais e específicos, e está estruturada em quatro capítulos. O primeiro capítulo “Análise de longo prazo da diversidade e estrutura de macrófitas aquáticas no Corredor Ecológico do Rio Paraguai, Pantanal Brasileiro”, artigo publicado na revista *Aquatic Botany*. O segundo capítulo aborda sobre a “Estrutura da metacomunidade de macrófitas aquáticas no corredor ecológico do rio Paraguai, da cidade de Cáceres a Estação Ecológica de Taiamã, Pantanal de Mato Grosso”. O terceiro capítulo é um complemento aos objetivos iniciais da tese e descreve a “Produção de biomassa de macrófitas aquáticas no Corredor Ecológico do rio Paraguai entre a cidade de Cáceres e o Parque Nacional do Pantanal”. E o quarto capítulo apresenta os resultados da “Diversidade genética de *Eichhornia azurea* nas bacias do Pantanal e Amazônica”.

Palavras-chave: área úmida, grupo ecológico, produtividade, fluxo gênico.

1. INTRODUÇÃO GERAL

O Brasil, em suas extensas áreas úmidas (AUs) e diversificados ecossistemas e biomas, tem rica biodiversidade de interesse ambiental, cultural e socioeconômico (POTT e POTT, 2000; JUNK *et al.*, 2014; DA SILVA *et al.*, 2015). As AUs abrangem uma área de 20% do território brasileiro e são consideradas um dos ecossistemas mais relevantes em termos ambientais, pois apresentam uma diversidade específica de fauna e flora, atuam na recarga de aquíferos, na melhoria da qualidade da água, na retenção de carbono orgânico, na regulação de ciclos biogeoquímicos, no controle de inundações, na regulação do clima e como corredores ecológicos na manutenção do fluxo gênico (MITSCH e GROSSELINK, 2007; JUNK *et al.*, 2015).

O Pantanal é a maior planície inundável do mundo, ocupando cerca de 140.000 Km² em território brasileiro e abrigando, ao longo de sua extensão territorial, uma alta biodiversidade. As diversas paisagens, a riqueza de fauna e flora terrestre e aquática, relevantes para a conservação da biodiversidade, e a vulnerabilidade do Pantanal o tornaram reconhecido pela Constituição Brasileira Federal de 1988 como Patrimônio Nacional e, no ano de 2000, foi declarado como Reserva da Biosfera Mundial pela Organização das Nações Unidas para a Educação, a Ciência e a Cultura (UNESCO). Detém ainda quatro sítios Ramsar: o Parque Nacional do Pantanal Matogrossense, a Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) Sesc Pantanal e Estação Ecológica de Taiamã em Mato Grosso e a RPPN Fazenda Rio Negro em Mato Grosso do Sul (HARRIS *et al.*, 2005; JUNK, 2017; IRIGARAY *et al.*, 2017).

O Paraguai é o principal rio do Pantanal e, assim como grandes rios, tem sua sazonalidade influenciada pelo regime anual de chuvas e volume de água provenientes de outros rios da bacia (JUNK *et al.*, 1989). A intensidade e periodicidade das chuvas influenciam no padrão do pulso de inundação, que é um serviço ecossistêmico que controla os processos ecológicos locais e regionais na planície, define as Áreas de Transição Aquático Terrestre (ATTZ) e influencia a diversidade no ecossistema, especialmente em canais secundários, meandros abandonados, baías, corixos que são diretamente influenciados pela conexão hidrológica com o rio (JUNK *et al.*, 1989; DA SILVA e ESTEVES, 1995; HAMILTON *et al.*, 1997; WANTZEN *et al.*, 2005; MARCHESE *et al.*, 2005; DA SILVA, 2000; MARÇAL e CALLIL, 2008).

Na região de Cáceres, área de influência direta do rio Paraguai e que marca o início da Planície, a precipitação é definida por quatro períodos, um trimestre mais chuvoso entre os meses de janeiro a março, um trimestre de vazão entre os meses de abril a junho, um trimestre de seca de julho a setembro e a enchente entre os meses de outubro a dezembro (ABDO e DA

SILVA, 2012). Contudo, mudanças locais e regionais na composição da paisagem associadas às mudanças climáticas têm alterado o padrão de precipitação e, conseqüentemente, a amplitude e duração do pulso de inundação e todo o sistema por ele controlado (DA SILVA *et al.*, 2015; LÁZARO *et al.*, 2020). Essas alterações na sazonalidade podem ainda ser potencializadas pela presença de diversas barragens no rio Jauru, um dos tributários do rio Paraguai, que segundo SILVA *et al.* (2019) interferem negativamente no sistema físico e químico do rio. Mudanças no pulso de inundação afetam diretamente nas variáveis limnológicas, como o aumento no fluxo e carga de sedimentos e alterações na concentração de nutrientes e na composição e estrutura da vegetação (NUNES e DA SILVA, 2005; JUNK *et al.*, 2012; JUNK *et al.*, 2014). Em ecossistemas aquáticos essa alteração nos processos somados às diferentes conectividades hidrológicas tem forte impacto na formação e ocorrência da vegetação aquática (JUNK *et al.*, 1989; DA SILVA e ESTEVES, 1995; WANTZEN *et al.*, 2005).

As macrófitas aquáticas são vegetais vasculares fotossintetizantes, parcial ou permanentemente, submersas ou flutuantes em água (COOK, 1974), que desempenham importantes funções ecológicas como: produção de biomassa, provisão de habitats, alimento e local para reprodução à fauna, no acúmulo e na ciclagem de nutrientes até agir como filtro ambiental (MINSHALL, 1984; THOMAZ *et al.*, 2008; PAINS DA SILVA *et al.*, 2010).

As áreas de ATTZ possuem uma riqueza única na composição das macrófitas aquáticas devido as variações sazonais e condições ambientais favoráveis, interferindo na cadeia de produção primária do ambiente (JUNK *et al.*, 1989; WANTZEN *et al.*, 2005; MARCHESE *et al.*, 2005). A variação do nível de água afeta a produção de biomassa, a diversidade funcional e ciclo de vida das macrófitas no Pantanal, no período de cheia a maior amplitude e alta temperatura favorecem a maior produção de biomassa e produtividade primária, já na seca, a produção decai consideravelmente devido ao estresse hídrico e térmico desestabilizando a comunidade (PENHA *et al.*, 1999; DA SILVA e ESTEVES, 1993).

A estabilidade de uma comunidade pode ser analisada de diversas formas, dentre essas está a dinâmica ambiental, produtividade e diversidade funcional das espécies (BEGON *et al.*, 2006; ADLER e LAUENROTH, 2003). Fatores ambientais locais, regionais e históricos, as interações bióticas, o habitat e os processos que regem o fluxo gênico, quando analisados em diferentes escalas, são tidos como bons indicadores da composição, distribuição e estrutura das comunidades vegetais em áreas úmidas, além de auxiliar na tomada de decisão para medidas de conservação desses ecossistemas (WANTZEN *et al.*, 2005; HOEINGHAUS *et al.*, 2007; CATIAN *et al.*, 2018).

A abordagem ecológica em rios de planície de inundação, que inclua a diversidade funcional e comunidades biológicas em escala regional, pode ser incluída no contexto de

corredores ecológicos, que por sua vez, são imprescindíveis no processo de estruturação e manutenção da biodiversidade. Em áreas úmidas como o Pantanal, a conectividade hidrológica, tanto longitudinal como lateral, tem papel de corredor pois favorece o deslocamento da fauna aquática, a dispersão de sementes e macrófitas e o aumento do fluxo gênico (SANDER *et al.*, 2018). A conectividade hidrológica para o grupo das macrófitas aquáticas além da manutenção do fluxo gênico, garante a mobilidade do grupo, de sementes, pólen e da fauna associada a esta comunidade (JAMES *et al.*, 2013). A alteração e/ou perda de corredores pode desestabilizar a diversidade de espécies à longo prazo, reduzir as taxas de recrutamento e o tamanho da população (MAGEE e KENTULA, 2005; LEIMU *et al.*, 2006).

No corredor ecológico do rio Paraguai, os estudos com esta abordagem ainda são incipientes, existindo lacunas no conhecimento quanto às alterações ambientais e a influência das mudanças climáticas sobre estas. Dada a importância ecológica das macrófitas aquáticas na produtividade primária, estruturação e funcionamento de ecossistemas alagáveis, e a relação das variáveis limnológicas sobre a comunidade de macrófitas, este trabalho objetivo avaliar a dinâmica espaço temporal da limnologia, riqueza, composição de espécies, diversidade funcional, composição química e diversidade genética de macrófitas aquáticas e suas relações com variáveis ambientais e conectividade hidrológica longitudinal e lateral do Corredor Ecológico do Alto Rio Paraguai da cidade de Cáceres até a foz do rio Cuiabá, próximo ao Parque Nacional do Pantanal.

2. REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 ÁREAS ÚMIDAS

O regime de chuvas é um processo fundamental para o ciclo hidrológico e, no mundo todo tem sofrido alterações significativas que afetam diversos ecossistemas, dentre os quais estão as áreas úmidas (GOPAL *et al.*, 2000). As áreas úmidas são ricas em diversidade, em alta produtividade e em serviços ecossistêmicos e, são primordiais para a manutenção e conservação da biodiversidade local, regional e mundial (KEDDY *et al.*, 2009; CASTAÑEDA *et al.*, 2015).

As áreas úmidas, como subsídio às políticas de conservação, foram definidas pela Convenção de Ramsar em 1993 como “extensões de brejos, pântanos e turfeiras, ou superfícies cobertas de água, sejam de regime natural ou artificial, permanentes ou temporárias, estancadas ou correntes, doces, salobras ou salgadas, incluídas as extensões de água marinha cuja profundidade na maré baixa não exceda seis metros” (SCOTT e JONES, 1995; BRASIL/MMA, 2015). No Brasil, um dos maiores signatários da Convenção de Ramsar, o comitê nacional de zonas úmidas as definiu como “ecossistemas na interface entre ambientes terrestres e aquáticos, continentais ou costeiros, naturais ou artificiais, permanente ou periodicamente inundados ou com solos encharcados. Com águas doces, salobras ou salgadas, com comunidades de plantas e animais adaptados à sua dinâmica hídrica” (JUNK *et al.*, 2014; MMA/CNZU nº 7/2015).

O Brasil é rico em redes fluviais que formam uma extensa área úmida e essa abundância, associada a pluviosidade e a baixa declividade das planícies na porção inferior dos rios, formam pequenos lagos e lagoas durante o transbordamento dos rios, com fases terrestres e aquáticas bem delimitadas (GALDINO *et al.*, 2006; DA COSTA *et al.*, 2020), caracterizando um tipo de área úmida comum no país.

Segundo NEIFF *et al.* (1994), essas áreas úmidas são ambientes permanente ou temporalmente inundadas, que se desenvolvem sob a calha de um vale com terrenos aluvionares e meandros sensíveis a hidrogeomorfologia do rio. A formação complexa dessas áreas forma sua unicidade no que diz respeito a composição de seus habitats (SIOLI, 1984; JUNK *et al.*, 1989; WITTMANN *et al.*, 2010) e têm padrões e processos regulados pela alternância do ciclo anual de seca e cheia, conhecido como pulso de inundação (JUNK *et al.*, 1989; JUNK e DA SILVA, 1999; THOMAZ *et al.*, 2007).

JUNK *et al.* (1989) conceituam o pulso de inundação com base nas características da planície de inundação, hidrologia do rio, na bacia de drenagem e na dinâmica e manutenção da diversidade de espécies. A conexão periódica com o rio forma um sistema de regulação conhecido como Zona de Transição Aquática Terrestre (ATTZ), que são áreas diretamente

afetadas pela amplitude do pulso e responsáveis por alterações nas variáveis físicas e químicas da água, provenientes do transporte de matéria orgânica ao canal do rio nos períodos de enchente e cheia (JUNK *et al.*, 2020). Essa dinâmica é indispensável para a distribuição e a diversidade das espécies animais e vegetais, que coexistem entre os diferentes habitats ao longo do gradiente de inundação (LOVERDE-OLIVEIRA *et al.*, 2013).

A manutenção e conservação da biodiversidade das áreas úmidas são de extrema importância, visto seus múltiplos usos como geração de energia, irrigação em lavouras e agropecuária, produção e fornecimento alimentos, além de prestar serviços de turismo e atividades esportivas. Portanto, a perda desses serviços pelas diferentes pressões identificadas como drivers importantes sob a biodiversidade, desde as mudanças no uso da terra quanto para o uso das águas como matriz energética causaria impactos ambientais e econômicos a curto, médio e longo prazo (DA SILVA *et al.*, 2015; LATINI *et al.*, 2016).

2.2 PANTANAL DE MATO GROSSO

Pertencente Região Hidrográfica do Paraguai, o Pantanal é considerado Patrimônio Natural da Humanidade e Reserva da Biosfera Mundial (HARRIS *et al.*, 2005; OLIVEIRA *et al.*, 2020). Formado no período quaternário e com processos de sedimentação constantes, a planície pantaneira tem aproximadamente 140.00 km² em território brasileiro e drena cerca de 500.000 km² de áreas entre os estados de Mato Grosso e Mato Grosso do Sul (ROSS e SANTOS, 1982; ALVARENGA *et al.*, 1984; SILVA e ABDON, 1998; FANTIN-CRUZ *et al.*, 2010).

A amplitude do nível d'água na planície pantaneira, é regulada periodicamente por inundações monomodais, resultantes do aporte de água do planalto, da baixa velocidade da vazão e pouca profundidade do lençol freático (ALVARENGA *et al.*, 1984; JUNK e DA SILVA, 1999). O pulso de inundação, desde a formação geológica do Pantanal, não apresenta um padrão devido a interferência de fatores geomorfológicos característicos da bacia, pelo regime de chuvas que se distribui de maneira desigual na região e pela vegetação das margens que pode atuar como barreira ao fluxo de água e em canais secundários (JUNK *et al.*, 1989; GIRAD *et al.*, 2010).

Assim como para as áreas úmidas da Amazônia, a vasta diversidade observada no Pantanal é resposta aos processos ecológicos e condições favoráveis para o desenvolvimento de espécies vegetais (WITTMANN *et al.*, 2010). A conexão durante o período das cheias contribui para a dispersão de sementes a outras áreas da planície tornando assim o ambiente mais homogêneo quanto a distribuição de espécies (PIEDEDE *et al.*, 2010). É uma fase essencial

para definir e formar mosaicos com vegetação com maior ou menor adaptação aos períodos de inundação (SILVA e ABDON, 1998).

Segundo POTT e POTT (1997), as diversas formações e características ambientais da planície pantaneira favorecem a ocorrência de diferentes grupos, com alta diversidade na composição florística. E o pulso de inundação torna o ambiente propício à adaptação e expansão da comunidade aquática vegetal como as macrófitas, que estão associadas à diversidade de habitats para micro e macrofauna dentre outros serviços ecossistêmicos (JUNK *et al.*, 1989; POTT e POTT, 1997; WANTZEN *et al.*, 2005). Com isto, as variações espaço-temporais causadas na planície, pelo pulso de inundação podem afetar a composição e a diversidade funcional de macrófitas aquáticas, favorecendo as espécies adaptadas para a fase aquática da área úmida na cheia e as que tem adaptação para a fase seca no período de seca (REBELLATO *et al.*, 2012). A conexão entre rio e canais secundários favorece a dispersão de sementes, formando ambientes homogêneos quanto a distribuição e composição de espécies (PIEDEDE *et al.*, 2010).

2.3 LIMNOLOGIA E MACRÓFITAS AQUÁTICAS COMO INDICADOR DE MUDANÇAS

As macrófitas aquáticas foram nomeadas de diferentes formas desde sua primeira classificação. WEANER e CLEMENTS (1938) as denominam como herbáceas que ocorrem desde a água à solos encharcados. O Programa Internacional de Biologia (IBP, 1967) as classificam como plantas que ocorrem em áreas úmidas com base no contexto ecológico, uma vez que o processo evolutivo destas plantas as tornou capazes de desenvolverem em diferentes condições físicas e químicas. ESTEVES (1998) as descrevem como plantas aquáticas que ocorrem em ambientes úmidos sem considerar os aspectos taxonômicos. Para a região amazônica, PIEDEDE *et al.* (2018) classificou as macrófitas como herbáceas de várzea, baseado na adaptação destas plantas à sazonalidade, ecologia, morfologia, ciclo de vida, distribuição e ao ambiente de ocorrência.

A produtividade e adaptabilidade das macrófitas aquáticas estão diretamente relacionadas ao pulso de inundação e às condições limnológicas dos corpos d'água e a heterogeneidade espacial e temporal de planícies de inundação (WARD *et al.*, 1999; SCHNEIDER *et al.*, 2018). As diversas formas de vida que compõem a comunidade as tornam exímias produtoras primárias pela sua capacidade em filtrar nutrientes da água nos mais variados níveis de inundação (ESTEVES, 1998; ANDRADE *et al.*, 2014). No período de enchente e cheia, o material vegetal das margens é coberto pela expansão da água, e

consequentemente há o aumento na concentração de compostos dissolvidos na água, na condutividade elétrica, baixo oxigênio e redução na transparência, a abundância de nutrientes neste período favorece o crescimento das macrófitas (DA SILVA e ESTEVES, 1995; CALHEIROS e FERREIRA, 1997; CALHEIROS *et al.*, 2000).

As macrófitas aquáticas tem alta capacidade de adaptação em ambientes com diferentes condições físicas e químicas (PIERINI e THOMAZ, 2004). Por ter um ciclo reprodutivo rápido, algumas espécies servem como indicadoras ambientais, principalmente o grupo das gramíneas que tem facilidade para colonizar áreas, parcial ou totalmente, inundadas (JUNK *et al.*, 1989; JUNK e PIEDADE, 1997). Estes vegetais apresentam um importante papel na estrutura e funcionamento das áreas úmidas, pela alta diversidade dos grupos e os serviços ecossistêmicos de regulação das planícies inundáveis frente ao controle de erosão das margens, substrato ao perifíton, proteção e alimento a fauna, serviços de polinização e ciclagem de nutrientes, e a alta diversidade advindas de grupos como angiospermas, pteridófitas, briófitas e algumas macroalgas (ESTEVES, 1998; POTT e POTT, 2000; PADIAL e THOMAZ, 2009; THOMAZ e CUNHA, 2010; FAVA e GOMES, 2017; FROTA *et al.*, 2019).

A sazonalidade atua como filtro ambiental para o desenvolvimento e estabelecimento de algumas espécies de macrófitas (FU *et al.*, 2014). Na Amazônia, onde JUNK e PIEDADE (1993) registraram 400 espécies de macrófitas aquáticas, a sazonalidade propicia a formação de ilhas ricas em matéria orgânica que se assemelham quanto a composição de espécies aquáticas (JUNK *et al.*, 2020). No Pantanal, onde POTT e POTT (1997) descreveram cerca de 242 espécies, a presença e a quantidade de baceiros ou batumes, como são denominadas essas ilhas na região, são influenciadas pela velocidade do vento e vazão. Estes batumes são formados pela matéria orgânica resultante da vegetação decomposta durante as fases do pulso de inundação (DA SILVA, 1984). COUTINHO *et al.* (2017) observaram que a homogeneidade destas ilhas pode ser devido à constituição morfológica das espécies presentes.

A composição dos grupos de macrófitas, devido a sua dinâmica, tem sido utilizada para compreender os padrões de diversidade, espacial e temporalmente (THOMAZ *et al.*, 2002; CESCHIN *et al.*, 2018). HOOPER *et al.* (2005) citam que esta variação da composição ao longo de um ambiente e de um período de tempo, analisada por meio de características funcionais das espécies, são uma resposta à variação ambiental. As diferentes formas de vida que compõem uma comunidade de macrófitas são essenciais para manter a singularidade dos ecossistemas nos quais estão presentes, pelas rápidas respostas à variabilidade ambiental (NEIFF e POI DE NEIFF, 2003; THOMAZ *et al.*, 2004). Mesmo inconstante, o padrão descrito para um dado período de tempo, define a principal fonte dessa variação e serve de auxílio nas tomadas de decisão para novas estratégias de conservação (SOCOLAR *et al.*, 2016).

2.4 DIVERSIDADE FUNCIONAL

O relatório da Avaliação Ecológica do Milênio, elaborado entre os anos de 2001 e 2005, teve o intuito de analisar o impacto que as alterações nos ecossistemas pode acarretar ao homem. Os dados mostraram que nas últimas décadas, a biodiversidade mundial sofreu perdas significativas e, com isso, os serviços ecossistêmicos, como provisão, regulação, cultural e de suporte, tem se tornado menos eficazes (M.E.A, 2005). Ainda há falta consenso para essa relação, pois algumas pesquisas mostram impactos positivos dos serviços ecossistêmicos sobre a biodiversidade e outras o processo inverso (PETCHEY e GASTON, 2002; ISBELL *et al.*, 2011).

As funções ecológicas desempenhadas pelas macrófitas são importantes para a manutenção e equilíbrio dos sistemas aquáticos (RODELLA *et al.*, 2006). Analisar as variáveis ambientais onde vivem essas comunidades, por meio da disponibilidade de nutrientes, pH, velocidade da correnteza, substrato, luminosidade, transparência e amplitude do pulso são métodos altamente utilizados (JUNK e HOWARD-WILLIAMS, 1984; DA SILVA e ESTEVES, 1995; LOPES *et al.*, 2017). A mudança nestas variáveis influencia a comunidade das macrófitas aquáticas e, consequentemente, a estabilidade e o funcionamento de seus ecossistemas (CADOTTE *et al.*, 2011; FLYNN *et al.*, 2011).

O pulso de inundação em lagos marginais aumenta a riqueza de habitats e a disponibilidade de alimentos a diversos organismos, atuando de maneira direta no funcionamento e padrões de biodiversidade nestes ecossistemas (JUNK *et al.*, 1989). A perda de conectividade destes lagos com o canal do rio durante o recuo das águas altera a estrutura das comunidades aquáticas, podendo causar perda de espécies ao longo da área de transição aquático terrestre (JUNK *et al.*, 1989; NAEEM *et al.*, 2012). LACOUL e FREEDMAN (2006) constataram, ainda, que a estrutura das macrófitas em uma bacia hidrográfica pode ser influenciada pelas características químicas da água, pela vazão, profundidade, velocidade do vento e interações ecológicas.

Um dos métodos mais usuais e aplicáveis aos estudos de funcionalidade do sistema aquático são as métricas de características morfofuncionais das plantas, visto que estas são as que se modificam em resposta às variações ambientais (VIOLLE *et al.*, 2007; HIGGINS, 2010), em conjunto com a análise das diversidades alfa, beta e gama. A composição da comunidade é a diversidade beta em escala espaço-temporal ao longo de um gradiente ambiental (ANDERSON *et al.*, 2011).

2.5 PRODUÇÃO E ACÚMULO DE BIOMASSA

As macrófitas aquáticas são produtoras primárias e a principal comunidade responsável pela produção de biomassa em áreas sujeitas a fases de inundação (ESTEVES, 1998). O pulso de inundação na planície pantaneira afeta, de maneira positiva, diretamente os ciclos biogeoquímicos, a distribuição e a produtividade de macrófitas aquáticas (REBELLATO e NUNES DA CUNHA, 2005; JUNK *et al.*, 2011). Na cheia há maior disponibilidade de área, alta a disponibilidade de luz, temperatura e nutrientes, portanto, há uma maior produção de biomassa (JUNK *et al.*, 1989; CAMARGO e ESTEVES, 1996; POTT e POTT, 1997; DA SILVA e ESTEVES, 1993; ESTEVES, 1998).

O gradiente de inundação, ou área de transição aquático terrestres (ATTZ), de uma planície alagável recebe sedimentos e nutrientes de outros corpos d'água com diferentes concentrações e composições químicas. Nestas áreas, a baixa profundidade favorece o estabelecimento da comunidade de macrófitas, que absorve primariamente nutrientes, como fósforo e nitrogênio (JUNK *et al.*, 2020), havendo redução no oxigênio com o aumento do nível da água, devido à morte e decomposição da vegetação da margem (FURCH e JUNK, 1992). O encharcamento de pontos mais altos ou distantes da margem favorece o estabelecimento de gramíneas, as tornando mais frequentes e principais produtoras de biomassa nestas áreas (ESTEVES, 1998).

Além da contribuição ecossistêmica que as macrófitas têm no ambiente, SAND-JENSEN (1998) e GURNELL (2014) apontam para sua importância na redução do fluxo d'água frente aos processos erosivos em barrancos, bem como na manutenção e conservação da umidade deste sedimento nos períodos de recessão da água. MENEZES *et al.* (1993), ressaltam que as macrófitas aquáticas tem maior capacidade de propagação e crescimento na água ou em locais com algum nível de umidade apresentando máxima assimilação fotossintética e incremento na biomassa.

Do ponto de vista econômico, por outro lado, essa alta capacidade de desenvolvimento pode influenciar na qualidade e potencial de navegação de alguns corpos d'água. O aumento na concentração de fósforo e nitrogênio cria um ambiente propício para o crescimento excessivo das macrófitas, podendo acelerar o processo de eutrofização dos corpos d'água. Este processo ocorre com maior frequência em represas e lagos, contudo, a criação de barragens, o mal-uso e ocupação do solo e o despejo de esgoto nos rios favorecem o aumento também em rios (LATINI *et al.*, 2016).

Dentre as espécies de macrófitas, algumas se destacam pelo rápido crescimento como *Pistia stratiotes*, *Eichhornia crassipes* e *Salvinia auriculata*, podendo se duplicar em até nove

dias (JUNK e HOWARD-WILLIAMS, 1984). O aguapé (*E. crassipes*) pode aumentar sua biomassa em 15% diariamente, chegando a produzir anualmente até 480 toneladas de biomassa por hectare (ALVES *et al.*, 2003). O crescimento destas espécies é resposta a alta disponibilidade de nutrientes no ambiente e a capacidade de resistência a ambientes secos, sendo que o aumento na produção de biomassa intervém na concentração do pH do ambiente aquático e influencia na dinâmica das comunidades fitoplanctônicas (ESTEVES, 1998; MARÇAL e LOVERDE-OLIVEIRA, 2015).

2.6 FLUXO GÊNICO

O fluxo gênico é considerado a força evolutiva na estruturação das espécies vegetais, pois mantém a diversidade e o endemismo (EDWARDS e WYATT, 1994; JESUS *et al.*, 2001). A manutenção do fluxo pode ser advinda da polinização, da dispersão de sementes e plântulas, contudo a limitação geográfica e fragmentação de habitats são uma barreira a essa dispersão, sendo que espécies com baixa capacidade de distribuição tem maiores chances de sofrer com deriva genética e endogamia (HAMRICK e GODT, 1996; BROQUET e PETIT, 2009).

KRUCKEBERGER e RABINOWITZ (1985) descrevem que a limitação geográfica não afeta diretamente a variabilidade quanto ao tamanho de uma população, aos recursos do habitat e aos eventos históricos aos quais as espécies foram submetidas. Porém, a soma de todos esses fatores acarreta em baixa variabilidade genética e reduz a capacidade temporal das plantas em responderem à variação ambiental (PRIMACK e RODRIGUES, 2001; FRANKHAM, 2008; GEBUREK e KONRAD, 2008). Em planícies de inundação, as mudanças ambientais interferem na estruturação da população, sendo que tal fator reforça a necessidade de conservação *in situ*, pois mantém a diversidade genética em sua ocorrência natural (BRASIL/MMA, 2018).

Alterações na dinâmica do pulso inundação, decorrentes de mudanças climáticas e/ou ambientais, podem afetar todo o ecossistema aquático e, conseqüentemente, interferir no fluxo gênico do corredor ecológico de um rio com lagos laterais, reduzindo a diversidade genética, visto que os corredores ecológicos são essenciais à manutenção e conservação da estrutura genética, migração das populações e dispersão dentro de uma bacia hidrográfica (SANDER *et al.*, 2017; SANDER *et al.*, 2018).

As macrófitas aquáticas são um grupo diverso e abundante em áreas úmidas e podem ser encontradas com frequência em canais de rios, lagos e corixos. A família das Pontederiaceae está entre as mais diversas, com 34 espécies distribuídas em oito gêneros, apresentam flores com coloração diversificada e presença de uma estrutura amarela (mácula) que atrai

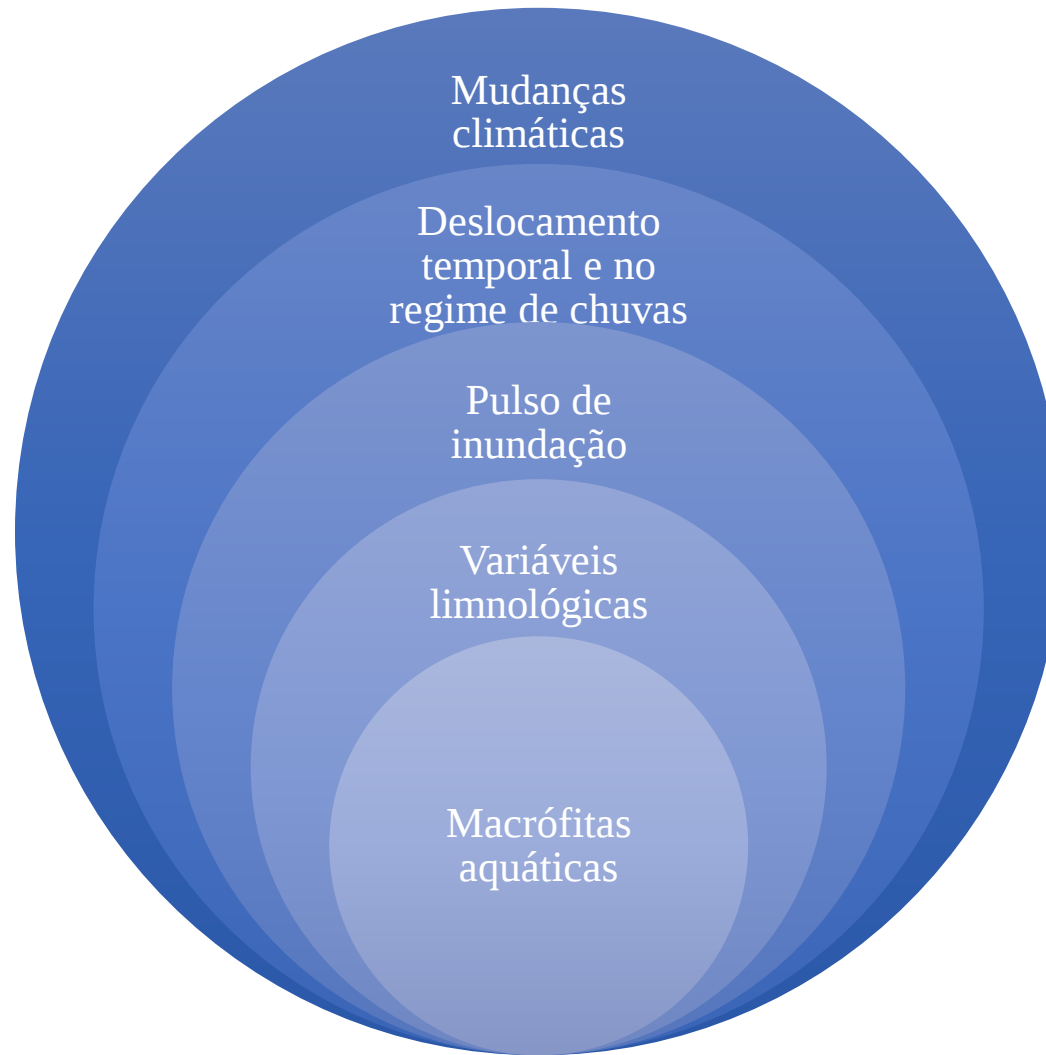
polinizadores dos mais variados táxons (BARRETT, 1985; ALVES DOS SANTOS, 2002). O gênero *Eichhornia* é considerado neotropical e a alta capacidade de adaptação e reprodução, por sementes e clonal, permite que tenha uma ampla propagação ultrapassando algumas barreiras geográficas (POTT e POTT, 2000; ZHANG *et al.*, 2010).

As principais espécies desse gênero, como *Eichhornia crassipes* e *E. azurea*, são similares quanto à estrutura florística, podendo indicar parentesco genético, além de apresentarem polinização cruzada denominada de heterostilia, que é um complexo sistema de auto-incompatibilidade que reduz o número de indivíduos oriundos de reprodução sexuada (RICHARDS e BARRETT, 1987; BIANCHI *et al.*, 2000; ALVES DOS SANTOS e WITTMANN, 2000). *Eichhornia crassipes* é uma espécie de livre flutuação de crescimento por semente e clonal, com uma fase fixa ao sedimento, que apresenta baixa incompatibilidade, contrária a *E. azurea* que é uma planta fixa ao sedimento e apresenta sistema auto-incompatível (BARRETT e FORNO, 1982; CUNHA e FISCHER, 2009).

A complexidade quanto a reprodução, dinâmica, distribuição e composição das macrófitas as torna um interessante grupo para analisar a relação entre a variabilidade genética e a distribuição geográfica. A geografia é um fator que pode limitar a dispersão e propagação de algumas espécies, porém, a resiliência dessas plantas e sua capacidade de superar essas barreiras, especialmente as *Eichhornia*, demonstram que essas podem apresentar alta variabilidade (BARRET e KOHN, 1991; ELLSTRAND e ELAM, 1993).

HIPÓTESE GERAL

- As mudanças climáticas afetam a pluviosidade e esta, o pulso de inundação e os atributos ecológicos das comunidades de macrófitas aquáticas.



1. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABDO, M.S.A.; DA SILVA, C.J. Os setores funcionais do rio Paraguai e a comunidade de macrófitas aquáticas. *In: Paisagem, biodiversidade e cultura*. Orgs.: SANTOS, J.E.; DA SILVA, C.J.; MOSCINI, L.E. São Carlos, RiMa Editora, p. 251-263, 2012.
- ADLER, P.B.; LAUENROTH, W.K. The power of time: spatiotemporal scaling of species diversity. **Ecology Letters**, v. 6, p.749-756, 2003.
- ALVARENGA, S.M.; BRASIL A.E.; PINHEIRO, R.; KUX, H.J.H. Estudo geomorfológico aplicado à Bacia do alto Rio Paraguai e Pantanaís Matogrossenses. **Boletim Técnico Projeto RADAM/ BRASIL**. Série Geomorfologia, Salvador 187: 89–183, 1984.
- ALVES DOS SANTOS, Isabel. Flower-visiting bees and the breakdown of the tristylous breeding system of *Eichhornia azurea* (Swartz) Kunth (Pontederiaceae). **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 77, n. 4, p. 499-507, 2002.
- ALVES DOS SANTOS, I.; WITTMANN, D. Legitimate pollination of the tristylous flowers of *Eichhornia azurea* (Pontederiaceae) by *Ancyloscelis gigas* bees (Anthophoridae, Apoidea). **Plant Systematics and Evolution**, v. 223, n. 3, p. 127-137, 2000.
- ALVES, E. et al. Avaliações fisiológicas e bioquímicas de plantas de aguapé (*Eichhornia crassipes*) cultivadas com níveis excessivos de nutrientes. **Planta Daninha**, v. 21, p. 27-35, 2003.
- ANDERSON, Marti J. et al. Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. **Ecology letters**, v. 14, n. 1, p. 19-28, 2011.
- ANDRADE, Maria Helena da Silva et al. Caracterização limnológica de dois ambientes de área de inundação do rio Paraguai, Pantanal de Mato Grosso do Sul, com ênfase no fenômeno da “decoada”. **Anais**, 2014.
- BARRETT, S.C.H. Floral trimorphism and monomorphism in continental and island populations of *Eichhornia paniculata* (Spreng.) Solms. (Pontederiaceae). **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 25, n. 1, p. 41-60, 1985.
- BARRETT, S.C.H.; FORNO, I.W. Style morph distribution in new world populations of *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms-Laubach (water hyacinth). **Aquatic Botany**, v. 13, p. 299-306, 1982.
- BARRETT, S.C.H.; KOHN, J.R. Genetic and evolutionary consequences of small population size in plants: implications for conservation. *In: Genetics and Conservation of Rare Plants* (eds., Falk D. A., K. E. Holsinger). Oxford University Press. New York, p. 3-30, 1991.
- BEGON, M.; TOWNSEND, C.R; HARPER, J.L. **Ecology: from individuals to ecosystems**. 4th ed. Blackwell Publishing Ltd, 738 p., 2006.
- BIANCHI, M.; VESPRINI, J.; BARRETT, S.C.H. Trimorphic incompatibility in *Eichhornia azurea* (Pontederiaceae). **Sexual Plant Reproduction**, v. 12, n. 4, p. 203-208, 2000.

BRASIL/MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE (MMA). **Recomendação nº 7 do Comitê Nacional de Zonas Úmidas (CNZU) que dispõe sobre a definição de Áreas Úmidas Brasileiras e sobre o Sistema de Classificação destas áreas.** Secretaria de Biodiversidade e Florestas. 2015. Disponível em <http://www.mma.gov.br/areas-protegidas/comit%C3%AA-nacional-de-zonas-%C3%BAmidas#delibera%C3%A7%C3%B5es> Acesso em: 10 setembro 2018.

BRASIL - Ministério do Meio Ambiente – MMA. **Resumo executivo da proposta de criação do mosaico de Unidades de conservação do Pantanal Norte.** Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade – ICMBio. Diretoria de Criação e Manejo de Unidades de Conservação Brasília/DF, 2018. Disponível em https://www.icmbio.gov.br/portal/images/stories/servicos/Consulta_publica/resumo_executivo_mosaico_pantanal.pdf. Acesso em 13 de fevereiro de 2019.

BROQUET, T.; PETIT, E.J. Molecular estimation of dispersal for ecology and population genetics. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 40, p. 193-216, 2009.
CADOTTE, M.W. The new diversity: management gains through insights into the functional diversity of communities. **Journal of Applied Ecology**, vol. 48, no. 5, pp. 1067-1069, 2011.

CALHEIROS, D.F.; FERREIRA, C.J.A. *Alterações limnológicas no Rio Paraguai ("dequada") e o fenômeno natural de mortandade de peixes no Pantanal Mato-Grossense-MS.* EMBRAPA-CPAP, Boletim de Pesquisa, 7, 51p., 1996.

CALHEIROS, D.F.; SEIDL, A.F.; FERREIRA, C.J.A. Participatory research methods in environmental science: local and scientific knowledge of a limnological phenomenon in the Pantanal wetland of Brazil. **Journal of Applied Ecology**, v. 37, n. 4, p. 684-696, 2000.

CAMARGO, A.F.M.; ESTEVES, F.A. Influence of water level variation on biomass and chemical composition of the aquatic macrophyte *Eichhornia azurea* (Kunth) in an oxbow lake of the Rio Mogi-Guaçu (São Paulo, Brazil). **Archiv für Hydrobiologie**, v. 135, n. 3, p. 423-432, 1996.

CASTAÑEDA, C.; GRACIA, F.J.; LUANA, E.; RODRÍGUEZ-OCHOA, R. Edaphic and geomorphic evidences of water level fluctuations in Gallocanta Lake, NE Spain. **Geoderma**, 265–279, 2015.

CATIAN, G.; DA SILVA, D.M.; SÚAREZ, Y.R.; SCREMIN-DIAS, E. Effects of Flood Pulse Dynamics on Functional Diversity of Macrophyte Communities in the Pantanal Wetland. **Wetlands**, 38, 975–991, 2018.

CESCHIN, F.; BINI, L.M.; PADIAL, A.A. Correlates of fish and aquatic macrophyte beta diversity in the Upper Paraná River floodplain. **Hydrobiologia**, v. 805, n. 1, p. 377-389, 2018.

COOK C. D. K.; GUT, B. J.; RIX, E. M.; SCHNELLER, J.; SEITZ, M. **Water plants of the world: a manual for the identification of the genera of freshwater macrophytes.** Netherlands, Springer; 1st edition, 569 p. 1974.

COUTINHO, B.A.; POTT, V.J.; ARRUA, B.A.; AOKI, C.; POTT, A. Ecological succession of aquatic macrophytes on floating meadows in the Pantanal wetland. **Brazilian Journal of Botany**, v. 41, n. 1, p. 65-75, 2017.

- CUNHA, N.L.; FISCHER, E. Breeding system of tristylous *Eichhornia azurea* (Pontederiaceae) in the southern Pantanal, Brazil. **Plant Systematics and Evolution**, v. 280, n. 1, p. 53-58, 2009.
- DA COSTA, A.A.D.; DOS SANTOS GALVANIN, E.A.; DA SILVA NEVES, S.M.A. Análise morfométrica da bacia hidrográfica Paraguai/Jauquara, Mato Grosso-Brasil. **Geosul**, v. 35, n. 74, p. 483-500, 2020.
- DA SILVA, C.J. Nota prévia sobre o significado biológico dos termos usados no Pantanal Matogrossense, “Batume” e “Diquada”. **Revista da Universidade Federal de Mato Grosso**, 4: 30-36., 1984.
- DA SILVA, C.J.; ESTEVES, F.A. Biomass of three macrophytes in the Pantanal of the Mato grosso, Brazil. **International Journal of Ecology and Environmental Sciences**, v. 19, p. 11-23, 1993.
- DA SILVA, C.J.; ESTEVES, F.A. Dinâmica das características limnológicas das Baías Porto de Fora e Acurizal (Pantanal de Mato Grosso) em função da variação do nível da água. In: Esteves, F.A. (ed.) **Oecologia brasiliensis**. Instituto de Biologia UFRJ, Rio de Janeiro. v.1, p.47-60., 1995.
- DA SILVA, C.J. Ecological basis for the management of the Pantanal - Upper Paraguay River Basin. In: Smits, A.J.M., Nienhuis, P.H., Leuven, R.S.E.W. [Eds] **New approaches to river management**, Leiden, Netherlands, Backhuys Publishers, pp. 97-117, 2000.
- DA SILVA, C.J.; SOUZA, K.N.S.; IKEDA-CASTRILLON, S.K.; LOPES, C.R.A.S.; NUNES, J.R.S.; CARNIELLO, M.A. et al. Biodiversity and its drivers and pressures of change in the wetlands of the Upper Paraguay–Guaporé Ecotone, Mato Grosso (Brazil). **Land use policy**, v. 47, p. 163-178, 2015.
- EDWARDS, A.L.; WYATT, R. Population genetics of the rare *Asclepias texana* and its widespread sister species, *A. perennis*. **Systematic Botany**, p. 291-307, 1994.
- ELLSTRAND, N.C.; ELAM, D.R. Population genetic consequences of small population size: implication for plant conservation. **Annual Review of Ecological Systematics**, 24: 217 – 242, 1993.
- ESTEVES, F.A. *Fundamentos de Limnologia*. Interciência, Rio de Janeiro. 2ª ed. 602p., 1998.
- FANTIN-CRUZ, I.; GIRARD, P.; ZEILHOFER, P.; COLLISCHONN, W.; CUNHA, C.N.D. Unidades fitofisionômicas em mesoescala no Pantanal Norte e suas relações com a geomorfologia. **Biota Neotropica**, v. 10, p. 31-38, 2010.
- FAVA, W.S.; GOMES, V.G.N. “Back-to-bud” strategy in *Nymphaea amazonum* (Nymphaeaceae): A protogynous macrophyte of the Pantanal wetlands. **Aquatic botany**, v. 140, p. 1-3, 2017.
- FLYNN, D.F.B.; MIROTECHNICK, N.; JAIN, M.; PALMER, M.I.; NAEEM, S. Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity-ecosystem function relationships. **Ecology**, 92:1573-1581, 2011.

- FRANKHAN, R.; BALLOU, J.D.; BRISCOE, D.A.; MCLNNES, K.H. *Fundamentos de Genética da Conservação*. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 280p, 2008.
- FROTA, A.V.B.; VITORINO, B.D.; DA SILVA, C.J.; IKEDA-CASTRILLON, S.K.; NUNES, J.R.D.A.S. Bird community structure in macrohabitats of the aquatic-terrestrial transition zone in the Pantanal wetland, Brazil. **Oecologia Australis**, 2019.
- FU, H.; ZHONG, J.; YUAN, G.; XIE, P.; GUO, L.; ZHANG, X.; XU, J.; LI, Z.; LI, W.; ZHANG, M.; CAO, T.; NI, L. Trait-based community assembly of aquatic macrophytes along a water depth gradient in a freshwater lake. **Freshwater Biology**, 59:2462–2471, 2014.
- FURCH, K.; JUNK, W.J. Nutrient dynamics of submersed decomposing Amazonian herbaceous plant species *Paspalum fasciculatum* and *Echinochloa polystachya*. **Revue d'hydrobiologie tropicale**, v. 25, n. 2, p. 75-85, 1992.
- GALDINO, S.; VIEIRA, L. M.; PELLEGRIN. *Impactos Ambientais e Socioeconômicos na Bacia do Rio Taquari – Pantanal*. Corumbá: Embrapa Pantanal, 356 p., 2006.
- GEBUREK, T.; KONRAD, H. Why the conservation of forest genetic resources has not worked. **Conserv Biol**, 22(2), p.267-274, 2008.
- GIRARD, P., FANTIN-CRUZ, I., OLIVEIRA, S.M.L. & HAMILTON, S.K. Small-scale spatial variation of inundation dynamics in a floodplain of the Pantanal (Brazil). **Hydrobiologia**, 638(1), p. 223-233, 2010.
- GOPAL, B.; JUNK, W.J.; DAVIS, J.A. *Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation*. Backhuys Publishers, Leiden. The Netherlands. Vol. 1 e 2, 2000.
- GURNELL, A. Plants as river system engineers. **Earth Surface Processes and Landforms**, 39(1), 4–25, 2014.
- HAMILTON, S.K.; SIPPEL, S.J.; CALHEIROS, D.F.; MELACK, J.M. An anoxic event and other biogeochemical effects of the Pantanal wetland on the Paraguay River. **Limnology and Oceanography**. 42(2):257-272. 1997.
- HAMRICK, J.L.; GODT, J.W. **Conservation genetics of endemic plant species**. In: Conservation genetics: case histories from nature. Eds., AVISE, J.C.; HAMRICK, J.L. Chapman and Hall. New York, pp. 281– 304, 1996.
- HARRIS, M.B.; TOMAS, W.; MOURÃO, G.; DA SILVA, C.J.; GUIMARÃES, E.; SONODA, F.; FACHIM, E. Safeguarding the Pantanal Wetlands: Threats and Conservation Initiatives. **Conservation Biology**, p. 714–720, v. 19, n. 3, 2005.
- HIGGINS, C.L. Patterns of functional and taxonomic organization of stream fishes: inferences based on α , β , and γ diversities. **Ecography**, 33, 678-687, 2010.
- HOEINGHAUS, D.J.; WINEMILLER, K.O.; BIRNBAUM, J.S. Local and regional determinants of stream fish assemblage structure: Inferences based on taxonomic vs. functional groups. **Journal Biogeography**, 34:324–338, 2007.
- HOOPER, D.U.; CHAPIN III, F.S.; EWEL, J.J.; HECTOR, A.; INCHAUSTI, P.; LAVOREL, S.; LAWTON, J.H.; LODGE, D.M.; LOREAU, M.; NAEEM, S.; SCHMID, B.; SETALA, H.;

SYMSTAD, A.J.; VANDERMEER, J.; WARDLE, D.A. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. **Ecol Monogr**, 75:3–35, 2005.

INTERNATIONAL BIOLOGICAL PROGRAMME (IBP). **Methods for Estimating the Primary Production of forests (Handbook nº12)**. Mariylebone Road, London NW1 Blackweel Scientific Publications. Oxford and Edinburgh (1º Ed.). 1967. Disponível em <https://pdfs.semanticscholar.org/7849/e5503a84a21cdfd419d4bb2ba008da728de5.pdf> Acesso em 20 de março de 2019.

IRIGARAY, C.T.J.H.; DA SILVA, C.J.; DA CUNHA, C.N.; CALHEIROS, D.F. GIRARD, P.; JUNK, W.J. Contribuição técnico-científica ao aprimoramento do marco regulatório visando à proteção do Pantanal Mato-grossense In: **Pantanal Legal: A Tutela jurídica das áreas úmidas e do Pantanal Mato-grossense**. Orgs.: IRIGARAY, C.T.J.H.; BRAUN, A.; IRIGARAY, M. Cuiabá-MT: EdUFMT, Carlini & Caniato Editorial, pp. 127-151, 2017.

ISELL, F.; CALCAGNO, V.; HECTOR, A.; CONNOLLY, J.; HARPOLE, W.S.; REICH, P.B.; SCHERER-LORENZEN, M.; SCHMID, B.; TILMAN, D.; VAN RUIJVEN, J.; WEIGELT, A.; WILSEY, B.J.; ZAVALA, E.S.; LOREAU, M. High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. **Nature**, 477(7363), 199–202, 2011.

JAMES, E.S.; JORDAN, R.; GRIFFIN, P.C. Spatial genetic analysis of two polyploid macrophytes reveals high connectivity in a modified wetland. **Freshwater Biology**, v. 58, p. 2102–2113, 2013.

JESUS, F.F.; SOLFERINI, V.N.; SEMIR, J.; PRADO, P.I. Local genetic differentiation in *Proteopsis argentea* (Asteraceae), a perennial herb endemic in Brazil. **Plant Systematics and Evolution**, 226 (1-2), p.59–68, 2001.

JUNK, W. J.; HOWARD-WILLIAMS, C. **Ecology of aquatic macrophytes in Amazonia**. In: The Amazon. Springer, Dordrecht, p. 269-293, 1984.

JUNK, W. J.; BAYLEY, P. B.; SPARKS, R. E. The flood pulse concept in river floodplain systems. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, Canadá, v. 106, p. 110-127, 1989.

JUNK, W.J.; DA SILVA, C.J. O “conceito do pulso de inundação” e suas implicações para o Pantanal de Mato Grosso. In: **Anais do II Simpósio sobre Recursos Naturais e Sócioeconômicos do Pantanal. Manejo e Conservação**. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA), Corumbá. p.17-28, 1999.

JUNK, W.J.; PIEDADE, M.T.F. Herbaceous plants of the Amazon floodplain near Manaus: Species diversity and adaptations to the flood pulse. **Amazoniana**, 12(3/4): 467-484, 1993.

JUNK, W.J.; PIEDADE, M.T.F. **Plant life in the floodplain with special reference to herbaceous plants**. In: JUNK, W.J. (Ed.) The Central Amazon Floodplain. Springer-Verlag, New York 126, 1997.

JUNK, W.J.; DA SILVA, C.J.; NUNES DA CUNHA, C.; WANTZEN, K.M. *The Pantanal: ecology, biodiversity and sustainable management of a large neotropical seasonal wetland*. Pensoft Publishers, 870 p., 2011.

JUNK, W.J.; PIEDADE, M.T.F.; SCHÖNGART, J.; WITTMANN, F. A classification of major natural habitats of Amazonian white-water river floodplains (várzeas). **Wetlands Ecology and Management**, v. 20, p. 461-475, 2012.

JUNK, W. J.; NUNES DA CUNHA, C.; PIEDADE, M.T.F.; LOURIVAL, R.; WITTMANN, F.; KANDUS, P.; et al. Brazilian wetlands: their definition, delineation, and classification for research, sustainable management, and protection. **Aquatic Conservation** (Print), v. 24, p. 5-22, 2014.

JUNK, W.J.; PIEDADE, M.T.F.; LOURIVAL, R.; WITTMANN, F.; KANDUS, P.; LACERDA, L.D. et al. Classificação e Delineamento das Áreas Úmidas Brasileiras e de seus Macrohabitats. Parte I: Definição e Classificação das Áreas Úmidas (AUs) brasileiras: Base Científica para uma Nova Política de Proteção e Manejo Sustentável. In: CUNHA, C. N.; PIEDADE, M.T.F.; JUNK, W.J. **Classificação e delineamento das áreas úmidas brasileiras e de seus macrohabitats**. Cuiabá: EdUFMT, 2015. 165 p.

JUNK, W.J. Ecoturismo: uma opção de manejo sustentável para o Pantanal? In: **Pantanal Legal: A Tutela jurídica das áreas úmidas e do Pantanal Mato-grossense**. Orgs.: IRIGARAY, C.T.J.H.; BRAUN, A.; IRIGARAY, M. Cuiabá-MT: EdUFMT, Carlini & Caniato Editorial, pp. 11-25, 2017.

JUNK, W.J.; WITTMANN, F.; SCHÖNGART, J.; PIEDADE, M.T.F.; DA CUNHA, C.N. **Large Rivers and their Floodplains: Structures, Functions, Evolutionary Traits and Management with Special Reference to the Brazilian Rivers**. In: *Introducing Large Rivers*. First Edition, John Wiley & Sons Ltd. 55-101 p., 2020.

KEDDY, P.A.; FRASER, L.H.; SOLOMESHCH, A.I.; JUNK, W.J.; CAMPBELL, D.; ARROYO, T.K.; ALHO, C.J.R. Wet and Wonderful: The World's Largest Wetlands Are Conservation Priorities. **BioScience**, Washington, DC: v. 59, n. 1, p. 39-51, 2009.

KRUCKEBERGER, A.R.; RABINOWITZ, D. Biological aspects of endemism in higher plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 16: 447-479, 1985.

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

LATINI, A.O.; RESENDE, D.C.; POMBO, V.B.; CORADIN, L. (Org.). *Espécies exóticas invasoras de águas continentais no Brasil*. Brasília: MMA. Série Biodiversidade. n. 39 791p., 2016.

LÁZARO, W.L.; OLIVEIRA JUNIOR, E.S.; DA SILVA, C.J.; CASTRILLON, S.K.I.; MUNIZ, C.C. Climate change reflected in one of the largest wetlands in the world: an overview of the Northern Pantanal water regime. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 32, e104, 2020.

LEIMU, R.; MUTIKAINEN, P., KORICHEVA, J.; FISCHER, M. How general are positive relationships between plant population size, fitness and genetic variation? **Journal of Ecology**, v. 94, p. 942–952, 2006.

LOPES, S.M.; ARRUDA, N.M.B.; FEDALTO, G. **Caracterização limnológica do rio Pitanguí, na região da PCH São Jorge, por meio da análise de agrupamentos**. In: XXII Simpósio Brasileiro de Recursos Hídricos. Florianópolis/SC, 1-8p., 2017.

LOVERDE-OLIVEIRA, S.M.; CARDOSO, S.J.; CRUZ, I.F. **The importance of spatial and local environmental factors to structuring phytoplankton community in the floodplain lakes of Cuiabá River (Northern Pantanal, Brazil)**. In: Enner Herenio Alcantara. (Org.). *Floodplains Environmental Management Restoration and Ecological Implications*. 1ed. New York: Nova Science Publishers, 247p, 2013.

MAGEE, T.K.; KENTULA, M.E. Response of wetland plants to hydrologic conditions. **Wetlands Ecology and Management**, v.13, p.163–181, 2005.

MARCHESE, M.R.; WANTZEN, K.M.; DRAGO, I.E. Benthic invertebrate assemblages and species diversity patterns of the Upper Paraguay River. **River Research and Applications**. vol. 21, no. 5, p. 485-499, 2005.

MARÇAL, S. F.; CALLIL, C. T. Structure of invertebrates community associated with *Eichhornia crassipes* Mart. (Solms-Laubach) after the introduction of *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Bivalvia, Mytilidae) in the Upper Paraguay River, MT, Brazil. **Acta Limnologica Brasiliensia**, vol. 20, no. 4, p. 359-371, 2008.

MARÇAL, S.F.; LOVERDE-OLIVEIRA, S.M. Phytoplankton in Coqueiro lake (Pantanal de Poconé, Mato Grosso, Brazil). **Revista Biotemas**, 28 (2): 9-25, 2015.

MENEZES, C.F.S.; ESTEVES, F.A.; ANÉSIO, A.M. Influência da variação artificial do nível d'água da represa do Lobo (SP) sobre a biomassa e produtividade de *Nymphoides indica* (L.) Kuntze e *Pontederia cordata* L. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 6, p. 163-172. 1993.

MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT - MEA. **Ecosystem and human well-being: wetlands and water synthesis**. Washington: World Resources Institute, 2005. Disponível em <https://www.millenniumassessment.org/documents/document.446.aspx.pdf>. Acesso em fevereiro de 2019.

MINSHALL, G.W. **Aquatic insect-substratum relationships**. In: Resh V.H, Rosenberg, D.M, editors. *The ecology of aquatic insects*. New York (NY): Praeger Publishers, p. 358–400, 1984.

MITSCH, W.J. & GROSSELINK, J.G. *Wetlands*. John Wiley & Sons, 582p, 2007.

NAEEM, S.; DUFFY, J.E.; ZAVALA, E. The functions of biological diversity in an age of extinction. **Science**, 336(6087): 1401-1406, 2012.

NEIFF, J.J., IRIONDO, M.H.; CARIGNAN, R. **Large Tropical South American Wetlands: an overview**. In: Proceedings of the International Workshop on the Ecology and Management of Aquatic-Terrestrial Ecotones, p. 156-165, 1994.

NEIFF, J.J.; POI DE NEIFF, A.S.G. **Connectivity processes as a basis for the management of aquatic plants**. In: THOMAZ, S.M.; BINI, L.M. (Ed.). *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas*. Maringá: EDUEM, p. 39-58, 2003.

NUNES, J.R.S; DA SILVA, C.J. Variáveis limnológicas sob estandes de *Eichhornia crassipes* (Mart) Solms, no sistema de baías Chacororé-Sinhá Mariana, Pantanal de Mato Grosso. **UNICIÊNCIAS**, v.9, 2005.

OLIVEIRA, M.S.; BOURLEGAT, C.A. Estrada-Parque Pantanal e comunidades locais na potencialização do turismo e do desenvolvimento sustentável. *Revista Brasileira de Ecoturismo*, São Paulo, v.12, n.5, nov2019-jan, pp.702-717, 2020.

PADIAL, A.A.; THOMAZ, S.M. Effects of structural heterogeneity by the floating macrophyte *Eichhornia azurea* on the predation efficiency and habitat use of the small Neotropical fish *Moenkhausia sanctaefilomenae*. **Hydrobiologia**, 624, 161-170, 2009.

PAINS DA SILVA, H.; PETRY, A.C.; DA SILVA, C.J. Fish communities of the Pantanal wetland in Brazil: evaluating the effects of the upper Paraguay River flood pulse on baía Caíçara fish fauna. **Aquatic Ecology**. v. 44, p. 275–288, 2010.

PENHA, J.M.F.; SILVA, C.J.; BIANCHINI-JUNIOR, I. Productivity of the aquatic macrophyte *Pontederia lanceolata* Nutt. (Pontederiaceae) on floodplains of the Pantanal Mato-Grossense, Brazil. **Wetlands Ecology and Management**. 7:155-163, 1999.

PETCHEY, O.L.; GASTON, K.J. Extinction and the loss of functional diversity. **The Royal Society**, v. 269, p. 1721-1727, 2002.

PIEIDADE, M.T.F.; FERREIRA, C.S.; FRANCO, A. Estrategias reprodutivas de la vegetación y sus respuestas al pulso de la inundación en las zonas inundables de la Amazonía Central. **Ecosistemas** (Madrid. Internet), v. 19, p. 1-4, 2010.

PIEIDADE, M.T.F.; LOPES, A.; DEMARCHI, L.O.; WITTMANN, F.; SCHÖNGART, J.; JUNK, W.; CRUZ, J. *Guia de Campo de Herbáceas Aquáticas: várzea amazônica*. 1. ed. INPA. 299p, 2018.

PIERINI, S.A.; THOMAZ, S.M. Effects of inorganic carbon source on photosynthetic rates of *Egeria najas* Planchon and *Egeria densa* Planchon (Hydrocharitaceae). **Acta bot. bras.** 18(3): 629-641, 2004.

POTT, V.J.; POTT, A. Checklist das macrófitas aquáticas do Pantanal, Brasil. **Acta Botânica Brasilica**. v.11, n.2, p.215-227, 1997.

POTT, V.J.; POTT, A. **Plantas aquáticas do Pantanal**. Brasília: Embrapa, 404 p, 2000.

PRIMACK, R. B.; RODRIGUES, E. *Biologia da conservação*. Londrina: Planta, 327p, 2001.

REBELLATO, L.; NUNES DA CUNHA, C. Efeito do “fluxo sazonal mínimo da inundação” sobre a composição e estrutura de um campo inundável no Pantanal de Poconé, MT, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 19, n. 4, p. 789–799, 2005.

REBELLATO, L.; CÁTIA NUNES DA CUNHA, C.N.; FIGUEIRA, J.E.C. Respostas da comunidade herbácea ao pulso de inundação no Pantanal de Poconé, Mato Grosso. **Oecologia Australis**, 16(4): 797-818, 2012.

RICHARDS, J.H.; BARRETT, S.C.H. Development of tristily in ***Pontederia cordata*** (Pontederiaceae). I. Mature floral structure and patterns of relative growth of reproductive organs. **American journal of botany**, v. 74, n. 12, p. 1831-1841, 1987.

RODELLA, R.A.; COSTA, N.V.; COSTA, L.D.N.C.; MARTINS, D. Diferenciação entre *Egeria densa* e *Egeria najas* pelos caracteres anatômicos foliares. **Planta Daninha**, Viçosa, v. 24, n. 2, p. 211-220, 2006.

ROSS, J.L.S.; SANTOS, L.M. **Geomorfologia**. In: BRASIL. Ministério das Minas e Energia. Secretaria Geral. Projeto RADAMBRASIL. Folha SD. 21 – Cuiabá: Geologia, Geomorfologia, Pedologia, Vegetação e Uso potencial da terra. Rio de Janeiro, p. 193 – 256, 1982.

SAND-JENSEN, K. Influence of submerged macrophytes on sediment composition and near-bed flow in lowland streams. **Freshwater Biology**, 39, 663–679, 1998.

SANDER, N.L.; TIAGO, A.V.; ARRUDA, J.C.; CARNIELLO, M.A.; SILVA, M.T.P.; ROSSI, A.A.B.; DA SILVA, C.J. Diversidade genética e estrutura populacional de *Mauritia flexuosa* L. f. no Cerrado e no Pantanal. **Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi. Cienc. Nat.**, Belém, v. 12, n. 2, p. 209-219, 2017.

SANDER, N.L.; PÉREZ-ZAVALA, F.; DA SILVA, C.J.; ARRUDA, J.C.; SILVA, M.T.P.; BARELLI, M.A.A.; ROSSI, A.A.B.; VIANA, A.P.; BOECHAT, M.S.B.; BACON, C.D.; CIBRIÁN-JARAMILLO, A. Rivers shape population genetic structure in *Mauritia flexuosa* (Arecaceae). **Ecology and Evolution**, v. 8, p. 6589–6598, 2018.

SCHNEIDER, B.; CUNHA, E.R.; MARCHESE, M.; THOMAZ, S.M. Associations between macrophyte life forms and environmental and morphometric factors in a large sub-tropical floodplain. **Front. Plant Sci.** 9, 195, 2018.

SCOTT, D.A.; JONES, T.A. Classification and inventory of wetlands: a global overview. **Vegetatio**, v. 118(1-2), p. 3-16, 1995.

SIOLI, H. **The Amazon and its main affluents: Hydrography, morphology of the river courses, and river types**. In: The Amazon limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands. p. 127-165, 1984.

SILVA, J.S.V.; ABDON, M.M. Delimitação do Pantanal brasileiro e suas sub-regiões. **Pesq Agropec Bras**, 33:1703–1711, 1998.

SILVA, A.C.C.; FANTIN-CRUZ, I.; LIMA, Z.M.; FIGUEIREDO, D.M. Cumulative changes in water quality caused by six cascading hydroelectric dams on the Jauru River, tributary of the Pantanal floodplain. **Revista Brasileira de Recursos Hídricos (RBRH)**, Porto Alegre, v. 24, e18, p.1-12, 2019.

SOCOLAR, J.B.; GILROY, J.J.; KUNIN, W.E.; EDWARDS, D.P. How should beta-diversity inform biodiversity conservation?. **Trends in ecology & evolution**, v. 31, n. 1, p. 67-80, 2016.

THOMAZ, S.M.; PAGIORO, T.A.; BINI, L.M.; SOUZA, D.C. **Macrófitas aquáticas da planície de inundação do Alto Rio Paraná: listagem de espécies e padrões de diversidade em ampla escala**. In Relatório Peld/CNPq/Nupelia, Maringá, p.187-191, 2002.

THOMAZ, S.M.; BINI, L.M.; PAGIORO, T.A.; MURPHY, K.J.; SANTOS, A.M.; SOUZA, D.C. **Aquatic macrophytes: diversity, biomass and decomposition**. In: THOMAZ, S.M.; AGOSTINHO, A.A.; HAHN, N.S. (eds). The Upper Parana River and its floodplain: Physical aspects, ecology and conservation. Backhuys Publishers, Leiden, 331–352, 2004.

THOMAZ, S.M.; BINI, L.M.; BOZELLI, R.L. Floodsincrease similarity among aquatic habitats in river-floodplainsystems. *Hydrobiologia*, 579: 1–13, 2007.

THOMAZ, S.M.; DIBBLE, E.D.; EVANGELISTA, L.R.; HIGUTI, J.; BINI, L.M. Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. **Freshwater Biology**, v. 53, p. 358-367, 2008.

THOMAZ, S.M.; CARVALHO, P.; PADIAL, A.A.; KOBAYASHI, J.T. Temporal and spatial patterns of aquatic macrophyte diversity in the Upper Paraná River floodplain. *Braz. J. Biol.*, 69(2, Suppl.), p. 617-625, 2009.

THOMAZ, S.M.; CUNHA, E.R.D. The role of macrophytes in habitat structuring in aquatic ecosystems: methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages composition and biodiversity. **Acta Limnologica Brasiliensia**, 22(2), 2010.

VIOLLE, C.; NAVAS, M.; VILE, D.; KAZAKOU, E.; FORTUNEL, C.; HUMMEL, I.; GARNIER, E. Let the concept of trait be functional! **Oikos**, 116, 882-892, 2007.

WANTZEN, K.M.; DRAGO, E.C.; DA SILVA, C.J. Aquatic habitats of the Upper Paraguay river-floodplain-system and parts of the Pantanal (Brazil). **Ecohydrology Hydrobiology**. v.5, pp. 107-126, 2005.

WARD, J.V.; TOCKNER, K.; SCHIEMER, F. Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity. **Regul. Rivers: Res. Mgmt.** 15, 125–139, 1999.

WEANER, J. E.; CLEMENTS, F. E. *Plant Ecology*. Mc. Graw Hill, New York. 1938.

WITTMANN, F.; SCHOENGART, J.; BRITO, J.M.; OLIVEIRA-WITTMANN, A.; GUILLAMENT, J.L.; PIEDADE, M.T.F.; PAROLIN, P.; JUNK, W.J. *Manual de árvores da várzea da Amazônia Central: taxonomia, ecologia e uso*. Manaus, Editora INPA, 298p, 2010.

ZHANG, Y.; ZHANG, D.; BARRETT, S.C.H. Genetic uniformity characterizes the invasive spread of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*), a clonal aquatic plant. **Molecular Ecology**, 19, 1774–1786, 2010.

Capítulo I. Diversidade espaço temporal de macrófitas aquáticas em baías com conectividade hidrológica lateral no rio Paraguai entre a cidade de Cáceres e a Estação Ecológica de Taiamã, Pantanal Mato-Grossense

Long-term analysis of aquatic macrophyte diversity and structure in the Paraguay River Ecological Corridor, Brazilian Pantanal Wetland

Link de acesso: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304377022000122>
DOI: <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2022.103500>

ABSTRACT

Spatial and temporal variation in limnological variables, as well as local changes in the hydrological pattern, may affect inundation hydrology and alter biotic interactions and functional diversity of aquatic macrophyte communities in the Pantanal. The objectives of this research in the floodplain along the Paraguay River were to: 1) examine changes in the diversity of aquatic macrophyte communities over a ten-year period based on surveys taken in 2008 and 2018; and 2) evaluate the possible indirect relation of changes in rainfall patterns, which in turn affect lateral hydrological connectivity and limnological variables that directly affect the composition and productivity of the aquatic macrophyte community. Comparison of data taken in 2008 and 2018 revealed a change in the timing and a reduction in the number of rainy days. These changes in rainfall patterns coincided with limnological changes, including increases in transparency, pH, dissolved oxygen, ammonium, nitrate, total nitrogen, orthophosphate, and total phosphorus, as well as decreases in water temperature and connectivity. Species richness of aquatic macrophyte communities in three ecological zones of the Paraguay River floodplain increased between 2008 and 2018, with increases in emergent grasses, emergent non-grasses, and amphibious life forms, showing a trend that favors species that are more adapted to drought conditions. The seasonal pattern of inundation and desiccation, as well as dissolved oxygen and temperature, were correlated with macrophytes communities variations. The colonization and expansion of rooted emergent macrophytes over this period could be a response to local anthropogenic activities, hydrological trends, or may reflect interannual rainfall variability.

Keywords – tropical limnology, functional diversity, temporal variation, diversity patterns, water surface reduction, flood pulse.

1. INTRODUCTION

Wetlands are among the most productive ecosystems in the world, supporting 10% of the global biodiversity and covering a wide range of hydrological characteristics (Mitsch and Gosselink, 2015; Darwall et al., 2018). Despite their importance, is well

known that human activities have profoundly altered wetlands in many parts of the world. These anthropogenic alterations often entail changes in the quality and quantity of water, as well as seasonal patterns of inundation (Mahmoudi et al., 2010; Marengo et al., 2021).

In Brazil, Junk et al. (2014) reported that wetlands cover 20% of the country, including the extensive Amazon and the Pantanal floodplains, with specific flood pulse patterns that vary greatly in timing, duration, and amplitude. The Pantanal is one of the world's largest seasonally inundated floodplain wetlands (Hamilton et al., 2002). Lying within the watershed of the upper Paraguay River, the Pantanal is a vast complex of rivers, floodplain lakes, and seasonally inundated lands, with 80% of its total area of ~160,000 km² within the states of Mato Grosso and Mato Grosso do Sul, in Brazil (Da Silva and Girard, 2004; Brasil, 2020). The Paraguay River is the principal river that flows through and drains the Pantanal; together with its tributaries, it regulates the flood regime in adjacent floodplains (Da Silva, 2000; Fantin-Cruz et al., 2020).

The seasonal flood pulse is the primary driver that regulates the structure and function of the ecosystems of the Pantanal region (Da Silva and Esteves, 1993). A floodplain land that is subject to seasonal inundation and desiccation is known as the Aquatic-Terrestrial Transition Zone (ATTZ), which functions as an important ecological corridor and enhances the biodiversity of the floodplain ecosystem (Junk et al., 1989; Roberto et al., 2009; Kennedy and Turner, 2011; Quintela et al., 2019). The ATTZ along the margins of rivers and floodplain lakes commonly supports extensive stands of aquatic macrophytes, and these stands play important functions in the floodplain ecosystem, for example, by providing food and habitat for diverse organisms, retaining sediments, and mediating biogeochemical cycles (Pains da Silva et al., 2010; Ávila et al., 2019).

Globally, there are 3,457 species of aquatic macrophytes distributed in 93 families, occurring in freshwater and marine environments (Murphy et al., 2019). In the Brazilian Pantanal, 280 species in 56 families have been recorded, with variable growth forms and life history strategies depending on the hydrological regimes in which they occur (Pott et al., 2011). The macrophytes morphophysiology and high ecological plasticity make them capable of inhabiting environments with different chemical and physical characteristics, such as nutrient concentration, water pH, dissolved oxygen, electrical conductivity, temperature, luminosity, flow, water level fluctuation, and lateral hydrological connectivity (Da Silva and Esteves, 1995; Esteves, 2011).

The seasonal dynamics of the flood pulse affect the diversity of macrophytes associated with floodplain lakes. During the period of retraction of water levels after the

wet season, the shifting location of the land-water boundary of the ATTZ is, in fact, a “moving littoral zone” (Junk et al., 2020). The seasonal reduction in the extent of the flooded area and the depth of remaining standing water affect primary production, plant cover, and limnological variables, resulting in a local ecological succession from more aquatic to more terrestrial plant communities (Junk and Piedade, 1993; Lo et al., 2017). The high species richness and diversity of floodplain plant communities, as in ecosystems in general, are a function of spatial variability, temporal fluctuations, environmental heterogeneity, and colonization processes (Agostinho et al., 2009; Heino et al., 2015; Leibold and Chase, 2017; Schneider et al., 2019; Fernández-Aláez et al., 2020; Alahuhta et al., 2021).

During the rainy season, precipitation increases the transport of nutrients, to the water and benefits the establishment, composition, flowering and fruiting of aquatic macrophytes (Esteves, 2011; Campos et al. 2012; Aoki et al., 2017; Simão et al., 2021). In the Pantanal, although there is a no clear pattern, precipitation and temperature can be correlated with the flowering of emerging and amphibious species (Freitas et al., 2013; Catian et al., 2019). During the rainy season, the greater nutrients concentration in water, higher radiation and pollination processes can favor the flowering and fruiting of aquatic plants (Morellato and Leitão-Filho, 1992; Simão et al., 2021).

The ecosystem services offered by aquatic macrophytes can be associated with seasonality and rainfall patterns and, thus, be affected by climate changes in the Pantanal. According to some models proposed by Marengo et al. (2016), the reduction in the volume of rain and the increase in temperature has a direct impact on the flood pulse in the Paraguay River. In 2019, the reduced transport of hot and humid air from the Amazon to the Pantanal caused a strong reduction in precipitation in the region, generating impacts on the hydrology of the Paraguay River and intensifying wildfires in the region (Marengo et al., 2021; Silgueiro et al., 2021; Menezes et al., 2022).

An understanding of the controls on the biodiversity of floodplain macrophyte communities requires knowledge of the species pool, as well as functional characteristics and life histories of each species, and how individual species respond to environmental variation (Adler and Lauenroth, 2003; Dussalt, 2019). On a local scale, it is essential to consider the composition and distribution of the species, and to identify how those characteristics may be affected by local, regional and historical environmental factors, including biotic interactions (Alahuhta et al., 2018). The concept of functional diversity

provides a framework for analysis of how complex communities respond to environmental factors (Fu et al., 2014; Catian et al., 2018).

Aquatic macrophytes communities respond to the spatiotemporal environmental gradient of the flood pulse, and can indicate the variables that respond to an environmental change through their structure, diversity and organization. The objectives of this research in the floodplain along the Paraguay River were to: 1) examine changes in the diversity of aquatic macrophyte communities over a ten-year period based on surveys taken in 2008 and 2018; and 2) correlating the changes in rainfall patterns, which in turn affect lateral hydrological connectivity and limnological variables that directly affect the aquatic macrophyte community composition.

2. METHODS

2.1 Study area

This study was carried out in four hydrological phases (dry season, rising water, flood and falling water) during 2008 and 2018. Macrophytes were surveyed in nine floodplain lakes with variable degrees of lateral hydrological connectivity distributed along a 155-km reach of the Paraguay River, between the coordinates 16°10'S, 57°47'W and 16°42'S, 57°45'W. The Paraguay River and the adjacent floodplain in this reach include four functional sectors, classified according to their hydrogeomorphological characteristics, in the meandering floodplain sector; straight sector; transition sector and fluvio-lacustrine sector (Wantzen et al., 2005).

The meandering channel zone (sector) includes the Retiro Velho (RV) and Simão Nunes (SN) lakes, on the left descending bank, and the Toma Vara (TV) lake, on the right bank. The Straight channel zone (sector) passes along a range of hills (*morros*) and includes the Canto Grande (CG) and Boca do Natalino (BN) lakes, on the left bank, and the Jauru Velho (JV) lake, on the right bank. The transitional channel zone (sector), which contains meanders of lower sinuosity, includes the Pacas (DP) and Morros (LM) lakes, on the right bank, and the Morrinhos (LMO) lake, on the left bank. The lateral connectivity of the floodplain lakes with the river varied: 1) directly connected at the highest water levels (Retiro Velho, Toma Vara); 2) directly connected all year (Simão Nunes, Canto Grande, Boca do Natalino); and 3) indirectly connected all year by narrow tie channels, locally known as *corixos* (Jauru Velho, das Pacas, Morrinhos, Morros (Figure 1).

The climate of the region is humid tropical (Köppen type Awa), with a mean annual temperature of 26°C, reaching 28°C. The mean annual rainfall is 1,335 mm, with most rain falling between October and March (Neves et al., 2011). Seasonal variation of rainfall in the upland and floodplain portions of the watershed, together with the attenuation of hydrological variability by extensive floodplains, results in a monomodal flood pulse of low amplitude along the Paraguay River axis (Da Silva and Esteves, 1995; Junk and Da Silva, 1999; Da Silva and Girard, 2004; Nogueira et al., 2011).

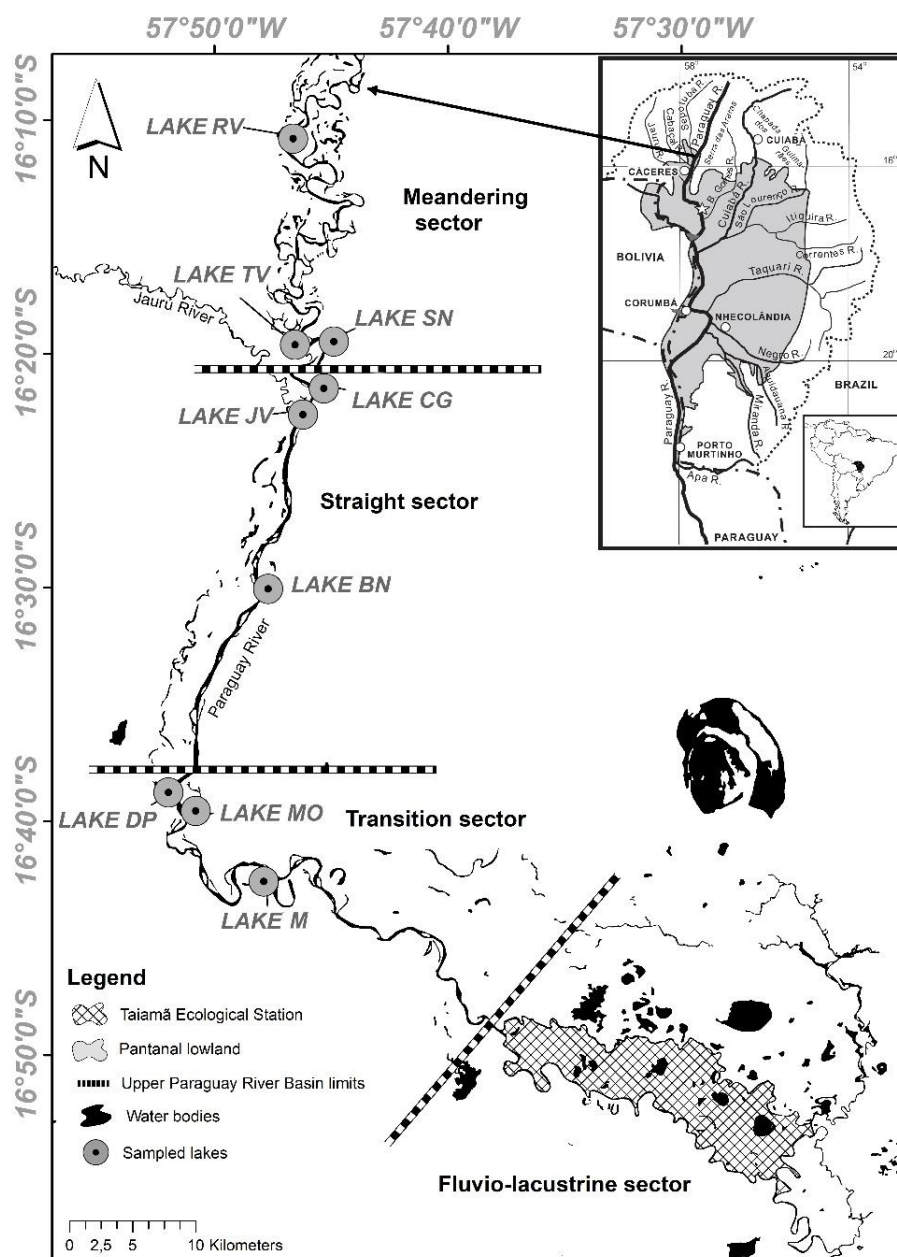


Fig. 1. Study area along the Paraguay River corridor in the Pantanal (municipality of Cáceres).

2.2 Data collection

Hydrological data (rainfall, water levels, and discharge) between the years 2000 and 2019 for a station along the Paraguay River, upstream of the study area (Cáceres DNPVN 01657003 and 66070004), were obtained from the Brazilian National Water Agency's Hidroweb - Sistema Nacional de Informações sobre Recursos Hídricos da Agência Nacional de Águas (ANA, 2019). Limnological variables were collected in the four hydrological phases each year, (at the same time as macrophyte surveys) including water temperature, pH, oxygen, turbidity, and conductivity, were measured using a multi-parameter checker (Horiba U-50) placed on the surface of the water column (20-cm depth) within stands of aquatic macrophytes, as well as at a point in the central region outside of the macrophytes stands of the lake. Measurements the water transparency (Secchi disk) and depth (sonar) were performed along the edge of the macrophytes stands.

For the nutrient analysis, water samples (300mL) were collected outside the aquatic macrophyte bank. The nutrients analyzed were ammonium, nitrate, orthophosphate, and total nitrogen and phosphorus, which were measured in the Laboratório de Limnologia at the Centro de Limnologia e Biodiversidade – CELBE using standard colorimetric methods and UV-VIS spectrophotometry (APHA, 2005).

The species composition and structure of aquatic macrophyte communities were surveyed in 2008 and in 2018 following the methods of Braun-Blanquet (1979), randomly placing a 0.50-m² quadrant 20 times, totaling 10 m², in 20 randomly selected macrophyte stands, in each of the nine floodplain lakes and the Paraguay River. The species were identified, and the specimens were placed in the Herbário do Pantanal Vali Joana Pott (HPAN) and the Herbário da Amazônia Meridional (HERBAM), both at the UNEMAT, as well as at the Instituto de Botânica de São Paulo (IBt). The species were classified into seven life forms following Piedade et al. (2018). Submerged species were not considered since the proper methodology was not applied in the 2008 survey.

2.3 Analysis of inundation regimes

The temporal changes in inundated area of the nine lakes were determined through geometric editing of LANDSAT 5 TM and LANDSAT LC08 satellite images, in the same months for both years analyzed. A total of 124 images were aggregated, cut out, redesigned (WGS84, UTM, zone 21) and converted in a radiometric resolution from 16

to 8 bits. Pure pixels (from the medium infrared (MIR) and the blue band, for the vegetation, soil and water endmembers, respectively), were collected, and used to apply the Linear Spectral Mixing Model (MLME), followed by the slicing of water fraction images histogram (“water” and “non-water” classes). Once the classes were delimited, they were manually edited for errors in the classification. The analyses were carried out using the ConvGeoTif, SPRING and ArcGIS softwares. The spectral curves obtained for each MLME endmember fit with the standard spectral curves expected for the vegetation (Ponzoni, 2001), soil (Netto, 2001) and water (Novo, 2001) endmembers. The duration of the inundation between the years 2008 and 2018 was calculated based on the lateral hydrological connectivity of the lakes observed in the field, the amplitude of the flood pulse at the Cáceres station (DNPVN - 01657003 and 66070004), and the depth of the water column measured in each location over the cycle of inundation.

2.4 Statistical analysis

The limnological variables were subjected to Multivariate Analysis of Variance (MANOVA) and principal component analysis (PCA) to verify the differences and possible grouping of the samples. Normality and homoscedasticity of data were previously tested.

The species diversity and life forms, connectivity and functional sectors were subjected to permutational multivariate analysis based on the Bray-Curtis distance, and subsequently ordinated by Principal Coordinates Analysis (PCoA). Life forms were evaluated using the indicator value IndVal (Dufrene and Legendre 1997; De Cáceres et al., 2010) approach to determine whether a particular group tended to be more frequent or abundant in each of the study locations in the year of 2018.

The functional traits embodying the adaptation of macrophyte species to floodplain environments included the eight life forms described by Piedade et al. (2018), life cycle (annual or perennial), flowering period (annual, seasonal, or monthly), leaf architecture (hairy, leathery or herbaceous) and root structure (fasciculate or pivoting), biomass (g/dry weight) and specific length area - SLA (cm²/g) (Evans and Hugues, 1961). The association of hydrological phases and years on functional traits (community weighted mean - CWM) (Laliberté and Legendre 2010; Laliberté et al. 2014) and functional diversity (RaoQ) was examined by redundancy analysis. Only the significant traits were retained for the examination. To determine the possible association of

environmental variables on the selected traits and RaoQ, we choose to run Multiple Generalized Linear models. To identify the best models in explaining the dependent variables we used the Akaike Information Criterion (AICc) for small samples and weight of the models. All candidate models with values $\leq 2 \Delta AICc$ were used as guides for choosing the best fit models for each situation. All analyses were conducted in the R platform, version 3.04 (R Development Core Team), at the 0.05 level of significance, using the ade4, fd, factoextra, glmulti, MASS and rJava packages.

3. RESULTS

3.1. Landscape, hydrological and limnological variables

Between 2008 and 2018, there was a decrease of 199 mm of rainfall in the year. The range of variation between the maximum and minimum levels of the water column also changed over time, from 2.7 meters to 3.3 meters (Figure 2).

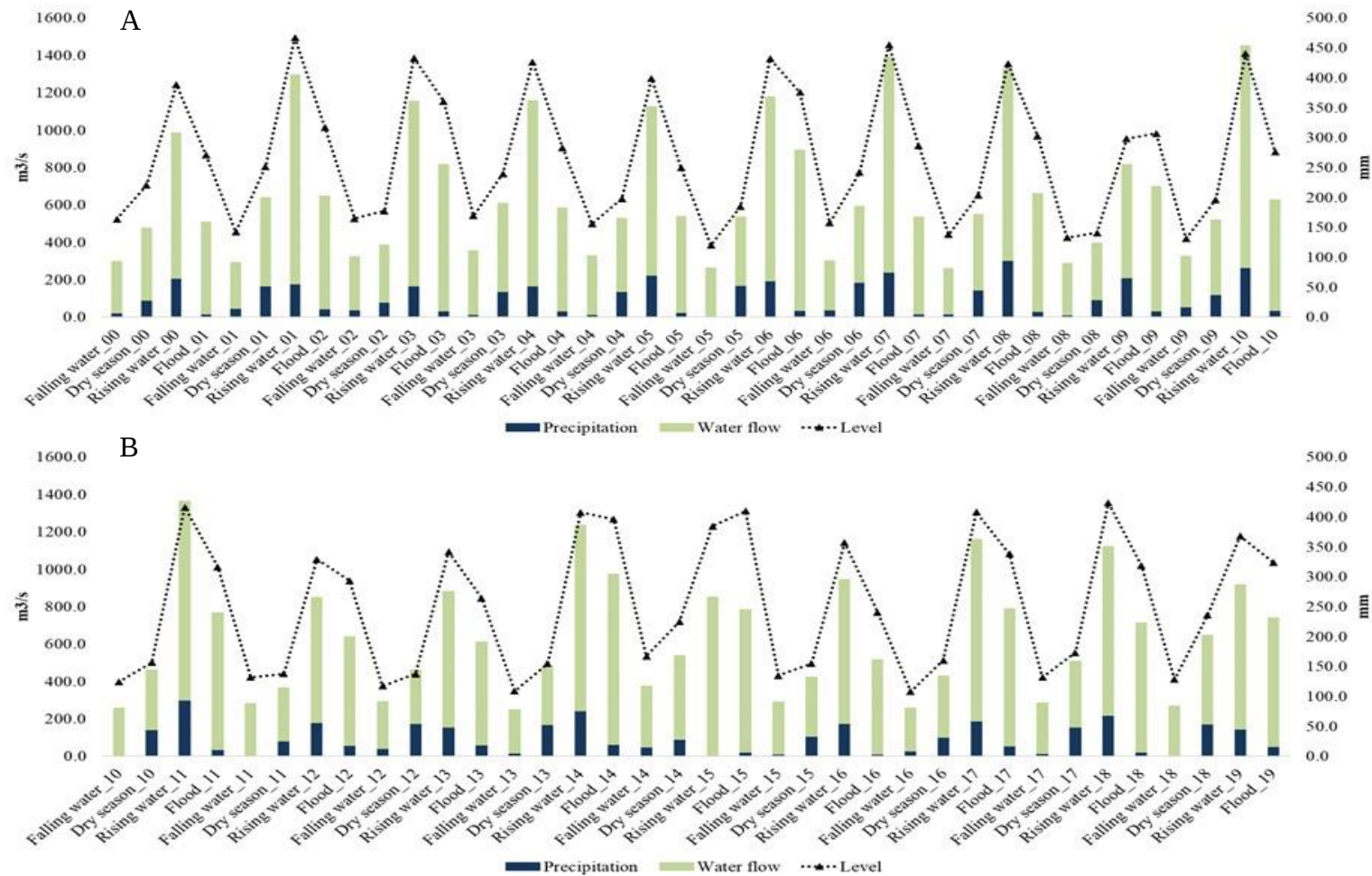


Fig. 2. Monthly average of rainfall and the water level and discharge in the Paraguay River from Falling water of 2000 through Flood 2010 (A) and from Falling water of 2010 through Flood 2019 (B), measured at the upstream National Water Agency station (Cáceres DNPVN).

Comparing the limnological variables (Supplemental Table 1), no significant variation between the years 2008 and 2018, or between the sample areas was observed ($F(3,72)=1.455$, $p=0.121$, Wilk's Lambda=0.650). However, there are significant differences between hydrological periods of the flood pulse ($F(3,72)=13.876$, $p<0.05$, Wilk's Lambda=0.320). The analysis of principal components (73.1% variation explained) was able to perform the ordering of groups of samples consisting of high waters (flood and rising water) and low water (dry and falling water). The group formation was regulated by depth, temperature, pH and oxygen values in the PCA1, that was the unique principal component to be statistical significant by the Broken-Stick procedure.

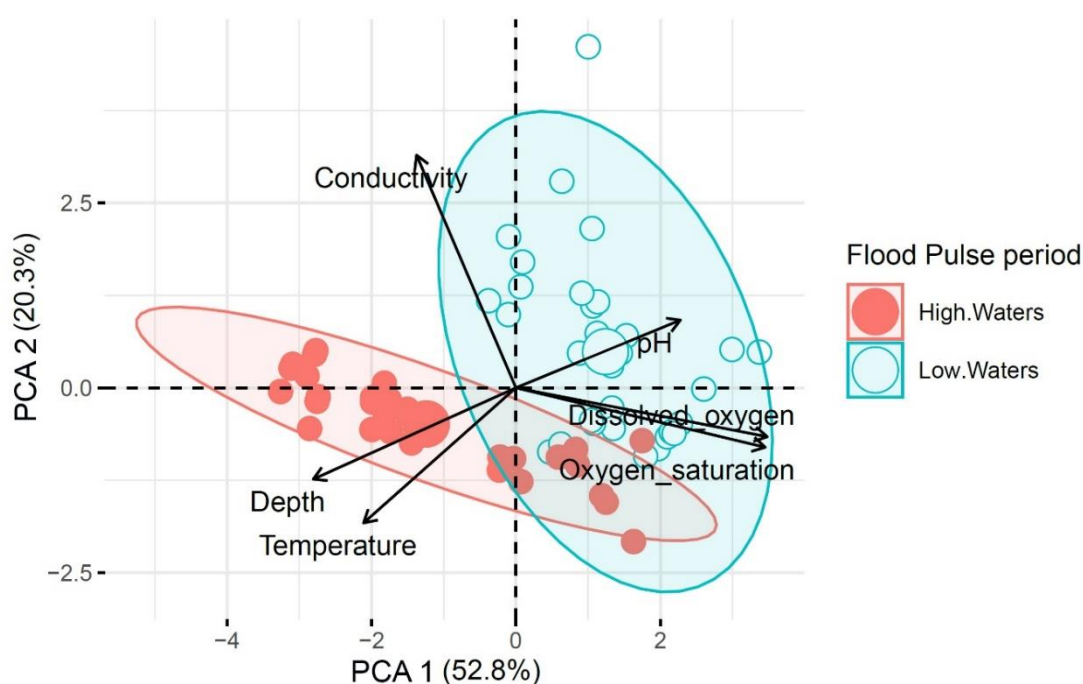


Fig. 3. PCA for the limnological variables between hydrological periods of the flood pulse (high waters – red, and low water - blue) of the Paraguay River, in the years of 2008 and 2018.

The results of the satellite images show that the sample areas (lakes) had lower water surface values in 2018 compared to 2008. Likewise, the levels of connection of habitats with the Paraguay River were not the same (Table 1). Four of the nine lakes had ~31% less water, and, therefore, less hydrological connectivity with the river, in 2018 (Supplemental Figure 1).

Table 1. Total area inundated (km²) in 2008 and 2018 during the four hydrological phases in the nine floodplain lakes. The degree of connectivity of each lake with the river is also shown. Boldfaced comparisons had less inundated area in 2018 than 2008.

Lakes	Connectivity	Falling water		Dry season		Rising water		Flood	
		2008	2018	2008	2018	2008	2018	2008	2018
<u>Retiro Velho (RV)</u>	<u>DC</u>	0.074 1	0.055 3	0.057 1	0.040 1	0.100 4	0.085 2	0.118 8	0.096 6
Toma Vara (TV)	DC	0.255 9	0.245 8	0.184 2	0.204 5	0.320 1	0.316 0	0.333 1	0.333 1
Simão Nunes (SN)	DCA	0.098 3	0.104 5	0.060 6	0.076 6	0.155 5	0.142 1	0.194 2	0.176 2
<u>Canto Grande (CG)</u>	<u>DCA</u>	0.158 4	0.103 2	0.115 8	0.094 6	0.202 9	0.123 0	0.225 9	0.139 5
Boca do Natalino (BG)	DCA	0.367 2	0.428 6	0.294 5	0.360 4	0.494 5	0.532 3	0.619 7	0.589 1
Jauru Velho (JV)	ICA	0.178 3	0.223 0	0.109 4	0.173 0	0.252 4	0.282 1	0.306 7	0.306 7
Pacas (DP)	ICA	0.672 7	0.955 6	0.532 1	0.606 8	0.987 9	1.138 3	1.226 9	1.231 8
<u>Morrinhos (Mo)</u>	<u>ICA</u>	0.527 5	0.485 7	0.401 9	0.395 1	0.728 3	0.564 9	0.796 9	0.610 2
<u>Morro (M)</u>	<u>ICA</u>	0.307 1	0.180 3	0.211 3	0.122 2	0.344 3	0.210 3	0.417 5	0.237 9

Lateral connectivity of the floodplain lakes with the Paraguay River: DC = directly connected at the highest water levels; DCA = directly connected all year; ICA = indirectly connected all year by narrow tie channels locally known as *corixos*.

Two of the nine lakes changed their lateral hydrological connectivity with the river during the dry season: In 2008, the lake RV in the meander channel zone was directly connected to the river, but lost that connection in 2018. The whereas the lake DP in the transition channel zone lost its direct connection and was instead connected only via a narrow and shallow tie channel.

3.2. Diversity index and life forms

The aquatic macrophyte communities increased in species richness and diversity between 2008 and 2018 (Supplemental Table 1). The 2018 survey recorded 80 species in 31 families, primarily represented by Poaceae (11 species), Onagraceae (9 spp.), Fabaceae (8 spp.), and Asteraceae (2 spp.) (Supplemental Table 2). Compared to 2008, there was an increase of 57 species and 13 families in 2018. The dominant species were relatively uniform in frequency and cover, including *Eichhornia azurea*, *E. crassipes* and *Salvinia auriculata*.

The structure of aquatic macrophyte communities, as reflected by life forms, varied across the years. In 2018, there was an increase in the number of species (Figure 4A) in each life forms group and inside each life form group. From 2008 to 2018, the

most frequent life forms shifted from free-floating (11 spp.) to emergent grasses and amphibious species (53 spp.) (Figure 4B).

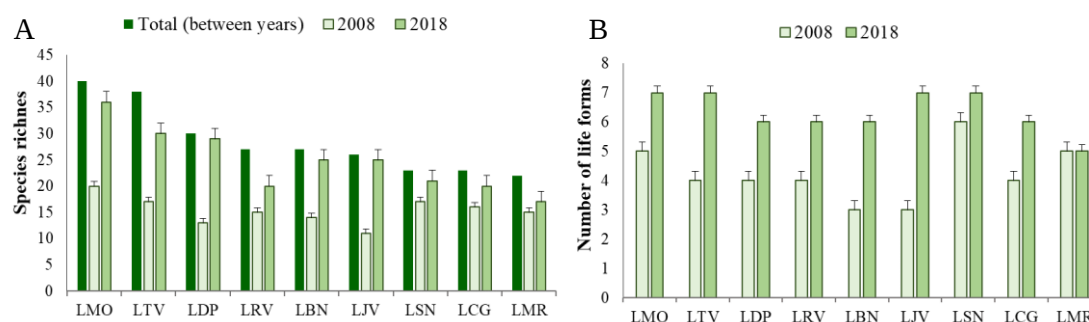


Fig. 4. Aquatic macrophyte species richness (Figure 4A) and life forms (Figure 4B) in 2008 vs. 2018, averaged across all nine study lakes. (LMO – Morrinhos Lake; LTV – Toma Vara Lake; LDP – Das Pacas Lake; LRV – Retiro Velho Lake; LBN - Boca do Natalino Lake; LJV – Jauru Velho Lake; LSN – Simão Nunes Lake; LCG – Canto Grande Lake; LMR – Morro Lake).

The test of permutation showed significant differences among the composition of life forms between phases, degrees of connectivity, or ecological zones only during the falling water phase (ecological zones – $p < 0.05$; connectivity – $p < 0.05$). These differences were apparent among the three ecological zones (meander, straight, and transition channels), and in the degree of lateral connectivity of the lakes with the river, although the PCoA indicated environmental homogeneity (Supplemental Figure 2). This discrepancy could be explained by the species composition, which tended to show a substitution of species within the same life form. The indicator value (IndVal) approach also did not reveal a specific life form among the study sites. However, changes in the relative abundance of life forms were observed (Supplementary Figure 2).

The results of the redundancy analysis (RDA) showed that among the years analyzed, 2018 had the highest indices of functional diversity (RaoQ), biomass (CWM.Biomass), SLA (CWM.SLA) and the highest frequency among emerging (CWM.Emerg) and free floating (CWM.Float) life forms. (Figure 5).

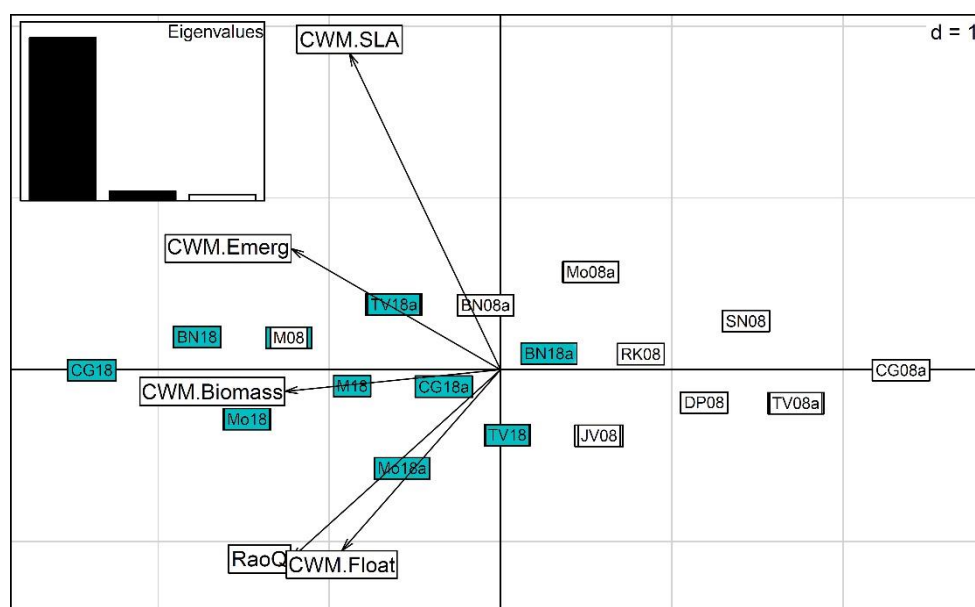


Fig. 5. RDA biplot showing the relationships between CWM values and RaoQ, for the aquatic macrophyte community in nine lakes of the Paraguay River, in the years of 2008 and 2018 (light blue). (CWM.Biomass=Community wheighted mean for biomass variable; CWM.Emer= Community wheighted mean for emergent species coverage; CWM.Float = Community wheighted mean for floating species coverage; CWM.SLA = Community wheighted mean for single leaf area variable; RaoQ= Fucntional diversity as Rao's Quadratic Entropy).

The dominance of certain life forms observed in 2018 when all sites were averaged was not apparent when the three ecological zones were examined separately. Depth was negatively correlated with functional diversity, SLA, and Biomass. The SLA, biomass, emergent and floating life forms were positively correlated with temperature. The Floating CWM and RaoQ were positively associated with total phosphorus (Table 2).

Table 2 Candidate models (GLM) to explain the functional traits (CWM) and RaoQ variations for the aquatic macrophyte community in nine lakes of the Paraguay River, between the years of 2008 and 2018. (Variables in red are negatively correlated; in blue, positively correlated).

Dependent variable	Selected models	DF	AICc	Weight
RaoQ	Depth	76	304.8	0.36
CWM.SLA	Depth+temperature	77	346.5	0.44
CWM.Biomass	Depth+temperature	77	352.3	0.45
CWM.Emergent	Depth+temperature	75	301.3	0.65
CWM.Floating	Depth+temperature+TP	75	345.2	0.48

TP -Total Phosphorus; SLA – Specific leaf area

4. DISCUSSION

Unlike other studies (e.g. Fu et al., 2014; Zhang et al., 2018), our data point to no association between the spatial (local, regional) variation of the taxonomic composition of aquatic macrophyte communities in the Paraguay River plain and limnological variables. Most aquatic macrophyte species are highly resilient, due to their functional traits, such as clonal growth and high capacity to produce easily dispersible propagules (Chambers et al., 2008; Viana et al., 2016), thus, it this pattern can be expected.

However, in relation to temporal variation (between years), the decrease in the depth of the studied lakes and higher temperature, seems to have favored both the species richness, the community biomass, SLA, as well as the diversity of life forms of the species. It can be assumed that shallow lakes harbour contrasting habitats for biologically and ecologically different macrophyte species and greater availability of shallow habitats for colonization. Only for the group of floating plants, there was an association with total phosphorus, which agrees with the theory of stable states proposed by Scheffer et al. (2003).

In this sense, we hypothesize that one of the main structuring factors of aquatic macrophyte communities in this tropical plain can be habitat type and preference, with species substitutions within groups of similar life forms and functional traits, which shows a functional stability of the community (De Bello et al., 2021).

4.1. Waterscape and limnological variables

Studies in southern Amazonia and the northern Pantanal have provided evidence for a shift in the timing of the rainy season, starting later and ending earlier, reflecting a reduction in the number of rainy days and inundation areas in the floodplain (Debortoli et al., 2012; Lazaro et al., 2020). Brêda et al. (2020) noted that reductions in rainfall and increases in evapotranspiration in the Paraguay River watershed are impacting the hydrology of the Paraguay and Paraná rivers. In floodplain ecosystems, the changes in rainfall result in changes in the flood pulse, with consequent changes in the river discharge, floodplain water depth, and hydrological connectivity between the floodplain and the river.

The landscape changes that we recorded did not interfere with the limnological variables between the years and points; however, the hydrological periods of falling water and flood showed relation between variables depth, temperature, pH and oxygen values. This pattern is expected for the Pantanal in the falling water season, since the flood pulse

increases the concentration of compounds due to the transport of decomposing organic matter from the banks to the main channel of the river (Da Silva and Esteves, 1995; Rebellato and Cunha, 2005). The conductivity levels above 100 $\mu\text{S cm}^{-1}$ in the transition sector may be directly related to the geological formation of the sector than to other environmental and landscape changes.

Among the limnological variables analyzed, only temperature was positively correlated with emergent and floating life forms, and TP with the floating life forms. For aquatic plants, temperature, light intensity and nutrient availability stand out as important abiotic factors (Bornette and Pujalon, 2011). Higher temperatures in the rising water and flood phases (generally from November to April) are associated with reduced dissolved oxygen concentrations due to high rates of organic matter decomposition (Abdo and Da Silva, 2004; Esteves, 2011; Abdo and Da Silva, 2012). In floodplain lakes of the southern Pantanal subregions of Abobral and Negro, Catian et al. (2018) found positive relationships between limnological variables (except pH) and the richness and composition of aquatic macrophyte communities and life forms. Pan et al. (2020) also showed a positive relationship of 19% of variance between bioclimatic variables and life forms, indicating a process of succession and adaptation of plants to environmental changes.

4.2. Changes in composition and life forms

Results of this study showed significant differences between the two years of survey in the composition of aquatic macrophyte communities, including an increase in the number of species, mainly in the families Poaceae and Onagraceae, in 2018. The changes in the composition of the life forms showed that these communities responded to the increase in the flow, with a negative relationship between functional diversity and water column depth. In this sense, edaphoclimatic conditions favored the establishment of emergent life forms (Junk et al., 2020).

Emergent and floating life forms were more prevalent and responsible for the observed biomass production in 2018 in the Pantanal. The expansion of emerging species due to habitat preferences and harsh conditions in temperate areas and tropics and was also recorded by other studies (Kors et al., 2012; Oyebanji et al., 2019).

The absence of dominance and the homogeneity of species distributions observed in 2008 and 2018 can promote, in the long-term, the loss of beta diversity, as has been

found by Muthukrishnan and Larkin (2020). The hydroperiod is also a strong promoter of beta diversity, since the residence time and concentration of phosphorus interfere with environmental heterogeneity and replacement of aquatic macrophyte species in the landscape (Schneider et al., 2019; Fernández-Aláez et al., 2020).

Our analysis did not show the possible impact of human activities on the macrophyte diversity, but is possible to infer that the change in the environment, may be related to changes in the community, is a reflection of the expansion of human activities in the region. Some studies report that anthropogenic activities can alter the diversity, dominance, and functional characteristics of macrophytes (Alahuhta et al., 2011; Adeniyi et al., 2016). Prasad and Das (2019) emphasize that changes in the structure, composition, and abundance of macrophytes may be the result of indirect human activities, such as the discharge of nutrients from agricultural activities. Such work also demonstrated that the land use close to floodplain lakes and adjacent flooded areas can favor the establishment of rooted species.

For the Pantanal, Da Silva et al. (2015) identified the use of land and the energy matrix as important drivers affecting the state of biodiversity. Allied to these drivers, the climate change with a tendency to increase temperatures and decrease rainfall has been predicted since 2005 (Da Silva et al., 2015) and has been documented in recent years by several authors (Debortoli et al., 2012; Marengo et al., 2018; Aparecido et al., 2020; Marengo et al., 2021).

5. Conclusions

The spatiotemporal analysis of the structure of the aquatic macrophyte communities demonstrated that the observed changes may be related to the effects of climate change in the Pantanal, which has caused a temporal shift and shortened the duration of the rainy season. Specifically, this study reported a replacement of free-floating species by rooted emerging species in the nine studied floodplain lakes. The lateral hydrological connectivity between the Paraguay River and the floodplain lakes did not explain the observed changes in relative abundances of life forms, although the reduction in the water volume of the lakes between 2008 and 2018 may have favored the increase in frequency of the emergent and amphibious life forms. Dissolved oxygen, water temperature, year of survey, and the hydrological phases of drainage and dry season presented positive correlations with the functional diversity of aquatic macrophyte

communities in the Paraguay River and floodplain lakes that were studied. The role of local anthropic impacts in affecting the dynamics of aquatic macrophyte communities remains unclear, although disposal of spoils from the dredging of the river could be contributing to an increase in substratum for the colonization by rooted emergent macrophytes along the Paraguay River. Climatic changes occurring in the region, which have been documented by other studies, could be contributing to the expansion of aquatic macrophytes that grow in the more terrestrial phases of the ATTZ.

Funding sources

Grant Number Mato Grosso Research Support Foundation - FAPEMAT 0308817/2017

Acknowledgments

We thank to the Mato Grosso Research Support Foundation for funding this research, within the scope Project (Grant Number FAPEMAT 0308817/2017) Ecological, economic and cultural corridor of the Paraguay River in the context of climate change (contributions No. 5). We also thank the Coordination for the Improvement of Higher Education Personnel for granting the Doctoral (Michele de Moraes and Carolina dos Santos) and Postdoctoral (Nilo Sander and Wilkinson Lázaro) grants, and the National Council for Scientific and Technological Development for the productivity research fellowship (Carolina J. da Silva), within the scope of the Long Duration Ecological Research Project (PELD). We are grateful to the Mato Grosso State University, Bionorte Network Graduate Program, and Pantanal Research Center in Limnology, Biodiversity and Ethnobiology, and to the Chico Mendes Institute for Biodiversity Conservation for field support. The English version of the manuscript was improved by Stephen Hamilton.

References

- Abdo, M.S.A., da Silva, C.J., 2004. Limnological characteristics of the water bodies of the Corutuba Nesting Site in Brazil's Pantanal. *Acta Limnol. Bras.*, 16(4), 359-368.
- Abdo, M.S.A., da Silva, C.J., 2012. Os setores funcionais do rio Paraguai e a comunidade de macrófitas aquáticas. In: Santos, J.E., da Silva, C.J., Moscnhini, L.E. (Orgs.), *Paisagem, biodiversidade e cultura*. RiMa Editora, São Carlos, pp. 251-263.
- Adeniyi, T.A., Oyebanji, O.O., Adeonipekun, P.A., 2016. Floral diversity in the wetlands of Ibeju-Lekki area, Lagos, Nigeria. *Ife Journal of Science*, 18(3), 729-737.
- Adler, P.B., Lauenroth, W.K., 2003. The power of time: spatiotemporal scaling of species diversity. *Ecology Letters*, 6, 749-756. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00497.x>

- Agostinho, A.A., Bonecker, C.C., Gomes, L.C., 2009. Effects of water quantity on connectivity: the case of the upper Paraná River floodplain. *Ecohydrology & Hydrobiology*, 9(1), 99-113. <https://doi.org/10.2478/v10104-009-0040-x>
- Alahuhta, J., Vuori, K.M., Luoto, M., 2011. Land use, geomorphology and climate as environmental determinants of emergent aquatic macrophytes in boreal catchments.
- Alahuhta, J., Lindholm, M., Bove, C.P., Chappuis, E., Clayton, J., Hoyer, M.V., 2018. Global patterns in the metacommunity structuring of lake macrophytes: regional variations and driving factors. *Oecologia*, 188, 1167–1182. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4294-0>
- Alahuhta, J., Lindholm, M., Baastrop-Spohr, L., Garcia-Giron, J., Toivanen, M., Heino, J., Murphy, K., 2021. Macroecology of macrophytes in the freshwater realm: Patterns, mechanisms and implications. *Aquatic Botany*, 168, 103325. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2020.103325>
- ANA. Agência Nacional das Águas. 2019. Sistema Nacional de Informações sobre Recursos Hídricos (SNIRH). Portal HidroWeb – Séries Históricas. Brasília, DF. Disponível em: <http://www.snirh.gov.br/hidroweb/serieshistoricas> Acesso em julho de 2019.
- Aoki, C., Teixeira-Gamarra, M.C., Gamarra, R.M., de Medeiros, S.C.H., Pott, V.J., Damasceno-Junior, G.A., ... Scremin-Dias, E. (2017). Abiotic factors drive the structure of aquatic plant assemblages in riverine habitats of the Brazilian “Pantanal”. *Brazilian Journal of Botany*, 40(2), 405-415. <http://dx.doi.org/10.1007/s40415-016-0345-0>
- Aparecido, L.E.O., Loreçone, P.A., Lorençone, J.A., Meneses, K.C., Moraes, J.R.S.C., 2020. Climate changes and their influences in water balance of Pantanal Biome. *Theoretical and Applied Climatology*, 143, 659–674. <https://doi.org/10.1007/s00704-020-03445-4>
- APHA- American Public Health Association, 2005. Standard Methods for examination of Water and Wasterwater. 21st Edition, Washington.
- Avila, M.P., Oliveira, E.S., Reis, M.P., Hester, E.R., Diamantino, C., Veraart, A.J., Lamers, A.J., Kosten, S.; Nascimento, A.M.A., 2019. The water hyacinth microbiome: link between carbon turnover and nutrient cycling. *Microbial Ecology*, 78 (3), 575-588. <https://doi.org/10.1007/s00248-019-01331-9>
- Bornette GS, Pujalon S. 2011. Response of aquatic plants to abiotic factors: a review. *Aquatic Sciences* 73: 1-14. <http://dx.doi.org/10.1007%2Fs00027-010-0162-7>

- BRASIL. Serviço Geológico do Brasil – CPRM. Boletim semanal de monitoramento Bacia do Rio Paraguai. Boletim, nº 4 – ANO 2020. Disponível em https://www.cprm.gov.br/sace/boletins/Paraguai/20200807_20-20200807%20-%20204934.pdf . Acesso em 10 de novembro de 2020.
- Braun-Blanquet, J., 1979. Fitossociologia: Bases para el estudio de las comunidades vegetales. Trad. JC Lalucat, J.H. Madrid, Blume, 820p.
- Brêda, J.P.L.F., de Paiva, R.C.D., Collischon, W., Bravo, J.M., Siqueira, V.A., Steinke, E.B., 2020. Climate change impacts on South American water balance from a continental-scale hydrological model driven by CMIP5 projections. *Climatic Change* 159, 503–522. <https://doi.org/10.1007/s10584-020-02667-9>
- Campos, C.F., Ferreira de Souza, G.S., Martins, D., Rocha Pereira, M.R., Bagatta, B., Villas, M., 2012. Influência da chuva após aplicação de Imazamox sobre o controle de plantas daninhas aquáticas. *Bioscience Journal*, 413-419. <https://seer.ufu.br/index.php/biosciencejournal/article/view/12356>
- Catian, G., da Silva, D.M., Suárez, Y.R., Suárez, Y.R., Scremin-Dias, E., 2018. Effects of Flood Pulse Dynamics on Functional Diversity of Macrophyte Communities in the Pantanal Wetland. *Wetlands*, 38, 975–99. <https://doi.org/10.1007/s13157-018-1050-5>
- Catian, G., Scremin-Dias, E., Pott, A., 2019. Reproductive phenology of macrophyte community in response to wetland flooding cycle. *Oecologia Australis*, 23(4), 856-873. <https://doi.org/10.4257/oeco.2019.2304.11>
- Chambers, P.A., Lacoul, P., Murphy, K.J., Thomaz, S.M., 2008. Global diversity of aquatic macrophytes in freshwater. *Freshwater Animal Diversity Assessment*, 9–26. DOI: 10.1007/s10750-007-9154-6
- da Silva, C. J., Esteves, F.A., 1993. Biomass of three macrophytes in the Pantanal of the Mato grosso, Brazil. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences*, 19, 11-23.
- da Silva, C.J., Esteves, F.A., 1995. Dinâmica das características limnológicas das Lagoas Porto de Fora e Acurizal em função da variação do nível da água. *Oecologia Brasiliensis (Impresso)*, 1, 47-60.
- da Silva, C.J. (2000). Ecological basis for the management of the Pantanal - upper Paraguay river basin. In: Smits, A.J.M., Nienhuis, P.H., Leuven, R.S.E.W. (Eds.) *New Approaches to River Management*. Blackhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, pp. 97–117.
- da Silva, C.J., Girard, P., 2004. New challenges in the management of the Brazilian Pantanal and catchment area. *Wetlands Ecol Manage*, 12, 553–561. <https://doi.org/10.1007/s11273-005-1755-0>

- da Silva, C.J., Silva Sousa, K.N., Ikeda-Castrillon, S.K., Lopes, C.R.A.S., Nunes, J.R., Carniello, M.A., ... Jongman, R.H.G., 2015. Biodiversity and its drivers and pressures of change in the wetlands of the Upper Paraguay–Guaporé Ecotone, Mato Grosso (Brazil). *Land Use Policy*, 47, 163-178.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.landusepol.2015.04.004>
- Darwall, W., Bremerich, V., de Wever, A., Dell, A.I., Freyhof, J., Gessner, M.O., ... Weyl, O., 2018. The alliance for freshwater life: a global call to unite efforts for freshwater biodiversity science and conservation. *Aquatic Conservation: Mar. Freshwater Ecosyst*, 28, 1015–1022. <https://doi.org/10.1002/aqc.2958>
- de Bello, F., Lavorel, S., Hallett, L. M., Valencia, E., Garnier, E., Roscher, C., ... Lepš, J., 2021. Functional trait effects on ecosystem stability: assembling the jigsaw puzzle. *Trends in Ecology & Evolution*. 36, 822-836.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2021.05.001>
- Debortoli, N., Dubreuil, V., Delahaye, F., Rodrigues Filho, S., 2012. Análise temporal do período chuvoso na Amazônia meridional brasileira (1971-2010). *Revista Geonorte*, 3(8), 382 -394.
- De Cáceres, M., Legendre, P., Moretti, M., 2010. Improving indicator species analysis by combining groups of sites. *Oikos*, 119: 1674-1684.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18334.x>
- Dufrêne, M., Legendre, P., 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345-366.
[https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1997\)067\[0345:SAAIST\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0345:SAAIST]2.0.CO;2)
- Dussault, A.C., 2019. Functional Biodiversity and the Concept of Ecological Function. In: Casetta, E., Silva, J.M., Vecchi, D., (Eds.) *From Assessing to Conserving Biodiversity: Conceptual and Practical Challenges. History, Philosophy and Theory of the Life Sciences*. v. 24, pp. 297- 316. DOI: 10.1007/978-3-030-10991-2
- Esteves, F., 2011. *Fundamentos de Limnologia*. (3st Edition). Rio de Janeiro: Interciência.
- Evans, G.C., Hughes, A.P., 1961. Plant growth and the aerial environment: I. Effect of artificial shading on *Impatiens parviflora*. *New Phytologist*, 60(2), 150-180.
- Fantin-Cruz, I., Oliveira, M.D., Campos, J.A., Campos, M.M., Ribeiro, L.S., Mingoti, R., ... Hamilton, S.K., 2020. Further development of small hydropower will significantly reduce sediment transport to the Pantanal wetland of Brazil. *Frontiers in Environmental Science*, 8, 1– 17.
<https://doi.org/10.3389/fenvs.2020.577748>
- Fernández-Aláez, M., García-Criado, F., García-Girón, J., Santiago, F., Fernández-Aláez, C., 2020. Environmental heterogeneity drives macrophyte beta diversity

- patterns in permanent and temporary ponds in an agricultural landscape. *Aquatic Sciences*, 82(2), 1-12. <https://doi.org/10.1007/s00027-020-0694-4>
- Freitas, T.G., de Souza, C.S., Aoki, C., Arakaki, L.M.M., Stefanello, T.H., Sartori, Â.L.B., Sigrist, M.R., 2013. Flora of Brazilian humid Chaco: composition and reproductive phenology. *Check List*, 9(5), 973-979. <https://doi.org/10.15560/9.5.973>
- Fu, H., Zhong, J., Yuan, G., Xie, P., Guo, L., Zhang, X., ...Ni, L., 2014. Trait-based community assembly of aquatic macrophytes along a water depth gradient in a freshwater lake. *Freshwater Biology*, 59(12), 2462–2471. <https://doi.org/10.1111/fwb.12443>
- Hamilton, S.K., Sippel, S.J., Melack, J.M., 2002. Comparison of inundation patterns among major South American floodplains. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 107(D20), LBA-5. <https://doi.org/10.1029/2000JD000306>
- Heino, J., Melo, A.S., Siqueira, T., Soinenen, J., Valanko, S., Bini, L.M., 2015. Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshwater Biology*, 60(5), 845-869. <https://doi.org/10.1111/fwb.12533>
- Junk, W.J., Bayley, P.B., Sparks, R.E., 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. In: Dodge, D.P. (Eds.) *Proceedings of the international large river symposium (LARS)*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences Special Publication 106. pp. 110–127.
- Junk, W.J., da Silva, C.J., 1999. O conceito do pulso de inundação e suas implicações para o Pantanal de Mato Grosso. In: *II Simpósio sobre recursos naturais e sócio-econômicos do Pantanal: Manejo e Conservação*. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa) - Pantanal, Corumbá, Brasil (in Portuguese). pp. 17– 28.
- Junk, W.J., Piedade, M.T.F., 1993. Herbaceous plants of the Amazon floodplain near Manaus: Species diversity and adaptations to the flood pulse. *Amazonia*, 12: 467–484.
- Junk, W.J., Piedade, M.T.F., Lourival, R., Wittmann, F., Kandus, P., Lacerda, L.D., ... Agostinho, A.A., 2014. Brazilian wetlands: their definition, delineation, and classification for research, sustainable management, and protection. *Aquatic Conservation: marine and freshwater ecosystems*, 24(1), 5-22. <https://doi.org/10.1002/aqc.2386>
- Junk, W.J., Wittmann, F., Schöngart, J., Piedade, M.T.F., da Cunha, C.N., 2020. Large Rivers and their Floodplains: Structures, Functions, Evolutionary Traits and Management with Special Reference to the Brazilian Rivers. In: Gupta, A., Slaymaker, O., Junk, W.J. (Orgs.) *Introducing Large Rivers*. pp. 55-101. <http://dx.doi.org/10.1002/9781118451410.ch5>

- Kennedy, T.L., Turner, T.F., 2011. River channelization reduces nutrient flow and macroinvertebrate diversity at the aquatic terrestrial transition zone. *Ecosphere*, 2(3), 1-13. <https://doi.org/10.1890/ES11-00047.1>
- Kors, A., Vilbaste, S., Kairo, K., Pall, P., Piirsoo, K., Truu, J., Viik, M. 2012. Temporal changes in the composition of macrophytes communities and environmental factors governing the distribution of aquatic plants in an unregulated lowland river, Emajogi, Estonia. *Boreal Environmental Research*, 17, 460–472. ISSN 1797-2469 (online).
- Laliberté, E., Legendre, P., 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91: 299–305. <https://doi.org/10.1890/08-2244.1>
- Laliberté, E., Legendre, P., Shipley, B., 2014. FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package version 1.0–12. <https://mran.microsoft.com/snapshot/2014-11-17/web/packages/FD/FD.pdf>
- Lázaro, W.L., Oliveira-Júnior, E.S., Silva, C.J.D., Castrillon, S.K.I., Muniz, C.C., 2020. Climate change reflected in one of the largest wetlands in the world: an overview of the Northern Pantanal water regime. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 32. <https://doi.org/10.1590/S2179-975X7619>
- Leibold, M.A., Chase, J.M., 2017. *Metacommunity Ecology*, Volume 59, 504p. Princeton University Press.
- Lo, E.L., Silva, A., Bergier, I., McGlue, M.M., Silva, B.L.D.P., Silva, A.P.S., ... Silva, E.R.D.S.D., 2017. Spatiotemporal evolution of the margins of lake Uberaba, Pantanal floodplain (Brazil). *Geografia*, 42(3).
- Mahmoudi, B., Bakhtiari, F., Hamidifar, M., Daneshkar, A., 2010. Effects of land use change and erosion on physical and chemical properties of water (Karkhe watershed). *Int. J. Environ. Res.* 4, 217–228. <https://dx.doi.org/10.22059/ijer.2010.13>
- Marengo, J.A., Alves, L.M., Torres, R.R., 2016. Regional climate change scenarios in the Brazilian Pantanal watershed. *Climate Research*, 68(2-3), 201-213. <https://doi.org/10.3354/cr01396>
- Marengo, J.A., Souza Jr, C.M., Thonicke, K., Burton, C., Halladay, K., Betts, R.A., ... Soares, W.R., 2018. Changes in climate and land use over the Amazon region: current and future variability and trends. *Frontiers in Earth Science*, 6, 228. <https://doi.org/10.3389/feart.2018.00228>
- Marengo, J.A., Cunha, A.P., Cuartas, L.A., Deusdará Leal, K.R., Broedel, E., Seluchi, M.E., ... Bender, F., 2021. Extreme Drought in the Brazilian Pantanal in 2019–2020: Characterization, Causes, and Impacts. *Frontiers in Water*, volume 3, 639204. <https://doi.org/10.3389/frwa.2021.639204>

- Menezes, L.S, de Oliveira, A.M., Santos, F.L.M., Russo, A., de Souza, R.A.F., ... Libonati, R., 2022. Lightning patterns in the Pantanal: Untangling natural and anthropogenic-induced wildfires. *Science of The Total Environment*, STOTEN 153021. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.153021>
- Mitsch, W.J., Gosselink, J. G., 2015. *Wetlands*. John Wiley & Sons. 5th edition.
- Morellato, L.P.C., Leitão-Filho, H.F., 1992. Padrões de frutificação e dispersão na Serra do Japi. In: L. P. C. Morellato (Ed.), *História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil*: pp. 112-140. Campinas: Editora da Unicamp.
- Murphy, K., Efremov, A., Davidson, T.A., Molina-Navarro, E., Fidanza, K., Betiol, T.C.C... Urrutia-Estrada, J., 2019. World distribution, diversity and endemism of aquatic macrophytes. *Aquatic Botany*, 158, 103127. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2019.06.006>
- Muthukrishnan, R., Larkin, D.J., 2020. Invasive species and biotic homogenization in temperate aquatic plant communities. *Global Ecology and Biogeography*, 29 (4), 656-667. <https://doi.org/10.1111/geb.13053>
- Netto, J.S.M., 2001. Comportamento Espectral dos Solos. In: Meneses, P.R. and Netto, J.S.M., (Orgs.), *Sensoriamento Remoto - Reflectância dos Alvos Naturais*. Brasília/Planaltina: UnB/Embrapa Cerrados, 4, 127-154.
- Neves, S.M.A.S., Nunes, M.C.M., Neves, R.J., 2011. Caracterização das condições climáticas de Cáceres/MT-Brasil, no período de 1971 a 2009: subsídio às atividades agropecuárias e turísticas municipais. *Boletim goiano de geografia*, 31(2), 55-68. DOI 10.5216/bgg. V31i2.16845
- Nogueira, F., Silveira, R.M.L., da Silva, C.J., Abdo, M., Girard, P., Wantzen, K.M., 2011. Hydrochemistry of lakes, rivers and groundwater. In: Junk, W.J., da Silva, C.J., Nunes da Cunha, C., Wantzen, K.M., (Eds.), *The Pantanal: Ecology, biodiversity and sustainable management of a large neotropical seasonal wetland* Sofia-Moscow: Pensoft Publishers, 167-198.
- Novo, E.M.L.M., 2001. Comportamento Espectral da Água. In: Meneses, P.R. and Netto, J.S.M., (Orgs.), *Sensoriamento Remoto - Reflectância dos Alvos Naturais*. Brasília/Planaltina: UnB/Embrapa Cerrados, 203- 222.
- Oyebanji, O.O., Bolarinwa, K.A., Olowokudejo, J.D., 2019. Diversity and distribution patterns of aquatic macrophytes in selected ecosystems of south western Nigeria. *African Journal of Ecology*, 58(3), 468-480. <https://doi.org/10.1111/aje.12717>
- Pains da Silva, H., Petry, A.C., Da Silva, C.J., 2010. Fish communities of the Pantanal wetland in Brazil: evaluating the effects of the upper Paraguay river flood

- pulse on baía Caiçara fish fauna. *Aquatic ecology*, 44(1), 275-288. DOI 10.1007/s10452-009-9289-9
- Pan, Y., Cieraad, E., Clarkson, B. R., Colmer, T.D., Pedersen, O., Visser, E.J., ... van Bodegom, P.M., 2020. Drivers of plant traits that allow survival in wetlands. *Functional Ecology*, 34(5), 956-967. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13541>
- Piedade, M.T.F., Lopes, A., Demarchi, L.O., Junk, W., Wittmann, F., Schöngart, J., Cruz, J.D., 2018. Guia de campo de herbáceas aquáticas: várzea Amazônica. Manaus: INPA.
- Pott, V.J., Pott, A., Lima, L.C.P., Moreira, S.N., Oliveira, A.K.M., 2011. Aquatic macrophyte diversity of the Pantanal wetland and upper basin. *Brazilian Journal of Biology*, 71(1), 255-263. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842011000200004>
- Ponzoni, F.J., 2001. Comportamento Espectral da Vegetação. In: In: Meneses, P.R. and Netto, J.S.M., (Orgs.), Sensoriamento Remoto - Reflectância dos Alvos Naturais. Brasília/Planaltina: UnB/Embrapa Cerrados, 157-199.
- Prasad, N., Das, T., 2019. Impact of Land Use and Land Cover on Aquatic Macrophyte Community Composition in Small Streams: A Case Study from Cachar District of Assam in Northeast India. *Indian Journal of Ecology*, 46(2), 363-370.
- Quintela, F.M., Lima, G.P., Silveira, M.L., Costa, P.G., Bianchini, A., Loebmann, D., Martins, S.E., 2019. High arsenic and low lead concentrations in fish and reptiles from Taim wetlands, a Ramsar site in southern Brazil. *Science of The Total Environment*, 660, 1004-1014. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.01.031>
- R Core Team, 2011. R: a language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>
- Rebellato, L., da Cunha, C.N., 2005. Efeito do “fluxo sazonal mínimo da inundação” sobre a composição e estrutura de um campo inundável no Pantanal de Poconé, MT, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, v. 19, p. 789–799. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062005000400015>
- Roberto, M.C., Santana, N.F., Thomaz, S. M., 2009. Limnology in the Upper Paraná River floodplain: large-scale spatial and temporal patterns, and the influence of reservoirs. *Brazilian Journal of Biology*, 69, 717-725. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842009000300025>
- Scheffer, M., Szabo, S., Gragnani, A., Van Nes, E.H., Rinaldi, S., Kautsky, N., ... Franken, R.J., 2003. Floating plant dominance as a stable state. *Proceedings of the national academy of sciences*, 100(7), 4040-4045. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0737918100>

- Schneider, B., Cunha, E.R., Espínola, L.A., Marchese, M., Thomaz, S. M., 2019. The importance of local environmental, hydrogeomorphological and spatial variables for beta diversity of macrophyte assemblages in a Neotropical floodplain. *Journal of Vegetation Science*, 30(2), 269-280. <https://doi.org/10.1111/jvs.12707>
- Silgueiro, V.de.F., de Souza, C.O.C.F., Muller, E.O., da SILVA, C.J., 2021. Dimensions of the 2020 wildfire catastrophe in the Pantanal wetland: the case of the municipality of Poconé, Mato Grosso, Brazil. *Research, Society and Development*, v. 10, n. 15, p. e08101522619, 2021. <https://doi.org/10.33448/rsd-v10i15.22619>
- Simão, C.H., Alves, F.M., Barros, A.D., Simão, P.M., Pott, A., Aoki, C., 2021. Reproductive phenology of aquatic macrophytes in the Cerrado-Pantanal ecotone. *Acta Botanica Brasilica*, 35, 92-103. <https://doi.org/10.1590/0102-33062020abb0364>
- Viana, D.S., Figuerola, J., Schwenk, K., Manca, M., Hobæk, A., Mjelde, M., ... Santamaría, L., 2016. Assembly mechanisms determining high species turnover in aquatic communities over regional and continental scales. *Ecography*, 39(3), 281-288. <https://doi.org/10.5061/dryad.p07r1>
- Wantzen, K.M., Drago, E., da Silva, C.J., 2005. Aquatic habitats of the Upper Paraguay River-Floodplain-System and parts of the Pantanal (Brazil). *International Journal of Ecohydrology & Hydrobiology*, 5(2), 107-126.
- Zhang, M., García Molinos, J., Zhang, X., Xu, J., 2018. Functional and taxonomic differentiation of macrophyte assemblages across the Yangtze River floodplain under human impacts. *Frontiers in plant science*, 9, 387. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00387>

878 SUPPLEMENTAL MATERIAL

879

880 Supplemental Table 1. Spatial and temporal results of physical and chemical analyzes of water
881 for the years 2008 and 2018 in nine floodplain lakes and Paraguay River, Cáceres – MT.
882 (Transparency – Transp.; Temperature – Temp.; Dissolved oxygen – DO; Conductivity –
883 Cond.; Total nitrogen – TN; Orthophosphate – Orthop.; Total phosphorous – TP).

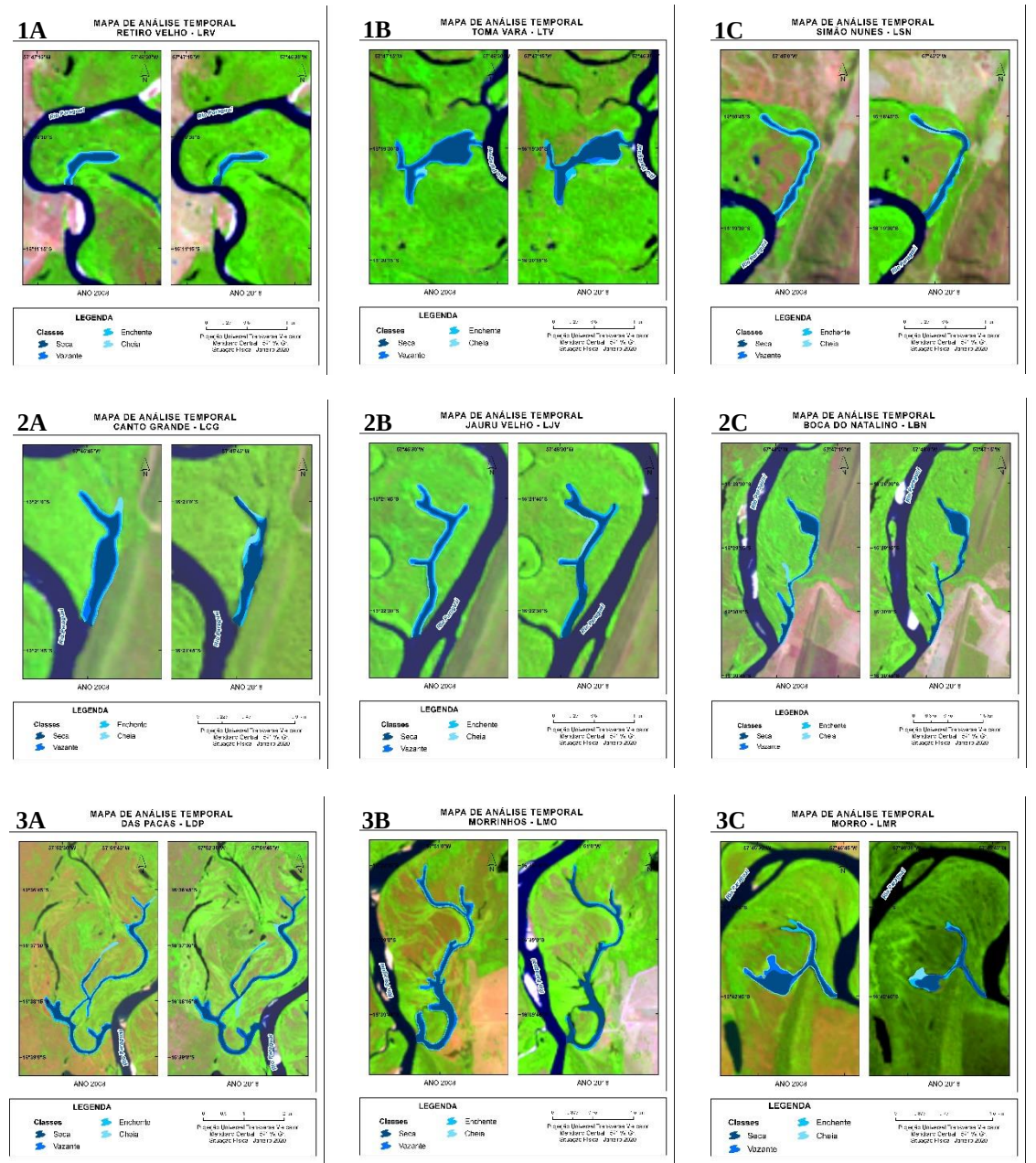
884

Sector	Lake	Hidrological period	Years	Depth	Transp.	Temp.	pH	DO	Cond.	Amonium	Nitrate	TN	Ortoph	TP
Meandering sector	LRV	Falling water	2008	1.58	0.47	24.00	7.02	4.53	51.83					
	LRV		2018	0.59	0.80	25.01	8.21	6.38	58.00	0.01	0.00	0.89	0.01	0.04
	LRV	Dry season	2008	0.53	0.29	26.25	7.68	3.27	34.00	0.12	0.00	0.87	0.02	0.05
	LRV		2018	1.30	0.35	27.66	7.49	4.58	80.00	0.12	0.00	0.87	0.02	0.05
	LRV	Rising water	2008	2.15	0.36	30.73	6.73	4.59	30.00					
	LRV		2018	2.88	0.20	30.57	7.92	4.63	53.33	0.01	0.00	1.09	0.01	0.05
	LRV	Flood	2008	3.03	0.75	28.58	6.50	1.21	41.00	0.01	0.00	1.01	0.01	0.05
	LRV		2018	2.00	1.10	26.17	6.04	4.62	58.00	0.01	0.00	1.01	0.01	0.05
	LTV	Falling water	2008	1.95	0.67	23.33	6.87	2.88	53.00					
	LTV		2018	0.70	0.12	24.93	8.11	5.84	58.00	0.01	0.00	0.92	0.01	0.04
	LTV	Dry season	2008	1.86	0.31	27.32	7.41	4.65	49.17	0.23	0.00	1.37	0.02	0.09
	LTV		2018	0.89	0.20	30.00	7.99	5.76	44.33	0.23	0.00	1.60	0.02	0.09
	LTV	Rising water	2008	1.30	0.10	34.45	7.15	7.81	67.00					
	LTV		2018	1.90	0.15	31.44	7.99	3.72	52.00	0.01	0.00	1.13	0.01	0.05
	LTV	Flood	2008	2.80	0.50	29.38	6.45	1.50	45.00	0.01	0.00	1.03	0.01	0.05
	LTV		2018	1.90	0.45	26.26	6.10	6.94	58.00	0.01	0.00	1.05	0.01	0.05
	LSN	Falling water	2008	1.32	1.25	23.90	7.09	2.98	65.00					
	LSN		2018	2.25	0.98	24.90	7.98	5.83	58.00	0.01	0.00	0.98	0.02	0.05
	LSN	Dry season	2008	1.16	0.54	25.00	7.52	5.93	45.00	0.15	0.00	1.01	0.01	0.04
	LSN		2018	1.50	1.50	29.94	7.81	5.34	49.00	0.07	0.00	1.02	0.01	0.05
	LSN	Rising water	2008	1.95	0.30	31.97	6.86	4.28	32.00					
	LSN		2018	2.43	0.45	28.43	7.93	4.79	55.00	0.01	0.00	1.20	0.02	0.06
	LSN	Flood	2008	2.80	1.00	29.72	6.44	2.13	44.00	0.01	0.00	1.21	0.02	0.07
	LSN		2018	5.40	1.10	26.54	6.40	7.81	58.00	0.01	0.00	1.11	0.02	0.05

Straight sector	LCG	Falling water	2008	1.51	1.00	26.63	7.45	4.67	49.00					
	LCG		2018	0.71	0.20	25.46	7.57	6.24	58.00	0.01	0.00	0.88	0.02	0.06
	LCG	Dry season	2008	0.64	0.31	27.45	7.50	4.81	43.00	0.15	0.00	1.01	0.01	0.04
	LCG		2018	0.80	0.70	28.74	7.18	4.88	53.00	0.16	0.00	1.00	0.01	0.04
	LCG	Rising water	2008	1.95	0.38	34.00	6.93	5.54	32.00					
	LCG		2018	3.10	0.69	27.71	6.71	3.16	56.00	0.01	0.00	1.08	0.02	0.08
	LCG	Flood	2008	2.80	1.00	30.08	6.75	2.27	43.00	0.01	0.00	1.21	0.02	0.07
	LCG		2018	4.10	1.57	26.69	6.54	7.51	58.00	0.01	0.00	1.00	0.02	0.07
	LJV	Falling water	2008	2.62	1.27	26.10	7.13	3.73	77.00					
	LJV		2018	1.62	0.88	26.86	6.93	6.64	58.00	0.01	0.00	0.86	0.02	0.05
	LJV	Dry season	2008	1.97	0.51	27.22	7.47	5.36	47.00	0.10	0.02	1.17	0.04	0.06
	LJV		2018	1.70	0.50	27.70	7.33	4.61	51.00	0.10	0.00	7.78	0.04	0.07
	LJV	Rising water	2008	2.50	0.40	33.43	6.72	5.28	51.00					
	LJV		2018	2.80	0.80	27.71	6.67	3.09	56.00	0.01	0.00	1.06	0.02	0.06
	LJV	Flood	2008	4.15	0.78	28.75	6.47	0.58	75.00	0.01	0.00	0.98	0.02	0.06
	LJV		2018	4.10	1.72	26.80	6.63	7.31	58.00	0.01	0.00	0.98	0.02	0.06
	LBN	Falling water	2008	2.28	1.32	25.75	7.14	2.68	65.00					
	LBN		2018	2.05	1.20	26.68	6.91	6.64	58.00	0.00	0.00	1.12	0.03	0.07
	LBN	Dry season	2008	1.75	0.49	24.58	7.61	4.51	103.50	0.26	0.00	1.03	0.03	0.06
	LBN		2018	2.80	0.54	27.76	7.19	4.88	53.33	0.25	0.00	1.04	0.04	0.05
	LBN	Rising water	2008	1.50	0.31	31.74	7.03	4.10	61.00					
	LBN		2018	3.40	0.64	28.03	6.99	3.99	48.67	0.01	0.00	1.38	0.03	0.08
	LBN	Flood	2008	3.75	0.90	28.50	6.35	0.82	46.00	0.01	0.00	1.28	0.03	0.07
	LBN		2018	4.60	1.15	26.87	6.69	7.15	58.00	0.01	0.00	1.28	0.03	0.07
	LDP	Falling water	2008	1.73	1.63	24.40	7.32	2.26	82.00					
	LDP		2018	1.30	1.55	26.49	6.90	6.60	58.00	0.01	0.01	4.65	0.03	0.06
	LDP	Dry season	2008	1.94	0.34	24.95	7.41	4.38	66.00	0.16	0.00	1.42	0.02	0.08

Transition sector	LDP		2018	2.20	0.45	27.91	6.86	4.52	51.00	0.17	0.00	1.34	0.04	0.08
	LDP	Rising water	2008	3.10	0.30	31.30	7.03	4.78	42.00					
	LDP		2018	3.90	0.40	25.26	6.53	6.57	45.00	0.01	0.01	5.73	0.03	0.08
	LDP	Flood	2008	3.50	0.93	27.95	6.23	0.27	69.00					
	LDP		2018	3.60	1.49	26.94	6.73	7.02	58.00	0.01	0.00	1.37	0.03	0.08
	LMO	Falling water	2008	2.30	1.19	25.60	7.13	4.01	106.00					
	LMO		2018	1.15	0.75	26.34	6.87	6.58	58.00	0.17	0.89	0.84	0.01	0.03
	LMO	Dry season	2008	1.42	0.58	25.08	7.78	5.33	244.00	0.17	0.00	0.98	0.02	0.04
	LMO		2018	1.75	0.70	27.93	6.82	4.52	51.00	0.16	0.84	0.98	0.07	0.04
	LMO	Rising water	2008	2.05	0.40	31.33	7.04	4.82	67.00					
	LMO		2018	2.25	0.50	25.27	6.54	6.56	45.00	0.20	1.09	1.03	0.02	0.04
	LMO	Flood	2008	2.90	0.75	28.00	6.24	0.20	59.00	0.19	1.01	0.95	0.01	0.04
	LMO		2018	2.80	0.80	26.98	6.79	6.93	58.00	0.19	1.01	0.95	0.01	0.04
	LMR	Falling water	2008	1.49	0.85	24.92	7.37	4.26	143.00					
	LMR		2018	0.71	0.50	26.18	6.79	6.57	58.00	0.02	0.00	1.00	0.02	0.05
	LMR	Dry season	2008	1.32	0.41	27.20	7.34	5.33	48.00	0.57	0.00	1.63	0.07	0.14
	LMR		2018	0.60	0.18	27.97	6.79	4.49	51.00	0.48	0.00	1.30	0.02	0.15
	LMR	Rising water	2008	1.70	0.37	33.97	6.65	5.71	36.00					
	LMR		2018	2.00	0.45	25.29	6.53	6.56	45.00	0.02	0.00	1.23	0.02	0.06
	LMR	Flood	2008	3.15	0.70	29.50	6.46	1.73	54.00	0.02	0.00	1.17	0.02	0.06
	LMR		2018	1.95	0.27	27.01	6.84	6.85	58.00	0.02	0.00	1.13	0.02	0.06

Supplemental Figure 1. Satellite images showing temporal changes in connectivity between 2008 and 2018 in the nine floodplain lakes (Meander zone: 1A –Retiro Velho lake, 1B –Toma Vara lake, 1C –Simão Nunes lake. Rectilinear channel zone: 2A –Canto Grande lake, 2B –Jauru Velho lake, 2C – Boca do Natalino lake. Transition channel zone: 3A- Pacas lake, 3B – Morrinhos lake, 3C – Morro lake).



902 Supplemental Table 2. List of occurrences of aquatic macrophyte species in floodplain lakes
 903 along the Paraguay River in the four hydrological phases surveyed during 2008 and 2018. HAN
 904 – amphibious, HEN – emergent non-grasses, HEG – emergent grasses, HLE – emergent free
 905 floating, HTR – vines, HCF – rooted with floating stems, HFF – rooted with floating leaves.
 906

Family	Species	Life forms	2008	2018
Alismataceae	<i>Echinodorus</i> sp.	HEN		X
	<i>Echinodorus cylindricus</i> Rataj.	HEN		X
Amaranthaceae	<i>Alternanthera aquatica</i> (D.Parodi) Choda	HEN		X
	<i>Alternanthera philoxeroides</i> (Mart.) Griseb.	HCF		X
	<i>Gomphrena elegans</i> Mart.	HEN		X
	<i>Pfaffia glomerata</i> (Spreng.) Pedersen	HEN		X
Apocynaceae	<i>Funastrum clausum</i> (Jacq.) Schltr.	HTR		X
	<i>Rhabdadenia madida</i> (Vell.) Miers	HTR		X
	<i>Thevetia bicornuta</i> Müll.Arg.	HEN		X
Araceae	<i>Lemna valdiviana</i> Phil.	HLE	X	X
	<i>Pistia stratiotes</i> L.	HLE	X	X
	<i>Wolffiella lingulata</i> (Hegelm.) Hegelm.	HLE	X	X
	<i>Wolffiella oblonga</i> (Phil.) Hegelm.	HLE	X	
Araliaceae	<i>Hydrocotyle ranunculoides</i> L.f.	HCF	X	X
Asteraceae	<i>Aspilia latissima</i> Malme	HEN		X
	<i>Barrosoa candolleana</i> (hook. & Arn.) R. M. King & H. Rob.	HAN		X
	<i>Melanthera latifolia</i> (Gardner) Cabrera	HEN		X
	<i>Mikania micrantha</i> Kunth	HTR		X
	<i>Praxelis clematidea</i> (Griseb.) R.M.King & H.Rob.	HAN		X
	<i>Urolepis hecatantha</i> (DC.) R.M.King & H.Rob.	HAN		X
Boraginaceae	<i>Euploca filiformis</i> (Lehm.) J.I.M.Melo & Semir	HEN		X
Commelinaceae	<i>Commelina longicaulis</i> Jacq.	HAN	X	X
Convolvulaceae	<i>Ipomoea carnea</i> Jacq.	HAN		X
Cucurbitaceae	<i>Cyclanthera hystrix</i> (Gill.) Arn.	HTR		X
	<i>Luffa operculata</i> (L.) Cogn.	HTR		X
Cyperaceae	<i>Cyperus digitatus</i> Roxb.	HAN	X	X
	<i>Cyperus blepharoleptos</i> Steud.	HAN	X	X
	<i>Fimbristylis squarrosa</i> Vahl	HAN		X
Euphorbiaceae	<i>Croton argenteus</i> L.	HAN		X
Fabaceae	<i>Aeschynomene ciliata</i> Vogel	HAN		X
	<i>Aeschynomene sensitiva</i> Sw.	HAN		X
	<i>Mimosa pigra</i> L.	HAN		X
	<i>Neptunia oleracea</i> Lour.	HCF	X	X
	<i>Neptunia plena</i> (L.) Benth.	HEN		X
	<i>Sesbania exasperata</i> Kunth	HAN		X
	<i>Vigna lasiocarpa</i> (Mart.ex Benth.) Verdc.	HTR		X
	<i>Vigna longifolia</i> (Benth.) Verdc.	HTR		X
Hydrocharitaceae	<i>Limnobium laevigatum</i> (Humb. e Bonpl. ex Willd.). Heine	HLE	X	X
Lamiaceae	<i>Hyptis lappacea</i> Benth.	HEN		X
Lytraceae	<i>Cuphea melvilla</i> Lindl.	HEN		X
Malvaceae	<i>Pavonia laetevirens</i> R.E.Fries	HEN		X

Marsileaceae	<i>Marsilea crotophora</i> D.M.Johnston	HCF	X	X
Melastomataceae	<i>Rhynchanthera novemnervia</i> DC.	HEN		X
Nymphaeaceae	<i>Nymphaea lingulata</i> Wiersema	HFF		X
	<i>Nymphaea amazonum</i> Mart. & Zucc.	HFF		X
	<i>Victoria amazonica</i> (Poepp.) J.E.Sowerby.	HFF	X	X
Onagraceae	<i>Ludwigia erecta</i> (L.) H.Hara	HAN		X
	<i>Ludwigia grandiflora</i> (Michx.) Greuter & Burdet	HAN		X
	<i>Ludwigia helminthorrhiza</i> (Mart.) H.Hara.	HCF	X	X
	<i>Ludwigia inclinata</i> (L.f.) M.Góme	HAN		X
	<i>Ludwigia lagunae</i> (Morong) H.Hara	HAN		X
	<i>Ludwigia leptocarpa</i> (Nutt.) H.Hara	HAN		X
	<i>Ludwigia octovalvis</i> (Jacq.) P.H.Raven	HAN		X
	<i>Ludwigia sedioides</i> (Humb. & Bonpl.) H.Hara	HFF		X
	<i>Ludwigia tomentosa</i> (Cambess.) H.Hara	HAN		X
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus fluitans</i> Benth. ex Müll.Arg.	HLE	X	X
Poaceae	<i>Acroceras zizanioides</i> (Kunth) Dandy	HEG		X
	<i>Echinochloa polystachya</i> (H.B.K.) Hitchcock	HEG		X
	<i>Hymenachne amplexicaulis</i> (Rudge) Nees	HEG		X
	<i>Hymenachne pernanbucensis</i> (Spreng.) Zuloaga	HEG		X
	<i>Louisiella elephantipes</i> (Nees ex Trin.) Zuloaga	HEG		X
	<i>Panicum dichotomiflorum</i> Michx.	HEG		X
	<i>Paspalum fasciculatum</i> Willd. ex Flügge	HEG		X
	<i>Paspalum repens</i> P.J.Bergius	HEG	X	X
	<i>Setaria parviflora</i> (Poir.) Kerguélen	HEG		X
	<i>Stephostachys mertensii</i> (Roth) Zuloaga & Morrone	HEG		X
Polygonaceae	<i>Polygonum ferrugineum</i> Wedd.	HEN		X
	<i>Polygonum hydropiperoides</i> Michx.	HEN		X
	<i>Polygonum meisnerianum</i> Cham.	HEN	X	X
Pontederiaceae	<i>Eichhornia azurea</i> (Sw.) Kunth.	HCF	X	X
	<i>Eichhornia crassipes</i> (Mart.) Solms	HLE	X	X
	<i>Pontederia rotundifolia</i> L.f.	HCF	X	X
Pteridaceae	<i>Ceratopteris pteridoides</i> (Hook.) Hieron.	HLE	X	X
	<i>Pityrogramma calomelanos</i> (L.) Link	HEN		X
Ricciaceae	<i>Ricciocarpos natans</i> (L.) Corda	HLE	X	X
Rubiaceae	<i>Borreria quadrifaria</i> E.L. Cabral	HAN		X
Salviniaceae	<i>Azolla filiculoides</i> Lam.	HLE	X	X
	<i>Salvinia auriculata</i> Aubl.	HLE	X	X
	<i>Salvinia biloba</i> Raddi. emend.	HLE		X
Thelypteridaceae	<i>Cyclosorus interruptus</i> (Willd.) H. Ito	HEN		X
Verbenaceae	<i>Lippia alba</i> (Mill.) N.E.Br. ex P. Wilson.	HAN		X

907

908

909

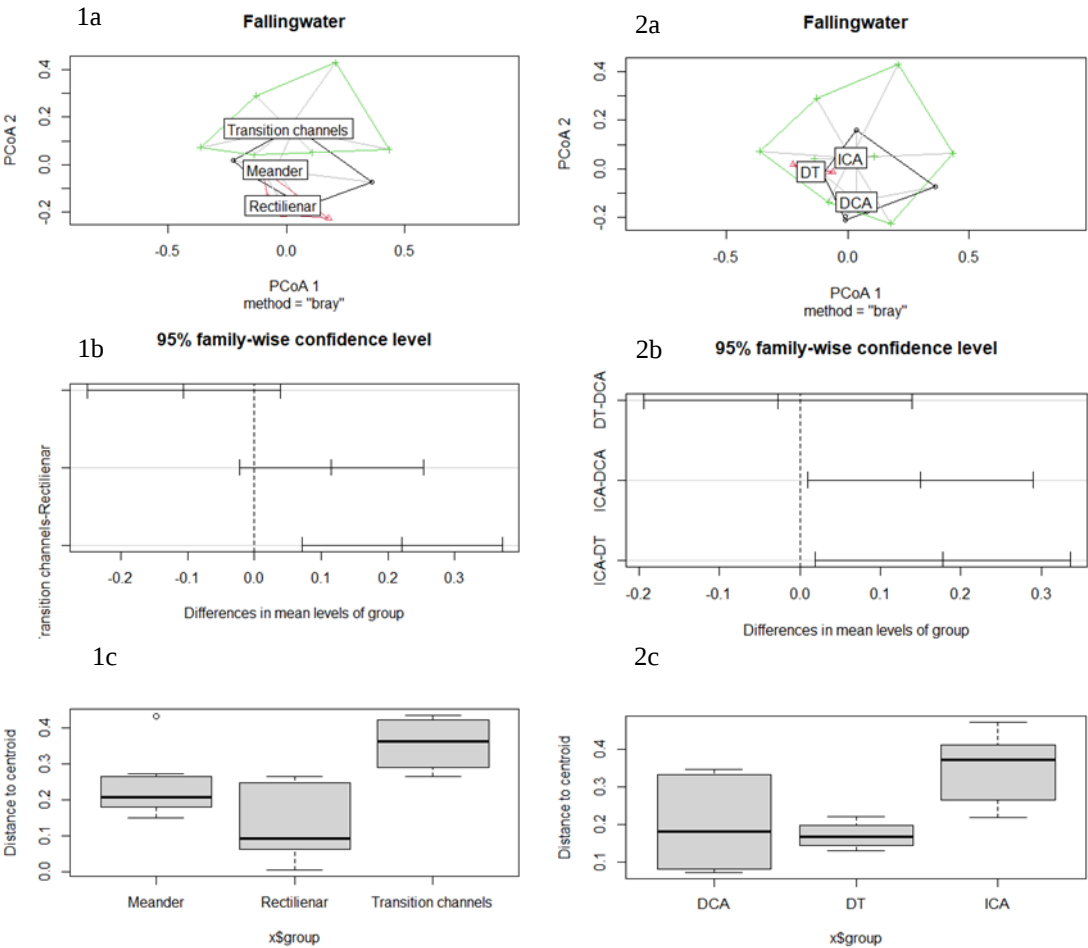
910

911

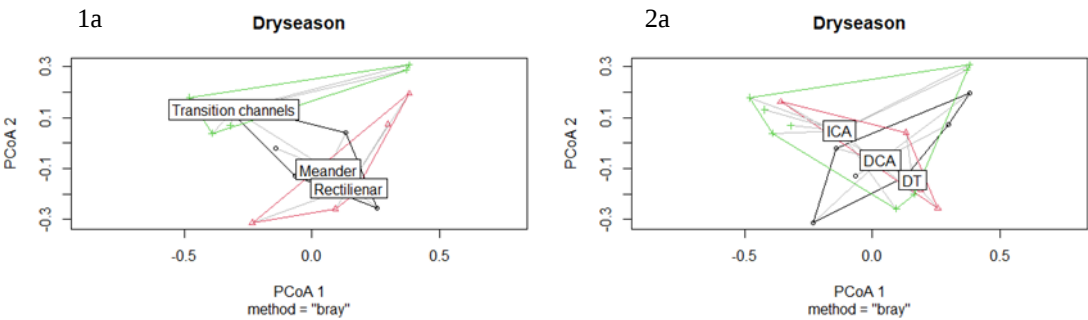
912

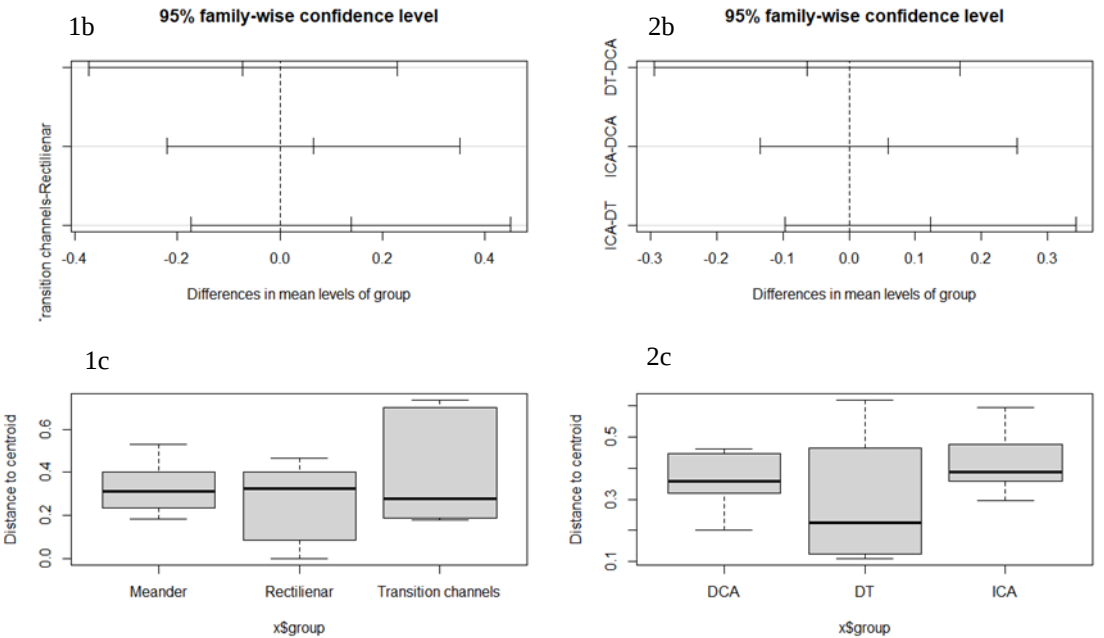
913

Supplemental Figure 2.
Principal components analysis of cover of functional groups in relation to ecological zones (1a-c) and connectivity (2a-c) during the falling water phase in the Paraguay River.

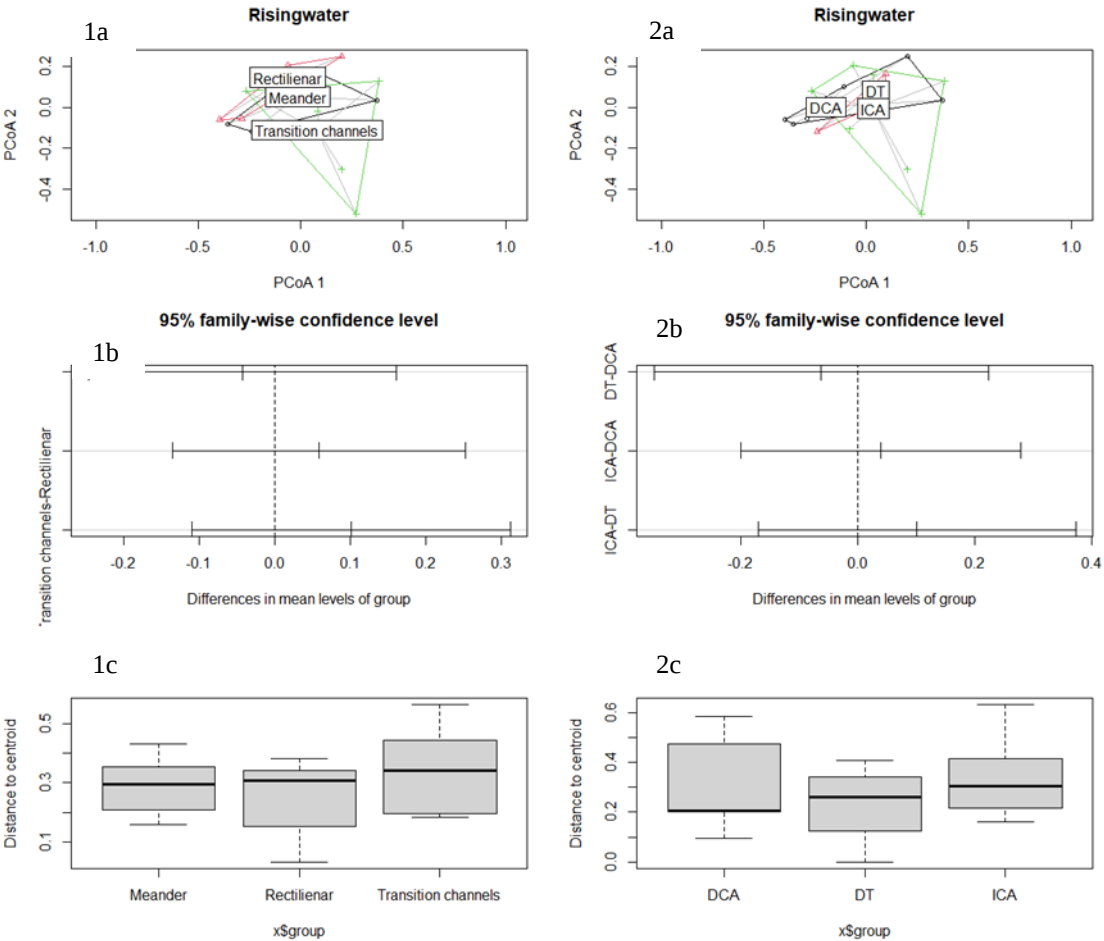


Principal components analysis of cover of functional groups in relation to ecological zones (1a-c) and connectivity (2a-c) during the dry season phase in the Paraguay River.

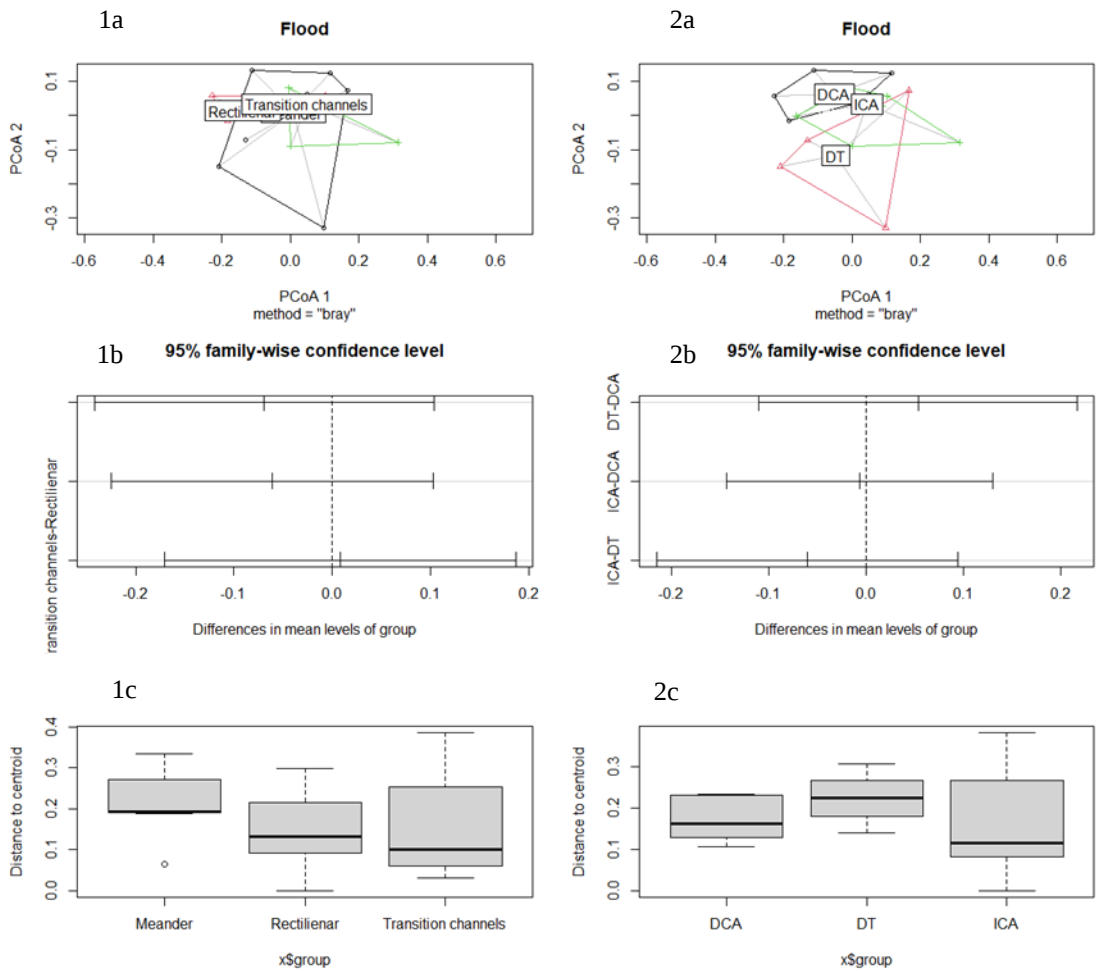




Principal components analysis of cover of functional groups in relation to ecological zones (1a-c) and connectivity (2a-c) during the rising water phase in the Paraguay River.



Principal components analysis of cover of functional groups in relation to ecological zones (1a-c) and connectivity (2a-c) during the flood phase in the Paraguay River.



Capítulo II. Estrutura da metacomunidade de macrófitas aquáticas no corredor ecológico do rio Paraguai, da cidade de Cáceres à Estação Ecológica de Taiamã, Pantanal de Mato Grosso.

RESUMO

A plasticidade e capacidade de dispersão das macrófitas aquáticas têm auxiliado na compreensão dos padrões de diversidade espacial e temporal e no processo de estruturação da metacomunidade, e consequentemente, em novas estratégias de conservação de áreas úmidas. Este trabalho teve por objetivo analisar a estrutura da metacomunidade de macrófitas aquáticas em lagos laterais no ciclo hidrológico de 2018, no rio Paraguai desde a cidade de Cáceres à Estação Ecológica de Taiaí. Foram mensuradas as variáveis físico-químicas da água: temperatura, pH, oxigênio dissolvido, turbidez, condutividade elétrica da água, transparência e profundidade. A estrutura e composição da metacomunidade foram analisadas com base em estudos de fitossociologia, com adaptações, nos bancos de macrófitas aquáticas, totalizando 10 m² para cada um dos nove pontos estudados. Os dados de composição e formas de vida foram submetidos a análise dos elementos da estrutura de metacomunidade (coerência, substituição e limites agregados) para cada período hidrológico. A influência das variáveis limnológicas e os períodos hidrológicos sobre a comunidade foram testadas por meio da análise de redundância (RDA). A relação da composição da metacomunidade e das variáveis: tempo de residência da água, área alagada e velocidade da correnteza foram testados por meio de matrizes de correlação. Os resultados demonstraram uma coerência negativa para os dados, inferindo que a metacomunidade de macrófitas aquáticas no Corredor Ecológico do rio Paraguai está sendo estruturada por meio da interação e dispersão das espécies, ocorrendo assim a dinâmica de manchas (*Patch dynamics*). As variáveis limnológicas estudadas apresentaram baixa influência sobre a composição e estrutura da metacomunidade, o que pode ser explicado pela escala estudada e similaridade limnológica entre os lagos. Ainda que diferentes quanto a morfologia, os lagos apresentaram o mesmo padrão de variação na composição com substituição de espécies ao longo do ciclo hidrológico por outras com maior capacidade de competição, dispersão e colonização na mesma forma de vida.

Palavras-chave: Limnologia; Estrutura de comunidade; Formas de vida; Dispersão.

ABSTRACT

The plasticity and dispersal capacity of aquatic macrophytes have helped in the understanding of patterns of spatial and temporal diversity and in the process of structuring the metacommunity, and consequently, in new strategies for the conservation of wetlands. This work aimed to analyze the structure of the metacommunity of aquatic macrophytes in lateral lakes in the 2018 hydrological cycle, in the Paraguay River from the city of Cáceres to

the Taiaimã Ecological Station. The physical-chemical variables of the water were measured: temperature, pH, dissolved oxygen, turbidity, electrical conductivity of the water, transparency and depth. The structure and composition of the metacommunity were analyzed based on studies of phytosociology, with adaptations, in the banks of aquatic macrophytes, totaling 10 m² for each of the nine points studied. Composition and life forms data were submitted to analysis of metacommunity structure elements (coherence, substitution and aggregate limits) for each hydrological period. The influence of limnological variables and hydrological periods on the community were tested using redundancy analysis (RDA). The relationship between the composition of the metacommunity and the variables: water residence time, flooded area and current velocity were tested using correlation matrices. The results showed a negative coherence for the data, inferring that the metacommunity of aquatic macrophytes in the Ecological Corridor of the Paraguay River is being structured through the interaction and dispersion of species, thus occurring the dynamics of patches (Patch dynamics). The limnological variables studied showed low influence on the composition and structure of the metacommunity, which can be explained by the scale studied and the limnological similarity between the lakes. Although different in terms of morphology, the lakes showed the same pattern of variation in composition with replacement of species throughout the hydrological cycle by others with greater capacity for competition, dispersion and colonization in the same form of life.

Keywords: Limnology; Community structure; Life forms; Dispersion.

1. INTRODUÇÃO

Os ecossistemas aquáticos respondem a 9,5% da biodiversidade mundial com uma diversidade singular de fauna e flora, são responsáveis pela manutenção e regulação de aquíferos e ciclos biogeoquímicos, e incluem as áreas úmidas, que no Brasil cobrem cerca de 20% do território (MITSCH e GROSSELINK, 2007; BALIAN *et al.*, 2008; JUNK *et al.*, 2015). O Pantanal é considerado a maior planície inundável do mundo com cerca de 140.000 Km² em território brasileiro (JUNK, 2017; IRIGARAY *et al.*, 2017), e tem seus processos ecológicos regulados pelo pulso de inundação (JUNK *et al.*, 1989; DA SILVA e ESTEVES, 1995; HAMILTON *et al.*, 1997; MARÇAL e CALLIL, 2008).

O rio Paraguai é o principal rio do Pantanal e tem como força controladora o pulso de inundação, que contribui com a riqueza de espécies no rio e em lagos laterais, devido a sua influência sobre a estrutura das comunidades existentes nas áreas de transição aquático-terrestre (ATTZ) (JUNK *et al.*, 1989; JUNK *et al.*, 2014; MORAIS *et al.*, 2022). Os processos de conectividade e dispersão da flora e fauna favorecidos pela sazonalidade anual, podem manter o fluxo gênico entre populações ao longo da planície de inundação conferindo a este sistema o título de corredor ecológico (BRITO, 2012; BRASIL, 2016).

O pulso de inundação favorece no período da cheia, o transbordamento dos rios, possibilitando os processos de dispersão, na seca os lagos marginais podem perder a conexão com a calha principal do rio e, por meio de processos de redução do tamanho populacional, especiação e competição, pode temporariamente ocorrer a substituição de espécies por aquelas que melhor se adaptam a oscilação do nível da água (DA SILVA *et al.*, 2022; ABDO e DA SILVA, 2012).

As macrófitas aquáticas são plantas adaptadas a ambientes inundados, configurando ao ambiente uma alta heterogeneidade espacial, disponibilidade de habitats para a fauna associada, retenção de sedimento, proteção das margens e ciclagem de nutrientes (DA SILVA *et al.*, 1994; DA SILVA e BALERONI, 2009; FAVA e GOMES, 2017; FROTA *et al.*, 2019). A riqueza registrada para o Pantanal foi de 242 espécies de macrófitas distribuídas em diferentes formas de vida (POTT *et al.*, 2011). Na região de Cáceres foram registradas 80 espécies e oito formas de vida em 150 Km desde a cidade de Cáceres à Estação Ecológica de Taiamã (MORAIS *et al.*, 2022). Nesta porção, o rio Paraguai possui um sistema hídrico constituído por diversos lagos com diferentes tipos de conectividade hidrológica lateral, que variam com o pulso de inundação (ABDO e DA SILVA, 2012).

A amplitude, frequência e duração do pulso de inundação, associado a diversidade, dinâmica e características funcionais das macrófitas aquáticas têm auxiliado na compreensão dos padrões de diversidade espacial e temporal, em novas estratégias de conservação de áreas úmidas, e servido de base para o entendimento do processo de estruturação de uma comunidade (THOMAZ *et al.*, 2002; LEIBOLD *et al.*, 2004; ALAHUTA e HEINO, 2013; SOCOLAR *et al.*, 2016; CESCHIN *et al.*, 2018).

Metacomunidades podem ser definidas como comunidades locais, conectadas ou não por processos de dispersão, que são influenciadas por fatores ambientais e espaciais, e são classificadas por meio dos elementos: coerência, rotação de espécies e aglomeração de limites, e em mecanismos que esclarecem sua composição e dinâmica estrutural: neutro, filtragem de espécies, dinâmica de manchas e efeitos de massa (LEIBOLD e MIKKELSON, 2002; LEIBOLD *et al.*, 2004; LEGENDRE e DE CÁCERES, 2013; GÖTHE *et al.*, 2016). As três últimas dinâmicas são as responsáveis pela estruturação das comunidades em sistemas aquáticos (HEINO *et al.*, 2015).

Os padrões de diversidade são resultados da interação entre espécie e o meio e são coordenados, principalmente, pela distribuição das espécies. A distribuição tem grande importância na ecologia de comunidades e podem ser promovidas por filtros ambientais ou aleatoriamente entre os locais sem barreiras, por meio de distribuições exclusivas formando padrões uniformemente espaçados no gradiente ou ainda representarem subgrupos aninhados de locais com maior riqueza (LEIBOLD e MIKKELSON, 2002; HEINO, 2005; HENRIQUES-SILVA *et al.*, 2013).

Análises de metacomunidade, especialmente em áreas de conservação, tem alto valor de importância devido ao aumento dos impactos naturais e antrópicos nessas áreas. Neste estudo, aplicamos essa abordagem para estudar a ecologia espacial de macrófitas aquáticas no Corredor ecológico do rio Paraguai no Pantanal, com os seguintes objetivos: (i) avaliar a influência das variáveis limnológicas sobre a estrutura de macrófitas aquáticas no rio Paraguai; (ii) analisar a estrutura da metacomunidade de macrófitas aquáticas em lagos laterais desde a cidade de Cáceres a Estação Ecológica de Taiamã no ciclo hidrológico do ano de 2018; (iii) identificar qual processo ecológico atua sobre a estrutura da metacomunidade de macrófitas aquáticas no rio Paraguai.

Com base nos resultados obtidos no primeiro capítulo, nós hipotetizamos que: 1) as variáveis limnológicas apresentam baixa influência sobre a estrutura da comunidade; 2) a comunidade de macrófitas aquáticas é estruturada pelo efeito de massa; 3) a comunidade de

macrófitas aquáticas no corredor ecológico do rio Paraguai representa o *pool* regional de espécies.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 ÁREA DE ESTUDO

Este estudo foi realizado durante os períodos hidrológicos de cheia e seca no ano de 2018, em seis lagoas com conexão hidrológica lateral direta e temporal, nos três setores funcionais do Corredor Ecológico do rio Paraguai, município de Cáceres, Pantanal de Mato Grosso, entre as coordenadas 16°10'S, 57°47'W e 16°42'S, 57°45'W. O clima do Pantanal é um clima quente e úmido (tipo AW), com alternância de estações seca e chuvosa bem definidas, com precipitação pluviométrica entre 1000 a 2000 mm, umidade relativa de 78,50%, e a temperatura média anual apresenta variações entre 21 °C e 32 °C, podendo atingir 41°C durante a primavera (ADAMOLI, 1982; KOTTEK *et al.*, 2006; NEVES *et al.*, 2011).

O rio Paraguai é o principal rio da bacia do Alto Paraguai, e na região de Cáceres à Estação Ecológica de Taiamã está subdividido em quatro setores funcionais classificados de acordo com suas características hidrogeomorfológicas: meandro, retilíneo, transição e fluviolacustre (WANTZEN *et al.*, 2005). O setor de meandro é caracterizado pela quantidade e sinuosidade das curvas e inclui os lagos Retiro Velho e Simão Nunes localizadas à margem esquerda do rio. O setor retilíneo é composto por uma província serrana em sua margem esquerda, conferindo ao setor poucas curvas, e inclui os lagos Canto Grande e Jauru Velho às margens esquerda e direita, respectivamente. O setor de transição apresenta menor sinuosidade em relação ao setor de meandro e tem como limite a Estação Ecológica de Taiamã (EET), abrange os lagos Morros à margem direita do rio e Morrinhos à margem esquerda do rio Paraguai. Os lagos foram selecionados com base na conectividade observada destes no ciclo hidrológico do ano anterior (2018): 1) conectados diretamente no ano todo (Canto Grande e Morrinhos); 2) conectadas indiretamente por um estreito canal d'água no período de vazante e seca (Jauru Velho e Morro); 3) conectada temporariamente (Retiro Velho e Simão Nunes) (Figura 1).

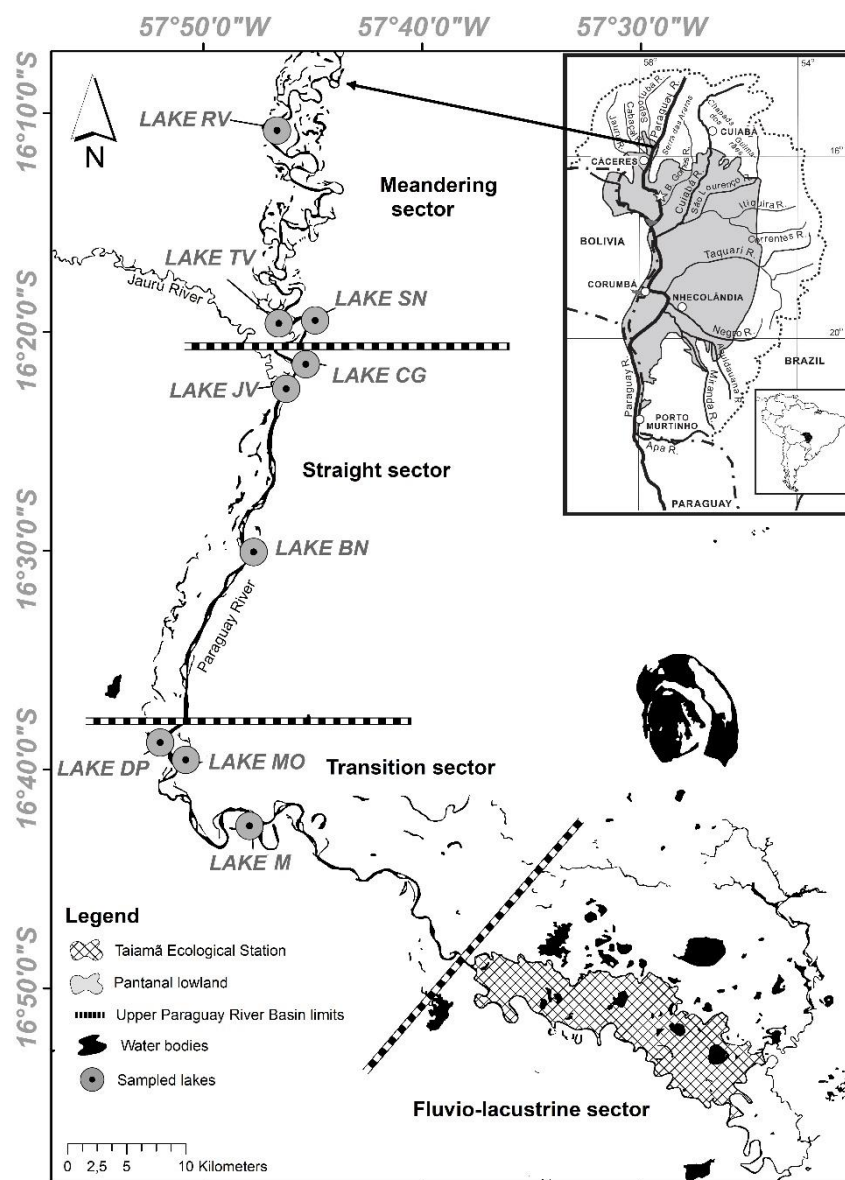


Figura 1. Localização das áreas de estudo no rio Paraguai, Pantanal de Mato Grosso.

2.2 COLETA DOS DADOS

Nos quatro períodos hidrológicos foram coletadas as variáveis físico-químicas da água: temperatura da água ($^{\circ}\text{C}$), pH, oxigênio dissolvido (mg/L), turbidez (NTU) e condutividade elétrica da água ($\mu\text{S/cm}$) foram mensuradas por meio de sonda multiparâmetro Horiba U-50, na superfície (20cm) da coluna da água sob a cobertura de macrófitas aquáticas e no meio de cada lago. A transparência da água foi determinada com disco de Secchi (m) e a profundidade (m) tomada com auxílio de ecobatímetro.

A composição florística e estrutura da comunidade das macrófitas aquáticas foram estimados segundo o método de BRAUN-BLANQUET (1979), por meio do lançamento

aleatório de um quadrado de 0,50 cm² totalizando 10 m² para cada área utilizando ao longo do banco de macrófitas na região litorânea, totalizando nove pontos de coleta. A identificação das espécies foi baseada em literatura especializada e incorporadas as coleções do Herbário do Pantanal Vali Joana Pott (HPAN); Herbário da Amazônia Meridional (HERBAM) ambos da Universidade do Estado de Mato Grosso, e Instituto de Botânica de São Paulo (IBt).

2.3 ANÁLISE DOS DADOS

Os dados de composição foram obtidos por meio da média da cobertura vegetal e formas de vida registrados em cada ponto e períodos. Os elementos da estrutura de metacomunidade (coerência, substituição e limites agregados), foram analisados seguindo o proposto por LEIBOLD e MIKKELSON (2002) e PRESLEY *et al.* (2010), por meio de uma matriz binária para cada período hidrológico.

A influência das variáveis limnológicas, os lagos laterais e os períodos hidrológicos sobre as formas de vida foram testadas por meio da análise de redundância (RDA). A relação da composição da metacomunidade e das variáveis: tempo de residência da água, área alagada e velocidade foram testados por meio de matrizes correlação. Todas as análises foram realizadas por meio da plataforma R versão 2.11 (R Development Core Team, 2011), com significância estatística de $p \leq 0,05$.

3. RESULTADOS

Foram registrados um total de 43 espécies distribuídas em 23 famílias, sendo as famílias Poaceae, Fabaceae, Onagraceae e Pontederiaceae as mais representativas (Tabela 1).

Tabela 1 - Lista das espécies com suas respectivas famílias e formas de vida de macrófitas aquáticas no Corredor Ecológico do rio Paraguai entre a cidade de Cáceres e a Estação Ecológica de Taiaimã, Pantanal/MT.

Família	Espécies	Formas de vida
Alismataceae	<i>Echinodorus</i> sp.	Emergente
Amaranthaceae	<i>Alternanthera philoxeroides</i> (Mart.) Griseb.	Anfíbia
	<i>Gomphrena elegans</i> Mart.	Emergente
Apocynaceae	<i>Rhabdadenia madida</i> (Vell.) Miers	Trepadeira
Araceae	<i>Lemna valdiviana</i> Phil.	Flutuante livre
	<i>Pistia stratiotes</i> L.	Flutuante livre
Araliaceae	<i>Hydrocotyle ranunculoides</i> L.f.	Flutuante fixa
Asteraceae	<i>Aspilia latissima</i> Malme	Emergente
	<i>Mikania micrantha</i> Kunth	Trepadeira
Commelinaceae	<i>Commelina longicaulis</i> Jacq.	Anfíbia
Convovulaceae	<i>Ipomoea carnea</i> Jacq.	Anfíbia
Continua...		

		...continuação
Cucurbitaceae	<i>Cyclanthera hystrix</i> (Gill.) Arn.	Trepadeira
	<i>Cyperus digitatus</i> Roxb.	Anfíbia
	<i>Cyperus blepharoleptos</i> Steud.	Anfíbia
Cyperaceae	<i>Aeschynomene ciliata</i> Vogel	Emergente
	<i>Neptunia oleracea</i> Lour.	Flutuante fixa
	<i>Neptunia plena</i> (L.) Benth.	Emergente
	<i>Vigna lasiocarpa</i> (Mart.ex Benth.) Verdc.	Trepadeira
Hydrocharitaceae	<i>Limnobium laevigatum</i> (Humb. e Bonpl. ex Willd.). Heine	Flutuante livre
Marsileaceae	<i>Marsilea crotophora</i> D.M.Johnston	Flutuante fixa
Nymphaeaceae	<i>Nymphaea amazonum</i> Mart. & Zucc.	Flutuante fixa
	<i>Victoria amazonica</i> (Poepp.) J.E.Sowerby.	Flutuante fixa
	<i>Ludwigia erecta</i> (L.) H.Hara	Emergente
Onagraceae	<i>Ludwigia helminthorrhiza</i> (Mart.) H.Hara.	Flutuante fixa
	<i>Ludwigia sedioides</i> (Humb. & Bonpl.) H.Hara	Flutuante fixa
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus fluitans</i> Benth. ex Müll.Arg.	Flutuante livre
	<i>Echinochloa polystachya</i> (H.B.K.) Hitchcock	Anfíbia
	<i>Hymenachne amplexicaulis</i> (Rudge) Nees	Anfíbia
Poaceae	<i>Panicum dichotomiflorum</i> Michx.	Anfíbia
	<i>Luziola</i> sp.	Anfíbia
	<i>Louisiella elephantipes</i> (Nees ex Trin.) Zuloaga	Anfíbia
	<i>Paspalum repens</i> P.J.Bergius	Flutuante fixa
Polygonaceae	<i>Polygonum ferrugineum</i> Wedd.	Emergente
	<i>Polygonum hydropiperoides</i> Michx.	Emergente
	<i>Eichhornia azurea</i> (Sw.) Kunth.	Flutuante fixa
Pontederiaceae	<i>Eichhornia crassipes</i> (Mart.) Solms	Flutuante livre
	<i>Pontederia rotundifolia</i> L.f.	Flutuante fixa
Pteridaceae	<i>Ceratopteris pteridoides</i> (Hook.) Hieron.	Flutuante livre
Ricciaceae	<i>Ricciocarpos natans</i> (L.) Corda	Flutuante livre
	<i>Azolla filiculoides</i> Lam.	Flutuante livre
Salviniaceae	<i>Salvinia auriculata</i> Aubl.	Flutuante livre
	<i>Salvinia biloba</i> Raddi. Emend.	Flutuante livre
Verbenaceae	<i>Lippia alba</i> (Mill.) N.E.Br. ex P. Wilson	Anfíbia

O período de cheia deteve a maior riqueza de espécies, e entre as espécies menos frequentes para ambos os períodos, não houve uma relação destas com as formas de vida. Entre as cinco formas de vida catalogadas, as mais frequentes nos dois períodos hidrológicos foram as flutuantes fixas e flutuantes livres, contudo, no período de seca a frequência de anfíbias foi maior (7 espécies) (Figura 2).

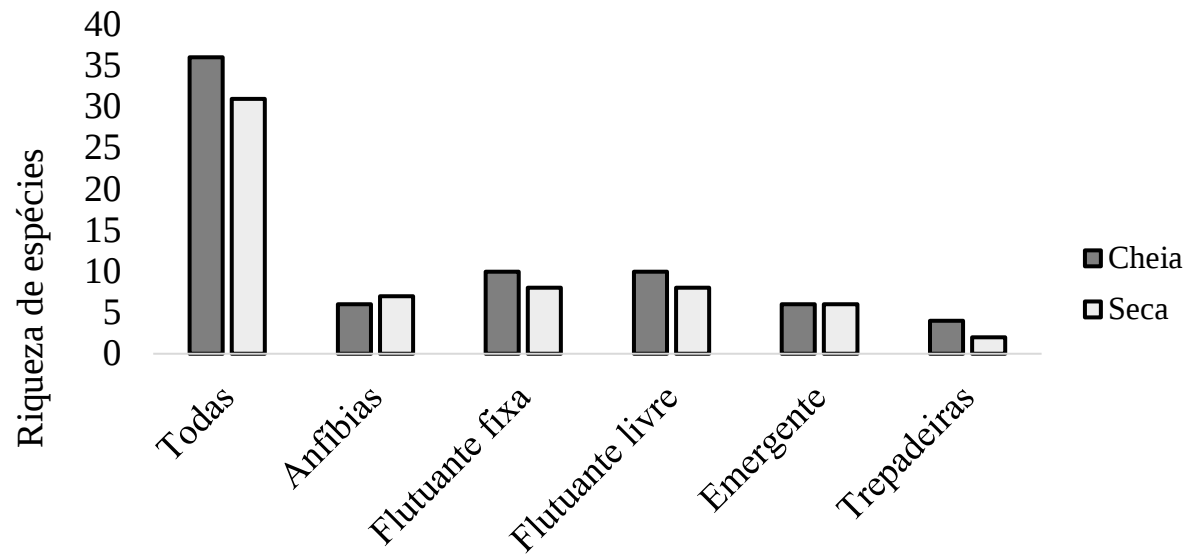


Figura 2. Riqueza de espécies por formas de vida entre os períodos de cheia e seca nos setores funcionais do rio Paraguai, Cáceres, Pantanal/MT.

Os resultados dos elementos de metacomunidade de macrófitas aquáticas mostraram que a coerência foi significativamente negativa para os períodos hidrológicos de cheia e seca ($z = -7.15$; $p > 0.001$), mostrando que as maiores ausências do que o esperado ao acaso formam um padrão de tabuleiro e as espécies ocorrem independente umas das outras (Figura 3).

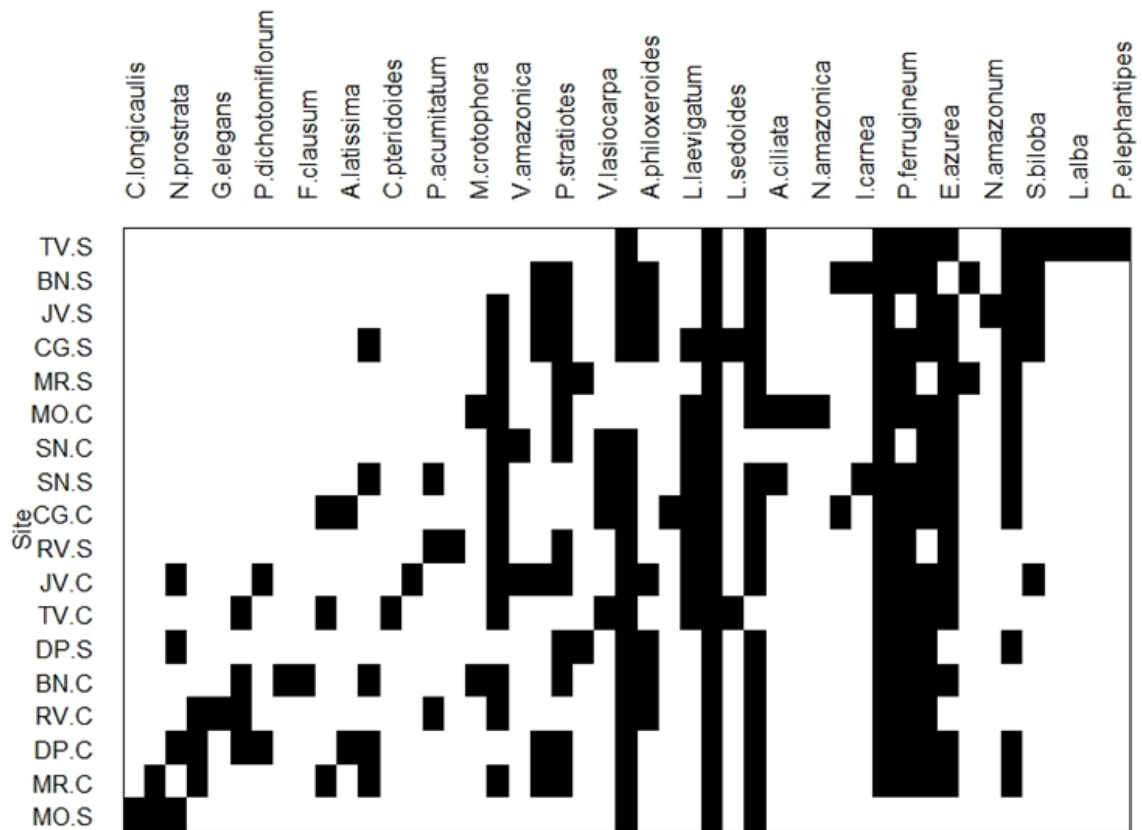


Figura 3. Padrão de ocorrência das espécies de macrófitas aquáticas em estrutura de metacomunidade com padrão de tabuleiro (Checkerboard) entre os períodos de cheia e seca nos setores funcionais do rio Paraguai, Cáceres, Pantanal/MT. (C.: Cheia, S.: Seca. RV: Lago Retiro Velho; TV – Lago Toma Vara; SN – Lago Simão Nunes; CG – Lago Canto Grande; BN – Lago Boca do Natalino; JV – Lago Jauru Velho; DP – Lago Das Pacas; MR – Lago Morrinhos; MO – Lago do Morro).

Houve diferença significativa entre as variáveis limnológicas em relação aos períodos hidrológicos ($p < 0,01$), com o período de seca detendo os maiores valores de pH, condutividade elétrica e oxigênio dissolvido. A análise de redundância (RDA) entre as formas de vida apresentou um acúmulo de 64,2% da variação explicada para os dois primeiros eixos formados. A variável oxigênio dissolvido apresenta correlação positiva com a forma de vida anfíbia, já a variável pH e a condutividade se correlacionaram negativamente com as espécies flutuantes livres, flutuantes fixas e trepadeira, assim como a profundidade que variou entre 0,6 na seca e 2,8 m na cheia, e demonstrou uma tendência negativa com relação a composição a estas formas de vida (Figura 4).

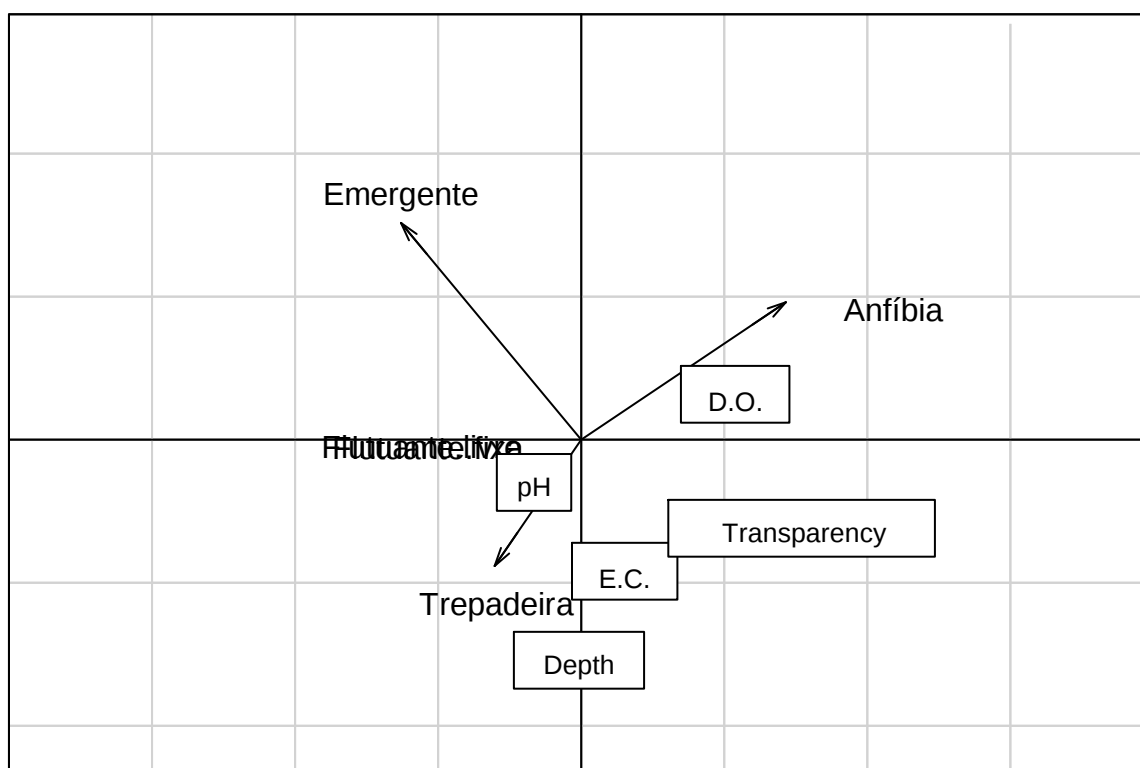


Figura 4 - Análise de Redundância (RDA) realizada entre as formas de vida de macrófitas aquáticas e as variáveis D.O (Oxigênio Dissolvido), Transparency (Transparência), E.C. (Condutividade elétrica), pH, Depth (Profundidade) nos setores funcionais do rio Paraguai, Cáceres, Pantanal/MT. Eixo 1 explica 42,4 % e o eixo 2 explica 21,8% da variação nos dados

A RDA entre os períodos hidrológicos, lagos e as formas de vida mostrou que há uma correlação positiva entre a seca e as espécies anfíbias. O período de cheia influenciou negativamente a composição das espécies emergentes, e apresentou correlação positiva com as flutuantes livres, flutuantes fixas e trepadeiras (Figura 5).

A análise de correlação demonstrou que, para os períodos estudados, não houve relação significativa entre a cobertura vegetal das macrófitas aquáticas com o tempo de residência da água ($R^2=0.097$), com a área alagada ($R^2=0.009$) ou com a velocidade da água ($R^2=0.090$).

A análise espaço-temporal no corredor ecológico do rio Paraguai, diferente do esperado, mostrou que a diferença observada na composição das formas de vida entre os lagos teve baixa influência das variáveis limnológicas e ambientais sobre a comunidade de macrófitas aquáticas, assim não confirmando a hipótese de que a comunidade está sendo estruturada pela dinâmica de efeito de massa e sim pelo processo de dinâmica de manchas com padrão de tabuleiro. Segundo LEIBOLD *et al.* (2004), esse mecanismo permite inferir que os locais ofertam recursos semelhantes entre si e que a composição e distribuição das espécies são influenciadas pela interação e dispersão das espécies.

Comunidades estruturadas pela dinâmica de manchas apresentam coerência negativa, esta, por sua vez, é um dos elementos de metacomunidade que por meio de matrizes de presença e ausência, analisa se as espécies respondem a um mesmo gradiente ambiental. Se o número de ausências for maior do que o esperado ao acaso, a estrutura da metacomunidade apresenta um padrão de tabuleiro, onde pode estar havendo competição interespecífica (DIAMOND, 1975; BRAGA *et al.*, 2017).

Dentre as variáveis limnológicas, a profundidade pode ter sido a principal determinante da composição de espécies nas comunidades, pois é uma das variáveis que mais contribui com a segregação das formas de vida em relação aos períodos hidrológicos nas lagoas. Contudo, a baixa redundância observada entre as variáveis ambientais e a comunidade de macrófitas aquáticas pode estar demonstrando que a estrutura da comunidade está diretamente relacionada a capacidade de dispersão da comunidade e não a um gradiente ambiental específico. A baixa influência das variáveis ambientais sobre a estrutura de macrófitas também foi registrada por ALAHUHTA *et al.* (2014) em lagoas no estado de Minnesota (EUA).

A correlação positiva entre o oxigênio dissolvido e a forma de vida anfíbia pode ser explicada pela alta taxa fotossintética e fluxo da água que há nas lagoas laterais do rio Paraguai no período de seca, pois a concentração de O₂ na água pode decrescer pela ocorrência de decomposição, pela respiração de organismos aquáticos, e outros processos bioquímicos, contudo em rios com maior fluxo e de menor profundidade a concentração de oxigênio é maior (GUIMARÃES e NOUR, 2001). As variáveis pH, condutividade elétrica e profundidade se correlacionaram negativamente com as formas flutuantes livres, fixas e trepadeira, divergindo de outras áreas úmidas onde as variáveis limnológicas explicaram a maior variação na composição de espécies (ALAHUHTA *et al.*, 2018; IVERSEN *et al.*, 2019; LECH e WILLING, 2021).

Apesar de não significativas, as variáveis relacionadas ao pulso de inundação (tempo de residência da água, área alagada e velocidade da água) podem estar influenciando indiretamente a dispersão das espécies, visto que a riqueza parece ser determinada pela competição por área, principalmente, pelas formas de vida anfíbias no período de seca, quando a redução ou perda de conectividade altera a dinâmica local dos lagos (MORAIS *et al.*, 2022). O padrão sazonal do Alto Rio Paraná também foi similar, com influencia na composição das macrófitas onde foi observado a substituição das espécies (THOMAZ *et al.*, 2009). A conectividade hidrológica lateral é influenciada pelo pulso de inundação e favorece a dispersão de espécies entre os ambientes aquáticos (JUNK *et al.*, 1989).

A variação ambiental e limnológica, associada a capacidade de adaptação de algumas espécies, podem ter promovido a coexistência destas nos lagos estudados. Esses resultados corroboram com os obtidos por PETSCH *et al.* (2021), no qual observaram que o padrão de inundação em 16 anos homogeneizou as condições ambientais de lagos geograficamente próximos e influenciou no gradiente espacial da comunidade de macrófitas. THOMAZ *et al.* (2007) afirmam que uma comunidade tende a se homogeneizar após eventos que podem alterar a dinâmica da paisagem, intensificando assim a extinção local de espécies raras devido a

disponibilidade de recursos e divergência funcional (GLENN e COLLINS, 1992; THOMAZ *et al.*, 2007).

Em metacomunidades com distribuição aleatória as espécies respondem a diferentes gradientes ambientais, podendo ou não haver exclusão por competição devido a capacidade de adaptação e dispersão de espécies, onde espécies colonizadoras podem sobrepor a comunidades isoladas ou recentemente perturbadas e espécies mais competidoras podem dominar e até levar à extinção comunidades menos isoladas (LEIBOLD e MIKKELSON, 2002; HOLYOAK *et al.*, 2005).

VIANA *et al.* (2014) e ALAHUHTA *et al.* (2018) pontuaram que a dispersão é um dos fatores mais importantes para a estruturação das comunidades de macrófitas entre lagos com conexão direta ou não, e sugerem que a seleção de espécies está diretamente atrelada às condições ambientais do local de estudo e não a espacialidade. Se o processo de dispersão mantiver a estabilidade, a extensão espacial amplia o gradiente ambiental e favorece os processos de filtragem e seleção de espécies (HEINO *et al.*, 2017). Essa afirmação pode explicar o observado nesse estudo, onde a menor espacialidade entre os pontos amostrados e a similaridade das variáveis ambientais pelo fluxo contínuo do rio e pulso de inundação não foram suficientes para alterar a dinâmica e a estrutura da metacomunidade de macrófitas aquáticas.

5. CONCLUSÃO

Nossos resultados mostraram que no ciclo hidrológico de 2018, e em sistemas semelhantes como é o caso dos lagos estudados entre a cidade de Cáceres e a EET Taiamã, as variáveis limnológicas não influenciaram sobre a estrutura da comunidade de macrófitas aquáticas.

A comunidade é estruturada pela dinâmica de manchas e apresenta variação na composição, com substituição de espécies por outras com maior capacidade de competição, dispersão e colonização, com as mesmas estratégias de vida.

A metacomunidade de macrófitas do rio Paraguai não representa o *pool* regional de espécies, provavelmente devido a escala temporal e espacial analisada, que não possibilitou a identificação de outros padrões na estrutura da metacomunidade.

6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABDO, M.S.A.; DA SILVA, C.J. **Os setores funcionais do rio Paraguai e a comunidade de macrófitas aquáticas.** In: Paisagem, biodiversidade e cultura. Orgs.: SANTOS, J.E.; DA SILVA, C.J.; MOSCINI, L.E. São Carlos, RiMa Editora, p. 251-263, 2012.

ADÁMOLI, Jorge. **O Pantanal e suas relações fitogeográficas com os cerrados: discussão sobre o conceito de complexo do Pantanal**. In: Anais do XXXII Congresso Nacional de Botânica. p. 109-119, 1982.

ALAHUHTA, J.; HEINO, J. Spatial extent, regional specificity and metacommunity structuring in lake macrophytes. **Journal of Biogeography**, v. 40, n. 8, p. 1572-1582, 2013.

ALAHUHTA, Janne et al. Species sorting determines variation in the community composition of common and rare macrophytes at various spatial extents. **Ecological Complexity**, v. 20, p. 61-68, 2014.

ALAHUHTA, Janne et al. Global patterns in the metacommunity structuring of lake macrophytes: regional variations and driving factors. **Oecologia**, v. 188, n. 4, p. 1167-1182, 2018.

BALIAN, E.V.; SEGERS, H.; MARTENS, K.; LÉVÉQUE, C. The freshwater animal diversity assessment: an overview of the results. **Freshwater animal diversity assessment**, p. 627-637, 2007.

BAYLEY, Peter B. Understanding large river: floodplain ecosystems. **BioScience**, v. 45, n. 3, p. 153-158, 1995.

BRAGA, C.; OLIVEIRA, J.A.; CERQUEIRA, R. Metacomunidades: uma introdução aos termos e conceitos. **Oecologia Australis**, 21: 108-118, 2017.

BRASIL - MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE/MMA. Corredores Ecológicos: Iniciativa Brasileira no Contexto Continental. Documento de Trabalho. Brasília, 41 p, nov 2006.

BRAUN-BLANQUET, J. *Fitossociologia: Bases para el estudio de las comunidades vegetales*. Trad. JC Lalucat, J.H. Madrid, Blume, 820p., 1979.

BRITO, FRANCISCO. *Corredores ecológicos: uma estratégia integradora na gestão de ecossistemas* / Francisco Brito. 2. ed. rev. – Florianópolis, Ed. da UFSC, 264 p, 2012.

CESCHIN, F.; BINI, L.M.; PADIAL, A.A. Correlates of fish and aquatic macrophyte beta diversity in the Upper Paraná River floodplain. **Hydrobiologia**, v. 805, n. 1, p. 377-389, 2018.

DA SILVA, C.J.; NOGUEIRA, F.; ESTEVES, F.A. Composição química das principais espécies de macrófitas aquáticas do Lago Recreio Pantanal Matogrossense (MT). **Revista Brasileira de Biologia**, v. 54, n.4, p. 617-622, 1994.

DA SILVA, C.J.; ESTEVES, F.A. Dinâmica das características limnológicas das Baías Porto de Fora e Acurizal (Pantanal de Mato Grosso) em função da variação do nível da água. In: Esteves, F.A. (ed.) **Oecologia brasiliensis**. Instituto de Biologia UFRJ, Rio de Janeiro. v.1, p.47-60, 1995.

DA SILVA, C. J.; BALERONI, E. Fish associated with aquatic macrophytes in the Chacororé-Sinhá Mariana Lake system Mutum River, Pantanal of Mato Grosso, Braziland. **Revista Brasileira de Biologia (Impresso)** (Cessou em 2001. Cont. ISSN 1519-6984 Brazilian Journal of Biology (Impresso)), v. 69, p. 101-106, 2009.

DIAMOND, Jared M. Assembly of species communities. **Ecology and evolution of communities**, p. 342-444, 1975.

FAVA, W.S.; GOMES, V.G.N. “Back-to-bud” strategy in *Nymphaea amazonum* (Nymphaeaceae): A protogynous macrophyte of the Pantanal wetlands. **Aquatic botany**, v. 140, p. 1-3, 2017.

FROTA, A.V.B.; VITORINO, B.D.; DA SILVA, C.J.; IKEDA-CASTRILLON, S.K.; NUNES, J.R.DA.S. Bird community structure in macrohabitats of the aquatic-terrestrial transition zone in the Pantanal wetland, Brazil. *Oecologia Australis*, 2019.

GLENN, S.M.; COLLINS, S.L. Effects of Scale and Disturbance on Rates of Immigration and Extinction of Species in Prairies. **Oikos**. 63 2, 273-280, 1992

GÖTHE, E.; BAATTRUP-PEDERSEN, A.; WIBERG-LARSEN, P.; GRAEBER, D.; KRISTENSEN, E.A.; FRIBERG, N. Environmental and spatial controls of taxonomic versus trait composition of stream biota. **Freshwater Biology**, v. 62, n. 2, p. 397-413, 2016.

GUIMARÃES, J.R. e NOUR, E.A.A. **Tratando nossos esgotos: Processos que imitam a natureza**. In: GIORDAN, M. e JARDIM, W.F. (Eds.). *Cadernos Temáticos de Química Nova na Escola*, n. 1, p. 19- 30, 2001.

HAMILTON, S.K.; SIPPEL, S.J.; CALHEIROS, D.F.; MELACK, J.M. An anoxic event and other biogeochemical effects of the Pantanal wetland on the Paraguay River. **Limnology and Oceanography**. 42(2):257-272. 1997.

HEINO, Jani. Positive relationship between regional distribution and local abundance in stream insects: a consequence of niche breadth or niche position?. **Ecography**, v. 28, n. 3, p. 345-354, 2005.

HEINO, J.; MELO, A.S.; SIQUEIRA, T.; SOININEN, J.; VALANKO, S.; BINI, L.M. Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. **Freshwater Biology**, v. 60, n. 5, p. 845-869, 2015.

HEINO, J.; SOININEN, J.; ALAHUHTA, J.; LAPPALAINEN, J.; VIRTANEN, R. Metacommunity ecology meets biogeography: effects of geographical region, spatial dynamics and environmental filtering on community structure in aquatic organisms. **Oecologia**, v. 183, n. 1, p. 121-137, 2017.

HENRIQUES-SILVA, R.; LINDO, Z.; PERES-NETO, P.R. A community of metacommunities: exploring patterns in species distributions across large geographical areas. **Ecology**, v. 94, n. 3, p. 627-639, 2013.

HOLYOAK, M.; LEIBOLD, M.A.; HOLT, R.D. *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities*. University of Chicago Press, 2005.

IRIGARAY, C.T.J.H.; DA SILVA, C.J.; DA CUNHA, C.N.; CALHEIROS, D.F. GIRARD, P.; JUNK, W.J. Contribuição técnico-científica ao aprimoramento do marco regulatório visando à proteção do Pantanal Mato-grossense In: **Pantanal Legal: A Tutela jurídica das áreas**

úmidas e do Pantanal Mato-grossense. Orgs.: IRIGARAY, C.T.J.H.; BRAUN, A.; IRIGARAY, M. Cuiabá-MT: EdUFMT, Carlini & Caniato Editorial, pp. 127-151, 2017.

IVERSEN, L.L.; WINKEL, A.; BAASTRUP-SPOHR, L.; HINKE, A.B.; ALAHUHTA, J.; BAATTRUP-PEDERSEN, A.; ... PEDERSEN, O. Catchment properties and the photosynthetic trait composition of freshwater plant communities. **Science**, v. 366, n. 6467, p. 878-881, 2019.

JUNK, W. J.; BAYLEY, P. B.; SPARKS, R. E. The flood pulse concept in river floodplain systems. **Can Spec Publ Fish Aquat Sci**, Canadá, v. 106, p. 110-127, 1989.

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

JUNK, W.J.; PIEDADE, M.T.F.; LOURIVAL, R.; WITTMANN, F.; KANDUS, P.; LACERDA, L.D.; BOZELLI, R.L.; ESTEVES, F.A.; CUNHA, N.C.; MALTCHIK, L.; SCHÖNGART, J.; SCHAEFFER-NOVELLI, Y.; AGOSTINHO, A.A.; NÓBREGA, R.L.B.; CAMARGO, E. Classificação e Delineamento das Áreas Úmidas Brasileiras e de seus Macrohabitats. Parte I: Definição e Classificação das Áreas Úmidas (AUs) Brasileiras: Base Científica para uma Nova Política de Proteção e Manejo Sustentável. In: CUNHA, C. N.; PIEDADE, M.T.F.; JUNK, W.J. **Classificação e delineamento das áreas úmidas brasileiras e de seus macrohabitats**. Cuiabá: EdUFMT, 165 p. 2015.

JUNK, W.J. Ecoturismo: uma opção de manejo sustentável para o Pantanal? In: **Pantanal Legal: A Tutela jurídica das áreas úmidas e do Pantanal Mato-grossense.** Orgs.: IRIGARAY, C.T.J.H.; BRAUN, A.; IRIGARAY, M. Cuiabá-MT: EdUFMT, Carlini & Caniato Editorial, pp. 11-25, 2017.

KOTTEK, M.; GRIESER, J.; BECK, C.; RUDOLF, B.; RUBEL, F. World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. **Meteorologische Zeitschrift**, Vol. 15, No. 3, 259-263, 2006.

LECH, J.D.; WILLIG, M.R. Untravelling the effects of multiple types of disturbance on an aquatic plant metacommunity in freshwater lakes. **Freshwater Biology**, v. 66, n. 7, p. 1395-1409, 2021.

LEGENDRE, P.; DE CÁCERES, M. Beta diversity as the variance of community data: dissimilarity coefficients and partitioning. **Ecology letters**, v. 16, n. 8, p. 951-963, 2013.

LEIBOLD, M.A.; MIKKELSON, G.M. Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. **Oikos**, v. 97, n. 2, p. 237-250, 2002.

LEIBOLD, M.A.; HOLYOAK, M.; MOUQUET, N.; AMARASEKARE, P.; CHASE, J.M.; HOOPES, M.F., ... GONZALEZ, A. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. **Ecology letters**, v. 7, n. 7, p. 601-613, 2004.

MARÇAL, S. F.; CALLIL, C. T. Structure of invertebrates community associated with *Eichhornia crassipes* Mart. (Solms-Laubach) after the introduction of *Limnoperna fortunei*

(Dunker, 1857) (Bivalvia, Mytilidae) in the Upper Paraguay River, MT, Brazil. **Acta Limnol. Bras.**, vol. 20, no. 4, p. 359-371, 2008.

MORAIS, M.; ABDO, M.S.A.; DOS SANTOS, C.; SANDER, N.L.; DA SILVA NUNES, J. R.; LÁZARO, W.L.; DA SILVA, C.J. Long-term analysis of aquatic macrophyte diversity and structure in the Paraguay river ecological corridor, Brazilian Pantanal wetland. **Aquatic Botany**, v. 178, p. 103500, 2022.

NEVES, S.M.A.S.; NUNES, M.C.M.; NEVES, R.J. Caracterização das condições climáticas de Cáceres/MT-Brasil, no período de 1971 a 2009: subsídio às atividades agropecuárias e turísticas municipais. **Boletim Goiano de Geografia**, v. 31, n. 2, p. 55-68, 2011.

PETSCH, D.K.; COTTENIE, K.; PADIAL, A.A.; DIAS, J.D.; BONECKER, C.C.; THOMAZ, S.M.; MELO, A.S. Floods homogenize aquatic communities across time but not across space in a Neotropical floodplain. **Aquatic Sciences**, v. 83, n. 1, p. 1-11, 2021.

POTT, V.J.; POTT, A.; LIMA, L.C.P.; MOREIRA, S.N.; OLIVEIRA, A.K.M. Aquatic macrophyte diversity of the Pantanal wetland and upper basin. **Brazilian Journal of Biology**, v. 71, p. 255-263, 2011.

PRESLEY, S.J.; HIGGINS, C.L.; WILLIG, M.R. A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. **Oikos**, v. 119, n. 6, p. 908-917, 2010.

R CORE TEAM. 2011. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>

SOCOLAR, J.B.; GILROY, J.J.; KUNIN, W.E.; EDWARDS, D.P. How Should Beta-Diversity Inform Biodiversity Conservation? **Trends in Ecology & Evolution** 31(1): 67-80, 2016.

THOMAZ, S.M.; PAGIORO, T.A.; BINI, L.M.; SOUZA, D.C. **Macrófitas aquáticas da planície de inundação do Alto Rio Paraná: listagem de espécies e padrões de diversidade em ampla escala**. In Relatório Peld/CNPq/Nupelia, Maringá, p.187-191, 2002.

THOMAZ, S.M.; BINI, L.M.; BOZELLI, R.L. Floodsincrease similarity among aquatic habitats in river-floodplainsystems. **Hydrobiologia**, 579: 1–13, 2007

THOMAZ, S.M.; CARVALHO, P.; PADIAL, A.A.; KOBAYASHI, J.T. Temporal and spatial patterns of aquatic macrophyte diversity in the Upper Paraná River floodplain. **Braz. J. Biol.**, 69(2, Suppl.), p. 617-625, 2009.

VIANA, D.S.; SANTAMARÍA, L.; SCHWENK, K.; MANCA, M.; HOBÆK, A.; MJELDE, M.; ... FIGUEROLA, J. Environment and biogeography drive aquatic plant and cladoceran species richness across Europe. **Freshwater Biology**, v. 59, n. 10, p. 2096-2106, 2014.

WANTZEN, K.M.; DRAGO, E.C.; DA SILVA, C.J. Aquatic habitats of the Upper Paraguay river-floodplain-system and parts of the Pantanal (Brazil). **Ecohydrology Hydrobiology**, 5, 107-126, 2005.

Capítulo III. Produção de biomassa de macrófitas aquáticas no Corredor Ecológico do rio Paraguai entre a cidade de Cáceres e o Parque Nacional do Pantanal

RESUMO

As macrófitas aquáticas são uma das principais produtoras devido a sua capacidade de adaptação a diferentes ambientes e máximo de produção sob condições favoráveis. O pulso de inundação é um dos principais impulsionadores da produtividade, visto que nas cheias o aumento de área alagada favorece frequência e a produção de biomassa. Esse estudo teve por objetivo avaliar a influência das variáveis limnológicas, espaciais e temporais sobre a composição, produção de biomassa e ciclagem dos nutrientes fósforo e nitrogênio total na comunidade de macrófitas aquáticas no rio Paraguai durante os ciclos hidrológicos de 2018 e 2019, comparando a dinâmica entre o rio e lagos. Foram coletas as variáveis físico-químicas da água: temperatura, pH, oxigênio dissolvido, turbidez, condutividade elétrica, transparência e a profundidade. A composição e biomassa foram obtidas em bancos de macrófitas aquáticas na área de transição aquático terrestre (ATTZ). A quantificação da biomassa seca foi feita por meio da pesagem das partes: aérea, raiz e necromassa, e a concentração dos nutrientes foi estimada por meio da quantificação da digestão nitro-perclórica. Para apresentar resultado mais fidedignos ao ambiente, foi padronizado a análise com 1 (uma) grama de biomassa seca para avaliar a produção por lagos e rio. Os resultados de produção e variáveis ambientais foram submetidos a uma Análise Discriminante Canônica (ADC), e a relação da produção de biomassa e a concentração dos nutrientes fósforo total (FT) e nitrogênio total (NT) foram analisadas por meio da Análise de Componentes Principais (PCA). Os resultados mostraram uma riqueza 56 espécies sendo a forma de vida anfíbia a mais representativa. A produção de biomassa das macrófitas aquáticas nos anos de 2018 e 2019 foi influenciada pelos períodos hidrológicos com o máximo de produção registrada no período de cheia, com o gradiente de inundação (ATTZ), avaliado em 2018, apresentando tendência a controlar a produção de biomassa. As variáveis limnológicas: potencial de oxirredução, pH, temperatura apresentaram significância sobre a concentração de nitrogênio e fósforo total. Os períodos de cheia e enchente apresentaram maiores valores de FT e NT em 2018 para o rio, diferente do observado em 2019 nos lagos, onde a maior concentração observada foi na seca com uma tendência de a maior concentração de fósforo estar nos lagos acima da EET e de nitrogênio nos lagos abaixo. Os resultados mostraram que a proximidade dos lagos superiores com a cidade, onde há maior despejo de esgoto e presença de fazendas, pode influenciar no acúmulo de fósforo total e os lagos abaixo apresentam maior tempo de alagamento, portanto, a presença de matéria orgânica é maior, resultando na maior concentração de nitrogênio.

Palavras-chave: Produtividade primária; Ciclagem de nutrientes; Gradiente de inundação; Pantanal.

ABSTRACT

Aquatic macrophytes are one of the main producers due to their ability to adapt to different environments and maximum production under favorable conditions. The flood pulse is one of the main drivers of productivity, since in floods the increase in the flooded area favors frequency and the production of biomass. This study aimed to evaluate the influence of limnological, spatial and temporal variables on the composition, biomass production and cycling of phosphorus and total nitrogen nutrients in the community of aquatic macrophytes in the Paraguay River during the hydrological cycles of 2018 and 2019, comparing the dynamics between river and lakes. The physical-chemical variables of the water were collected: temperature, pH, dissolved oxygen, turbidity, electrical conductivity, transparency and depth. Composition and biomass were obtained from aquatic macrophyte banks in the terrestrial aquatic transition area (ATTZ). The quantification of the dry biomass was done by weighing the parts: aerial, root and necromass, and the concentration of nutrients was estimated by means of the quantification of the nitro-perchloric digestion. In order to present more reliable results to the environment, the analysis was standardized with 1 (one) gram of dry biomass to evaluate the production by lakes and rivers. The production results and environmental variables were submitted to a Canonical Discriminant Analysis (CDA), and the relationship between biomass production and the concentration of nutrients total phosphorus (FT) and total nitrogen (NT) were analyzed using Principal Component Analysis (PCA). The results showed a richness of 56 species, with the amphibian life form being the most representative. The biomass production of aquatic macrophytes in the years 2018 and 2019 was influenced by the hydrological periods with the maximum production recorded in the flood period, with the flood gradient (ATTZ), evaluated in 2018, showing a tendency to control the biomass production. The limnological variables: redox potential, pH, temperature showed significance on the concentration of nitrogen and total phosphorus. The periods of flood and flood showed higher values of FT and NT in 2018 for the river, different from that observed in 2019 in the lakes, where the highest concentration observed was in the dry season with a tendency for the highest concentration of phosphorus to be in the lakes above the TSE and nitrogen in the lakes below. The results showed that the proximity of the upper lakes to the city, where there is a greater discharge of sewage and the presence of farms, can influence the accumulation of total phosphorus and the lakes below have a longer flooding time, therefore, the presence of organic matter is greater, resulting in the highest concentration of nitrogen.

Keywords: Primary productivity; Nutrient cycling; Flood gradient; Pantanal wetland.

1. INTRODUÇÃO

As macrófitas aquáticas são plantas capazes de se desenvolver em ambientes parcial ou totalmente alagados, que oferecem serviços ecossistêmicos de produção, regulação, culturais e de informação e suporte, como abrigo e locais para nidificação para a fauna, limitam a erosão e mantem a umidade nas margens no período de recessão das águas devido a sua cobertura (ESTEVES, 1998; PADIAL *et al.*, 2009; PAINS DA SILVA *et al.*, 2010; GURNELL, 2014; FROTA *et al.*, 2019).

No Pantanal, o pulso de inundação é um serviço ecossistêmico que coordena a riqueza, composição, a produtividade e a ciclagem de nutrientes (DA SILVA e ESTEVES, 1993; ABDO e DA SILVA, 2000; THOMAZ *et al.*, 2009; JUNK *et al.*, 2011, MOURA-JÚNIOR *et al.*, 2019, BAO *et al.*, 2020; NUNES e DA SILVA, 2021). A ciclagem de nutrientes de um ecossistema pode ser estimada por meio da produtividade primária, e para ecossistemas aquáticos, as macrófitas aquáticas são consideradas uma das principais produtoras devido a sua capacidade de adaptação a diferentes ambientes e máximo de produção sob condições favoráveis (ESTEVES e CAMARGO, 1986).

Em áreas sujeitas ao pulso de inundação, no período de cheia, o aumento da profundidade e a redução da velocidade do fluxo da água, tornam frequente a presença das macrófitas e aumentam a taxa de produção de biomassa nestas áreas, além de serem favorecidas pela alta taxa fotossintética do verão (DA SILVA e ESTEVES, 1993; POTT e POTT, 2003; FERREIRA *et al.*, 2011).

As macrófitas aquáticas são plantas capazes de se desenvolver em ambientes parcial ou totalmente alagados, oferecendo serviços ecossistêmicos de produção, regulação, culturais e de informação e suporte, como abrigo e locais para nidificação para a fauna, limitam a erosão e mantem a umidade nas margens no período de recessão das águas devido a sua cobertura (ESTEVES, 1998; PADIAL *et al.*, 2009; PAINS DA SILVA *et al.*, 2010; GURNELL, 2014; FROTA *et al.*, 2019).

A diversidade de espécies de macrófitas aquáticas registrada para o Pantanal é de cerca de 280 espécies distribuídas em sete formas de vida (POTT *et al.*, 2011), que podem influenciar no processo de produção primária. As espécies flutuantes livres *Pistia stratiotes*, *Salvinia auriculata* e *Eichhornia crassipes* se destacam pela capacidade efetiva de produtividade em poucos dias, podendo produzir até 480 toneladas de biomassa anualmente (JUNK e HOWARD-WILLIAMS, 1984; ALVES *et al.*, 2003). Já a emergente *Echinochloa polystachya* e a anfíbia *Cyperus papyrus* podem, respectivamente, atingir até 80 e 143 de toneladas por ano (CAMARGO *et al.*, 2003).

As diferentes formas de vida que compõem o grupo favorecem também a capacidade de absorção de nutrientes da água e sedimento, espécies fixas ao sedimento tendem a absorver maior concentração de nutrientes em relação as espécies de livre flutuação, estas em contrapartida, apresentam maiores taxas fotossintética (MENEZES *et al.*, 1993; ESTEVES, 2011). As áreas de transição aquático terrestres (ATTZ) são ambientes com diferentes características químicas pois recebem sedimentos e nutrientes de outros corpos d'água com diferentes concentrações e composições químicas, estas condições associadas a baixa profundidade e a presença de material em decomposição, reduz os níveis de oxigênio e favorece o estabelecimento da comunidade de macrófitas, que absorvem primariamente nutrientes como fósforo e nitrogênio (FURCH e JUNK, 1992; JUNK *et al.*, 2020).

O aumento na concentração de fósforo e nitrogênio, seja pelo represamento de sistemas aquáticos, mal-uso e ocupação do solo e o despejo de esgoto nos rios, favorece o aumento também em rios proporcionando às macrófitas um ambiente ideal que potencializa o crescimento excessivo das macrófitas, podendo acarretar na eutrofização de alguns corpos d'água (POMPEO, 2008; LATINI *et al.*, 2016).

Informações sobre a composição, diversidade e produtividade primária das espécies da comunidade são a base para a compreensão do potencial produtivo e características da comunidade de macrófitas (HAN *et al.*, 2018; WANG *et al.*, 2019). Assim, compreender os processos locais e regionais que moldam a diversidade e a distribuição do grupo, irá auxiliar no entendimento da contribuição relativa dessas para o sistema, além de contribuir para medidas de conservação, redução de impactos do uso da terra e das mudanças climáticas em lagos perenes e temporários com alto potencial de biodiversidade e de serviços ecossistêmicos (WATERKEYN *et al.*, 2011; MABIDI *et al.*, 2017).

Neste estudo, avaliamos a produção de biomassa seca na comunidade de macrófitas aquáticas no rio Paraguai durante o ciclo hidrológico de 2018 e em nove lagos com diferentes tipos de conexão hidrológica e nos períodos de cheia e seca em 2019. E hipotetizamos que I. As variáveis limnológicas influenciam positivamente na produção de biomassa de macrófitas aquáticas entre os lagos pontos e períodos; II. O ciclo hidrológico determina a produção de biomassa seca de macrófitas e na concentração de nutrientes; III. A concentração de fósforo total e nitrogênio total varia em função do sistema (lótico e lântico).

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 ÁREA DE ESTUDO E PONTOS DE AMOSTRAGEM

O estudo foi realizado no Corredor Ecológico do Rio Paraguai, no Pantanal Matogrossense e parte do Pantanal Sul-Matogrossense, localizada entre as coordenadas 16°10'S e 17°52'S; 57°47'W e 57°28'W, abrangendo uma área de aproximadamente 407km, desde o município de Cáceres ao encontro dos rios Paraguai e Cuiabá. O clima do Pantanal é tipo AW, com alternância de estações seca e chuvosa bem definidas, com precipitação pluviométrica entre 1000 a 2000 mm, umidade relativa de 78,50 %, e a temperatura média anual apresenta variações entre 21 °C e 32 °C, podendo atingir 41°C durante a primavera (KOTTEK *et al.*, 2006; NEVES *et al.*, 2011).

As coletas foram realizadas nos quatro períodos hidrológicos do ano de 2018 (Cáceres a Estação Ecológica de Taiamã - EET) e nos períodos de seca e cheia em 2019 (Cáceres ao encontro dos rios Paraguai e Cuiabá) totalizando onze pontos de amostragem, que ao longo do rio Paraguai, possui um sistema hídrico constituído por diversas lagoas com diferentes tipos de conectividade hidrológica, que variam em acordo ao pulso de inundação (Figura 1). A área de estudo é composta pelos setores funcionais de meandro, retilíneo, transição e fluviolacustre. O setor de meandro é caracterizado pela alta sinuosidade das curvas; o setor retilíneo é caracterizado pela presença de uma província serrana em sua margem esquerda conferindo ao setor poucas curvas; o setor de transição é uma mistura dos setores de meandro e retilíneo, apresenta menor sinuosidade em relação ao setor de meandros e tem como limite a EET; o setor fluviolacustre é caracterizado pela presença de meandros, e corpos d'água líticos oriundos de processos geológicos que conferem o padrão de inundação quase constante na planície ao longo do ciclo hidrológico (WANTZEN *et al.*, 2005).

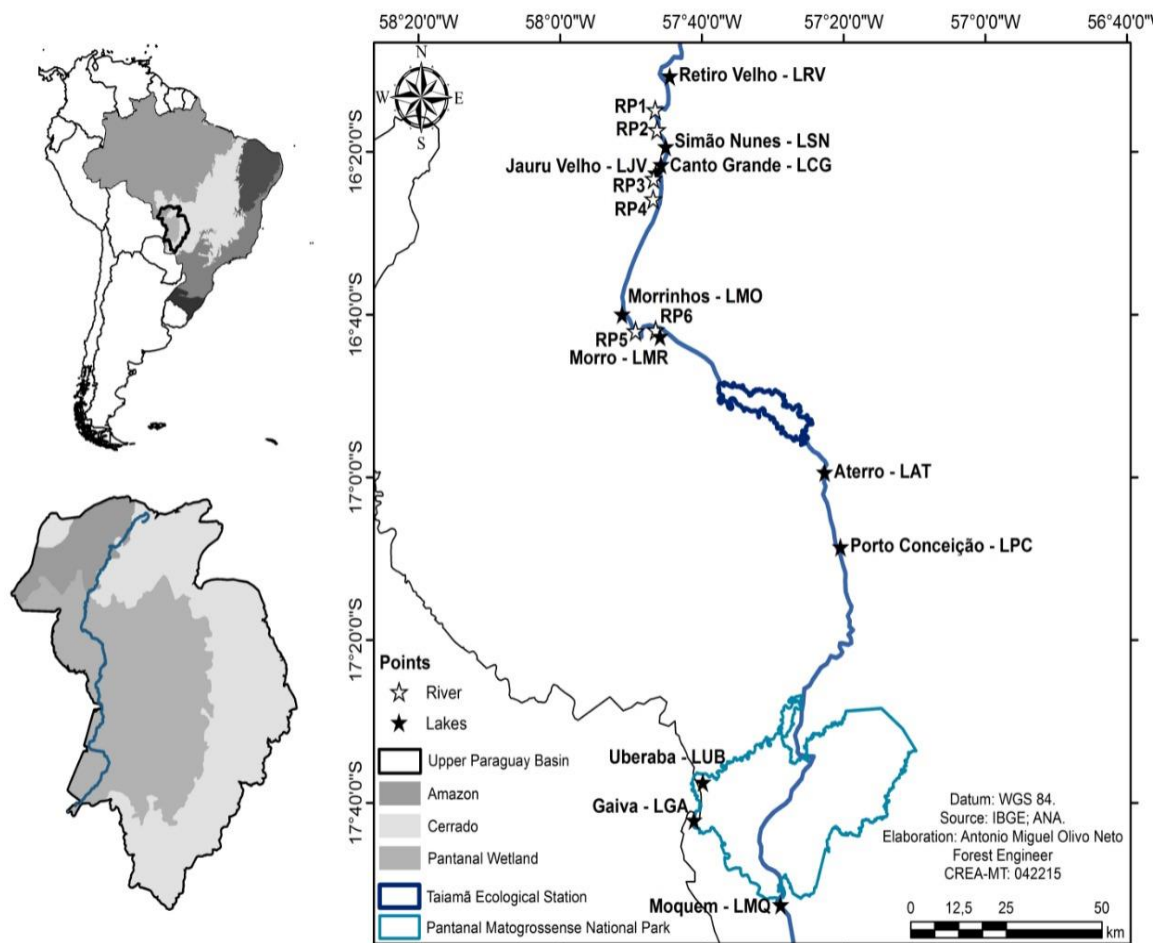


Figura 1. Localização dos pontos de coletas dos anos de 2018 e 2019 no rio Paraguai, Pantanal. Os pontos RP1, RP2, RP3, RP4, RP5 e RP6 são as coletas feitas em 2018 no rio, e os lagos no ano de 2019.

2.2 PARÂMETROS FÍSICOS E QUÍMICOS DA ÁGUA

As variáveis físicas e químicas da água: temperatura da água ($^{\circ}\text{C}$), pH, oxigênio dissolvido (mg/L), turbidez (NTU) e condutividade elétrica da água ($\mu\text{S/cm}$) foram mensuradas por meio de sonda multiparâmetro Horiba U-50, na superfície (20cm) da coluna da água sob a cobertura de macrófitas aquáticas e no meio de cada lago e rio Paraguai. A transparência da água foi determinada com disco de Secchi (m), e a profundidade (m) tomada com auxílio de ecobatímetro.

2.3 COLETA DE BIOMASSA VEGETAL

No ano de 2018 a coleta dos dados de composição, formas de vida e biomassa da comunidade das macrófitas aquáticas foi realizada nos quatro períodos hidrológicos (cheia, vazante, seca e enchente) por meio do lançamento aleatório, em triplicata, de um quadrado de

0,50m² (BRAUN-BLANQUET, 1979), nos bancos de macrófitas aquáticas na área de transição aquático terrestre (ATTZ) seguindo o método RAPELD (Programa de Avaliação Rápida de Pesquisa de Longo Prazo) (MAGNUSSON *et al.*, 2005) com adaptações, onde foi georreferenciado um transecto de 5km, subdividido em cinco módulos de 100 m em cada setor funcional (meandro, retilíneo e transição). Nestas coletas foram quantificadas a biomassa total das áreas amostradas.

Em 2019 as coletas foram realizadas no período de cheia (fevereiro) e seca (outubro) seguindo a metodologia estabelecida por Abdo e Da Silva (2000), por meio do lançamento aleatório 20 vezes de um quadrado de 0,50 m² totalizando 10 m² para cada área utilizando ao longo do banco de macrófitas na região litorânea dos lagos e rio, em seis lagoas à jusante da EET. A seleção dessas lagoas foi feita com base na alteração ou perda de conectividade durante o ciclo hidrológico de 2018: Retiro Velho e Simão Nunes (setor de meandro), Canto Grande e Jauru Velho (setor retilíneo), e Morrinhos e Morro (setor de Transição). E a montante as coletas foram realizadas em cinco lagoas: Lagoa do Aterro, Lagoa Porto Conceição, Lagoa Uberaba, Lagoa Gaíva e Lagoa Moquém.

Nestas coletas a biomassa foi identificada e quantificada com base nas formas de vida (emergente, anfíbia, flutuante livre, flutuante fixa, submersa livre e epífita/trepadeira) seguindo a classificação de POTT e POTT (2011). O material botânico coletado foi herborizado e incorporado ao Herbário do Pantanal Vali Joana Pott (HPAN); Herbário da Amazônia Meridional (HERBAM) ambos da Universidade do Estado de Mato Grosso e Instituto de Botânica de São Paulo (IBt).

2.4 ANÁLISE DA BIOMASSA E CONCENTRAÇÃO DE NUTRIENTES

As amostras vegetais de biomassa coletadas foram levadas ao laboratório de Ecologia do Centro de Limnologia, Biodiversidade e Etnobiologia do Pantanal – CELBE/UNEMAT, lavadas, separadas em três partes: aérea, raiz e necromassa, e acondicionadas em sacos Kraft e submetidas à secagem em estufa (60 °C) até atingir peso constante. A concentração de nutrientes foi analisada durante os meses de junho e julho de 2021 e seguiu a metodologia de Sarruge e Haag (1974) por meio da quantificação da digestão nitro-perclórica, utilizando 1,000 g de amostra seca vegetal em tubo de digestão para cada amostra, adicionado 6,0 ml de ácido nítrico concentrado (HNO₃) e deixado em repouso coberto com papel alumínio por 24 horas. Posteriormente, as amostras foram aquecidas a 90-120 °C por 30 minutos até evaporação de óxidos de N, e após esse processo, foram mantidas em capela até atingir temperatura ambiente

e então adicionado 1,0 ml de ácido perclórico (HClO₄), e aquecidas a 180-190 °C por duas horas, então adicionada água destilada até completar o volume de 50 ml em tubo de Falcon.

Para a quantificação dos nutrientes fósforo total e ortofosfato, foi adicionado 2,5mL da solução das amostras vegetais e 7,5 mL de água destilada para completar 10 mL de volume final, e posteriormente, lidos a 400 nm de absorbância em um espectrofotômetro de absorção. O nitrogênio total foi quantificado pelo mesmo procedimento e lido a 205 nm de absorbância. Uma curva de fósforo e nitrogênio foi usada para calibrar a análises. Para apresentar resultado mais fidedignos ao ambiente, foi padronizada a análise com 1 (uma) grama de biomassa seca para avaliar a produção por lagos e rio.

2.5 ANÁLISE DOS DADOS

Os dados de produção de biomassa seca em relação a área de transição aquático-terrestre foram submetidos a uma Análise Discriminante Canônica (ADC), que, apesar de pouco aplicada é eficaz para determinar as variáveis com maior peso de discriminação, e foi adotada para determinar a contribuição de cada variável na discriminação da produção das biomassas (aérea, raiz e necromassa) em função do gradiente de inundação/ATTZ. Em seguida, foi construído o gráfico biplot para as duas primeiras variáveis canônicas (Can1 e Can2) para discriminar as variáveis mais importantes (CRUZ-CASTILLO *et al.*, 1994).

A relação da produção de biomassa e a concentração dos nutrientes fósforo total (TP) e nitrogênio total (TN) para os anos de 2018 e 2019 entre as variáveis ambientais limnológicas, períodos hidrológicos e pontos (setores e lagoas) foi analisada por meio da Análise de Componentes Principais (PCA-Principal Component Analysis), que é uma técnica de análise multivariada aplicada a um volume grande de variáveis para um conjunto menor de variáveis sem que haja perda de informações e possam ser explicadas em dimensões (FERREIRA, 2015).

A significância estatística foi estabelecida em $p < 0,05$, e todas as análises foram realizadas em linguagem R (R CORE TEAM, 2011).

3. RESULTADOS

3.1 Riqueza de espécies e formas de vida

Entre os dois anos amostrados, foram identificadas 56 espécies de macrófitas aquáticas e 25 famílias, destacando-se em riqueza a família Poaceae, com oito espécies. Dentre as cinco formas de vida registradas, as emergentes foram as mais representativas, seguidas das anfíbias, flutuantes livres, epífitas e flutuantes fixas (Tabela 1).

Tabela 1. Lista de espécies e formas de vida de macrófitas aquáticas do Corredor Ecológico do Rio Paraguai nos anos de 2018 e 2019.

Família	Espécies	Forma de vida
Amaranthaceae	<i>Alternanthera philoxeroides</i> (Mart.) Griseb	Flutuante fixa
	<i>Mikania micrantha</i> Kunth	Epífita
Apocynaceae	<i>Rhabdadenia madida</i> (Vell.) Miers	Epífita
	<i>Lemna valdiviana</i> Phil.	Flutuante livre
Araceae	<i>Lemna aequitonociales</i> Welw.	Flutuante livre
	<i>Pistia stratiotes</i> L.	Flutuante livre
	<i>Wolffiella lingulata</i> (Hegelm.) Hegelm.	Flutuante livre
Araliaceae	<i>Hidrocotyle ranunculoides</i> L.f.	Flutuante fixa
	<i>Aspilia latissima</i> Malme	Emergente
Asteraceae	<i>Barrosoa candolleana</i> (Hook. & Arn.) R. M. King & H. Rob.	Anfíbia
	<i>Melanthera latifolia</i> (Gardner) Cabrera	Emergente
	<i>Commelina longicaulis</i> Jacq.	Anfíbia
Commelinaceae	<i>Aniseia</i> sp.	Epífita
	<i>Ipomoea carnea</i>	Anfíbia
Convolvulaceae	<i>Ipomoea carnea</i> sub. <i>Fistulosa</i>	Epífita
	<i>Cyclanthera hystrix</i> (Gill.) Arn.	Epífita
Cucurbitaceae	<i>Luffa operculata</i> (L.) Cogn.	Epífita
	<i>Cyperus blepharoleptos</i> Steud.	Anfíbia
	<i>Cyperus</i> cf. <i>difformis</i> L.	Anfíbia
Cyperaceae	<i>Cyperus digitatus</i> Roxb.	Anfíbia
	<i>Cyperus gardineri</i> Nees	Anfíbia
	<i>Fimbristylis</i> cf. <i>squarrosa</i> Vahl	Anfíbia
Euphorbiaceae	<i>Caperonia castaneifolia</i> (L.) A.St.-Hil.	Emergente
	<i>Neptunia oleraceae</i> Lour.	Flutuante fixa
Fabaceae	<i>Sesbania exasperata</i> Kunth	Anfíbia
	<i>Vigna lasiocarpa</i> (Mart.ex Benth.) Verdc.	Epífita
	<i>Vigna longifolia</i> (Benth.) Verdc.	Epífita
Hydrocharitaceae	<i>Limnobium laevigatum</i> (Humb. e Bonpl. ex Willd.).	
	Heine	Flutuante livre
Lamiaceae	<i>Hyptis lorentziana</i> O.Hoffm.	Emergente
Lentibulariaceae	<i>Utricularia gibba</i> L.	Emergente
Malvaceae	<i>Malachra radiata</i> (L.) L.	Anfíbia
	<i>Pavonia laetevirens</i> R.E.Fries	Emergente
Marsileaceae	<i>Marsilea crotophora</i> D.M.Johnston	Flutuante fixa
	<i>Ludwigia leptocarpa</i> (Nutt.) H.Hara	Anfíbia
Onagraceae	<i>Ludwigia helminthorrhiza</i> (Mart.) Hara	Flutuante fixa
	<i>Ludwigia octovalvis</i> (Jacq.) P.H.Raven	Anfíbia
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus fluitans</i> Benth. ex Müll.Arg.	Flutuante livre
	<i>Hymenachne amplexicaulis</i> (Rudge) Nees	Emergente
	<i>Hymenachne donacifolia</i> (Raddi) Chase	Emergente
	<i>Leersia</i> sp.	Emergente
Poaceae	<i>Louisiella elephantipes</i> (Nees ex Trin.) Zuloaga	Emergente
	<i>Luziola spruceana</i> Benth. ex Döll	Emergente
	<i>Panicum dichotomiflorum</i> Michx.	Emergente
		Continua...

		...Continuação
	<i>Stephostachys mertensii</i> (Roth) Zuloaga & Morrone	Emergente
	<i>Paspalum repens</i> P. J. Bergius	Emergente
Polygonaceae	<i>Polygonum ferrugineum</i> Wedd.	Emergente
	<i>Polygonum hydropiperoides</i> Michx.	Emergente
	<i>Eichhornia azurea</i> (Sw.) Kunth	Flutuante fixa
Pontederiaceae	<i>Eichhornia crassipes</i> Mart.	Flutuante livre
	<i>Pontederia rotundifolia</i> L. f.	Flutuante fixa
Ricciaceae	<i>Ricciocarpos natans</i> (L.) Corda	Flutuante livre
Rubiaceae	<i>Borreria quadrifaria</i> E.L.Cabral	Anfíbia
	<i>Azolla filiculoides</i> Lam.	Flutuante livre
Salvinaceae	<i>Salvinia auriculata</i> Aubl.	Flutuante livre
	<i>Salvinia biloba</i> Raddi	Flutuante livre
Vitaceae	<i>Cissus spinosa</i> Cambess.	Epífita

3.2 Produção de biomassa e variáveis ambientais

A produção máxima de biomassa seca de macrófitas aquáticas foi registrada na parte aérea da planta no período de cheia (210,81 g/ms) nos lagos do setor de meandro em 2018. No ano de 2019, o maior peso (30,60 g/ms) foi obtido na raiz durante a cheia no lago Porto Conceição. Apesar de não haver um padrão entre a produção de biomassa, a cobertura vegetal ou formas de vida, visto que as espécies anfíbias foram as de maior ocorrência, as espécies *Eichhornia azurea*, *E. crassipes* e *Salvinia auriculata* foram as mais frequentes e com grande percentual de cobertura em ambos os anos estudados.

A análise discriminante canônica para o ano de 2018 revelou que a biomassa seca variou em relação a área de transição aquático-terrestre (ATTZ), onde as métricas variaram de pontos totalmente secos (0m) a três metros de profundidade. As biomassas de raiz (bsr) e necromassa (bsn) apresentaram produção semelhantes entre si (5,53 g/ms e 4,12 g/ms), tendo como fator com maior similaridade o gradiente aquático (I) e o terrestre (F), respectivamente. A biomassa aérea (bsa) apesar de ser parcialmente similar às outras não apresentou uma relação direta com a ATTZ (Figura 2).

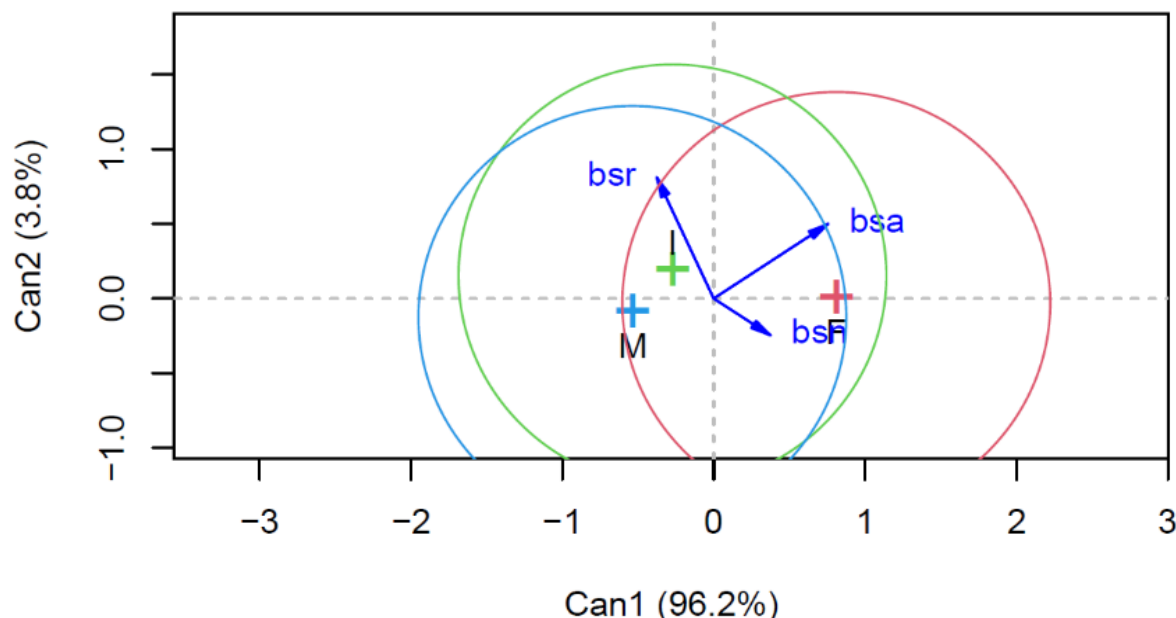


Figura 2. Análise discriminante canônica entre a produção de biomassa aérea (bsa), raiz (bsr) e necromassa (bsn) e a área de transição aquático-terrestre (ATTZ) descritas pelas letras I (início em verde, representando o ambiente aquático), M (meio em azul, representando o ambiente de transição) e F (final em vermelho, representando o ambiente terrestre).

A análise de componentes principais (PCA) explicou 69,9 % da variação dos dados entre os períodos e setores para o ano de 2018, com o período de vazante detendo os maiores valores de contribuição e tendência ao agrupamento (Figura 3a). A PCA de 2019 entre os períodos hidrológicos e lagos mostrou que houve a separação entre cheia e seca, porém, da explicação total (65,3 %) os lagos detiveram o maior poder de explicação, independente do período hidrológico (Figura 3b).

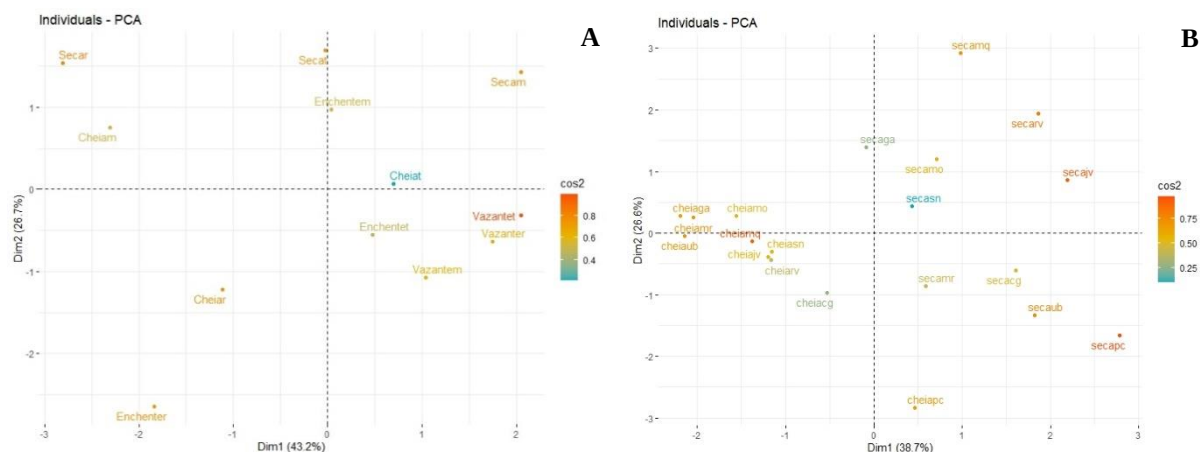


Figura 3. Análise dos componentes principais entre os quatro períodos hidrológicos e setores funcionais no ano de 2018 (figura 3a) e entre os períodos hidrológicos de cheia e seca e os lagos em 2019, no rio Paraguai, Pantanal (figura 3b).

Entre as variáveis limnológicas analisadas, o potencial de oxirredução esteve diretamente relacionado com a concentração de nitrogênio total da necromassa das macrófitas aquáticas, enquanto o pH e temperatura determinaram a concentração de fósforo total das partes aérea, raiz e necromassa (Figura 4).

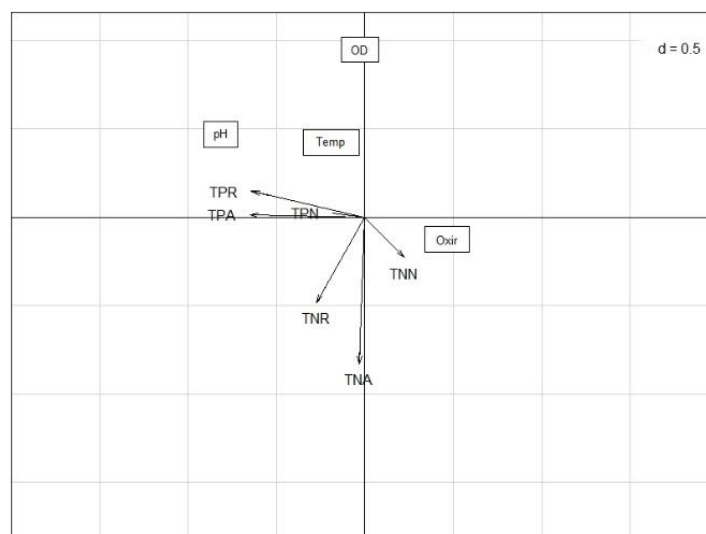


Figura 4. Análise dos componentes principais entre as variáveis limnológicas e concentrações de Fósforo Total e Nitrogênio Total, no rio Paraguai, Pantanal.

Para o ano de 2018 a análise de componentes principais entre os períodos hidrológicos e setores funcionais demonstrou que a concentração de fósforo e nitrogênio total não se correlacionam diretamente. Os dois eixos explicam 69,9 % da variação total dos dados com o setor retilíneo nos períodos de cheia e enchente influenciando sobre os maiores valores de absorvância das partes aéreas e de raiz (figura 5a). A ciclagem de necromassa, apesar de não ter uma relação direta com os períodos ou setores, deteve o maior poder de contribuição na variação dos dados (Figura 5b).

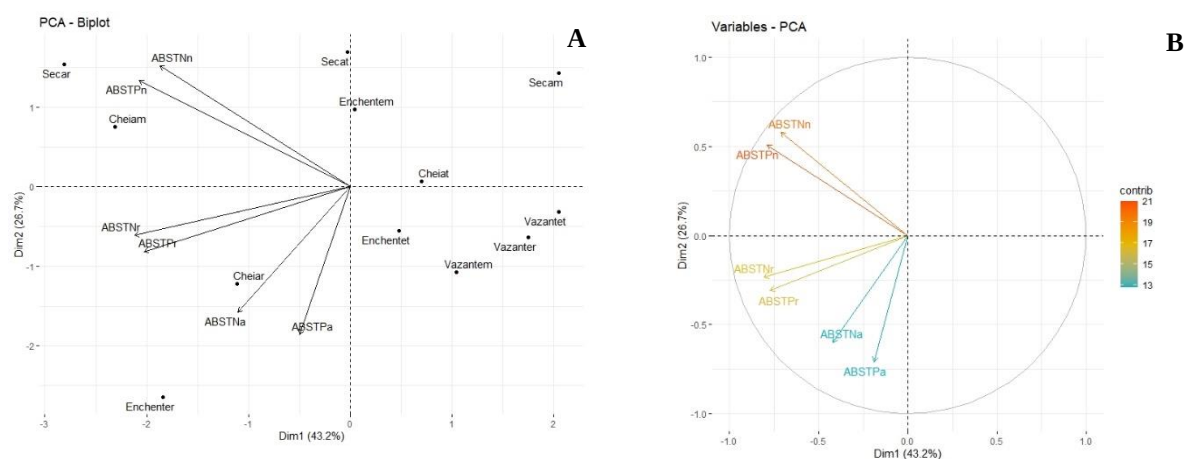


Figura 5. Análise dos componentes principais do ciclo hidrológico de 2018 entre a concentração de Nitrogênio Total (TN) e Fósforo Total (TP) nos quatro períodos (seca, enchente, cheia e vazante) e os lagos a montante da

estação Ecológica de Taiaçá Pantanal de Mato Grosso (figura 5a), e a contribuição dos nutrientes TN e TP na variação total dos dados (figura 5b).

No ano hidrológico de 2019 houve um agrupamento entre os períodos hidrológicos, e aparentemente, uma separação quanto a distância geográfica dos lagos para os nutrientes. Os lagos da parte superior do rio Paraguai, Jauru Velho, Simão Nunes, Retiro Velho e Morrinhos, responderam a maior variação do fósforo total das partes aérea e raiz do sistema, exceto para o lago do Moquém, que apresentou a maior concentração de fósforo na necromassa. O nitrogênio total da raiz foi maior no lago Uberaba, assim como o NT de necromassa foi maior no lago Gaíva. Já o Ntotal da parte aérea foi obtido no lago do Morro, que a medida que aumenta o NTA diminui o NTN (Figura 6a). As concentrações de fósforo total são as que mais contribuem para a variação total dos dados, demonstrando assim a alta ciclagem do nutriente nos lagos à jusante da EET (Figura 6b).

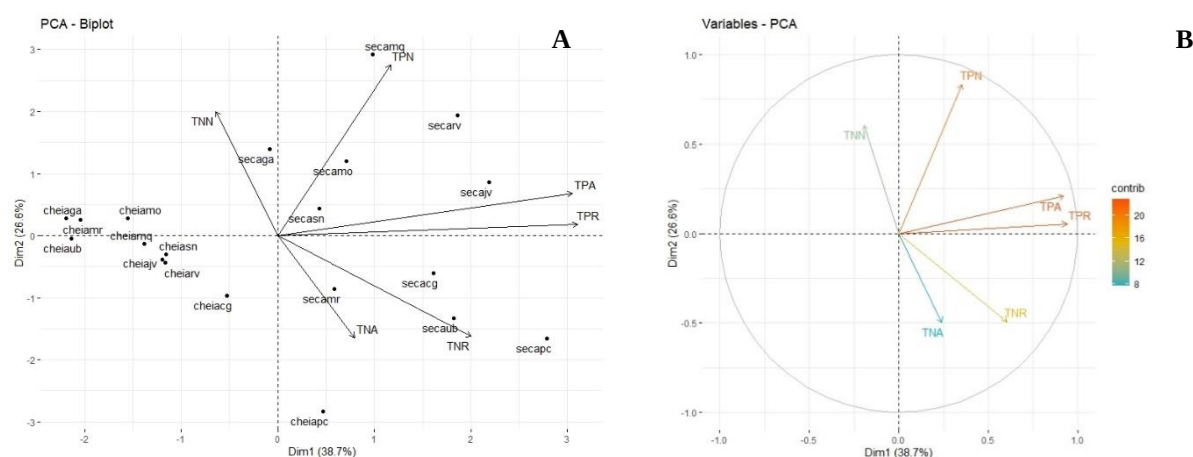


Figura 6. Análise dos componentes principais do ciclo hidrológico de 2019 entre os períodos de cheia e seca e os lagos a montante e a jusante da estação Ecológica de Taiaçu Pantanal de Mato Grosso (figura 6a), e a contribuição dos nutrientes Nitrogênio Total (TN) e Fósforo Total (TP) na variação total dos dados (figura 6b).

4. DISCUSSÃO

A produção de biomassa das macrófitas aquáticas nos anos de 2018 e 2019 foi influenciada pelos períodos hidrológicos com o máximo de produção registrada no período de cheia, com o gradiente de inundação (ATTZ), avaliado em 2018, apresentando tendência a controlar a produção de biomassa. A maior produção de biomassa de raiz na parte aquática do gradiente, possivelmente, está relacionada as formas de vida, composição e frequência das espécies. Em todos os pontos estudados as espécies *E. azurea*, *E. crassipes* e *S. auriculata* foram as mais frequentes.

O período de cheia também influenciou na produção de biomassa em outras áreas naturais como no sistema Sinhá Mariana/Chacororé e no rio Pericumã (Maranhão), e em áreas

artificiais como os reservatórios Tapacurá e Cursai em Pernambuco, sendo *E. crassipes* a espécie que apresentou os maiores valores em todas as áreas (BARBIERI e CARNEIRO, 2017; MOURA-JÚNIOR *et al.*, 2019; NUNES e DA SILVA, 2021). A menor produtividade no gradiente terrestre também foi registrada por OLIVEIRA *et al.* (2005) em uma lagoa do Rio Negro, que pontuaram que a perda de biomassa é em razão da morte de parte das plantas nas margens. A sazonalidade das chuvas e do nível de água são um dos principais fatores que atuam sobre a produção de biomassa de macrófitas aquáticas em áreas úmidas tropicais (ENRICH-PRAST e ESTEVES, 2005).

Apesar de a cheia apresentar a maior produção de biomassa, o período de vazante deteve o maior poder de contribuição para 2018, já para o ano de 2019 não houve uma diferença entre os períodos, e os lagos detiveram a maior contribuição na variação dos dados. Essas variações demonstram que, nos anos e pontos estudados, não houve um padrão definido que atua sobre a biomassa de macrófitas aquáticas, visto que a produção ocorre o ano todo e aumenta conforme as condições ambientais favoráveis como temperatura, taxa de fotossíntese, velocidade de corrente e disponibilidade de nutrientes (ESTEVES, 1998; PIEDADE *et al.*, 1991; CAMARGO *et al.*, 2003).

No presente estudo, a temperatura e o pH foram fatores importantes para concentração de fósforo total para as macrófitas independente da parte estrutural avaliadas. A absorção de fósforo por macrófitas é maior e mais rápida em locais com temperatura mais elevadas, e geralmente, as maiores concentrações são observadas em partes da planta onde a atividade metabólica é maior (ESTEVES, 2011). A relação direta entre a máxima produção de biomassa e a maior concentração de fósforo também foi registrada por SILVA *et al.* (2021).

A capacidade de oxirredução teve uma relação com a concentração de nitrogênio total da necromassa das macrófitas aquáticas, o que poderia ser esperado devido à baixa presença de oxigênio no material decomposto. O nitrogênio é extremamente importante em ecossistemas aquáticos pois, em baixas concentrações restringe a produtividade primária e pode ser encontrado em maior abundância em material orgânico (ESTEVES, 2011). O ciclo de liberação do nitrogênio do material em decomposição favorece o estabelecimento e a reprodução das macrófitas aquáticas. SILVA *et al.* (2021) no rio Mucuri /MG observaram altas taxas de nitrogênio na água e alta concentração do nutriente na biomassa de macrófitas.

Os períodos hidrológicos foram fatores condutores da ciclagem de nitrogênio e fósforo nos dois anos e pontos estudados, não havendo uma diferença significativa entre os lagos e rio. A cheia e enchente de 2018 detiveram, no rio, os maiores valores de absorbância das partes aéreas e de raiz, e a necromassa não apresentou uma relação direta com os períodos, mas fica

intrínseca a relação entre a sazonalidade do pulso, a alta produção de material em decomposição e as taxas dos nutrientes no sistema. Em 2019 a seca nos lagos apresentou as maiores taxas de fósforo e nitrogênio, exceto para o nitrogênio total da necromassa, que foi maior no período de cheia.

Apesar de não haver um padrão, as maiores concentrações de fósforo total foram observadas nos lagos a montante da Estação Ecológica de Taiamã, e o NT foi observado à jusante da EET. O fósforo total é a variável com maior poder de explicação na variação dos dados, esses resultados podem ser tanto em razão da proximidade dos lagos a montante com a cidade, onde há o descarte de resíduos e fazendas às margens do rio, como também indicar que a diversidade da EET contribui para a retenção de fósforo.

Corroborando com os resultados deste estudo, COSTA e HENRY (2010) encontraram altas taxas de nitrogênio e fósforo em *E. azurea*, para os períodos de seca e cheia em três lagos diferentes. Assim como o trabalho de PREINER *et al.* (2020) para o rio Fischa na Áustria, que apesar de estar localizado em uma região de clima temperado, onde as taxas são menores, observaram altas taxas de incremento na biomassa e concentrações de nitrogênio e fósforo total.

A concentração de fósforo e nitrogênio em ambientes aquáticos coordenam a ocorrência e a biomassa das macrófitas, e variam em acordo as fases do pulso de inundação. Os resultados deste trabalho reforçam o importante papel ecológico das macrófitas como indicadoras de qualidade ambiental, pois sistemas com algum grau de eutrofização, apresentam alta produção e alta concentração de fósforo e nitrogênio na biomassa da comunidade.

5. CONCLUSÃO

O pulso de inundação influencia positivamente na produção de biomassa das macrófitas aquáticas, com o período de cheia sendo o de maior produção nas raízes.

A área aquática da ATTZ tende a coordenar a produção biomassa de raiz, porém, isso pode estar mais relacionado a forma de vida livre das espécies que mais ocorrem nessa área, do que ao gradiente de profundidade em si.

A produção de biomassa nos lagos tem maior contribuição em relação a produção de biomassa total. E para os nutrientes, fósforo e nitrogênio total, não houve uma correlação entre os períodos hidrológicos e setores funcionais (lagos), contudo, a distância com a cidade e velocidade da água nos lagos a jusante pode ter influenciado nas concentrações dos nutrientes. Para o canal principal do rio Paraguai, não houve diferença entre os períodos.

6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABDO, M.S.A.; DA SILVA, C.J. **Nutrient stock in the aquatic macrophytes *Eichhornia crassipes* and *Pistia stratiotes* in the Pantanal–Brazil**. In: German-Brazilian Workshop on Neotropical Ecosystems – Achievements and Prospects of Cooperative Research Hamburg, September 3-8, 2000.
- ALVES, E.; CARDOSO, L.R.; SAVRONI, J.; FERREIRA, L.C.; BOARO, C.S.F.; CATANEO, A.C. Avaliações fisiológicas e bioquímicas de plantas de aguapé (*Eichhornia crassipes*) cultivadas com níveis excessivos de nutrientes. **Planta daninha**, v. 21, p. 27-35, 2003.
- BAO, F.; ELSEY-QUIRK, T.; DE ASSIS, M.A.; DE SOUZA, E.B.; POTT, A. Do aquatic macrophytes limit the invasion potential of exotic species in Pantanal grasslands?. **Wetlands**, v. 40, n. 1, p. 135-142, 2020.
- BARBIERI, R.; CARREIRO, J.G. Ecologia de macrófitas aquáticas em campo inundável na APA da baixada maranhense. **Boletim do Laboratório de Hidrobiologia**, Vol. 27: 01-08, 2017.
- BRAUN-BLANQUET, J. *Fitossociologia: Bases para el estudio de las comunidades vegetales*. Trad. JC Lalucat, J.H. Madrid, Blume, 820p., 1979.
- CAMARGO, A.F.M.; PEZZATO, M.M. & HENRY-SILVA, G.G. **Fatores limitantes à produção primária de macrófitas aquáticas**. In: THOMAZ, S.M.; BINI, L.M. (eds.). Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas. EDUEM, Maringá. p. 85-126, 2003.
- COSTA, M.L.R.; HENRY, R. Phosphorus, nitrogen, and carbon contents of macrophytes in lakes lateral to a tropical river (Parapanema River, São Paulo, Brazil). **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 22, p. 122-132, 2010.
- CRUZ-CASTILLO, J.G.; GANESHANANDAM. S.; MACKAY, B.R.; LAWES, G.S.; LAWOKO, C.R.O.; WOOLLEY, D.J. Applications of canonical discriminant analysis in horticultural research. **HortScience**, v. 29, n. 10, p. 1115-1119, 1994.
- DA SILVA, C.J.; ESTEVES, F.A. Biomass of three macrophytes in the Pantanal of the Mato Grosso, Brazil. **International Journal of Ecology and Environmental Sciences**, v. 19, p. 11-23, 1993.
- ENRICH-PRAST, A.; ESTEVES, F.A. Flood pulse influence and anthropic impact on the chemical composition and energy content of *Oryza glumaepatula* in an Amazonian lake. **Brazilian Journal of Biology**, v. 65, p. 451-458, 2005.
- ESTEVES, F.A.; CAMARGO, A.F.M. Sobre o papel das macrófitas aquáticas na estocagem e ciclagem de nutrientes. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 1, p. 273-298, 1986.
- ESTEVES, F.A. *Fundamentos de Limnologia*. Rio de Janeiro: Interciência – FINEP. 2 ed. 602 p. 1998.

- ESTEVEES, F. *Fundamentos de Limnologia*. (3st Edition). Rio de Janeiro: Interciência, 2011.
- FERREIRA, F.A.; MORMUL, R.P.; THOMAZ, S.M.; POTT, A.; POTT, V.J. Macrophytes in the upper Paraná river floodplain: checklist and comparison with other large South American wetlands. **Revista de Biología Tropical**, vol. 59, no. 2, p. 541-556, 2011.
- FERREIRA, M.M.C. **Quimiometria: conceitos, métodos e aplicações**. Editora da UNICAMP, 2015.
- FROTA, A.V.B.; VITORINO, B.D.; DA SILVA, C.J.; IKEDA-CASTRILLON, S.K.; NUNES, J.R.S. Bird community structure in macrohabitats of the aquatic-terrestrial transition zone in the Pantanal wetland, Brazil. **Oecologia Australis**, 2019.
- FURCH, K.; JUNK, W.J. Nutrient dynamics of submersed decomposing Amazonian herbaceous plant species *Paspalum fasciculatum* and *Echinochloa polystachya*. **Revue d'hydrobiologie tropicale**, v. 25, n. 2, p. 75-85, 1992.
- GURNELL, A. Plants as river system engineers. **Earth Surface Processes and Landforms**, 39(1), 4–25, 2013.
- HAN, D.; WANG, G.; LIU, T.; XUE, B.L.; KUCZERA, G.; XU, X. Hydroclimatic response of evapotranspiration partitioning to prolonged droughts in semiarid grassland. **Journal of Hydrology**, v. 563, p. 766-777, 2018.
- JUNK, W. J.; HOWARD-WILLIAMS, C. Ecology of aquatic macrophytes in Amazonia. In: **The Amazon**. Springer, Dordrecht, p. 269-293, 1984.
- JUNK, W.J.; DA SILVA, C.J.; NUNES DA CUNHA, C.; WANTZEN, K.M. *The Pantanal: ecology, biodiversity and sustainable management of a large neotropical seasonal wetland*. Pensoft Publishers, 870 p., 2011.
- JUNK, W.J.; WITTMANN, F.; SCHÖNGART, J.; PIEDADE, M.T.F. DA CUNHA, C.N. **Large Rivers and their Floodplains: Structures, Functions, Evolutionary Traits and Management with Special Reference to the Brazilian Rivers**. In: *Introducing Large Rivers*. First Edition, John Wiley & Sons Ltd. 55-101 p., 2020.
- KOTTEK, M.; GRIESER, J.; BECK, C.; RUDOLF, B.; RUBEL, F. World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. **Meteorologische Zeitschrift**, Vol. 15, No. 3, 259-263, 2006.
- LATINI, A.O.; RESENDE, D.C.; POMBO, V.B.; CORADIN, L. (Org.). **Espécies exóticas invasoras de águas continentais no Brasil**. Brasília: MMA. Série Biodiversidade. n. 39 791p., 2016.
- MABIDI, A.; BIRD, M.S.; PERISSINOTTO, R. Distribution and diversity of aquatic macroinvertebrate assemblages in a semi-arid region earmarked for shale gas exploration (Eastern Cape Karoo, South Africa). **PloS one**, v. 12, n. 6, p. e0178559, 2017.

MAGNUSSON, W.E.; LIMA, A.P.; LUIZÃO, R.; LUIZÃO, F.; COSTA, F.R.; CASTILHO, C.V.D.; KINUPP, V.F. RAPELD: a modification of the Gentry method for biodiversity surveys in long-term ecological research sites. **Biota Neotropica**, v. 5, n. 2, p.: 19-24, 2005.

MENEZES, C.F.S.; ESTEVES, F.A.; ANÉSIO, A.M. Influência da variação artificial do nível d'água da represa do Lobo (SP) sobre a biomassa e produtividade de *Nymphoides indica* (L.) Kuntze e *Pontederia cordata* L. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 6, p. 163-172. 1993.

MOURA-JÚNIOR, E.G.; POTT, A.; SEVERI, W.; ZICKEL, C.S. Response of aquatic macrophyte biomass to limnological changes under water level fluctuation in tropical reservoirs. **Brazilian Journal of Biology**, v. 79, p. 120-126, 2018.

NEVES, S.M.A.S.; NUNES, M.C.M.; NEVES, R.J. Caracterização das condições climáticas de Cáceres/MT-Brasil, no período de 1971 a 2009: subsídio às atividades agropecuárias e turísticas municipais. **Boletim Goiano de Geografia**, v. 31, n. 2, p. 55-68, 2011.

NUNES, J.R.S.; DA SILVA, C.J. Biomass of *Eichhornia crassipes* (Mart) Solms. in the Chacororé-Sinhá Mariana, lake System Pantanal of Mato Grosso, Brazil. **Research, Society and Development**, v. 10, n. 2, p. e141029293-e141029293, 2021.

OLIVEIRA, A.K.M.; FAVERO, S.; COSTACURTA, M.B. Variação temporal da biomassa de *Eichhornia azurea* (Sw.) Kunth (Pontederiaceae) e macrófitas aquáticas associadas em uma lagoa do Rio Negro, pantanal do Rio Negro, Mato Grosso do Sul. **Natureza online**, v. 3, n. 1, p. 7-12, 2005.

PADIAL, A.A., THOMAZ, S.M. Effects of structural heterogeneity by the floating macrophyte *Eichhornia azurea* on the predation efficiency and habitat use of the small Neotropical fish *Moenkhausia sanctaefilomenae*. **Hydrobiologia**, 624, 161-170, 2009.

PAINS DA SILVA, H.; PETRY, A.C.; DA SILVA, C.J. Fish communities of the Pantanal wetland in Brazil: evaluating the effects of the upper Paraguay River flood pulse on baía Caiçara fish fauna. **Aquatic ecology**, 44(1), 275-288, 2010.

PIEDADE, M.T.F.; JUNK, W.J.; LONG, S.P. The productivity of the C4 grass *Echinochloa polystachya* on the Amazon floodplain. **Ecology**, 72: 1456–1463, 1991.

POMPÊO, M. Monitoramento e manejo de macrófitas aquáticas. **Oecologia brasiliensis**, v. 12, n. 3, p. 5, 2008.

POTT, V.J.; POTT, A. Dinâmica da vegetação aquática do Pantanal. **Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas**, v. 1, p. 145-162, 2003.

POTT, V.J.; POTT, A.; LIMA, L.C.P.; MOREIRA, S.N.; OLIVEIRA, A.K.M. Aquatic macrophyte diversity of the Pantanal wetland and upper basin. **Brazilian Journal of Biology**, 71(1), 255-263, 2011.

PREINER, S.; DAI, Y.; PUCHER, M.; REITSEMA, R.E.; SCHOELYNCK, J.; MEIRE, P.; HEIN, T. Effects of macrophytes on ecosystem metabolism and net nutrient uptake in a groundwater fed lowland river. **Science of the Total Environment**, v. 721, p. 137620, 2020.

R CORE TEAM. R: a language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>. 2011.

SILVA, P.S; FERREIRA, A.P.; LANDA, G.G. Influência da qualidade da água no crescimento de macrófitas aquáticas. **Acta Biologica Brasiliensia**, v. 4, n. 1, 40-53, 2021.

THOMAZ, S.M.; CARVALHO, P.; PADIAL, A.A.; KOBAYASHI, J.T. Temporal and spatial patterns of aquatic macrophyte diversity in the Upper Paraná River floodplain. **Braz. J. Biol.**, 69(2, Suppl.), p. 617-625, 2009.

WANG, G.; LI, J.; SUN, W.; XUE, B.; YINGLAN, A.; LIU, T. Non-point source pollution risks in a drinking water protection zone based on remote sensing data embedded within a nutrient budget model. **Water research**, v. 157, p. 238-246, 2019.

WANTZEN, K.M.; DRAGO, E.C.; DA SILVA, C.J. Aquatic habitats of the Upper Paraguay river-floodplain-system and parts of the Pantanal (Brazil). **Ecohydrology Hydrobiology**, 5, 107-126, 2005.

WATERKEYN, A.; GRILLAS, P.; ANTON-PARDO, M.; VANSCHOENWINKEL, B.; BRENDONCK, L. Can large branchiopods shape microcrustacean communities in Mediterranean temporary wetlands? **Marine and Freshwater research**, v. 62, n. 1, p. 46-53, 2011.

Capítulo IV. Diversidade genética de *Eichhornia azurea* nas bacias do Pantanal e Amazônica

RESUMO

A macrófita aquática *Eicchornia azurea* é uma espécie cosmopolita que apresenta alta adaptação ao pulso de inundação, plasticidade fenotípica e ampla distribuição geográfica. Assim, este trabalho objetivou avaliar a diversidade genética de *E. azurea* em rios das bacias do Pantanal e Amazônia utilizando marcadores genéticos ISSR. Ao todo foram coletadas folhas jovens de 18 indivíduos nos rios Paraguai e Cuiabá/Pantanal; rios Guaporé, Cristalino, Xingú e rio Negro/Amazônia. O material coletado foi devidamente armazenado e enviado ao Laboratório de Genética Vegetal e Biologia Molecular da UNEMAT- Alta Floresta para extração de DNA, seguindo o método CTAB com modificações. A quantificação foi realizada por comparação com marcador DNA Lambda (100ng/μL), e então feitas as diluições das amostras de DNA para uso nas amplificações via Reação em Cadeia da Polimerase (PCR). Após testes iniciais, 10 primers ISSR-UBC foram selecionados para as análises de amplificação via PCR, com adaptações, e eletroforese. A diversidade genética foi estimada com base no Índice de Conteúdo Polimórfico, e por meio da matriz de dissimilaridade, construído o dendrograma UPGMA. No programa GenAIEx foram obtidas as relações genéticas entre os indivíduos avaliados, e através da Análise de Coordenadas Principais (PCoA), obtida a distância genética. E a frequência dos alelos entre as populações Pantanal (PAN) e Amazônia (AMA) foi calculada pela frequência usando o número de alelos diferentes e o número de alelos efetivos. Os resultados mostraram que os dez primers amplificaram um total de 61 bandas com 96,66 % de polimorfismo e a média de PIC de 0,7799. Houve a formação de três grupos heterogêneos para ambas as análises de agrupamento, contudo estes não mostraram uma relação direta com a bacia hidrográfica. A análise de frequência mostrou que a população PAN apresentou uma maior média de número de alelos efetivos 1,601, assim como para a diversidade de Shannon-Weaver. Esses resultados mostraram que, os marcadores ISSR são indicados para estudos com *E. azurea*, e que apesar da baixa diversidade genética entre as bacias, a espécie tem uma alta diversidade e é capaz de se dispersar e manter sua composição genética em diferentes condições ambientais.

Palavras-chave: Macrófita aquática; Polimorfismo; Marcadores ISSR.

ABSTRACT

The aquatic macrophyte *Eicchornia azurea* is a cosmopolitan species that presents high adaptation to the flood pulse, phenotypic plasticity and wide geographic distribution. Thus, this work aimed to evaluate the genetic diversity of *E. azurea* in rivers of the Pantanal and Amazon basins using ISSR genetic markers. In all, young leaves were collected from 18 individuals in

the Paraguay and Cuiabá/Pantanal rivers; Guaporé, Cristalino, Xingú and Negro/Amazon rivers. The material collected was properly stored and sent to the Laboratory of Plant Genetics and Molecular Biology at UNEMAT-Alta Floresta for DNA extraction, following the CTAB method with modifications. Quantification was performed by comparison with DNA Lambda marker (100ng/μL), and then dilutions of DNA samples were made for use in amplifications via Polymerase Chain Reaction (PCR). After initial tests, 10 ISSR-UBC primers were selected for PCR amplification analyses, with adaptations, and electrophoresis. Genetic diversity was estimated based on the Polymorphic Content Index, and through the dissimilarity matrix, the UPGMA dendrogram was constructed. In the GenAIEx program, the genetic relationships between the evaluated individuals were obtained, and through the Principal Coordinate Analysis (PCoA), the genetic distance was obtained. And the frequency of alleles between Pantanal (PAN) and Amazônia (AMA) populations was calculated by frequency using the number of different alleles and the number of effective alleles. The results showed that the ten primers amplified a total of 61 bands with 96.66% polymorphism and a mean PIC of 0.7799. There was the formation of three heterogeneous groups for both cluster analyses, however these did not show a direct relationship with the watershed. Frequency analysis showed that the PAN population had a higher mean number of effective alleles 1.601, as well as for Shannon-Weaver diversity. These results showed that ISSR markers are indicated for studies with *E. azurea*, and that despite the low genetic diversity between basins, the species has a high diversity and is able to disperse and maintain its genetic composition in different environmental conditions.

Keywords: Aquatic macrophyte; Polymorphism; ISSR Markers.

1. INTRODUÇÃO

A biodiversidade terrestre refere-se a toda forma de vida existente no planeta incluindo a diversidade genética intra e interpopulacional da flora, fauna e de microrganismos e todo o serviço ecológico oriundo dessa variação nos ecossistemas (DIAS, 2000). O Brasil é considerado detentor da maior diversidade biológica do planeta e de cerca de 20% das reservas de água doce mundial (ODALIA-RÍMOLI *et al.*, 2000; VERÍSSIMO, 2006). As áreas úmidas representam aproximadamente 10 % da biodiversidade global e cobrem aproximadamente 20 % do território brasileiro incluindo as planícies de inundação da Amazônia e do Pantanal (JUNK *et al.*, 2014).

O pulso de inundação é o principal serviço ecossistêmico regulador das áreas úmidas, cuja sazonalidade influencia na composição e diversidade de plantas nas áreas periodicamente alagadas, denominadas de áreas de transição aquático-terrestre (ATTZ) (JUNK *et al.*, 1989; POTT e POTT, 2000; SCREMIN DIAS *et al.*, 2011; BAO *et al.*; 2018). A complexidade desse ecossistema sazonal favorece a diversidade de macrófitas aquáticas, dentre as quais uma das espécies de maior frequência e área de cobertura é a *Eicchornia azurea* (Sw.) Kunth (BINI *et al.*, 2001; SOUZA *et al.*, 2002).

E. azurea é uma espécie com alta adaptação a diferentes condições ambientais como variação de nível d'água, disponibilidade de nutrientes e de velocidade da correnteza, a espécie apresenta rápido desenvolvimento na lâmina d'água e produção de biomassa sob condições favoráveis, além de servir de abrigo e alimento à fauna associada, proteção das margens dos rios e ciclagem de nutrientes (DA SILVA *et al.*, 1994; THOMAZ e BINI, 2003; FAVA e GOMES, 2017; FROTA *et al.*, 2019). Considerada cosmopolita, a espécie apresenta forma de vida fixa flutuante, perene e rizomatosa, que pode se reproduzir sexuadamente por meio de sementes capazes de permanecerem dormentes por até 15 anos, e assexuadamente por propagação clonal (FRANÇA *et al.*, 2012(GOPAL, 1987; LORENZI, 2002). A distribuição geográfica, associada a diversidade de habitats e vias de propagação de *E. azurea* podem conferir a espécie uma ampla diversidade genética.

A diversidade e variabilidade genética de uma população pode ser acessada e quantificada por meio das características morfológicas, bioquímicas e moleculares, e quando associada a informações ecológicas, pode ser utilizada em estratégias de manejo e conservação da biodiversidade (KAGEYAMA *et al.*, 2003; HUGHES *et al.* 2008; MONDINI *et al.*, 2009). Uma das metodologias de quantificação da diversidade genética é o uso de marcadores moleculares, que apresentam baixa influência do ambiente (DELGADO, 2006; KONZEN,

2014). Devido ao menor custo, alta capacidade de detecção de polimorfismo e por não exigirem conhecimento prévio de uma dada espécie, os marcadores genéticos ISSR (*Inter-simple sequence repeats*) estão entre os mais empregados em análises moleculares (KUMAR *et al.*, 2006; GROVER e SHARMA, 2016; TEIXEIRA *et al.*, 2020).

Marcadores dominantes, como o ISSR, são indicados para uso em que pouca ou nenhuma pesquisa genética molecular tenha sido realizada com a espécie, como é o caso de *Eichhornia azurea* (NYBOM, 2004). A capacidade de dispersão da espécie, o amplo serviço ecossistêmico por ela ofertado bem como sua capacidade de dispersão geográfica, reforçam a importância da preservação das áreas úmidas e de estudos voltados a diversidade genética e fluxo gênico da espécie. Assim, este trabalho objetivou avaliar a diversidade genética de *E. azurea* em rios localizados nas bacias do Pantanal e Amazônia.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 ÁREA DE ESTUDO E AMOSTRAGEM VEGETAL

O estudo foi realizado nos estados de Mato Grosso e Amazonas abrangendo os biomas Pantanal e Amazônia. As coletas foram realizadas em bancos de macrófitas na região litorânea de lagos e canais principais dos rios, sendo no Pantanal as coletas no rio Paraguai (11 indivíduos) e Cuiabá (3 indivíduos), na Amazônia as coletas foram nos rios Guaporé, Cristalino e Xingú em Mato Grosso com 1 (um) indivíduo cada, e no rio Negro em Manaus (1 indivíduo) (Figura 1, Tabela 1).

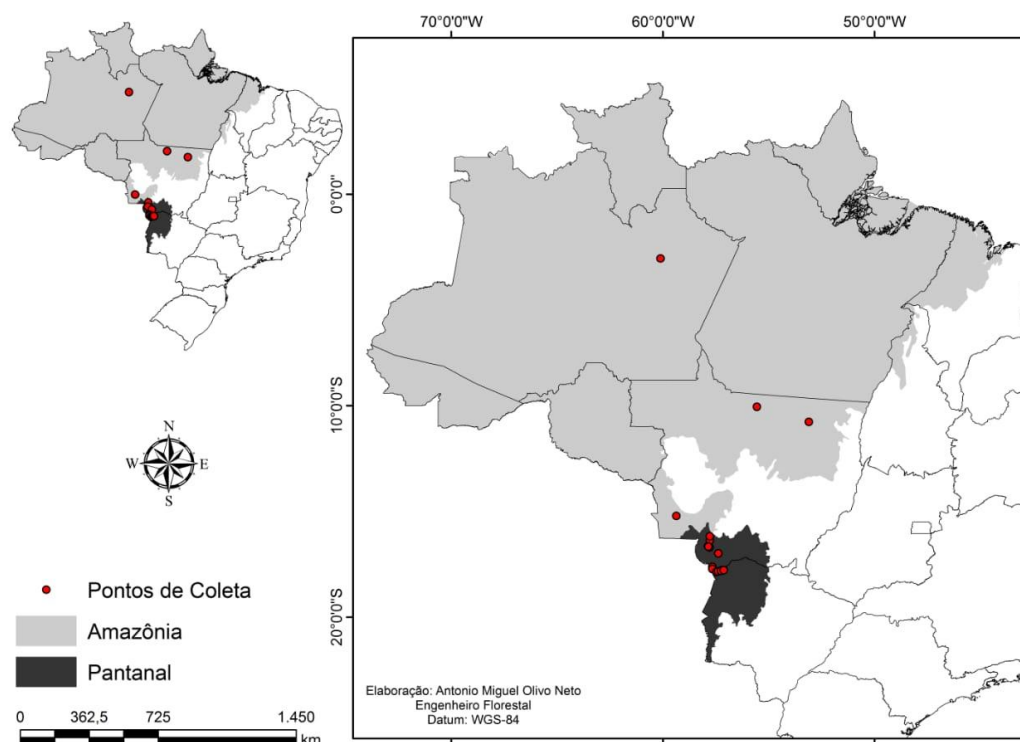


Figura 1. Distribuição dos pontos de coleta de *E. azurea* nos biomas Pantanal e Amazônia, Brasil. Elaboração Olivo-Neto (2022).

Tabela 1. Identificação dos indivíduos de *Eichhornia azurea* coletados nas bacias do Pantanal e Amazônica.

ID	Localização	Bioma	Latitude	Longitude
01	Rio Negro, Manaus	Amazônia	3° 2'40.39"S	60° 6'27.64"O
04	Rio Xingú, São José do Xinguú	Amazônia	10°46'34.64"S	53° 6'2.65"O
06	Rio Guaporé, Pontes e Lacerda	Amazônia	15°13'0.98"S	59°21'33.05"O
07	Rio Cristalino, Alta Floresta	Amazônia	10° 3'27.42"S	55°33'27.25"O
02	Rio Cuiabá/BSL	Pantanal	17°47'15.90"S	57°13'59.78"O
03	Rio Cuiabá	Pantanal	17°48'45.12"S	57°15'17.62"O
05	Rio Cuiabá	Pantanal	17°46'59.27"S	57° 7'11.86"O
08	RPS, Rio Paraguai, Cáceres	Pantanal	16°23'20.01"S	57°46'47.07"O
09	RPC, Rio Paraguai, Cáceres	Pantanal	16°42'33.38"S	57°47'17.69"O
10	LSN, Rio Paraguai, Cáceres	Pantanal	16°19'25.43"S	57°45'3.72"W
11	LDP, Rio Paraguai, Cáceres	Pantanal	16°38'37.09"S	57°51'51.31"W
12	LRV, Rio Paraguai, Cáceres	Pantanal	16°10'45.51"S	57°47'0.48"W
13	LUB, Rio Paraguai, Cáceres	Pantanal	17°37'30.48"S	57°39'49.99"O
14	LMO, Rio Paraguai, Cáceres	Pantanal	16°40'3.77"S	57°51'8.14"O
15	LBU, Rio Paraguai, Cáceres	Pantanal	17°50'25.60"S	57°23'51.20"O
16	LMQ, Rio Paraguai, Cáceres	Pantanal	17°52'34.31"S	57°28'51.15"O
17	RGA, Rio Paraguai, Cáceres	Pantanal	17°43'50.46"S	57°39'46.84"O
18	LAT, Rio Paraguai, Cáceres	Pantanal	16°59'24.84"S	57°22'38.46"O

ID*: Identificação dos indivíduos de *E. azurea* utilizada no texto. BSL: Boca do São Lourenço; RPS: Rio Paraguai com semente; RPC: Rio do lago Porto Conceição; LSN: Lago Simão Nunes; LDP: Lago Das Pacas; LRV: Lago

Retiro Velho; LUB: Lago Uberaba; LMO: Lago Morrinhos; LBU: Lago do Burro; LMQ: Lago do Moquém; RGA: Rio do lago Gaíva; LAT: Lago do Aterro.

2.2 COLETA DO MATERIAL VEGETAL

Foram coletadas como amostra vegetal de *Eichhornia azurea* folhas em estágio intermediário e sem danos físicos nos bancos selecionados para levantamento florístico. As amostras coletadas foram identificadas e devidamente armazenadas em campo em sacos plásticos contendo sílica gel, e em seguida encaminhadas ao Laboratório de Recursos Genéticos & Biotecnologia (LRG&B) da Universidade do Estado de Mato Grosso, campus de Cáceres e armazenadas a -20 °C. Posteriormente as amostras foram enviadas ao Laboratório de Genética Vegetal e Biologia Molecular (GenBioMol) da Universidade do Estado de Mato Grosso Carlos Alberto Reyes Maldonado, campus de Alta Floresta para realização da extração de DNA. Uma amostra florística testemunha foi herborizada e depositada no Herbário do Pantanal Vali Joana Pott (HPAN).

2.3 EXTRAÇÃO DE DNA

Foi extraído DNA de aproximadamente 100mg do material vegetal seguindo o método CTAB descrito por DOYLE e DOYLE (1987) com modificações: aumento da concentração de CTAB e β -mercaptoetanol de 2 % e 0,2 % para 5 % e 1,6 %, respectivamente; adição de 2 % de Polivinilpirolidona (PVP) e de 0,4 % de proteinase K no tampão de extração; diminuição do tempo de incubação em banho-maria 30 minutos para 5 minutos, mantendo a temperatura de 65°C.

A qualidade e a quantidade do DNA foram verificadas por eletroforese em gel de agarose 1 % corado com brometo de etídio e fotografado sob luz ultravioleta (Figura 2). A quantificação foi realizada por comparação com marcador de peso molecular conhecido DNA Lambda (100 ng/ μ L). A partir da quantificação foram realizadas as diluições das amostras de DNA para a concentração aproximada de 10 ng/ μ L para uso nas amplificações via Reação em Cadeia da Polimerase (PCR).

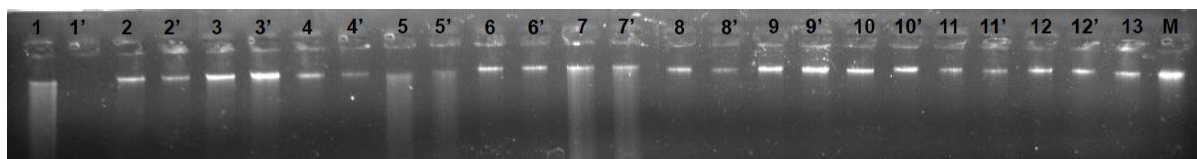


Figura 2. Resultado da eletroforese em gel de agarose a 1% com amostras de DNA de 13 indivíduos de *E. azurea* extraído pelo método CTAB. M: marcador DNA Lambda (100ng/ μ L).

2.4 AMPLIFICAÇÃO VIA PCR COM MARCADOR ISSR

Foram primeiramente testados 10 *primers* ISSR obtidos da Universidade de British Columbia UBC set nº 9 (Tabela 2) em cinco indivíduos de *E. azurea*. Após os testes com os cinco indivíduos e com base nos padrões de bandejamento para intensidade, polimorfismo e repetitividade todos os *primers* foram selecionados para as análises finais.

Tabela 2. *Primers* ISSR testados para as amplificações com *E. azurea*

Identificação do primer	Sequência (5'—3')	Ta (°C) ¹
UBC 808 - Di(AG) ₈ 3'C	AGAGAGAGAGAGAGAGC	50,0
UBC 809 - Di(AG) ₈ 3'G	AGAGAGAGAGAGAGAGG	50,0
UBC 811 - Di(GA) ₈ 3'C	GAGAGAGAGAGAGAGAC	53,0
UBC 814 - Di(CT) ₈ 3'T	CTCTCTCTCTCTCTT	50,0
UBC 817 - Di(CA) ₈ 3'A	CACACACACACACAA	51,0
UBC 822 - Di(TC) ₈ 3'A	TCTCTCTCTCTCTCA	45,0
UBC 825 -Di (AC) ₈ 3'T	ACACACACACACACT	52,0
UBC 826 - Di(AC) ₈ 3'C	ACACACACACACACC	52,0
UBC 830 - Di(TG) ₈ 3'G	TGTGTGTGTGTGTGG	50,0
UBC 835 - Di(AG) ₈ 3'YC	AGAGAGAGAGAGAGGYC ²	52,0

¹Temperatura de Anelamento; ²Y = C ou T; ³R = A ou G.

As reações de amplificação foram realizadas em volume final de 15 µL contendo: 1,5 µL de Tampão 10X IB Phoneutria; 0,6 µL MgCl₂ (25 mM); 3,0 µL de dNTP (1 mM); 1,5 µL de *primer* (2 µM); 0,1 µL de Taq DNA polimerase (5 U/µl); aproximadamente 10 ng de DNA template e água Milli-Q autoclavada para completar o volume. As amplificações, via reações de cadeia da polimerase (Polymerase Chain Reactions – PCR), foram realizadas sob as seguintes condições: ciclo inicial de desnaturação a 94 °C por 1:30 minutos, seguido por 35 ciclos de 94 °C por 45 segundos, 45-53°C (dependendo do *primer* utilizado) por 45 segundos e 72 °C por 1:30 minutos e um ciclo de extensão final de 72 °C por 5 minutos.

Os produtos amplificados foram submetidos à eletroforese em gel de agarose a 1,5 %, em tampão Tris-Borate-EDTA (TBE 1X) (89,15 mM de base de Tris, 88,95 mM de ácido bórico e 2,23 mM de Ethylenediamine Tetraacetic Acid (EDTA), a uma tensão constante (80 V) durante quatro horas aproximadamente. Os géis foram visualizados em transluminador UVB LBT-20x20 STi Loccus Biotecnologia e as imagens dos fragmentos foram obtidas com fotodocumentador L-Pix STi Loccus Biotecnologia. O tamanho dos fragmentos amplificados

foi estimado por comparação com o marcador de 100 pb DNA Ladder (Kappa Biosystems, Inc.).

2.5 ANÁLISE DOS DADOS

Os produtos de amplificação foram avaliados e codificados como caracteres binários, presença (1) ou ausência (0) das bandas, para montagem da matriz binária utilizada nas análises posteriores. Apenas bandas robustas e inequívocas foram avaliadas, e as com baixa intensidade e definição foram excluídas da análise.

A diversidade genética dos locos foi estimada com base no Índice de Conteúdo Polimórfico (PIC) que é uma estimativa utilizada para a avaliação do poder discriminatório de um loco (REZENDE *et al.*, 2009). Onde, a informatividade do loco p_i é a frequência do alelo p no loco p_i , calculado pela equação 1:

$$PIC = 1 - \sum_i p_i^2 \quad \text{Equação 1}$$

E a informatividade do primer p_i , é a frequência do alelo p no loco i , no primer j , sendo calculada pela equação 2:

$$PIC = 1 - \sum_i \cdot \sum_j p_{ij}^2 \quad \text{Equação 2}$$

A matriz de dissimilaridade foi obtida no software Genes (CRUZ, 2016) utilizando o complemento aritmético do Índice de Jaccard, e então construído o dendrograma utilizando o método UPGMA (*Unweighted Pair-Group Method with Arithmetic Averages*). Este método foi selecionado devido a melhor representação da variação genética dos dados, com base no valor do coeficiente de correlação cofenética (CCC), estresse e distorção.

Por meio do programa GenAIEx foram obtidas as relações genéticas entre os indivíduos avaliados visualizadas através da Análise de Coordenadas Principais (PCoA), obtida por distância genética. E a frequência dos alelos entre as populações Pantanal (PAN) e Amazônia (AMA) foi calculada pela frequência usando número de alelos diferentes e o número de alelos efetivos (PEAKALL e SMOUSE, 2006, 2012).

3. RESULTADOS

Os dez *primers* utilizados amplificaram um total de 61 bandas, onde foi observada uma média de 6,1 bandas por *primer*, 96,66 % de polimorfismo e a média de PIC de 0,7799, com o menor valor (0,588) para o *primer* UBC 811. Apenas os *primers* UBC 809 e UBC 835 não apresentaram 100 % de polimorfismo (Tabela 3).

Tabela 3. Número total de bandas amplificadas (NTB), número de bandas polimórficas (NBP), percentagem de polimorfismo (% P) e Conteúdo de Informação Polimórfica (PIC) dos *primers* ISSR utilizados na caracterização molecular de *Eichhornia azurea*.

Primer	NTB	NBP	%P	PIC
UBC 808 - Di(AG) ₈ 3'C	4	4	100,00	0,625
UBC 809 - Di(AG) ₈ 3'G	5	4	83,33	0,696
UBC 811 - Di(GA) ₈ 3'C	6	6	100,00	0,588
UBC 814 - Di(CT) ₈ 3'T	6	6	100,00	0,734
UBC 817 - Di(CA) ₈ 3'A	6	6	100,00	0,878
UBC 822 - Di(TC) ₈ 3'A	9	9	100,00	0,868
UBC 825 -Di (AC) ₈ 3'T	6	6	100,00	0,937
UBC 826 - Di(AC) ₈ 3'C	6	6	100,00	0,835
UBC 830 - Di(TG) ₈ 3'G	6	6	100,00	0,859
UBC 835 - Di(AG) ₈ 3'YC	7	6	83,33	0,779
Média	6,1	5,9	96,66	0,7799

O método de agrupamento UPGMA com uma correlação cofenética de 0,7, mostrou a formação de três grupos, onde é possível observar que o primeiro grupo foi o maior com 12 indivíduos, o segundo agrupou cinco indivíduos e o terceiro apenas um indivíduo coletado no rio Xingú. Não houve uma separação quantos as bacias hidrográficas (Figura 3).

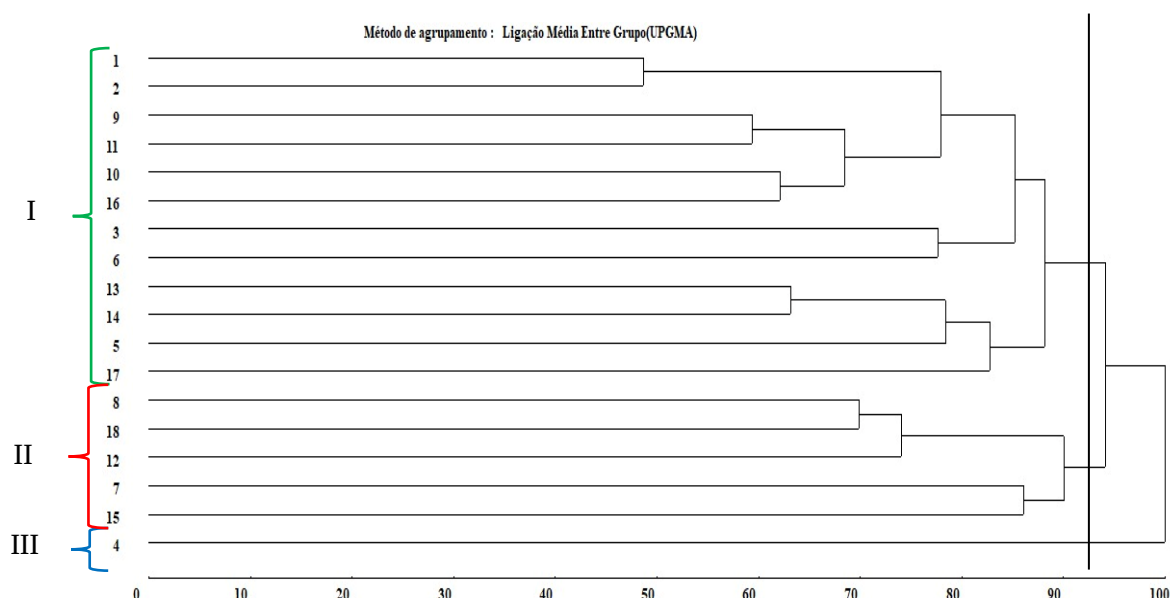


Figura 3. Dendrograma gerado pelo método UPGMA e baseado na matriz de dissimilaridade de Jaccard para os 18 indivíduos de *E. azurea*. (CCC = 0,7).

Os dois eixos formados pela PCoA para avaliar a relação entre indivíduos e as populações explicaram 29,2 % da variação dos dados, reforçando os resultados da UPGMA, formando três grupos heterogêneos. Esses resultados mostram que *E. azurea* é uma espécie diversa, contudo a diversidade entre as bacias estudadas pouco se difere (Figura 4).

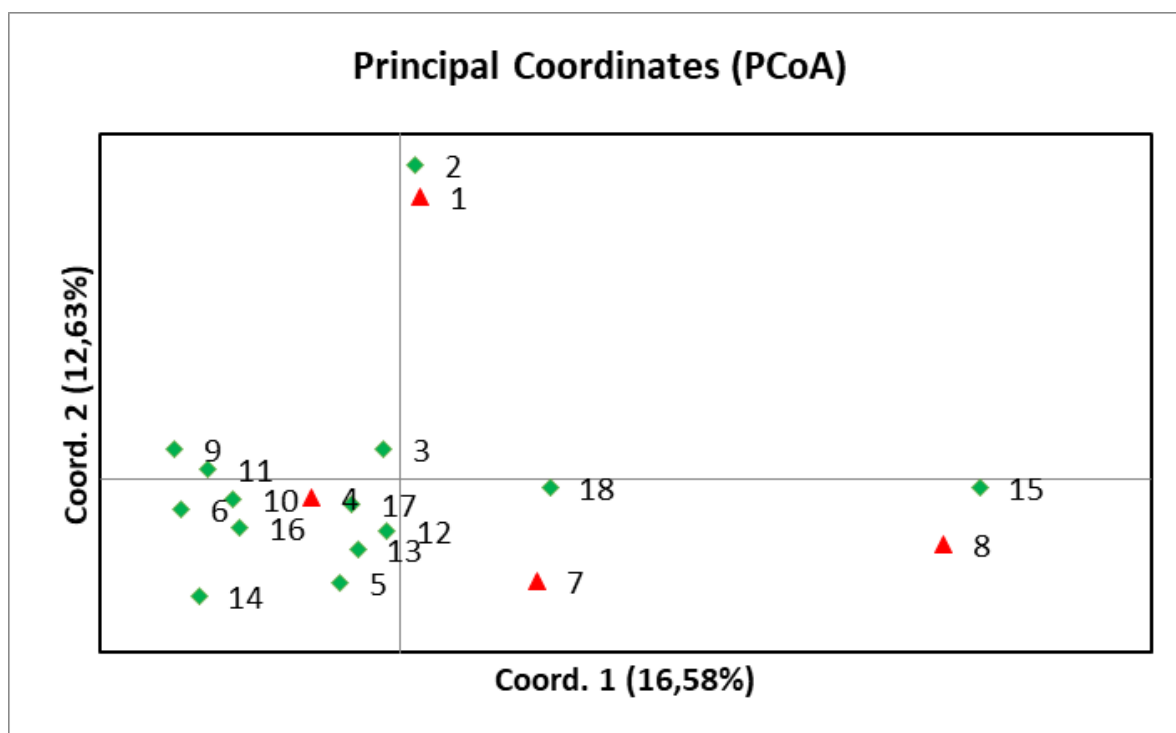


Figura 4. Ordenação dos 18 indivíduos de *E. azurea* por meio da análise de coordenadas principais.

Por meio do cálculo de frequência obtido foi possível observar que a média de número de alelos efetivos foi maior na população PAN de 1,601 ($\sigma \pm 0,041$) sugerindo que entre esses indivíduos há um maior compartilhamento de alelos. A diversidade genotípica entre as populações foi indicada por meio do coeficiente de diversidade de Shannon-Weaver (I) no qual destacou a população PAN. Os dados mostram também uma baixa heterozigosidade observada e esperada para as duas populações, demonstrando assim que há uma baixa diversidade de alelos.

Tabela 4. Diversidade genética entre as duas populações de *Eichhornia azurea* coletadas nas bacias do Pantanal e Amazônica.

População	Média	Na*	Ne*	I	H*	uH*
AMA	Média	1,508	1,525	0,448	0,305	0,407
	SE	0,111	0,043	0,034	0,023	0,031
PAN	Média	1,967	1,601	0,520	0,348	0,375
	SE	0,033	0,041	0,022	0,018	0,019

Na*: número de alelos diferentes; Ne*: número de alelos efetivos; I*: índice de informação de Shannon; H*: heterozigosidade observada; uH*: heterozigosidade esperada imparcial.

4. DISCUSSÃO

Os marcadores ISSR selecionados apresentaram ótima amplificação para a espécie *E. azurea* com uma alta taxa de polimorfismo. Segundo FALEIRO (2007), esses marcadores são viáveis pois resultam em um maior número de bandas informativas por reação e por não exigir

conhecimento sobre a sequência de DNA do material analisado. *Primers* com alta taxa de polimorfismo são observadas por meio dos valores de PIC, que quando apresentam valores acima de 0,5 são muito informativos (BOTSTEIN *et al.*, 1980). Marcadores ISSR também apresentaram boa amplificação e são indicados por AKDEMIR *et al.* (2016) e MARTINEZ-ESTRADA *et al.* (2017).

Apesar de a espécie se reproduzir, majoritadamente, por clones os valores de polimorfismo e PIC indicaram uma alta diversidade, e o modo de reprodução clonal pode explicar a diversidade similar entre as bacias geograficamente distantes, validando assim o intenso fluxo gênico para essas áreas úmidas e o potencial de dispersão da espécie. ECKERT *et al.* (2016) afirmam que a evolução dos meios de reprodução, sexuada e clonal, das plantas aquáticas surgiram devido a transição destas entre os ambientes terrestres e aquáticos.

Algumas espécies de macrófitas se reproduzem também por esporos, e tendem a acionar esse recurso quando a reprodução clonal é desfavorável (MEDEIROS, 2016). Espécies do gênero *Eichhornia* possuem ainda um sistema de heterostília, que favorece a dispersão dos grãos de pólen e assim aumenta a variabilidade genética, contudo, apresentam um sistema de autoincompatibilidade com baixa taxa de fecundação cruzada e sua maneira mais efetiva de reprodução e dispersão é por clones (BARRETT, 1985; KOHN e BARRETT, 1992).

A diversidade genotípica entre as populações foi indicada por meio do coeficiente de diversidade de Shannon-Weaver (I). JAMAGO (2003) pontua que valores abaixo de 0,5 indicam baixa diversidade genotípica, como foi o caso da população AMA (0,448), e valores entre 0,5 e 0,75 são intermediários como o observado na população PAN (0,520). A baixa diversidade é reforçada pela baixa heterogozidade registradas pelo número de alelos efetivos nas duas populações. A diferença observada entre as populações com os maiores valores para o Pantanal, pode evidenciar que há uma maior diversidade na população como também pode ser em razão da maior amostragem genética ter sido na região devido a facilidade de acesso.

Nossos resultados são consolidados por REN *et al.* (2005) onde ao analisar 1009 indivíduos de *Eichhornia crassipes* coletados em rios da região norte e sul da China observaram por meio do índice de diversidade genética de Nei, uma baixa diversidade genética ($0,046 \pm 0,0145$) entre os pontos estudados. Resultados similares e em maior escala foi registrado por ZHANG *et al.* (2010), que observaram baixa diversidade genética entre populações de *E. crassipes* coletadas na América do Sul, Ásia, África, Europa, América do Norte, América Central e Caribe. Segundo esses autores, as macrófitas, devido a sua capacidade de adaptação e reprodução por clones e propágulos, tem sua dispersão a longas distâncias favorecida.

5. CONCLUSÃO

Os marcadores ISSR detectaram altas taxas de polimorfismo entre os indivíduos das duas populações de *E. azurea*, portanto são indicados para estudo posteriores. Os resultados sobre a diversidade genética desse trabalho destacam que apesar da baixa diversidade entre as bacias, *E. azurea* tem uma alta diversidade e são capazes de se dispersar globalmente e manter sua composição genética em extremas condições ambientais, evidenciando sua alta plasticidade.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AKDEMIR, H.; SUZERER, V.; TILKAT, E.; ONAY, A.; ÇİFTÇİ, Y. O. Detection of Variation in Long-Term Micropropagated Mature Pistachio via DNA-Based Molecular Markers. **Applied Biochemistry and Biotechnology**, 180, p. 1301-1312, 2016.
- BAO, F.; LEANDRO, T.D.; ROCHA, M.D.; SANTOS, V.S.; STEFANELLO, T.H.; ARRUDA, R.; ... DAMASCENO-JUNIOR, G.A. Plant species diversity in a Neotropical wetland: patterns of similarity, effects of distance, and altitude. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 90, p. 85-97, 2018.
- BARRETT, S.C.H. Floral trimorphism and monomorphism in continental and island populations of *Eichhornia paniculata* (Spreng.) Solms (Pontederiaceae). **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 25, n. 1, p. 41-60, 1985.
- BINI, L.M., THOMAZ, S.M.; SOUZA, D.C. Species richness and diversity of aquatic macrophytes in the upper Parana River floodplain. **Archiv fur Hydrobiologie** 151:511–25, 2001.
- DA SILVA, C.J.; NOGUEIRA, F.; ESTEVES, F.A. Composição química das principais espécies de macrófitas aquáticas do Lago Recreio Pantanal Matogrossense (MT). **Revista Brasileira de Biologia**, v. 54, n.4, p. 617-622, 1994.
- DELGADO, A.A. uso de marcadores moleculares en plantas: aplicaciones en frutales del trópico. **Agroonomía Mesoamericana**, v. 17, n. 2, p. 221-242, 2006.
- DOYLE, J.J.; DOYLE, J.L. A rapid DNA isolation procedure for small amounts of fresh leaf tissue. **Phytochem Bulletin**, v. 19, n. 1, p. 11-15, 1987.
- ECKERT, C.G.; DORKEN, M.E.; BARRETT, S.C.H. Ecological and evolutionary consequences of sexual and clonal reproduction in aquatic plants. **Aquatic Botany**, v. 135, p. 46-61, 2016.
- FAVA, W.S.; GOMES, V.G.N. “Back-to-bud” strategy in *Nymphaea amazonum* (Nymphaeaceae): A protogynous macrophyte of the Pantanal wetlands. **Aquatic botany**, v. 140, p. 1-3, 2017.

FRANÇA, J.B.A.; TEIXEIRA, I.R.; FERREIRA, A.A.; NETO, S.A. Nota técnica: eficiência das macrófitas *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms. (aguapé) e *Pistia stratiotes* L.(alface d'água), cultivadas em diferentes materiais no tratamento de efluente sanitário bruto. **Revista Engenharia na Agricultura-REVENG**, v. 20, n. 6, p. 554-563, 2012.

FROTA, A.V.B.; VITORINO, B.D.; DA SILVA, C.J.; IKEDA-CASTRILLON, S.K.; NUNES, J.R.DA.S. Bird community structure in macrohabitats of the aquatic-terrestrial transition zone in the Pantanal wetland, Brazil. **Oecologia Australis**, 2019.

GOPAL, B. *Water Hyacinth: Aquatic Plant Studies*. Elsevier Science Publishers. The Netherlands, 1987.

GROVER, A.; SHARMA, P.C. Development and use of molecular markers: past and present. **Critical Reviews in Biotechnology**, v. 36, n. 2, p. 290-302, 2016.

HUGHES, A. R; INOUE, B. D.; JOHNSON, M. T. J.; UNDERWOOD, N.; VELLEND, M. Ecological consequences of genetic diversity. **Ecology Letters**, v. 11, p. 609-623, 2008.

JAMAGO, J.M. Morpho-agronomic and molecular diversity of the Philippine mungbean (*Vigna radiata* L.) germplasm. **Philippine Journal of Crop Science**, University of the Philippines Los Banos, The Philippines, p.174. 2003.

JUNK, W. J.; BAYLEY, P. B.; SPARKS, R. E. The flood pulse concept in river floodplain systems. **Can Spec Publ Fish Aquat Sci**, Canadá, v. 106, p. 110-127, 1989.

JUNK, W.J.; PIEDADE, M.T.F.; LOURIVAL, R.; WITTMANN, F.; KANDUS, P.; LACERDA, L.D.; ... AGOSTINHO, A.A. Brazilian wetlands: their definition, delineation, and classification for research, sustainable management, and protection. **Aquatic Conservation: marine and freshwater ecosystems**, v. 24, n. 1, p. 5-22, 2014.

KAGEYAMA, P; Y.; SEBBENN, A. M.; RIBAS, L. A.; GANDARA, F. B.; CASTELLEN, M.; PERECIM, M. B.; VENCOSKY, R. Diversidade genética em espécies arbóreas tropicais de diferentes estágios sucessionais por marcadores genéticos. **Scientia Forestalis**, n. 64, p. 93-107, 2003.

KOHN, J.R.; BARRETT, S.C.H. Experimental studies on the functional significance of heterostyly. **International Journal of Organic Evolution**, v. 1, n. 46, p. 43-55, 1992.

KONZEN, E. R. Towards conservation strategies for forest tree endangered species: the meaning of population genetic statistics. **Advances in Forestry Science**, v. 1, n. 1, p. 45-51, 2014.

KUMAR, A.; ARYA, L.; KUMAR, V.; SHARMA, S. Inter simple sequence repeat (ISSR) analysis of cytoplasmic male sterile, male fertile lines and hybrids of pearl millet [*Pennisetum glaucum* (L.) R.Br.]. **Indian Journal of Crop Science**, v. 1, n. 1-2, p. 117-119, 2006.

LORENZI, H. *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. Nova Odessa: Plantarum, 368p, 2002.

MARTINEZ-ESTRADA, E.; CAAMAL-VELÁZQUEZ, J.H.; SALINAS-RUIZ, J.; BELLO-BELLO, J.J. Assessment of somaclonal variation during sugarcane micropropagation in temporary immersion bioreactors by intersimple sequence repeat (ISSR) markers. **In Vitro Cellular & Developmental Biology - Plant**, 53, p. 553-560, 2017.

MEDEIROS, J.C.C; COELHO, F.F; TEIXEIRA, E. Biomass allocation and nutrients balance related to the concentration of Nitrogen and Phosphorus in *Salvinia auriculata* (Salviniaceae). **Brazilian Journal of Biology**. v.76, n.2, Mar. 2016.

MONDINI, L.; NOORANI, A.; PAGNOTTA, M. Assessing plant genetic diversity by molecular tools. **Diversity**, v. 1, n. 1, p. 19-35, 2009.

NYBOM, H. Comparison of different nuclear DNA markers for estimating intraspecific genetic diversity in plants. **Molecular Ecology**, v.13, n. 5, p. 1143-1155, 2004.

ODALIA-RÍMOLI, A.; ARRUDA, E.D.; RÍMOLI, J.; BUENO, N.R.; COSTA, R.B. Biodiversidade, biotecnologia e conservação genética em desenvolvimento local. **Revista Internacional de Desenvolvimento Local**, v. 1, n. 1, p. 21-30, 2000.

PEAKALL R.; SMOUSE P. E. GenAEx 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. **Molecular Ecology Notes**, v. 6, n. 1, p. 288-295, 2006.

PEAKALL, R.; SMOUSE P. E. GenAEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update. **Bioinformatics**. v. 28, n. 19, p. 2537-2539, 2012.

POTT, V.J.; POTT, A. *Plantas Aquáticas do Pantanal*. EMBRAPA. Centro de Pesquisa Agropecuária do Pantanal (Corumbá, MS). – Brasília: Embrapa Comunicação para Transferência de Tecnologia, 404p, 2000.

REN, M.-X.; ZHANG, Q.-G.; ZHANG, D.-Y. Random amplified polymorphic DNA markers reveal low genetic variation and a single dominant genotype in *Eichhornia crassipes* populations throughout China. **Weed Research**, v. 45, n. 3, p. 236-244, 2005.

SCREMIN-DIAS, E.; LORENZ-LEMKE, A.P.; OLIVEIRA, A.K.M. The floristic heterogeneity of Pantanal and the occurrence of species with different adaptive strategies to water stress. **Brazilian Journal of Biology**, 71:275-282, 2011.

SOUZA, D.C.; THOMAZ, S.M.; BINI, L.M. Species richness and β -diversity of aquatic macrophyte assemblages in three floodplain tropical lagoons: evaluating the effects of sampling size and depth gradients. **Amazoniana**, 17, 213-225, 2002.

TEIXEIRA, G. C.; KONZEN, E. R.; FARIA, J. C. T.; GONÇALVES, D. S.; CARVALHO, D.; BRONDANI, G. E. Genetic diversity analysis of two Eucalyptus species using ISSR markers. **Ciência Florestal**, v. 30, n. 1, p. 270-278, 2020.

THOMAZ, S.M.; BINI, L.M. *Ecologia e Manejo de Macrófitas Aquáticas*. 5th ed. Maringá: EDUEM; 2003.

VERÍSSIMO, A. Estratégia e mecanismos financeiros para florestas nativas do Brasil. **Food and Agricultural Organization of the United Nations**, 2006.

ZHANG, YUAN-YE; ZHANG, DA-YONG; BARRETT, Spencer CH. Genetic uniformity characterizes the invasive spread of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*), a clonal aquatic plant. **Molecular ecology**, v. 19, n. 9, p. 1774-1786, 2010.

3. CONCLUSÃO GERAL

A análise espaço-temporal da estrutura das comunidades de macrófitas aquáticas demonstrou que a variabilidade climática representada pela análise da pluviosidade na região de Cáceres no período de 10 anos (2008-2018), foi alterada quanto: a quantidade e, principalmente, pelo tempo de duração mais curto da estação chuvosa e pelo deslocamento temporal, com início tardio e término adiantado em relação aos anos anteriores.

Como consequência, o pulso de inundação foi seriamente afetado quanto a sua amplitude e duração, as quais influenciaram negativamente a conectividade hidrológica na sua dimensão lateral, reduzindo as ligações entre o rio e as lagoas (baías) e/ou o tempo de permanência dessas interações. Essas mudanças na escala da paisagem repercutiram na distribuição, substituição das formas de vida dos grupos ecológicos de macrófitas aquáticas com uma tendência de diminuição de espécies livres flutuantes e aumento de espécies enraizadas. Dessa forma, a diversidade da metacomunidade foi afetada pela rotação de espécies.

A biomassa foi drasticamente reduzida em algumas baías e no rio, e em outras baías o habitat das macrófitas aquáticas flutuantes livres e flutuantes fixas foi substituído por bancos de areia, os quais favoreceram a colonização de formas de vida anfíbias e terrestres.

A diversidade genética das populações de *E. azurea* foi baixa entre as bacias Amazônica e do Pantanal, o que permite inferir que o fluxo gênico entre estas é grande e favorecido pela dispersão clonal e plasticidade da espécie. Os resultados também corroboram com análises em escala global que mostraram baixa diversidade genética.

Essa pesquisa mostrou-se adequada e eficiente para indicar o efeito de mudanças ambientais de longa duração em comunidades biológicas como as macrófitas aquáticas e na escala da paisagem como o Pantanal.