

INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, CONSERVAÇÃO E
MANEJO DA VIDA SILVESTRE

**SECAS E MOLHADAS: ESTRATÉGIAS ECOLÓGICAS E DINÂMICA DE
COMUNIDADES VEGETAIS EM LAGOAS TEMPORÁRIAS**

Laís Barbalioli Macedo

Orientador: José Eugênio Côrtes Figueira

Belo Horizonte

2020

LAÍS BARBALIOLI MACEDO

**SECAS E MOLHADAS: ESTRATÉGIAS ECOLÓGICAS E DINÂMICA DE
COMUNIDADES VEGETAIS EM LAGOAS TEMPORÁRIAS**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo de Vida Silvestre, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ecologia, Conservação e Manejo de Vida Silvestre.

Orientador: Prof. Dr. José Eugênio Côrtes Figueira

Belo Horizonte

2020

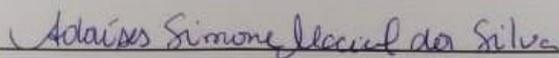
043 Macedo, Laís Barbalioli.
Secas e molhadas: estratégias ecológicas e dinâmica de comunidades vegetais em lagoas temporárias [manuscrito] / Laís Barbalioli Macedo. - 2020.
61 f. : il. ; 29,5 cm.

Orientador: Prof. Dr. José Eugênio Côrtes Figueira.
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ecologia Conservação e Manejo da Vida Silvestre.

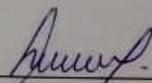
1. Ecologia. 2. Gradiente. 3. Lagoas. I. Figueira, José Eugênio Côrtes. II. Universidade Federal de Minas Gerais. Instituto de Ciências Biológicas. III. Título.

CDU: 502.7

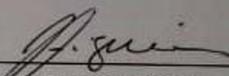
Dissertação defendida em 20 de fevereiro de 2020 e aprovada pela
banca examinadora constituída pelos membros:



Doutor(a) Adaisés Simone Maciel da Silva



Doutor(a) Maria Auxiliadora Drumond



Doutor(a) José Eugênio Côrtes Figueira
(Presidente da Banca)

*“A nossa escrevivência
não pode ser lida
como histórias para
‘ninar os da casa grande’,
e sim para incomodá-los
em seus sonos injustos.”*

Conceição Evaristo

Agradecimentos

Agradeço imensamente:

A coragem que me trouxe aqui, ao sair do Rio de Janeiro para desbravar um pouquinho as Minas Gerais e que me fez descobrir a força que carrego.

Às Minas Gerais, pelos lugares incríveis e pessoas acolhedoras que conheci... “Agora não pergunto mais aonde vai a estrada...”. Viva a cultura mineira!!! Ô trem mais lindo!

À minha família, que é minha base onde quer que eu esteja. Em especial à minha mãe que é minha musa inspiradora de mulher forte, livre e independente e que me apoia sempre; e ao meu pai, meu exemplo de simplicidade e humildade, que apesar de ter tido poucas oportunidades durante a vida, investiu para que eu seguisse um rumo profissional baseado na educação, que lhe foi negada lá atrás. Esse título é nosso! Obrigada obrigada obrigada!

Aos que vieram antes de mim, que tiveram suas histórias apagadas nessa sociedade doente que nos dizima e escraviza até hoje. Suas vozes e vivências ainda ecoam aqui dentro. Estamos voltando, atentas e fortes, para ocupar todos os lugares que quisermos. Por nós!

Às amigas feitas nesse processo e as que permanecem desde lá atrás... vocês são luz na minha vida! Obrigada pela cumplicidade, sorrisos e choros compartilhados. Fortalecemos! E sigamos conectados, apesar das distâncias no tempo-espaço.

Ao meu orientador, que sempre buscou ter um diálogo horizontal comigo desde que me recebeu pela primeira vez e que tanto me ensinou com toda a paciência do mundo. Obrigada por ter compartilhado comigo a paixão pelas lagoas cársticas e por termos feito um trabalho colaborativo juntos. Grande mestre e ser humano, obrigada por tudo!

À CAPES pelo concessão da bolsa que possibilitou que eu pudesse fazer o mestrado. Sem financiamento não seria possível chegar até aqui. Torço para que resista e que continue tornando sonhos possíveis.

No atual cenário político de desmonte do ensino público e da desvalorização da ciência brasileira, quero agradecer aos pesquisadores das diversas áreas do conhecimento por resistirem à barbárie que se instalou. Em tempos de obscurantismo e profunda ignorância, vocês são luz ao longo da caminhada. Sigamos, despedaçados, mas sigamos. Eles não passarão!

SECAS E MOLHADAS: ESTRATÉGIAS ECOLÓGICAS E DINÂMICA DE COMUNIDADES VEGETAIS EM LAGOAS TEMPORÁRIAS

Laís Barbalioli Macedo^{1*}; José Eugênio Côrtes Figueira¹

¹ Laboratório de Ecologia de Populações/Departamento de Genética, Ecologia e Evolução, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais, 30161-970. Belo Horizonte, MG, Brasil.

RESUMO

O entendimento da estruturação de comunidades biológicas e da resposta dos organismos às variações nas condições e recursos tem sido um importante alicerce de ecólogos para a previsão do futuro dos ecossistemas frente às mudanças ocasionadas por intervenções de origem antrópica. Nas lagoas temporárias da Área de Proteção Ambiental (APA) Carste de Lagoa Santa, Minas Gerais (MG), cujos ciclos anuais de cheias e secas dependem dos níveis de água subterrânea, a atual redução na pluviosidade tem se mostrado uma ameaça à dinâmica sucessional da vegetação, que se alterna entre plantas aquáticas e terrestres. Neste trabalho nós descrevemos a composição e distribuição de espécies vegetais e suas respectivas estratégias ecológicas de competição (C), tolerância ao estresse (S) e/ou ruderalidade (R), ao longo de gradientes de inundação ligados indiretamente à umidade em cinco lagoas temporárias. Com base na zonação das espécies, identificamos possíveis sequências sucessionais em curso que, se mantidas, conduzirão a campos onde irão predominar plantas que vicejam em solos cada vez mais secos e onde predominam a estratégia S. Por outro lado, em lagoas ainda inundadas, a maior heterogeneidade de habitats (aquático, transição e terrestre) permite que espécies com diferentes requerimentos ecológicos coexistam localmente. Nesses ambientes, o gradiente de umidade funciona como um forte filtro ambiental e propicia uma maior diversidade taxonômica e funcional, cujas estratégias C e S são mais representativas; com aumento de S à medida que se afasta da região alagada. Enquanto que em lagoas secas, a convergência funcional em S ameaça a sobrevivência das espécies vegetais que ali se encontram, caso ocorram mudanças abióticas ocasionadas por perturbações, patógenos e/ou mudanças climáticas. Além disso, demonstramos que apesar de todas as pressões e

impactos antrópicos que estão sujeitas, estas lagoas são fragmentos indispensáveis para a sobrevivência da vida silvestre da região ou das aves migratórias que por ali passam. Portanto, essas lagoas temporária continuam sendo importantes remanescentes de zona úmida e a manutenção da dinâmica hidrológica sazonal assegura a longo prazo a manutenção da biodiversidade.

Palavras-chave: ecologia funcional, gradientes ambientais, sucessão secundária, lagoas temporárias, estratégias ecológicas, CSR.

ABSTRACT

Understanding the assemblage of biological communities and the organisms' response to changes in conditions and resources have been an important foundation for ecologists to predict the ecosystems future in face of changes caused by anthropic intervention. In temporary lagoons of the Karst de Lagoa Santa Environmental Protection Area (MG), whose annual flood and drought cycles depend on groundwater levels, the current rainfall reduction has been a threat to the successional dynamics of vegetation, which alternates between aquatic and terrestrial plants. In this paper, we describe plant species composition and distribution and their ecological strategies of competition (C), stress tolerance (S) and/or ruderality (R), along flooding gradient indirectly linked to moisture in five temporary lagoons. Based on the species zonation, we identified possible ongoing successional sequences that, if continued, will lead to fields where plants thrive on increasingly dry soils and strategy S predominates. On the other hand, in still flooded lagoons the greatest heterogeneity habitat (aquatic, transitional and terrestrial) allows species with different ecological requirements to coexist locally. In these environments, the moisture gradient acts as a strong environmental filter and provides a greater taxonomic and functional diversity, whose strategies C and S are more representative; then increasing in S as it moves away from the flooded region. While in dry lagoons, functional convergence in S threatens the survival of the plant species found there, in the case of abiotic changes occur due to disturbances, pathogens and/or climatic changes. In addition, we demonstrate that despite all the anthropogenic pressures and impacts these lagoons are likely to, they are indispensable fragments for the wildlife survival in the region or those who pass through there. Therefore, these temporary lagoons remain

important remnants of the wetland and maintaining the seasonal hydrological dynamics of temporary lagoons ensures long-term maintenance of biodiversity.

Key words: functional ecology, environmental gradients, secondary succession, wetlands, ecological strategies, CSR.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 –	Dinâmica hidrológica na lagoa do Sumidouro, de março de 2012 a outubro de 2019.....	17
Figura 2 –	Mapa do Sítio RAMSAR Lund-Warming, contendo a APA Carste de Lagoa Santa (MG).....	20
Figura 3 –	Lagoas temporárias amostradas na APA Carste de Lagoa Santa (MG)	21
Figura 4 –	Modelo esquemático de gradiente de umidade para lagoas com zonação e lagoas secas.....	23
Figura 5 –	Série histórica das médias de pluviosidade anual de 1940-2019 da estação pluviométrica de Pedro Leopoldo (MG).....	26
Figura 6 –	Distribuição e abundância de espécies ao longo das distâncias dos transectos e das profundidades da água para cada lagoa.....	29
Figura 7 –	Ranque de abundância de espécies em cada lagoa.....	30
Figura 8 –	Estratégia média da comunidade vegetal ponderada pela abundância de espécies (CWM) ao longo do transecto de cada lagoa.....	31
Figura 9 –	Análise de similaridade de Bray-Curtis ao longo dos transectos em cada lagoa.....	34
Figura 10 –	Triângulo CSR contendo as médias das estratégias preponderantes das espécies para cada lagoa.....	35
Figura 11 –	Distribuição de frequência de valores CWM da estratégia de competição (CWM-C) para cada lagoa.....	36
Figura 12 –	Distribuição de frequência de valores CWM da estratégia de competição (CWM-S) para cada lagoa.....	37
Figura 13 –	Análise de similaridade de Jaccard das lagoas.....	39

Figura 14 –	Modelo de estágios de sucessão ecológica da vegetação em lagoas temporárias da APA Carste de Lagoa Santa (MG).....	40
Figura 15 –	Espécies mais abundantes presentes nas lagoas temporárias da APA Carste de Lagoa Santa (MG).....	41

LISTA DE TABELAS

Tabela 1	– Material anexo. Lista de espécies de cada lagoa e as proporções de estratégias CSR.....	56
Tabela 2	– Material anexo. Lista de espécies/morfotipos presentes em cada lagoa e as espécies em comum entre as lagoas.....	59
Tabela 3	– Correlações de Spearman entre CWM de cada estratégia e as distâncias ao longo dos transectos para cada lagoa.....	32
Tabela 4	– Correlações de Spearman entre o Índice de Similaridade de Bray-Curtis ao longo da distância para cada lagoa.....	35
Tabela 5	– Índices de diversidades taxonômica de Shannon-Weaver e funcional de Rao para cada lagoa.....	38

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	14
Objetivos.....	17
Perguntas e hipóteses.....	18
MATERIAL E MÉTODOS	18
Área de estudo.....	18
Coleta de dados.....	21
Atributos funcionais.....	23
Análises estatísticas.....	25
RESULTADOS	26
DISCUSSÃO	41
CONSIDERAÇÕES FINAIS	46
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	46
MATERIAL ANEXO	56

INTRODUÇÃO

Uma das importantes vertentes atuais da ecologia de comunidades é a tentativa de compreensão das regras de montagem que moldam as diferentes comunidades biológicas (Vellend 2010). De um modo geral, as comunidades são estruturadas por meio de filtros ecológicos, que atuam principalmente em duas escalas: regional e local (Keddy 1992; Lambers *et al.* 2008). O primeiro filtro, denominado ambiental, está relacionado aos fatores abióticos que determinam as condições ambientais e recursos disponíveis (Keddy 1992; Lambers *et al.* 2008). O segundo filtro, denominado biótico, atua a nível inter e intraespecífico e está relacionado às interações entre organismos (Keddy 1992; Lambers *et al.* 2008), como as relações de facilitação e competição no decorrer da sucessão ecológica (van der Valk 1981; Caccianiga *et al.* 2006). Em conjunto, esses fatores impõem múltiplas restrições e, portanto, selecionam apenas um subconjunto do total de espécies com determinadas características capazes de sobreviver e reproduzir efetivamente, apesar das pressões seletivas do ambiente (Grime & Pierce 2012). Além disso, com o avanço dos impactos negativos de atividades antrópicas, diversos estudos também têm buscado compreender as regras de resposta dos organismos (Aufderheide *et al.* 2013; de Paula *et al.* 2015; Short *et al.* 2016). Assim, é possível entender mudanças na composição de espécies de acordo com variações nas condições e recursos do ambiente em que se encontram e, conseqüentemente, prever o futuro dos ecossistemas (Lavorel & Garnier 2002; Moor *et al.* 2015; Barlow *et al.* 2018).

Nesse sentido, a abordagem funcional a nível de comunidades pode ser muito bem utilizada como uma das ferramentas de entendimento da resposta dos organismos por meio de suas características (Díaz *et al.* 1998; Westoby *et al.* 2002; Pierce *et al.* 2016). Os atributos funcionais utilizados nessa abordagem são algumas características intrínsecas, sejam elas morfológicas, fisiológicas ou fenológicas que afetam o crescimento, sobrevivência, reprodução e aptidão dos indivíduos (Violle *et al.* 2007). Tais características são moldadas principalmente por fatores ambientais, como temperatura, disponibilidade de luz, água, nutrientes, fatores bióticos e distúrbios do ambiente (Grime & Pierce 2012; Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). Além disso, determinadas características têm efeito em importantes processos ecossistêmicos, tais como a fotossíntese, a produção de biomassa e a decomposição de matéria orgânica (Díaz & Cabido 2001; Lavorel & Garnier 2002; Funk *et al.* 2016). Conseqüentemente, também influenciam os serviços ecossistêmicos relacionados, como por exemplo o fluxo de energia e a ciclagem de nutrientes (Díaz *et al.* 2007; Lavorel 2013). Dessa forma, por

meio da forma e função de plantas, conseguimos prever suas respostas à disponibilidade de recursos e aos fatores ambientais que regem o sistema no qual estão inseridas (Díaz *et al.* 2015).

Os filtros ambientais abiótico relacionado aos níveis de estresse¹ e/ou distúrbio² do ambiente e o biótico, relacionado à competição por recursos, levam os organismos a apresentarem, por meio de seus atributos, algumas estratégias ecológicas, como resposta adaptativa a estas condições (Keddy 1992; Lambers *et al.* 2008; Grime & Pierce 2012). A teoria CSR proposta por Grime (1974), prevê um padrão de três tipos de estratégias primárias selecionadas por essa filtragem, que conferem: (i) uma maior aquisição de recursos e investimento em crescimento vegetativo contínuo – em ambientes estáveis e produtivos (C: competidores); (ii) uma maior resistência ao estresse e retenção de recursos para o investimento em longevidade de tecidos – em ambientes com alta intensidade de estresse e cronicamente improdutivos (S: tolerantes ao estresse); e/ou (iii) um maior investimento reprodutivo em detrimento de um curto período de vida e uma rápida capacidade de recuperação – em ambientes com distúrbios frequentes (R: ruderais) (Grime 1977; Grime & Pierce 2012; Negreiros 2014). Embora a teoria CSR desconsidere diferenças sutis e importantes entre diferentes fenótipos ao englobá-los em uma mesma categoria (Rosado *et al.* 2017), essa classificação faz um resumo funcional das comunidades biológicas e permite a comparação entre locais sob condições e recursos contrastantes (Pierce *et al.* 2016).

Em sistemas lênticos sujeitos a distúrbios naturais e sazonais, tais como pulsos de inundação em lagoas temporárias, a pista ambiental dada pela dinâmica hidrológica determina a dinâmica das comunidades locais sujeitas a esse gradiente ambiental (Williams 1987; Junk *et al.* 1989). Os períodos favoráveis para a colonização, crescimento, reprodução e finalização do ciclo de vida das espécies variam de acordo com as taxas de precipitação e evaporação, que determinam a existência ou não da fase aquática (Junk & Piedade 1993). Como o componente biótico é exposto frequentemente a extremos hídricos que alternam de alagamentos à secas, a resistência das espécies à submersão e dessecação determina o decorrer da sucessão (van der Valk 1981; Rebelato *et al.* 2012; Tabosa *et al.* 2012). Uma vez que a instabilidade do ambiente propicia a substituição dos organismos em cada início de fase, o processo sucessional é interrompido

¹ Condições e recursos restritivos que ocasionam períodos sub-ótimos para a função metabólica e para o crescimento dos organismos.

² Destruição total ou parcial de biomassa.

e a comunidade não é direcionada a um estado de equilíbrio estável (van der Valk 1981). Durante esse processo alguns organismos apresentam características funcionais necessárias e estratégias ecológicas específicas às restrições ambientais impostas (Caccianiga *et al.* 2006; Grime & Pierce 2012; Pierce *et al.* 2012). Na fase de expansão da lagoa, espécies higrófilas encontram condições e recursos necessários à sobrevivência, enquanto na fase de contração da lagoa, espécies terrestres vão ganhando lugar para conseguirem se desenvolver (Tabosa *et al.* 2012). Já outros organismos morrem ou permanecem na estação desfavorável em forma de propágulos, sementes ou órgãos de reserva, aguardando a retomada do próximo ciclo favorável à sobrevivência (Tabosa *et al.* 2012).

No entanto, distúrbios de origem antrópica têm se tornado cada vez mais frequentes nesses ambientes (Chapin III *et al.* 2000; Scarano & Ceotto 2015), ameaçando a dinâmica de lagoas temporárias (Dornas & Figueira, 2012; Tabosa *et al.* 2012; Nóbrega 2015). Em conjunto, o desmatamento, a mineração, a acelerada expansão urbana, o uso indiscriminado de água e as mudanças climáticas, potencializam a alteração do aporte hídrico de lençóis freáticos e aquíferos subterrâneos (Chapin III *et al.* 2000; Llórens 2008). Durante os últimos anos, os períodos de veranicos têm sido cada vez mais comuns em diversas regiões do Brasil, ocasionando períodos de secas prolongadas e intensas (Marengo 2014; IPCC 2014; PMBC 2014). Nesse cenário, o volume pluviométrico aquém do padrão em plena estação chuvosa tem sido insuficiente para abastecer os lençóis freáticos e ocasionar inundações em lagoas temporárias. Dessa forma, os eventos de inundação tornam-se mais imprevisíveis e a alteração da dinâmica hidrológica ocasionando secas perenes pode acarretar uma sucessão direcional, com a transição de ambientes lacustres para ambientes terrestres (Moor *et al.* 2015). Uma das principais problemáticas desse processo está relacionada à incerteza das respostas dos organismos frente a essas novas condições e recursos, os possíveis efeitos no funcionamento ecossistêmico e os impactos na dinâmica de outras espécies, populações e/ou comunidades associadas (Aufderheide *et al.* 2013; Short *et al.* 2016; Barlow *et al.* 2018).

Atualmente, lagoas temporárias da Área de Proteção Ambiental (APA) Carste de Lagoa Santa, Minas Gerais (MG), têm sentido os efeitos de chuvas abaixo da média histórica desde 2012, quando alcançaram extensões consideráveis pela última vez (Nóbrega 2015). Desde então, plantas higrófilas iniciaram a colonização dos leitos gradativamente expostos, sendo substituídas por plantas terrestres (Figueira *et al.* 2020). A mudança gradual da vegetação em direção à predominância total de espécies terrestres

indica riscos da integridade das lagoas como zona úmida de valor inestimável para a biodiversidade e sugere perda de histórias evolutivas, funções, processos e serviços ecossistêmicos essenciais (Llórens 2008; Zedler 2010; Moor *et al.* 2015). Além disso, como poucos estudos sobre a flora das lagoas cársticas foram realizados desde Warming (1908), é possível que inúmeras espécies com características únicas possam estar se perdendo antes mesmo de se tornarem conhecidas pela ciência. Neste trabalho buscamos compreender a dinâmica de sucessão vegetal nas lagoas temporárias, em termos de composição de espécies e estratégias ecológicas, ao longo de um gradiente ambiental de umidade. Para isso, temos como objetivos específicos: *(i)* descrever a distribuição de espécies vegetais e suas estratégias ecológicas ao longo de gradientes de umidade em lagoas temporárias de diferentes tamanhos e em diferentes processos de sucessão; *(ii)* analisar se existem evidências de substituição de espécies coerentes com o esperado em processos sucessionais; e por fim, *(iii)* comparar as diferentes lagoas temporárias, a fim de identificar as convergências e divergências entre suas floras, respectivas estratégias e diversidades.



Figura 1: Dinâmica hidrológica na lagoa do Sumidouro, a mais extensa da Área de Proteção Ambiental (APA) Carste de Lagoa Santa, Minas Gerais (MG), de março de 2012 a outubro de 2019 (Fotos: José Eugênio Côrtes Figueira).

Portanto, trabalharemos com as seguintes questões e hipóteses:

Como se dá a distribuição das floras e respectivas estratégias funcionais ao longo do gradiente de umidade em lagoas temporárias? Há variações previsíveis na distribuição dessas floras e estratégias ecológicas nas lagoas e entre diferentes lagoas?

Hipótese I: Assumindo que as variações da vegetação ao longo do gradiente de umidade representam cronosequências, esperamos que as floras sejam substituídas das zonas mais inundáveis das depressões cársticas em direção às margens, como em processos sucessionais nos quais as “seres” convergem gradativamente para assembleias-clímax. Nas diferentes lagoas, as diferenças no conjunto local de espécies determinam diferentes trajetórias de sucessão.

Hipótese II. Na zona aquática, as espécies tenderão a apresentar uma preponderância de estratégias aquisitivas (C); na zona de transição entre zona aquática-terrestre, as espécies tenderão a apresentar uma preponderância de estratégias de recuperação a distúrbios (R); e em direção à zona terrestre, as espécies tenderão a apresentar uma preponderância de estratégias conservativas (S). Dessa forma, nas diferentes lagoas que apresentam um padrão de zonação, com ambientes aquático, transição e terrestre, as espécies vegetais se distribuirão de forma relativamente previsível.

Hipótese III. Lagoas temporárias de maior área, com gradiente de umidade determinando extremos de zonação, são mais diversas taxonomicamente e funcionalmente do que lagoas de menor área com gradiente de umidade mais limitado.

MÉTODOS

Área de estudo

Realizamos o presente estudo na Área de Proteção Ambiental (APA) Carste de Lagoa Santa (19°33'5.33"S 43°58'54.38"O), localizada em partes nos municípios de Confins, Funilândia, Lagoa Santa, Matozinhos e Pedro Leopoldo, região central do estado de Minas Gerais, Brasil. O abastecimento hídrico da região é realizado pela bacia hidrográfica do rio das Velhas, um dos principais afluentes do rio São Francisco. O relevo cárstico da região, caracterizado principalmente pela dissolução química de rochas calcárias, apresenta dezenas de depressões inundáveis (dolinas, uvalas e poliés), que em períodos de chuva regulares e dependendo dos níveis freáticos do aquífero cárstico,

inundam e formam lagoas temporárias (IBAMA 1998, Berbet-Born 2002, Nobrega 2015, Figueira *et al.* 2020). Na vazante, a água superficial escoar para níveis subterrâneos através de dutos e sumidouros, formando poças e riachos de menor extensão. Em 2017, a parte mais rural da APA Carste foi reconhecida como área úmida de importância internacional, recebendo o título de Sítio RAMSAR, denominado Lund Warming (<https://www.ramsar.org/news/brazil-designates-six-remarkable-new-ramsar-sites>, <https://rsis.ramsar.org/ris/2306>).

De acordo com a classificação de Köppen (1948), o clima da região é considerado Aw – tropical com estação chuvosa no verão e estação seca no inverno. A precipitação média anual varia entre 1200 a 1800 mm e a temperatura média anual é de 25°C (IBAMA 1998). A região está situada na transição de dois *hotspots* de biodiversidade, o Cerrado e a Mata Atlântica (Myers *et al.* 2000), e nela são encontrados remanescentes de cerradão, campo sujo, vegetação rupícola e Florestas Estacionais associadas aos maciços calcários, remanescentes de Mata Atlântica e dezenas de lagoas temporárias que se formam nas depressões cársticas (IBAMA 1998, Figueira *et al.* 2020). Na APA Carste, essas diferentes unidades paisagísticas encontram-se ameaçadas principalmente pela ocupação urbana, uso crescente de água extraída de poços artesianos, agropecuária e mineração (IEF 2010).

Para o nosso estudo, amostramos cinco lagoas temporárias com diferentes variações anuais de áreas³ (m²), presentes em quatro Unidades de Conservação: Monumento Natural Lapa Vermelha – lagoa da Lapa Vermelha, Monumento Natural Vargem da Pedra – lagoa da Vargem da Pedra, Parque Estadual de Cerca Grande – lagoa de Cerca Grande, Parque Estadual do Sumidouro – lagoa do Sumidouro e lagoa da Lapinha (Fig. 2 e 3).

³ Dados de variação anual das áreas (m²) das lagoas estimados segundo Nóbrega (2015), a qual utilizou o coeficiente de variação (CV= desvio padrão/média das áreas) como medida de estabilidade. CV Sumidouro= 0,99; CV Lapa Vermelha= 1,15; CV Vargem da Pedra= 1,18; CV Cerca Grande= 1,96. Dessa forma, quanto maior o CV, menor a área da lagoa e maior a instabilidade (menor tempo de duração do corpo d'água); e quanto menor o CV, maior a área da lagoa e maior a estabilidade (maior tempo de duração do corpo d'água).

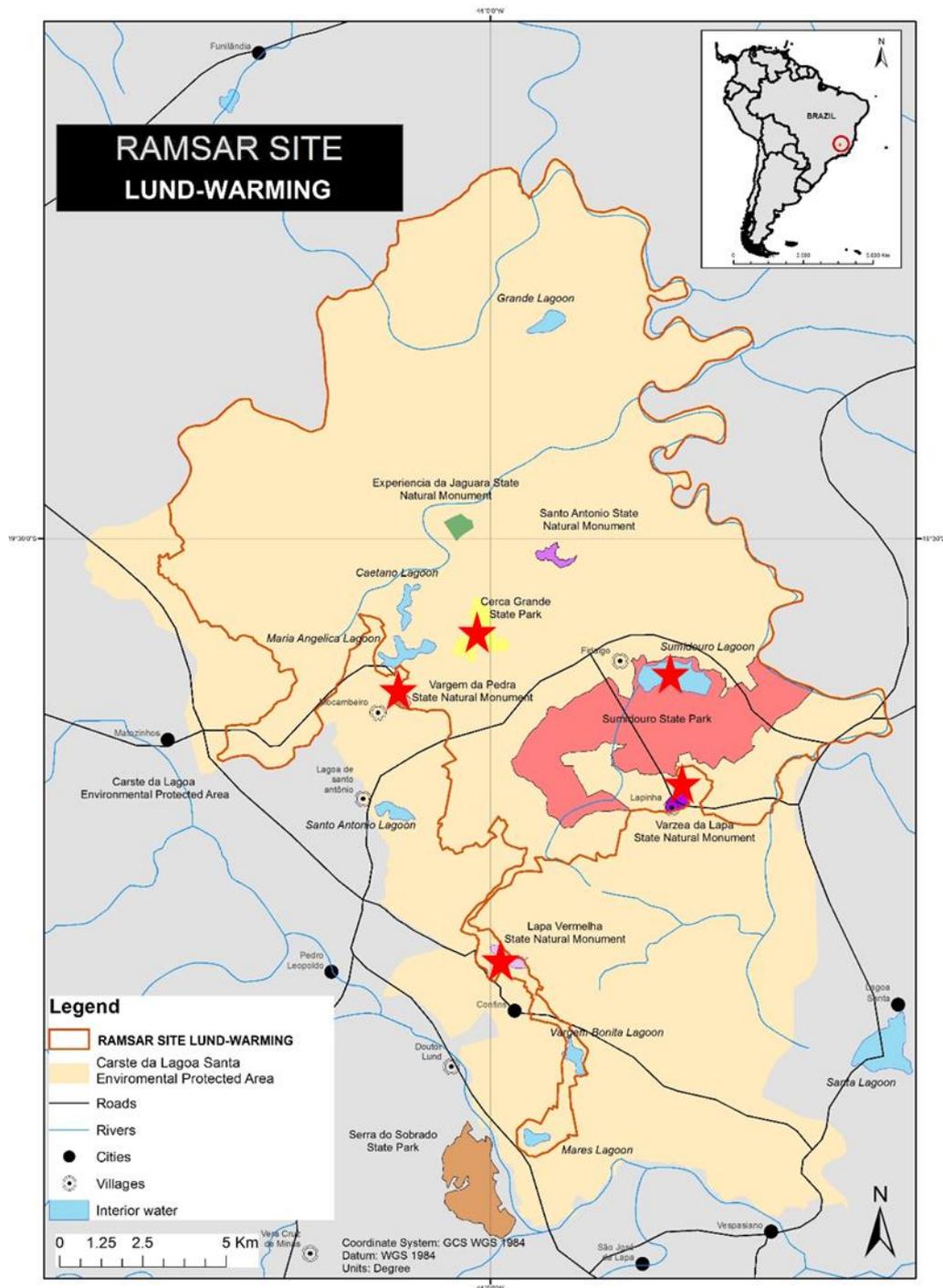


Figura 2: Mapa do Sítio RAMSAR Lund-Warming, contendo a APA Carste de Lagoa Santa (MG). As lagoas amostradas estão indicadas por estrelas. (Adaptado de Ramsar Sites Information Service, 2017)



Figura 3: Lagoas temporárias amostradas na APA Carste de Lagoa Santa (MG) – a) lagoa temporária do Sumidouro; b) lagoa temporária da Lapa Vermelha⁴; c) lagoa temporária da Lapinha; d) lagoa temporária de Vargem da Pedra; e) lagoa temporária de Cerca Grande.

Coleta de dados

Utilizamos dados da série histórica de pluviosidade (de 1941 a 2019) da estação pluviométrica de Pedro Leopoldo (MG), disponibilizados no portal da Agência Nacional de Águas (ANA), para avaliarmos a variação de chuva ao longo dos anos na região. Realizamos os trabalhos de campo para as coletas das amostras vegetais durante o primeiro semestre de 2019, na transição entre as estações chuvosa e seca. Em cada lagoa, fizemos um transecto de 50 metros (lagoas de Cerca Grande, Lapinha e Vargem da Pedra)

⁴ Foto retirada de <<http://www.portalprehistoria.com/2016/02/lapa-vermelha.html>>

ou um de 100 metros (lagoas da Lapa Vermelha e Sumidouro)⁵, demarcando com GPS as coordenadas geográficas do início e do fim de cada transecto. Esses transectos eram iniciados nas cotas altimétricas mais baixas e terminavam nas mais elevadas, sendo considerados bastante representativos para demonstrar variações de espécies e estratégias. Durante a amostragem, as lagoas do Sumidouro, Lapa Vermelha e Lapinha estavam cheias e os transectos foram iniciados de dentro dos espelhos d'água. Por outro lado, Cerca Grande e Vargem da Pedra estavam totalmente secas (Fig. 4). Na lagoa da Lapinha, fizemos 2 transectos, a fim de analisar como as distribuições de espécies e estratégias variam dentro de uma mesma lagoa. Utilizamos o método dos pontos (Mantovani & Martins 1900) ao longo do transecto, no qual de 25 em 25 centímetros contabilizamos os morfotipos presentes que tocavam uma haste de madeira disposta verticalmente. Dessa forma, marcamos 200 pontos em transectos de 50 metros e 400 pontos em transectos de 100 metros. Simultaneamente, em cada ponto estimamos a profundidade do nível de água (cm) nas lagoas com algum espelho d'água. Para cada espécie contabilizada no ponto de toque ao longo dos transectos, identificamos as amostras ao menor nível taxonômico possível (Flora do Brasil e speciesLink).

⁵ As extensões dos transectos foram variáveis. Os transectos iniciaram nas profundidades em que era possível amostrar as plantas e se estendiam até as cotas altimétricas mais elevadas e passíveis de alagamento.

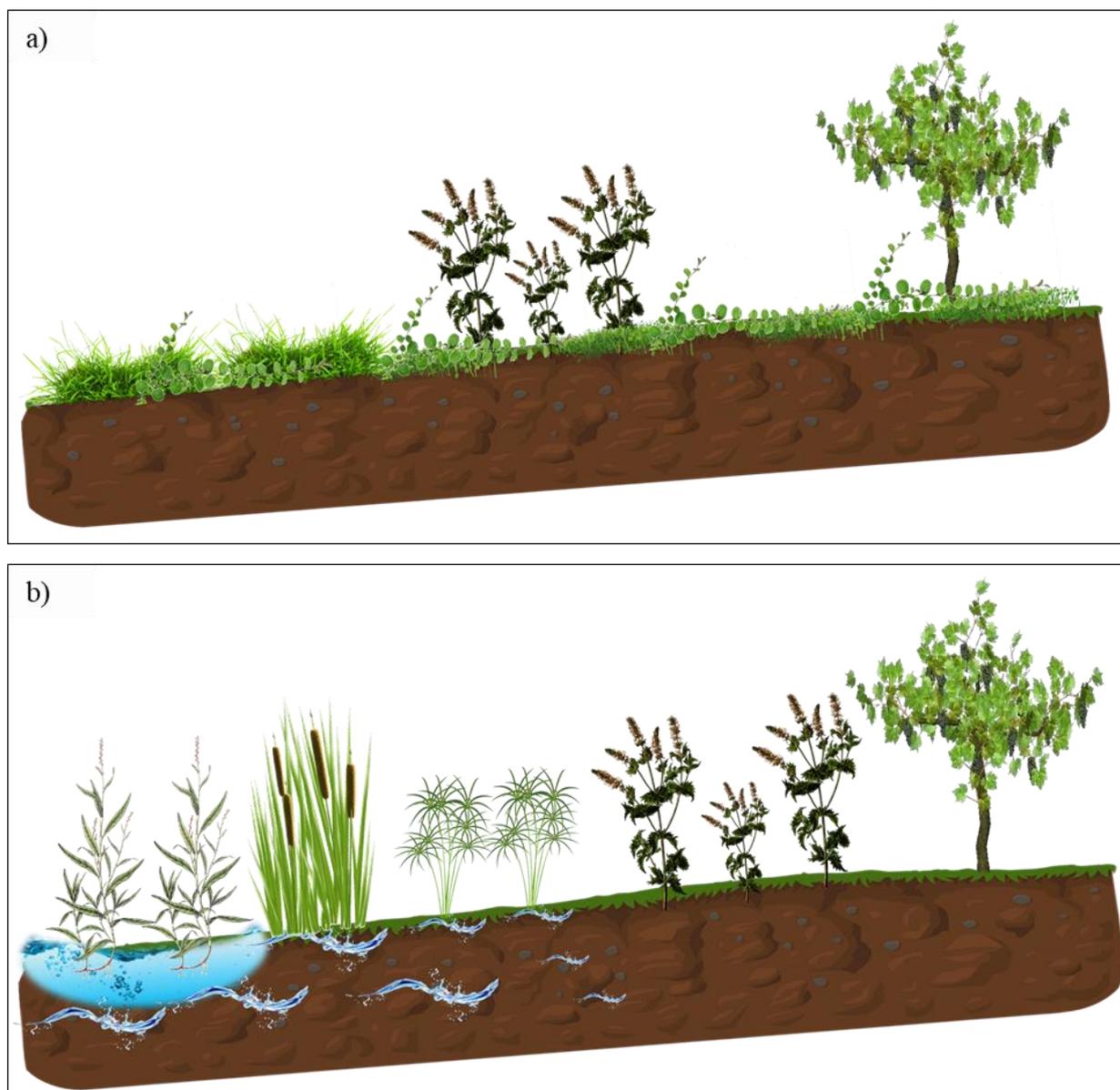


Figura 4: Modelo esquemático de gradiente de umidade para (a) lagoas com zonação de ambientes aquático, transição e terrestre (lagoas do Sumidouro, Lapa Vermelha e Lapinha); (b) lagoas secas, sem zonação, com ambiente predominantemente terrestre (lagoas de Vargem da Pedra e Cerca Grande).

Atributos funcionais

Para este estudo, selecionamos três atributos para refletir as estratégias das plantas no uso de recursos frente à condição de flutuação hídrica: área foliar (LA), área foliar específica (SLA) e conteúdo de matéria seca (LDMC). Em conjunto, esses traços funcionais morfológicos de tamanho e do espectro econômico foliar conseguem representar de forma robusta os extremos da demanda conflitante entre as estratégias aquisitivas e conservativas de recursos (Pierce *et al.* 2016; Pierce & Cerabolini 2018). LA

indica o tamanho de uma folha individual e tem efeitos nos balanços energético e hídrico da planta (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013; Díaz *et al.* 2015), podendo variar significativamente entre indivíduos da mesma espécie ao longo de gradientes ambientais (Niinemets *et al.* 2007; Poorter & Rozendaal, 2008). SLA, que é a área foliar dividida por sua massa seca, está relacionada positivamente com as taxas fotossintéticas e, conseqüentemente, com o crescimento vegetal em detrimento da longevidade foliar (Lambers & Poorter, 1992; Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). Altos valores nesse atributo indicam maior investimento em estratégias aquisitivas, refletindo folhas mais produtivas, de curta duração e com menos defesas contra herbívoros, traços comuns em espécies presentes em ambientes ricos em recursos (Wilson *et al.* 1999; Garnier *et al.* 2001). LDMC está relacionado à densidade foliar e sua resistência a danos (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). Altos valores nesse atributo indicam um maior investimento em estratégias conservativas, cujas folhas apresentam maior longevidade e defesa contra herbívoros; em espécies presentes geralmente em ambientes pobres em recursos (Wilson *et al.* 1999; Garnier *et al.* 2001). Dessa forma, SLA e LDMC estão negativamente correlacionados (Pierce *et al.* 2016).

Mensuramos os atributos funcionais foliares tal como proposto por Cornelissen *et al.* 2003 e Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013. Em campo, coletamos aleatoriamente ramos de 6 indivíduos (= réplicas) por espécie; em espécies clonais coletamos um rameta para cada indivíduo e em graminóides o indivíduo completo incluindo a raiz. Os materiais coletados foram envoltos em papéis umedecidos, devidamente identificados e depositados em sacos plásticos lacrados, a fim de evitar a perda de água via transpiração foliar. Em laboratório, reidratamos as amostras por aproximadamente 12 horas, no escuro. Após esse processo, selecionamos 3 réplicas de folhas com pecíolos, maduras e saudáveis por indivíduo, as quais foram retiradas do ramo, secas com papel absorvente para estimativas da massa saturada (LFW – g), com o auxílio de balança digital (0,001 g). Em seguida, digitalizamos as folhas (300 DPI) e calculamos o valor total da área foliar (LA – mm²) no programa *ImageJ* (versão 1.51j8). Depositamos as folhas em envelopes identificados por indivíduos para cada espécie e deixamos o material em estufa a 70°C por 72 horas. Passado esse período, estimamos o valor de massa seca (LDW – mg) em balança eletrônica. O valor de SLA (mm²mg⁻¹) é calculado pela razão LA/LDW, e o valor de LDMC (%) pela razão LDW/LFW*100. Por fim, calculamos o valor da média dos atributos para cada espécie.

Análise estatística

Para cada lagoa, descrevemos a distribuição e a abundância das espécies ao longo dos transectos, que indiretamente refletem gradientes de umidade. O mesmo foi feito para a profundidade da água nos transectos em três lagoas. Para representar as variações nas abundâncias de cada espécie ao longo dos transectos, usamos o ajuste DWLS (*Detrended Weighted Linear Smoothing*). Testamos se existiam mudanças previsíveis na composição de espécies ao longo dos transectos, esperadas em gradientes ambientais e também em processos sucessionais, nos quais comunidades ou assembleias de espécies convergem ao longo do tempo para uma comunidade clímax. Para isso, calculamos os índices de similaridade de Bray-Curtis, $BC_{ij} = 1 - QS_{ij}$, entre as diferentes floras ao longo do transecto, agrupadas em intervalos de 4 metros, e a flora da última faixa de maior cota altimétrica. Para esta análise, agrupamos as espécies em faixas de 4 em 4 metros, comparando par a par a similaridade destas faixas com a última faixa do transecto. Em seguida, testamos a magnitude do efeito da relação entre a similaridade florística e a distância ao longo do transecto com o coeficiente de correlação de Spearman e as curvas foram ajustadas pelo método LOWESS (*Locally Weighted Scatterplot Smoothing*). Calculamos a diversidade florística das lagoas por meio do Índice de Diversidade de Shannon-Weaver ($H' = -\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$) e a similaridade entre as diferentes lagoas por meio do Índice de Similaridade de Jaccard ($IS_J = c/a + b - c$).

Para a análise de estratégia ecológica CSR, organizamos a média dos atributos foliares (LA, LFW e LDW) de cada espécie na planilha *StrateFy* – ferramenta para cálculo de estratégias CSR padronizada a nível global (Pierce *et al.* 2016). Em seguida, valores de área foliar (LA), conteúdo de matéria seca (LDMC) e área foliar específica (SLA) foram automaticamente calculados e elencados para estimativas de proporção das estratégias preponderantes das espécies (Pierce *et al.* 2016). Construímos os gráficos ternários do triângulo CSR da média das estratégias das espécies por lagoas no programa *SigmaPlot* (14.0). Para testar nossa hipótese de variação de estratégias ecológicas ao longo do gradiente de umidade, consideramos apenas espécies com ≥ 6 indivíduos e calculamos a estratégia média de C, S e R das comunidades, ponderada pela abundância das espécies ($CWM = \sum_{i=1}^S p_i x_i$). Esta medida de CWM (*Community Weighted-Mean*) trata-se do somatório da abundância de cada indivíduo dividido pela abundância do total de indivíduos (em intervalos de 4 metros do transecto), multiplicado pelo valor das estratégias CSR da respectiva espécie. Utilizamos o coeficiente de correlação de Spearman para testar correlações entre CWM das estratégias CSR e a distância ao longo

do transecto. Calculamos a diversidade funcional para cada lagoa com o índice de entropia quadrática de RAO (Rao 1982), considerado o mais apropriado para esta estimativa ($Q = \sum_{ij} d_{ij} p_i p_j$). Realizamos as análises gráficas no programa *Mystat* 12 (versão 12.02.00) e as análises estatísticas no programa *RStudio* (versão 1.2.1335), com os pacotes *vegan* e *picante*.

RESULTADOS

A pluviosidade registrada na Estação Climatológica da APA Carste situada em Pedro Leopoldo de 1941 até 2019 mostra-se bastante variável. Observam-se anos com valores bem acima (>2000 mm) e outros muito abaixo (<500 mm) da média de 1280 mm (Fig. 5), ocasionando inundações ou seca total. No período da coleta de dados, no primeiro semestre de 2019, a pluviosidade total até então estava em torno de 600 mm – valor muito abaixo da média ao longo dos anos. Assim, além das variações anuais determinadas pelas estações seca e chuvosa, existem grandes variações a longo prazo que interferem diretamente na amplitude dos ciclos de cheias e secas das lagoas temporárias.

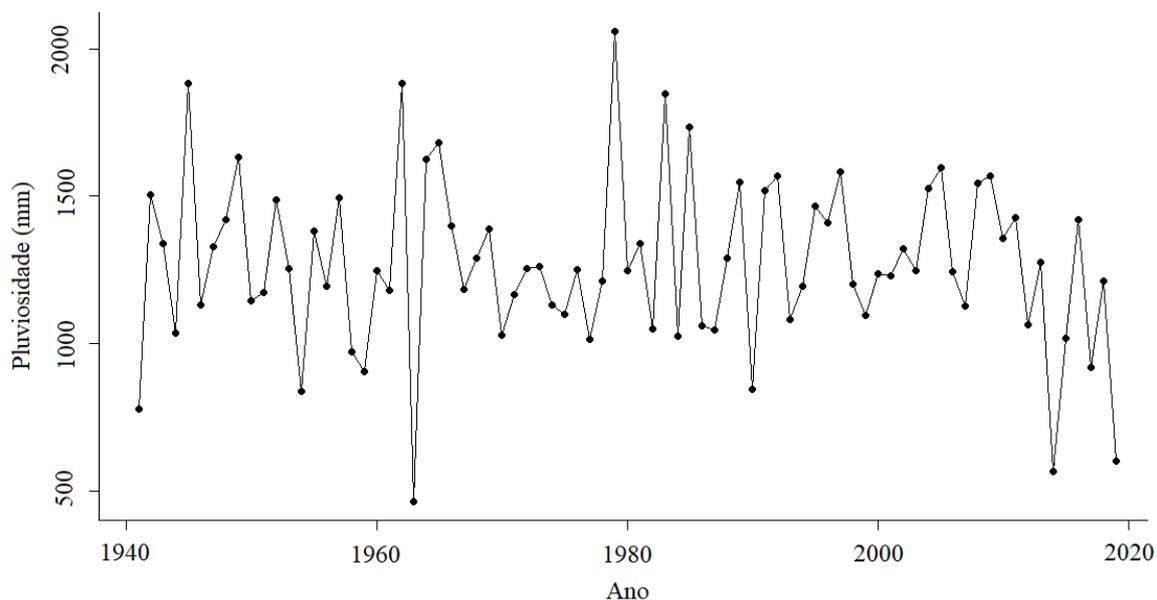


Figura 5: Série histórica de pluviosidade total anual de 1941-2019 da estação pluviométrica de Pedro Leopoldo (MG).

Amostramos um total de 3085 indivíduos, distribuídos em 77 espécies em todas as lagoas. Na lagoa do Sumidouro amostramos 712 indivíduos e 23 espécies; 692

indivíduos e 27 espécies na lagoa da Lapa Vermelha; 341 indivíduos e 18 espécies no primeiro transecto da lagoa da Lapinha; 490 indivíduos e 24 espécies no segundo transecto da lagoa da Lapinha; 557 indivíduos e 14 espécies na lagoa seca de Vargem da Pedra; e 293 indivíduos e 5 espécies na lagoa seca de Cerca Grande. As lagoas, suas espécies e respectivas estratégias CSR estão listadas na **Tabela 1 - Material anexo**.

Lagoa temporária do Sumidouro:

Na lagoa do Sumidouro (Fig. 6a), amostramos os primeiros 20 metros dentro da área inundada (média de 23 cm de profundidade), com dominância de *Polygonum acuminatum* (>100 ramos; Fig. 7a). À medida que a profundidade da água diminui, outras espécies conseguem colonizar o leito da lagoa, tornando o ambiente mais diverso. Espécies do gênero *Brachiaria*, *Cyperus* e *Ludwigia*, foram mais abundantes no ambiente de transição. Já no ambiente terrestre, *Phyla lanceolata* (>100 indivíduos; Fig. 7a), *Senna obtusifolia* e o morfotipo 1SUM de Poaceae foram as mais abundantes, enquanto algumas ocorreram apenas em manchas isoladas (exemplo, *Mikania* sp. e *Chromolaena odorata*). Assim, houve um aumento do número de espécies com preponderância da estratégia tolerância ao estresse ao longo do transecto e, conseqüentemente, uma diminuição das estratégias de competição e ruderalidade (Fig. 8a; Tabela 3).

Lagoa temporária da Lapa Vermelha:

Na lagoa da Lapa Vermelha (Fig. 6b), os primeiros 50 metros estavam inundados (média de 6,5 cm de profundidade), em contraste com os 50 metros seguintes. No ambiente inundado, houve uma maior abundância de *Cyperus* sp, *Salix eleagnos*, *Mikania* sp e um morfotipo de Poaceae presente também na área seca, juntamente com as mais abundantes *Alternanthera brasiliana* e *Mimosa* sp. O morfotipo 1LV de Poaceae dominou todo o transecto (>200 indivíduos; Fig. 7b). Diferente do esperado, não houve efeito da variação de estratégias CSR ao longo do transecto (Tabela 3). Embora o CWM-S não tenha apresentado efeito relacionado à distância no transecto, nos primeiros 50 metros parece haver um aumento da tolerância ao estresse e no ambiente terrestre tal estratégia diminui (Fig. 8b). Além disso, ao longo de todo transecto, houve uma maior proporção de tolerância ao estresse das espécies, com a média de valores acima de 50%.

Lagoa temporária da Lapinha:

Os primeiros 25 metros no primeiro transecto da lagoa da Lapinha foram amostrados dentro da zona inundada (Fig. 6c), onde havia maior abundância de *Polygonum acuminatum*, *Ludwigia grandiflora* e o morfotipo 1 de Poaceae. Nos demais 25 metros, que compreendem a zona de transição e terrestre, a espécie mais abundante foi *Sida rhombifolia*. O morfotipo 1 de Poaceae dominou todo o transecto (>100 indivíduos; Fig. 7c). À medida que saímos do ambiente aquático para o ambiente de transição e terrestre, houve aumento da estratégia de tolerância ao estresse (Fig. 8c; Tabela 3). Dessa forma, o componente de competitividade decaiu proporcionalmente e a ruderalidade não teve variação significativa ao longo do transecto.

Os primeiros 20 m do ambiente inundado no segundo transecto da lagoa da Lapinha (Fig. 6d), (média de 12 cm), eram dominados por duas espécies mais competitivas, *Thalia geniculata* (>70 indivíduos; Fig. 7d) e *Polygonum acuminatum* (>25 indivíduos; Fig. 7d) (Fig. 8d). Com o avanço em direção aos ambientes de transição e terrestre, começou a predominar *Sida cordifolia* (>70 indivíduos; Fig. 7d) e houve uma diminuição da proporção da estratégia competitiva (Tabela 3). Paralelamente, houve o aumento significativo da estratégia de tolerância ao estresse, mas sem variação significativa de ruderalidade.

Lagoa temporária de Vargem da Pedra:

Na lagoa seca de Vargem da Pedra (Fig. 6e), as espécies mais abundantes ao longo de todo o transecto foram *Alternanthera sessilis*, o morfotipo 1VP de Poaceae (>100 indivíduos ambas as espécies; Fig. 7e), *Phyla lanceolata* e *Sida rhombifolia*. Embora CWM-S não tenha se correlacionado com a distância no transecto (Tabela 3), todas as espécies amostradas apresentaram uma acentuada proporção de estratégia de tolerância ao estresse, com valores acima de 50% (Fig. 8e). Nesse ambiente também houve um aumento da proporção da estratégia de ruderalidade, mas a estratégia de competitividade não apresentou variação significativa (Tabela 3).

Lagoa temporária de Cerca Grande:

Na lagoa seca de Cerca Grande foram amostradas apenas 4 espécies (Fig. 6f), havendo uma forte dominância de *Phyla lanceolata* e o morfotipo 1CG de Poaceae (>100 indivíduos; Fig. 7f). Sendo assim, uma vez que há valores constantes de CWM das estratégias ao longo de todo o transecto, não achamos adequado fazer a análise da variação de estratégias das espécies locais.

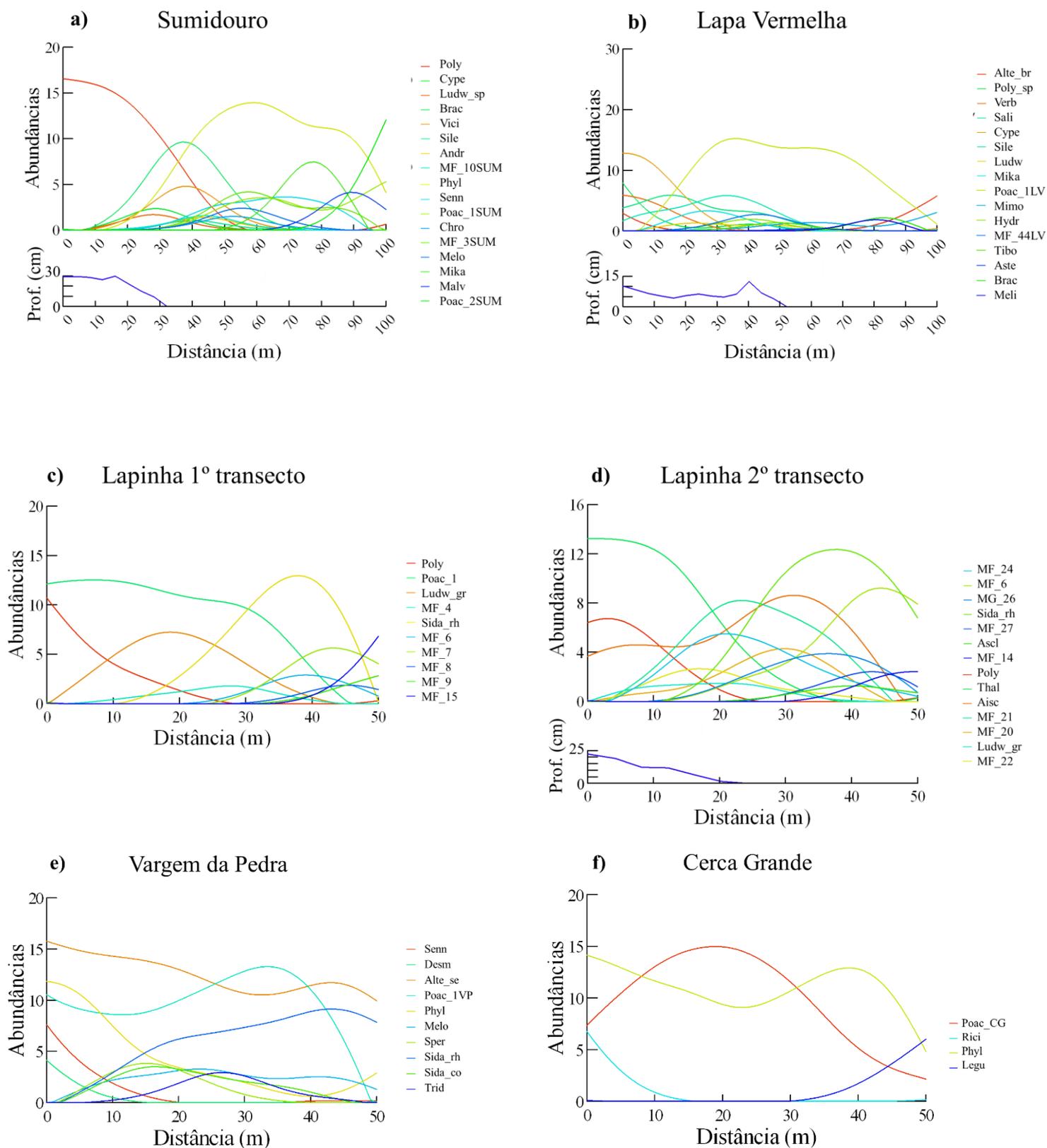


Figura 6: Distribuição e abundância de espécies ao longo das distâncias demarcadas dos transectos e das profundidades da água (Prof. - cm) para cada lagoa amostrada (lagoas do Sumidouro, Lapa Vermelha, Lapinha, Vargem da Pedra e Cerca Grande).

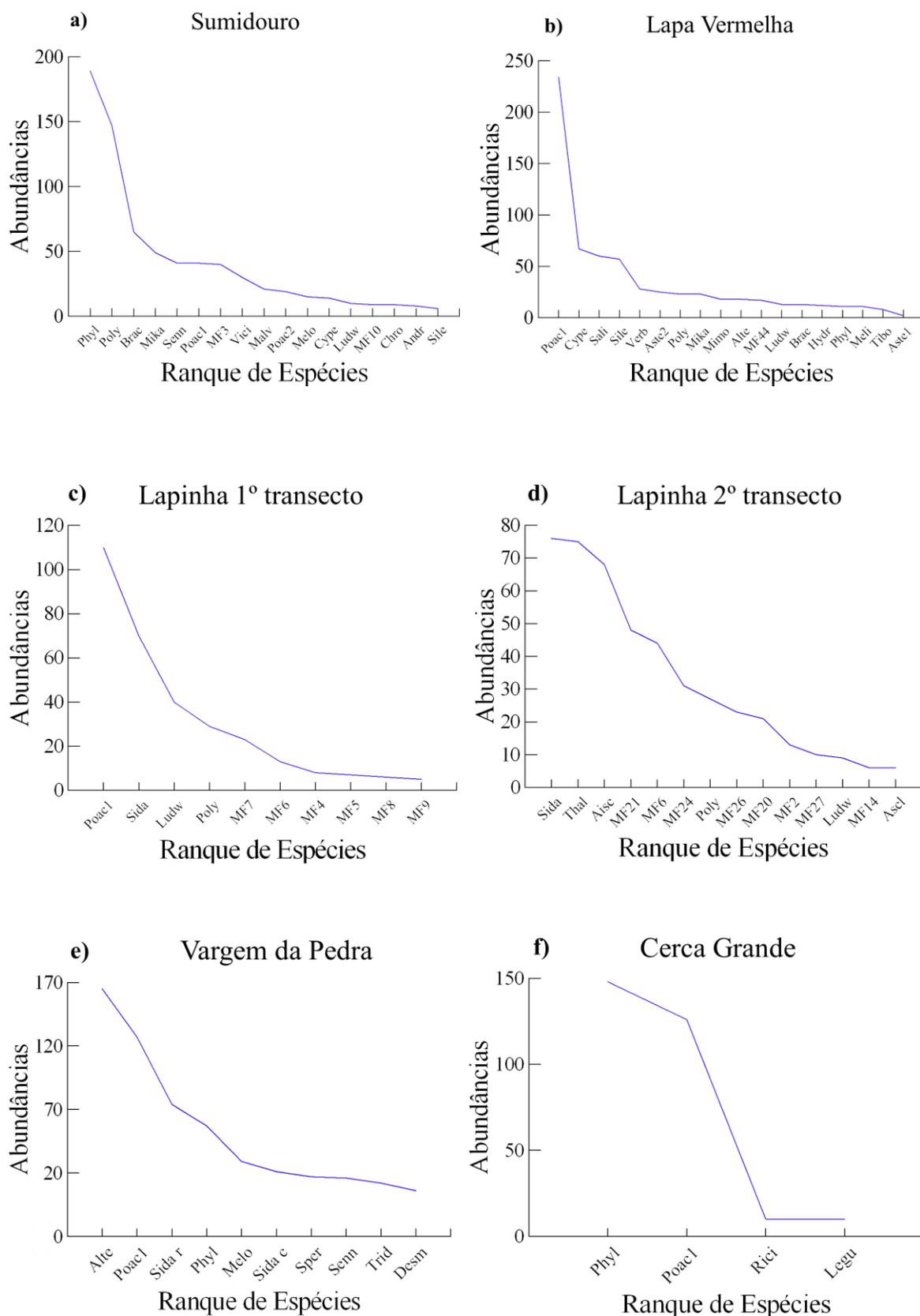


Figura 7: Ranque de abundância de espécies em cada lagoa amostrada (lagoas do Sumidouro, Lapa Vermelha, Lapinha, Vargem da Pedra e Cerca Grande).

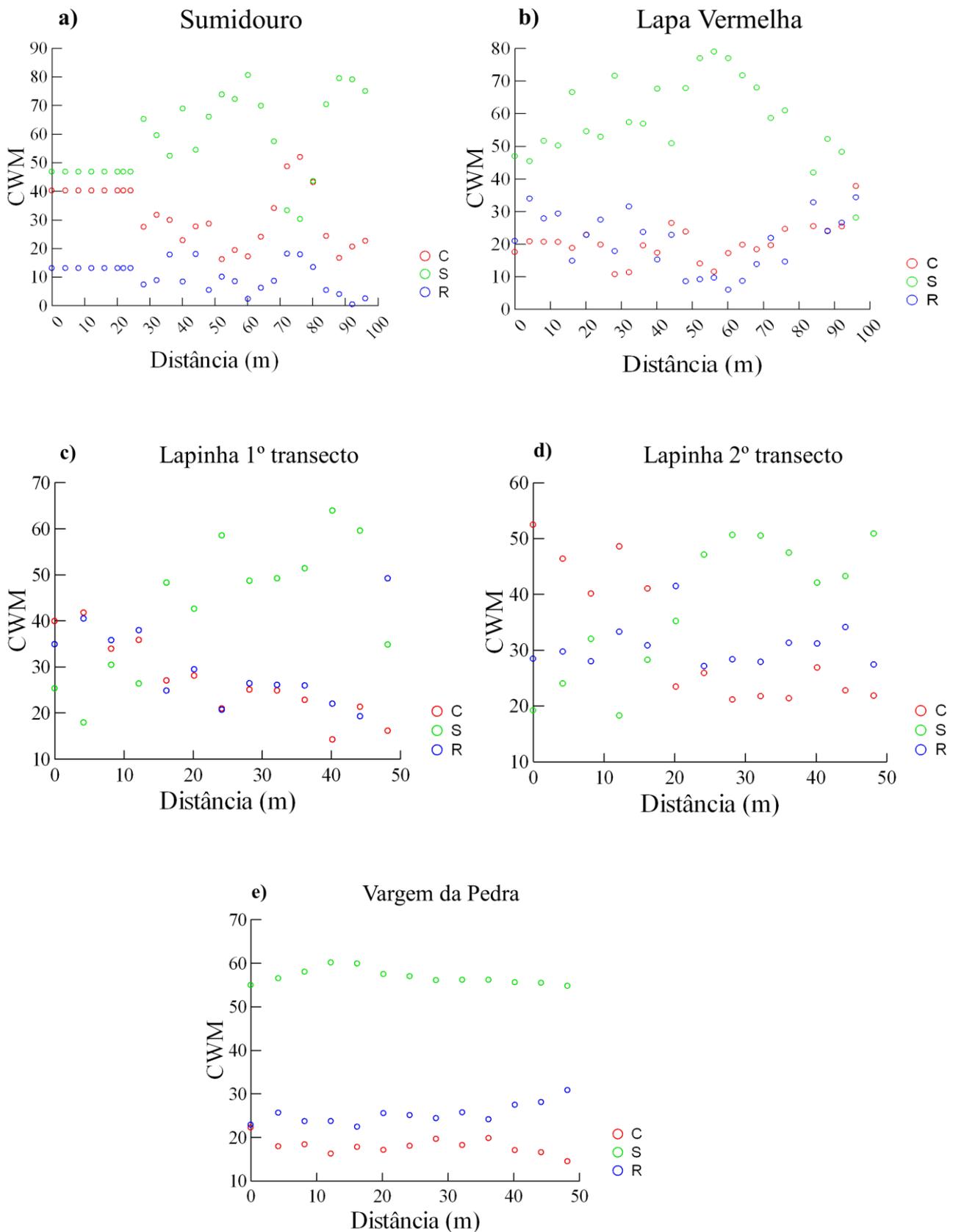


Figura 8: Estratégias médias C, S e R da comunidade vegetal ponderadas pelas abundâncias das espécies (CWM) ao longo do transecto de cada lagoa amostrada (lagoas do Sumidouro, Lapa Vermelha, Lapinha e Vargem da Pedra).

Tabela 3: Correlações de Spearman entre CWM de cada estratégia e as distâncias ao longo dos transectos a partir das cotas altimétricas mais baixas de cada lagoa amostrada (lagoas do Sumidouro, Lapa Vermelha, Lapinha, Vargem da Pedra e Cerca Grande). Valores em negrito indicam correlações significativas.

Lagoa	CWM C x Distância		CWM S x Distância		CWM R x Distância	
	rho	p	rho	p	rho	p
Sumidouro	-0,401	0,04	0,479	0,01	-0,424	0,03
Lapa Vermelha	0,353	0,09	0,092	0,66	0,126	0,55
Lapinha 1	-0,906	0,001	0,747	0,004	-0,406	0,16
Lapinha 2	-0,752	0,004	0,802	0,001	0,000	1,00
Vargem da Pedra	-0,406	0,16	-0,521	0,07	0,725	0,006

A composição florística varia de forma relativamente previsível ao longo dos transectos em todas as lagoas. À medida que o gradiente de umidade avança dos extremos de zona inundada à terrestre em lagoas cheias ou ao longo da zona terrestre em lagoas secas, há um aumento da similaridade entre cada faixa de 4 m e a última faixa, à medida que nos afastamos das cotas altimétricas mais baixas (Fig. 9; Tabela 4). Esses dados sugerem zonações determinadas pela umidade e tempo de alagamento do solo que também correspondem a possíveis trajetórias sucessionais ao longo do transecto.

A distribuição das estratégias ecológicas preponderantes das espécies agrupadas para cada lagoa compreende um amplo espaço funcional no triângulo CSR (Fig. 10). As lagoas com zonação de ambiente aquático, transição e terrestre – Sumidouro, Lapa Vermelha e Lapinha (1° e 2° transectos) – apresentaram um maior espectro da variação de estratégias ecológicas CSR. Já nas lagoas de Cerca Grande e Vargem da Pedra, que estavam totalmente secas, houve maior concentração de espécies tolerantes ao estresse. Em relação à diversidade funcional, as lagoas ainda com água e/ou de margens mais extensas (Sumidouro, Lapinha e Lapa Vermelha) apresentaram os maiores valores do índice Rao (Tabela 5). Nas lagoas secas (Vargem da Pedra e Cerca Grande), a distribuição de frequência com maiores proporções para CWM-S, faz com que ambas sejam menos diversas funcionalmente comparado às demais (Fig. 12). Por outro lado, as lagoas do Sumidouro e Lapa Vermelha também apresentaram proporções elevadas do componente CWM-S, pois grande parte do transecto se estendia pelo ambiente terrestre/seco, com condições semelhantes às de Vargem da Pedra. No entanto, as maiores proporções na distribuição de frequência para CWM-C nessas lagoas (Sumidouro e Lapa Vermelha)

indicam a contribuição de espécies da zona aquática/encharcada com elevado potencial competitivo de espécies, tornando o ambiente mais diverso funcionalmente (Fig. 11).

Já para a diversidade taxonômica, também houve maior diversidade em comunidades vegetais de lagoas ainda com água (Tabela 5); exceto para o primeiro transecto em Lapinha, cuja metade do transecto havia dominância de *Polygonum acuminatum*. No entanto, embora as lagoas do Sumidouro e da Lapa Vermelha sejam maiores em área total e em área amostrada comparadas a Lapinha 2, a dominância de espécies em muitos pontos amostrais (*Phyla lanceolata* e *Polygonum acuminatum* no Sumidouro e um morfotipo de Poaceae na Lapa Vermelha) fez com que as comunidades vegetais de ambas fossem menos diversas do que a da Lapinha 2 (Fig. 6). A lagoa seca de Cerca Grande obteve os menores valores para ambos os índices, indicando ser a menos diversa, em termos taxonômico e funcional.

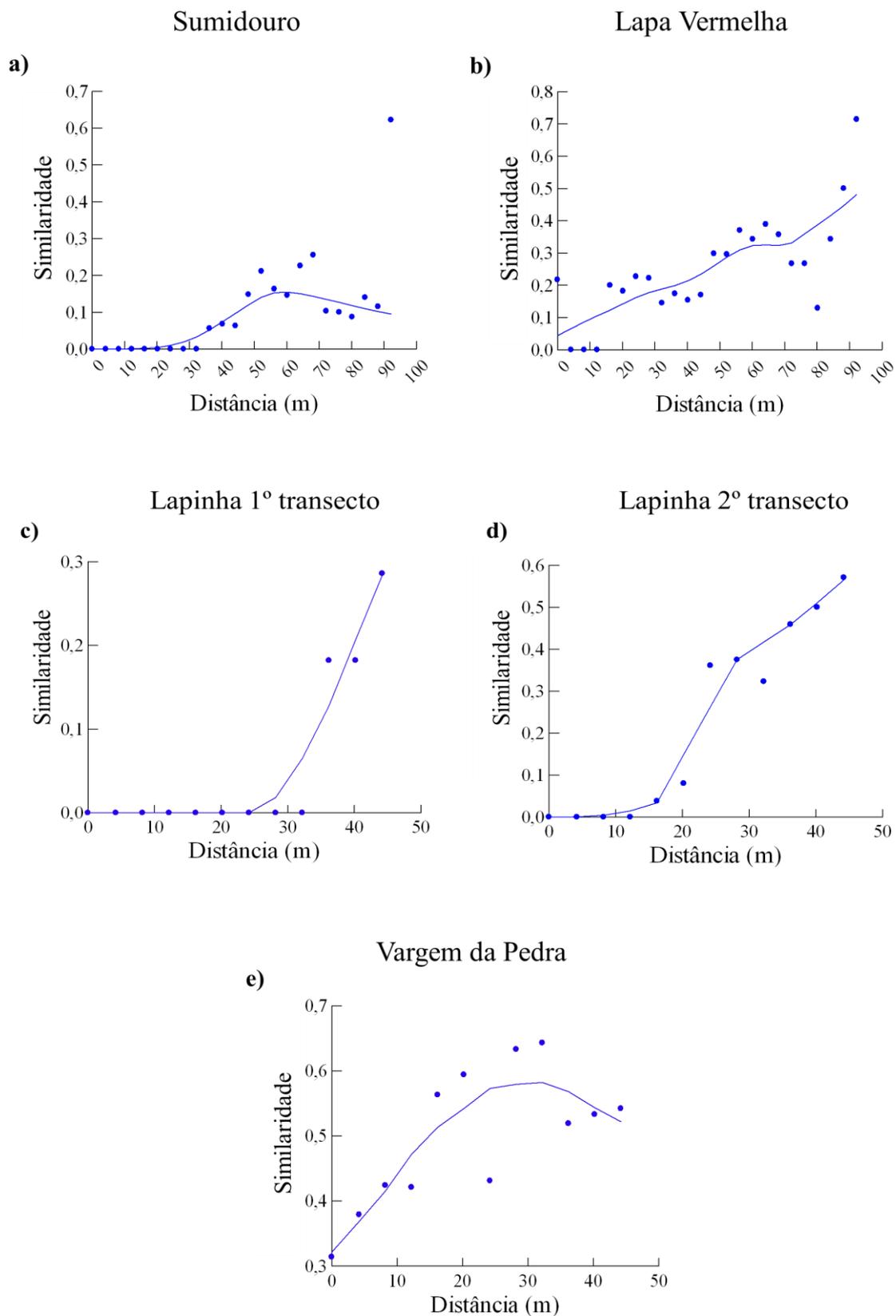


Figura 9: Análise de similaridade de Bray-Curtis ao longo dos transectos em cada lagoa amostrada (lagoas do Sumidouro, Lapa Vermelha, Lapinha e Vargem da Pedra).

Tabela 4: Correlações de Spearman entre os índice de similaridade de Bray-Curtis entre grupos de 4m (parcelas) e o último grupo de 4 parcelas de cada transecto para cada lagoa amostrada (lagoas do Sumidouro, Lapa Vermelha, Lapinha e Vargem da Pedra).

Similaridade x Distância		
Lagoa	rho	p
Sumidouro	0,814	<0,0001
Lapa Vermelha	0,693	0,0400
Lapinha 1	0,759	0,0006
Lapinha 2	0,961	<0,0001
Vargem da Pedra	0,636	0,0080

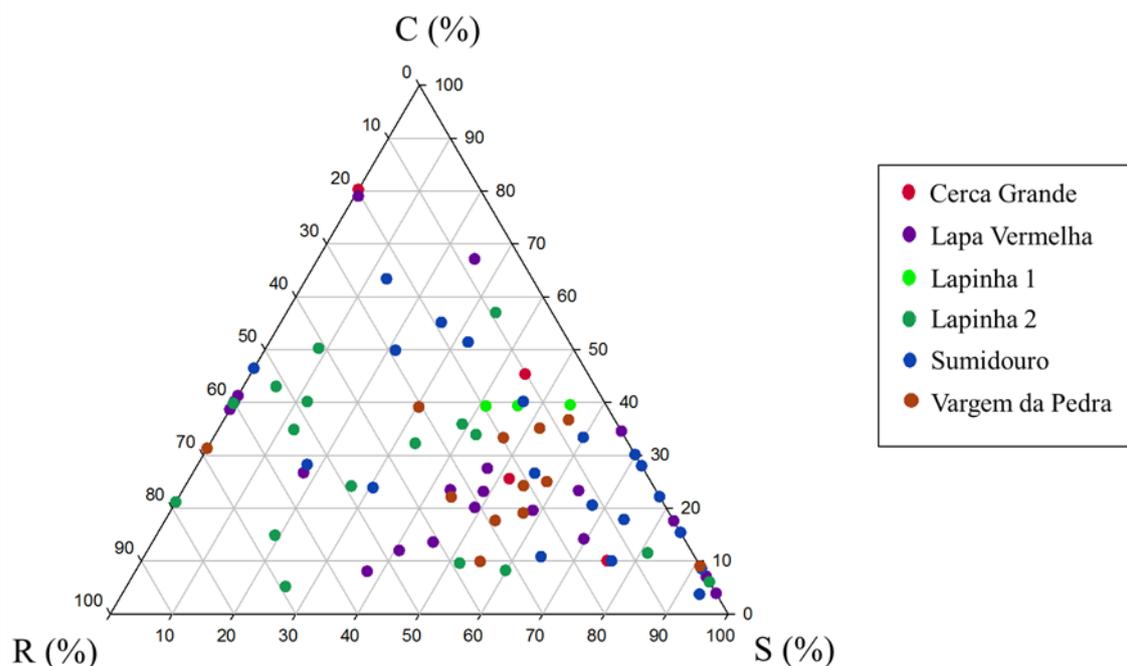


Figura 10: Triângulo CSR contendo as médias das estratégias preponderantes das espécies para cada lagoa amostrada (lagoas do Sumidouro, Lapa Vermelha, Lapinha, Vargem da Pedra e Cerca Grande). A espécie correspondente a cada ponto do gráfico encontra-se na *Tabela 1 – Material em anexo*.

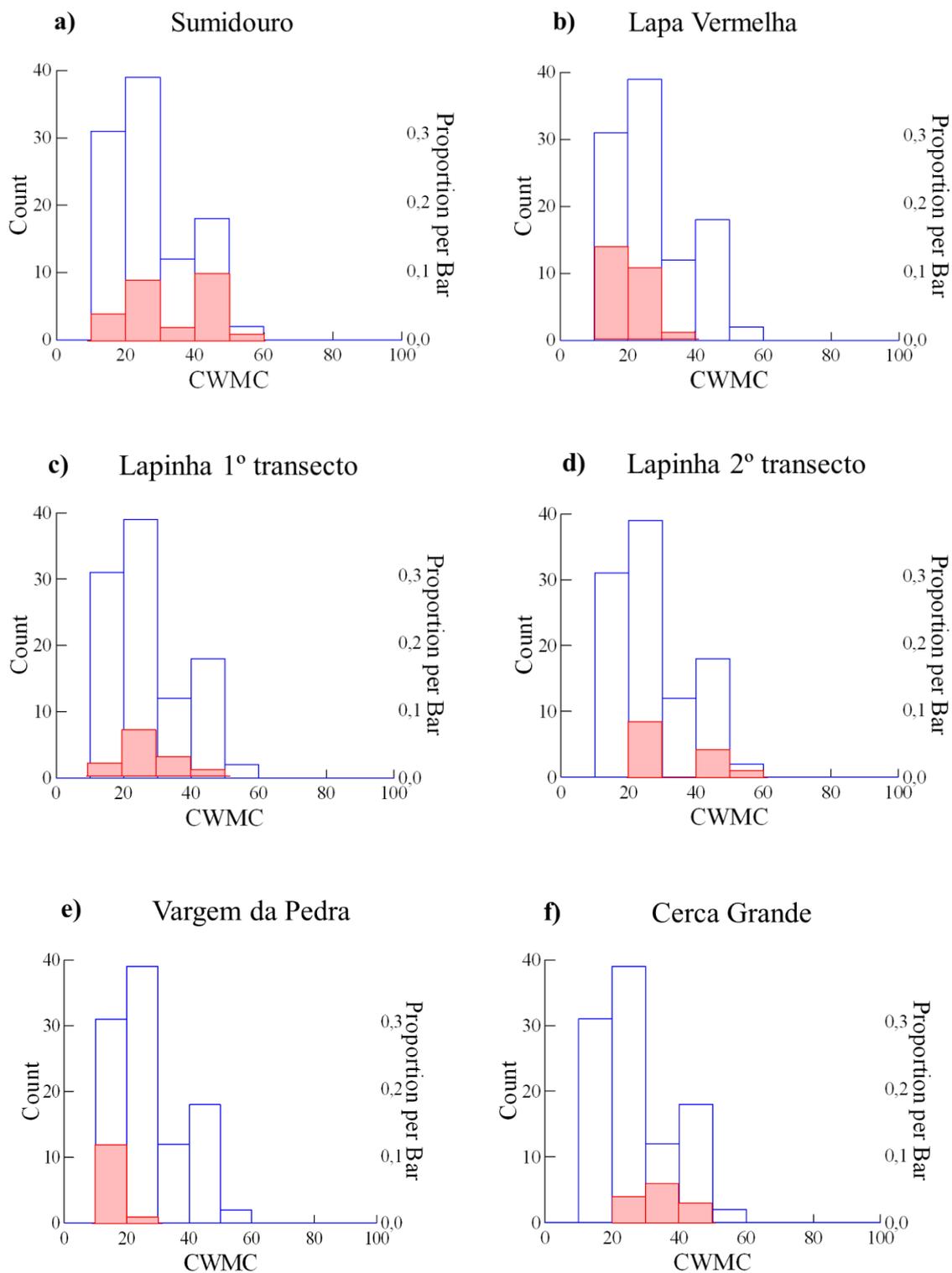


Figura 11: Distribuição de frequência de valores CWM da estratégia de competição (CWM-C) para cada lagoa amostrada (lagoas do Sumidouro, Lapa Vermelha, Lapinha, Vargem da Pedra e Cerca Grande). O histograma de fundo (em azul) mostra a variação total da distribuição da estratégia C de todas as lagoas, em contraste com a variação da estratégia C para cada lagoa (em rosa).

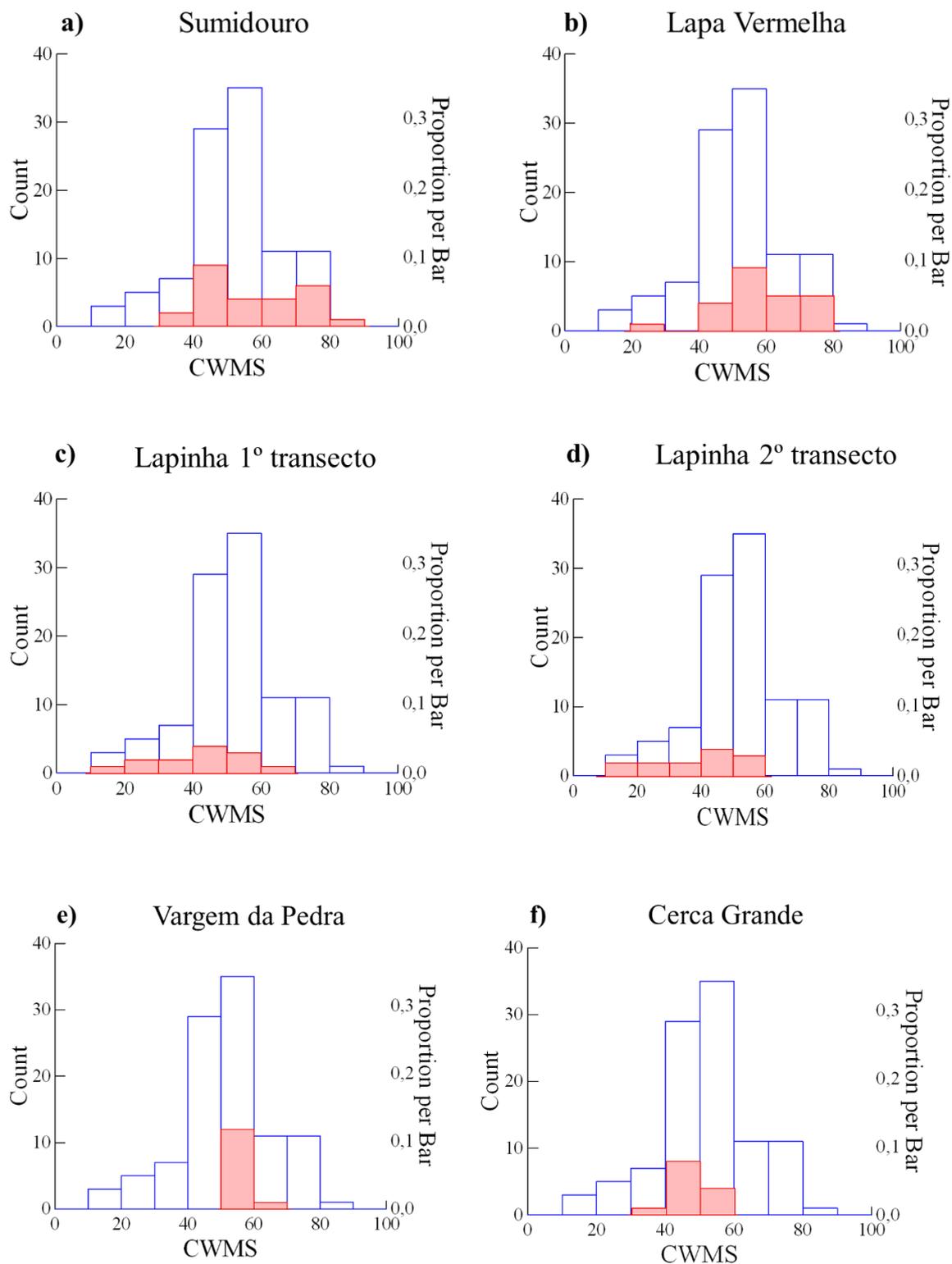


Figura 12: Distribuição de frequência de valores CWM da estratégia de tolerância ao estresse (CWM-S) para cada lagoa amostrada (lagoas do Sumidouro, Lapa Vermelha, Lapinha, Vargem da Pedra e Cerca Grande). O histograma de fundo (em azul) mostra a variação total da distribuição da estratégia S de todas as lagoas, em contraste com a variação local da estratégia S que cada lagoa contribui (em rosa).

Tabela 5: Índices de diversidades taxonômica de Shannon-Weaver e funcional de Rao para cada lagoa amostrada (lagoas do Sumidouro, Lapa Vermelha, Lapinha, Vargem da Pedra e Cerca Grande) – correlação de Spearman entre os dois índices: $\rho = 0,886$; $p < 0,05$.

Lagoa	Índice de diversidade taxonômica (Shannon)	Índice de diversidade funcional (Rao)
Sumidouro	2,323	3,304
Lapa Vermelha	2,287	2,883
Lapinha 1	1,836	2,817
Lapinha 2	2,358	3,302
Vargem da Pedra	1,870	2,345
Cerca Grande	0,939	1,033

A análise de similaridade de Jaccard entre as lagoas demonstrou maior semelhança entre lagoas maiores, mais estáveis e com zonação aquática – transição – terrestre (Lapa Vermelha e Sumidouro, CV= 1,15 e 0,99, respectivamente); entre transectos de uma mesma com zonação (Lapinha – 1º e 2º transectos); e entre lagoas menores, menos estáveis e completamente secas sem zonação (Vargem da Pedra e Cerca Grande, CV= 1,18 e 1,96, respectivamente) (Fig. 13). Portanto, lagoas maiores com zonação e lagoas menores sem zonação apresentam maiores diferenças entre suas composições florísticas. As semelhanças entre estas lagoas se deram devido à zona terrestre, contendo a presença de algumas poucas espécies em comum entre as lagoas, tal como *Phyla lanceolata* e *Senna obtusifolia* (**Tabela 2 – Material anexo**). As espécies compartilhadas entre as diferentes lagoas parecem estar em pontos específicos e similares do gradiente de umidade. Por exemplo, indivíduos de *Polygonum acuminatum* presentes apenas na zona aquática (Sumidouro e Lapinha 1 e 2); *Cyperus odoratus* e *Ludwigia* sp na zona de transição (Sumidouro, Lapa Vermelha e Lapinhas 1 e 2); e *Senna obtusifolia* e *Phyla lanceolata* na zona terrestre (Sumidouro, Lapa Vermelha, Vargem da Pedra e Cerca Grande).

Com base nos dados coletados e observações em campo, construímos um modelo de estágios de sucessão ao longo do transecto com as espécies presentes em cada zona das lagoas amostradas (Fig. 14). Por meio desse modelo, buscamos entender um pouco a dinâmica sucessional de lagoas temporárias que pode seguir diferentes rotas, provavelmente terminando em diferentes comunidades clímax temporárias. Na zona inundada, *Polygonum acuminatum*, *Thalia geniculata* e *Ludwigia grandiflora* foram as principais representantes da composição florística. Na zona de transição/encharcado,

foram características *Cyperus*, *Ludwigia octovalvis* e *Salix eleagnos*. Na zona terrestre, situada das cotas altimétricas mais altas, o início da sucessão parece começar com *Phyla lanceolata* e *Alternanthera sessilis*. No estágio mais avançado desse processo, outras espécies conseguem se estabelecer na zona terrestre, tais como *Asclepias curassavica*, *Senna obtusifolia*, *Sida rhombifolia*, e *Spermacoce verticillata* (Fig. 15)

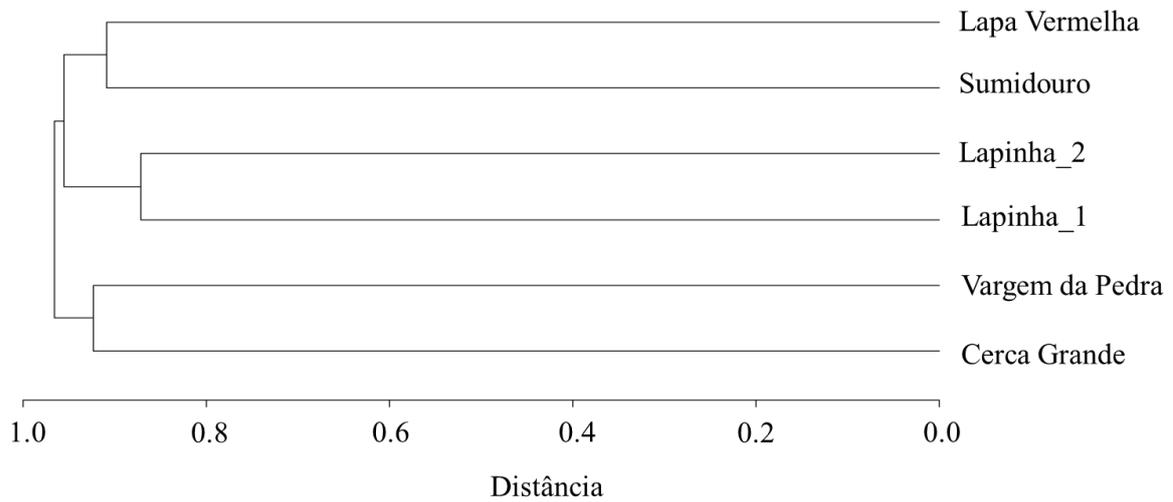


Figura 13: Análise de similaridade de Jaccard das lagoas amostradas (lagoas do Sumidouro, Lapa Vermelha, Lapinha, Vargem da Pedra e Cerca Grande).

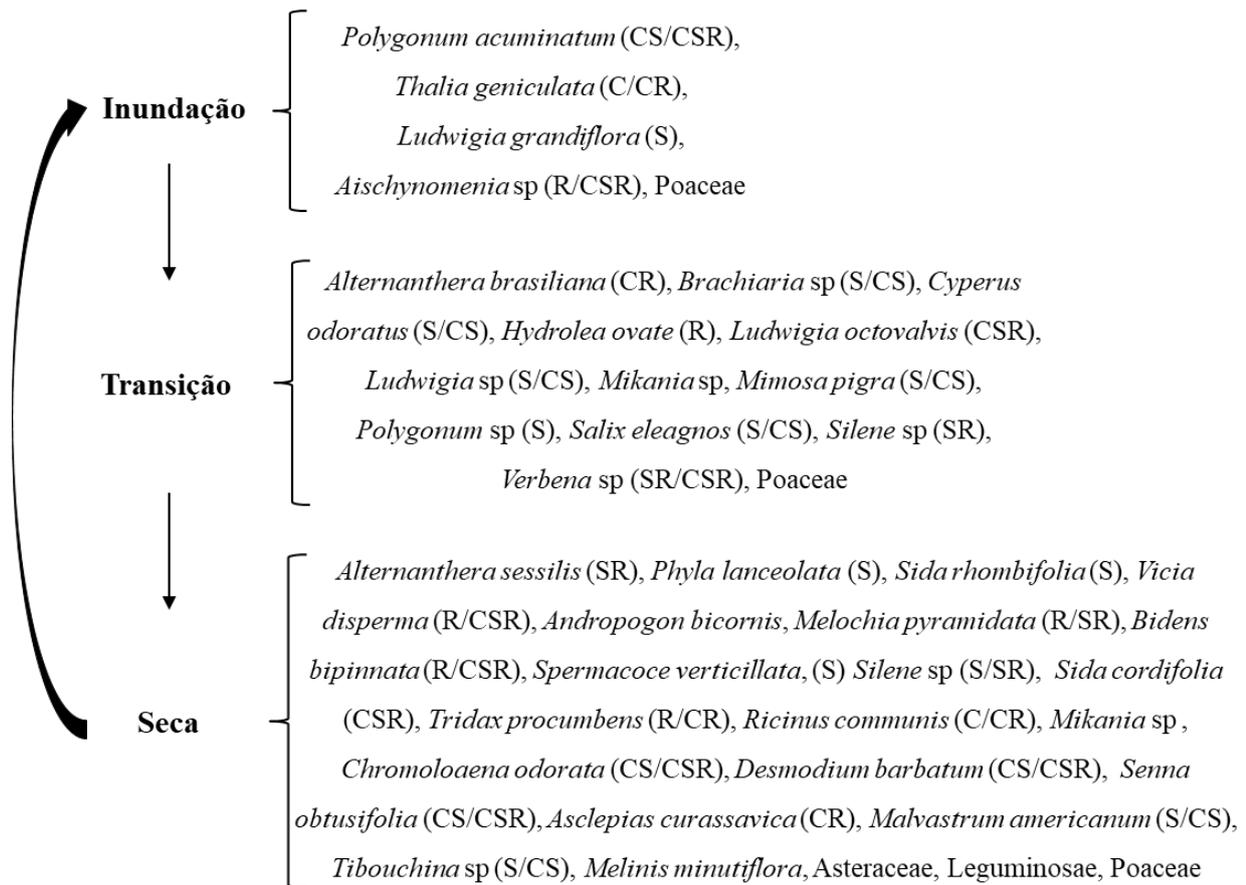


Figura 14: Modelo de estágios de sucessão ecológica da vegetação em lagoas temporárias da APA Carste de Lagoa Santa (MG).

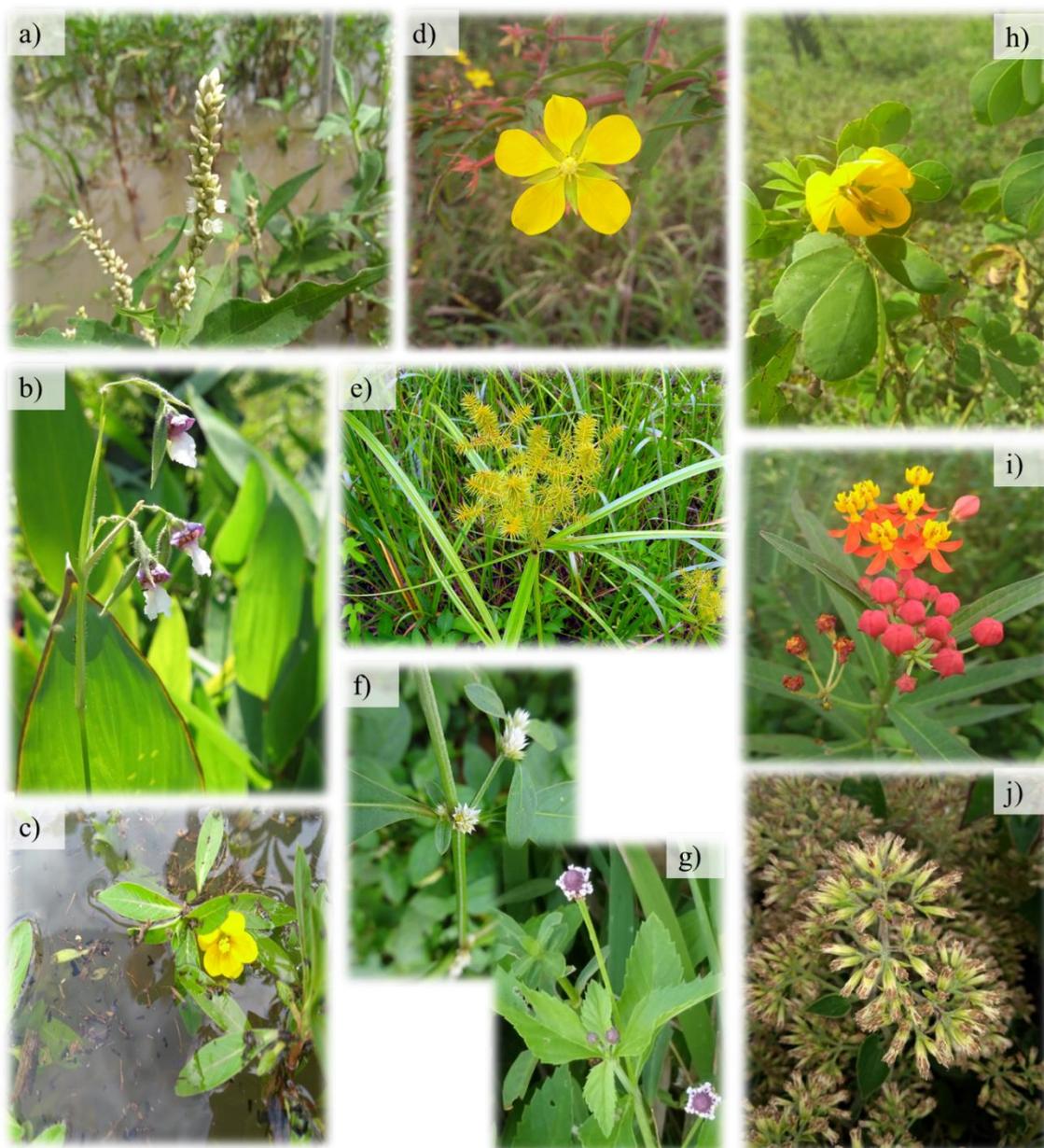


Figura 15: Algumas das espécies mais abundantes presentes nas lagoas temporárias da APA Carste de Lagoa Santa (MG) – a) *Polygonum acuminatum*; b) *Thalia geniculata*; c) *Ludwigia grandiflora*; d) *Ludwigia octovalvis*; e) *Cyperus odoratus*; f) *Alternanthera sessilis*; g) *Phyla lanceolata*; h) *Senna obtusifolia*; i) *Asclepias curassavica*; j) *Mikania* sp.

DISCUSSÃO

Em todos os transectos, as curvas de abundância das diferentes espécies provavelmente refletem suas afinidades e tolerâncias por solos cujas umidades variam do extremo encharcado nas cotas altimétricas baixas, ao mais seco nas cotas elevadas. É

possível identificar espécies eurihídricas (principalmente graminóides) e, entre as estenohídricas, as do extremo úmido (ex. *Polygonum acuminatum*) e outras no extremo seco (ex. *Senna obtusifolia*). As amplitudes de distribuições das espécies ao longo dos gradientes de umidade são semelhantes às clássicas curvas de tolerância descritas por Whittaker (1965). As sequências analisadas apresentam sobreposição de abundâncias entre espécies, com poucos indivíduos inicialmente, picos quando em condições ótimas para a sobrevivência (e reprodução) e posterior queda (Whittaker 1965). Parte das espécies apresentaram menores amplitudes de distribuição, sugerindo limites de tolerância mais restritos a certos pontos do gradiente de umidade. Nessas condições, a sucessão vegetal deve ser regulada principalmente de acordo com os limites de tolerância e capacidades de tolerar períodos de inundação ou de seca (van der Valk 1981; Rebelatto *et al.* 2012; Tabosa 2012). Assim, a maior variação de microhabitats ao longo do gradiente sucessional e a maior estabilidade das maiores lagoas (Nóbrega 2015, Figueira *et al.* 2020), permite que combinações de espécies com diferentes requerimentos ecológicos coexistam (Whittaker 1965; Lepš & Rejmanek 1991). Em contraste com o que se observou nas lagoas que estavam secas, o tênue gradiente de umidade, sugerindo menores variações nas condições e recursos, favorece poucas espécies a ocorrerem em maiores amplitudes de distribuição (Cornwell & Ackerly 2009).

Segundo Tilman (1982), cada espécie de planta deve ser um competidor superior numa determinada faixa de disponibilidades relativas (ou razões) de recursos limitantes, como luz e nutrientes, e deve existir em um determinado habitat somente quando essas razões se encontram dentro dessas faixas. Assim, se algum processo altera as razões desses recursos ao longo do tempo, a composição de espécies da comunidade irá se alterar. Essa “*resource-ratio hypothesis*”, explica não só a zonação de plantas, mas também sucessão vegetal. A sucessão tem início quando as lagoas cársticas começam a secar das cotas altimétricas mais elevadas em direção às cotas mais baixas. Nessa fase, plantas aquáticas como *Polygonum* sp. “emergem” e começam a secar (Figueira *et al.* 2020). Há elevada disponibilidade de luz e excesso de água no solo, favorecendo ervas rasteiras e graminóides, que são as primeiras a se estabelecer – plantas pioneiras. Espécies como *Phyla lanceolata* e a gramínea ICG em Cerca Grande, *Alternanthera sessilis* e a gramínea 1VP em Vargem da Pedra e *Bulbostylis* sp. na lagoa do Sumidouro (JEC Figueira obs. pess.) dominam o ambiente nesse primeiro momento. Elas avançam em direção às cotas altimétricas mais baixas à medida que a lagoa seca (Figueira *et al.* 2020) e conforme as condições mudam, com a redução da umidade e da disponibilidade de luz devido ao

aumento de biomassa de outras espécies de herbáceas que vão sendo favorecidas. Num estágio mais avançado, plantas de porte arbustivo aparecem nas cotas altimétricas mais altas e progressivamente avançam em direção às mais baixas, a não ser que uma estação com chuvas volumosas interrompa o processo sucessional, propiciando o retorno da vegetação aquática. *Polygonum acuminatum*, por ser uma geófita rizomatosa, sobrevive à estação seca e é uma das primeiras espécies a dominar o leito da lagoa semi-inundado (Figueira *et al.* 2020). Com o vai e vem das águas, as espécies são substituídas por outras competitivamente superiores ou são eliminadas devido às suas tolerâncias (Huston & Smith 1987; Lichter 1998; Cornwell & Ackerly 2009; Raavel *et al.* 2012).

Nesse sentido, as distribuições e as sequências analisadas refletem não apenas um processo estático de acordo com a zonação, mas também capturam um dos momentos da dinâmica de sucessão secundária das diferentes comunidades vegetais. Isso indica claramente zonações determinadas pelo grau e tempo de encharcamento ou dessecação do solo, que também podem ser interpretadas como sequências sucessionais influenciadas pelos tamanhos das depressões cársticas, suas topografias, as floras locais e ainda subidas e descidas esporádicas dos níveis das lagoas, que aparecem ou desaparecem na paisagem. As parcelas das cotas mais elevadas são as mais adiantadas no processo sucessional, pois são os primeiros solos a emergirem quando cada lagoa seca. Por outro lado, quanto mais baixas, úmidas ou encharcadas as cotas, menos tempo de exposição dos solos à colonização por plantas terrestres.

As semelhanças nos padrões de zonação propiciam certa convergência na composição de espécies entre algumas lagoas. As lagoas do Sumidouro e da Lapa Vermelha apresentam semelhanças na zonação e também na composição de espécies. Os dois transectos da lagoa da Lapinha também apresentam maior similaridade entre si; o que é esperado pois se trata da mesma lagoa sob os mesmos contextos ambientais locais. A monodominância em Cerca Grande nos leva a supor que a lagoa encontra-se em estágio inicial de sucessão secundária, com um forte efeito de filtragem na seleção de poucas espécies tolerantes ao estresse pós-distúrbio (nesse caso, a vazante). Já Vargem da Pedra parece ser a lagoa em um estágio mais avançado de sucessão, uma vez que se encontra sem sinais de qualquer inundação passada e com vegetação predominantemente terrestre, com herbáceas e arbustos de baixa resistência à inundação. Assim, cada lagoa comporta composições de espécies e formas únicas de responder às variações do ambiente (Nóbrega 2015). As diferenças entre os estágios de sucessão que cada uma se encontra e, conseqüentemente, as diferentes trajetórias temporais desse processo, podem ser uns dos

motivos para esta divergência (Lichter 1998; Raavel *et al.* 2012). Embora ocorram espécies em comum nas diferentes lagoas, outras apresentam distribuição mais limitada. Nesse último caso, a alteração irreversível do ambiente devido a secas prolongadas, poderia levar à extinção local, caso estas espécies sejam raras nas demais lagoas cársticas da região.

Em relação às variações das estratégias ao longo do gradiente de umidade, nossa hipótese foi parcialmente corroborada. Na lagoa da Lapinha, avaliamos de fato a maior preponderância da estratégia de competição na zona aquática e uma tendência ao aumento da estratégia de tolerância ao estresse em direção às cotas altimétricas mais elevadas. No entanto, o componente ruderal não foi representativo na zona de transição, conforme havíamos previsto. Na lagoa do Sumidouro, a estratégia de tolerância ao estresse também aumentou em direção às cotas altimétricas mais elevadas, em detrimento da diminuição do investimento em estratégia de competição. Porém, na zona aquática houve um equilíbrio entre competição e tolerância ao estresse, e não preponderância de competição, como previmos. Além disso, também houve uma baixa representatividade da estratégia ruderal. Na lagoa da Lapa Vermelha, não encontramos nenhum padrão nesse sentido. Porém, de um modo geral, a filtragem ambiental em lagoas cheias permite que haja um maior espectro de estratégias, oscilando principalmente entre tolerância ao estresse e competitividade. Dessa forma, a maior variedade de estratégias otimiza a eficiência no uso de recursos frente à flutuações ambientais (Díaz *et al.* 1998; de Paula 2015; Pierce *et al.* 2016). Já nas lagoas secas de Vargem da Pedra e Cerca Grande, houve preponderância da estratégia de tolerância ao estresse ao longo de todo o transecto, conforme previmos para a zona terrestre. Nesse atual estágio da sucessão, o espectro mais limitado de condições e recursos resultantes de secas prolongadas deve gerar um estreitamento do filtro abiótico, levando a um padrão de convergência funcional (Lepš & Rejmanek 1991; Grime & Pierce 2012; Raavel *et al.* 2012). Consequentemente, as comunidades vegetais de lagoas secas são menos diversas, em termos taxonômicos e funcionais, do que as de lagoas cheias.

Com os níveis de água das lagoas progressivamente mais baixos, a vegetação predominantemente tolerante ao estresse típica das zonas secas consegue avançar nas zonas anteriormente inundadas e, em alguns casos dominam completamente o ambiente. Como as características de resposta relacionadas a essa estratégia envolvem maior longevidade de tecidos, pode haver uma mudança nos processos ecológicos relacionados, como por exemplo, diminuição das taxas de produção de biomassa, decomposição e

ciclagem de nutrientes (Díaz & Cabido 2001; Grime & Pierce 2012). Embora as espécies na zona aquática tenham sido pouco representativas nas lagoas amostradas (baixa abundância e/ou dominância de uma ou poucas espécies, tais como *Polygonum acuminatum* e *Thalia geniculata*), nas demais lagoas da região há registros passados de junco, taboa, ninfeáceas, *Salvinia* sp. e *Pistia* sp. Isso sugere um forte filtro abiótico, de forma que poucas espécies higrófilas resistem a muitos anos de pouca chuva ou distúrbios como fogo e herbivoria. Se o padrão de baixos níveis de chuva e a baixa recarga do aquífero cárstico persistirem nas futuras estações chuvosas, o avanço da sucessão pode excluir completamente o componente aquático. Consequentemente, a perda destas espécies também significa perda de tipos funcionais (*i.e.* conjuntos de organismos que apresentam respostas semelhantes à determinadas condições ambientais e, portanto, apresentam efeitos ecossistêmicos semelhantes) (Díaz *et al.* 1998; Lavorel & Garnier 2002). Nesse caso, significa perda de características relacionadas principalmente à estratégia de competição; já que os demais componentes não apresentam as respostas e efeitos de plantas higrófilas no sistema. Como a diferença de respostas aos fatores ambientais são fundamentais para a manutenção do funcionamento do ecossistema como um todo, a alta redundância funcional de apenas um tipo de estratégia pode acarretar a perda de funções ecológicas e uma menor estabilidade ecossistêmica a longo prazo (Díaz & Cabido 2001). Dessa forma, pode haver uma menor capacidade de resistência e/ou recuperação frente variações nas condições e recursos, oriundas de mudanças climáticas, distúrbios ou patógenos (Díaz *et al.* 1998; Lavorel & Garnier 2002).

Outros efeitos indiretos podem emergir devido às mudanças nas condições, nos recursos e na composição de espécies, tais como mudanças nas interações com demais comunidades animais associadas (Zedler 2010). O padrão sazonal de inundação das lagoas temporárias permite que espécies de aves, peixes, moluscos e macroinvertebrados possam ter partes ou todo o ciclo de vida orientado por essa dinâmica hidrológica (Rodrigues & Michelin 2005; Dornas & Figueira 2012; Nóbrega 2015, Figueira *et al.* 2020). Embora a complexidade trófica dependa de uma certa previsibilidade e estabilidade do habitat e, portanto, seja menor em ambientes temporalmente heterogêneos, nesse caso a ausência de condições e recursos adequados faz com que hajam mudanças drásticas nas cadeias tróficas (Williams *et al.* 1987). Segundo Nóbrega (2015), a espécie de ave *Rostrhamus sociabilis* (gavião-caramujeiro) tem uma de suas áreas de alimentação nas lagoas temporárias da APA Carste. Essa ave se alimenta preponderantemente do molusco aquático *Pomacea canaliculata*, conhecido como aruá,

que deposita seus ovos na vegetação aquática ou nos limites da coluna d'água (Magalhães 1989). Com o prolongamento de secas e consequente ausência de recursos necessários para oviposição, esses organismos não conseguirão manter suas populações e se tornarão escassos ou ausentes, como já estão em lagoas secas. Assim, o forrageamento de seus predadores é ameaçado e à longo prazo pode haver o declínio das populações regionais do gavião-caramujeiro. Um outro exemplo são as espécies de aves migratórias oriundas do hemisfério norte, *Charadrius semipalmatus* e *Gelochelidon nilotica*, que também utilizam as lagoas cársticas como um refúgio para repouso e alimentação (Nóbrega 2015). A alteração destes ambientes pode forçar que estes organismos migrem para outros habitats adequados para a reposição de energia durante a trajetória de migração e que tantos outros corram riscos de extinção local/regional.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Apenas em janeiro de 2020, os níveis de chuva em Minas Gerais foram muito acima da média esperada para o ano inteiro – aproximadamente 935 mm, segundo o Instituto Nacional de Meteorologia (INMET). A ocorrência de eventos extremos, tais como secas prolongadas seguidas de tempestades intensas, consequentes de mudanças climáticas em curso, tornam mais imprevisíveis as consequências na dinâmica das lagoas temporárias. Como esses sistemas são extremamente dinâmicos e a sucessão vegetal se dá de acordo com as variações no ambiente, é provável que muito tenha mudado desde então e a conformação que capturamos já não seja mais a mesma. Nessas condições de maiores níveis pluviométricos, as lagoas voltaram a ficar cheias. Com isso, a preponderância de espécies terrestres e tolerantes ao estresse talvez se reduza com o tempo, reiniciando novamente a sucessão. Uma vez que algumas espécies sobrevivem no solo, prontas para emergirem sob condições adequadas de umidade para seus limites de tolerância, nesse primeiro momento pode estar havendo a dominância de espécies higrófilas competidoras. Assim, apesar das longas secas que se deram nos últimos anos, na primeira oportunidade com condições favoráveis, as lagoas temporárias retomam seus ciclos, pois afinal são cíclicas, dinâmicas e muito resilientes.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Agência Nacional de Águas (ANA). Disponível em:

<<http://www.snirh.gov.br/hidroweb/serieshistoricas>>

- Aufderheide, H., Rudolf, L., Gross, T & Lafferty, K.D. (2013). How to predict community responses to perturbations in the face of imperfect knowledge and network complexity. *Proceedings of the Royal Society B*, 280:20132355.
- Barlow, J., França, F., Gardner, T.A., Hicks, C.C., Lennox, G.D., Berenguer, E., Castello, L., Economo, E.P., Ferreira, J., Guénard, B., Leal, C.G., Isaac, V., Lees, A.C., Parr, C.L., Wilson, S.K., Young, P.J. & Graham, N.A.J. (2018). The future of hyperdiverse tropical ecosystems. *Nature*, 559:517-526.
- Berbert-Born, M., 2002. Carste de Lagoa Santa, MG - berço da paleontologia e da espeleologia brasileira. In C. Schobbenhaus, D.A. Campos, E.T. Queiroz, M. Winge and M.L.C. Berbert-Born (Editors), *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil*. DNPM/CPRM - Comissão Brasileira de Sítios Geológicos e Paleobiológicos (SIGEP), Brasília, p. 415-430.
- Caccianiga, M., Luzzaro, A., Pierce, S., Ceriani, R. M., & Cerabolini, B. (2006). The functional basis of a primary succession resolved by CSR classification. *Oikos*, 112:10-20.
- Chapin, III F.S., Zavaleta, E.S., Eviner V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., Mack, M.C. & Díaz, S. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405:234-242.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., ter Steege, H., Morgan, H.D., van der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G. & Poorter, H. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51:335-380.
- Cornwell, W.K. & Ackerly, D.D. (2009). Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 79(1):109-126.

de Paula, L.F.A., Negreiros, D., Azevedo, L.O., Fernandes, R.L., Stehmann, J.R. & Silveira, F.A.O. (2015). Functional ecology as a missing link for conservation of a resource-limited flora in the Atlantic Forest. *Biodiversity and Conservation*, 24:2239-2253.

Díaz, S., Cabido, M. & Casanoves, F. (1998). Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science*, 9:113-122.

Díaz, S. & Cabido, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *TRENDS in Ecology & Evolution*, 16(11):646-655.

Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quetier, F., Grigulis, K. & Robson, T. M. (2007). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104:20684-20689.

Díaz, S., Kattge J., Cornelissen, J.H., Wright, I.J., Lavorel, S., Dray, S., Reu, B., Kleyer, M., Wirth, C., Prentice, I.C., Garnier, E., Bönsch, G., Westoby, M., Poorter, H., Reich, P.B., Moles, A.T., Dickie, J., Gillison, A.N., Zanne, A.E., Chave, J., Wright, S.J., Sheremet'ev, S.N., Jactel, H., Baraloto, C., Cerabolini, B., Pierce, S. Shipley, B., Kirkup, D., Casanoves, F., Joswig, J.S., Günther, A., Falczuk, V., Rüger, N., Mahecha, M.D & Gorné, L.D. (2015). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529:167-171.

Dornas, T. & Figueira, J.E.C. (2012). Aves aquáticas da Área de Proteção Ambiental Carste de Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil: uma síntese comparativa entre os estudos de Peter Wilhelm Lund e Johannes Theodor Reinhardt em meados do século XIX e estudos contemporâneos. *Cotinga*, 34:5-14.

Figueira J.E.C, Albonette de Nóbrega P.F., Dornas T., Aguiar J.A.B., Lopes L., Drumond M.A. (2020). The Waterbirds and Dynamics of Lagoa Santa Karst Temporary Lakes. In: S. Auler A., Pessoa P. (eds) Lagoa Santa Karst: Brazil's Iconic Karst Region. Cave and Karst Systems of the World. Springer, Cham.

Flora do Brasil 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em:
< <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> >

- Funk, J.L., Larson, J.E., Ames, G.M., Butterfield, B.J., Cavender-Bares, J., Firn, J., Laughlin, D.C., Sutton-Grier, A.E., Williams, L. & Wright, J. (2018). Revisiting the Holy Grail: using plant functional traits to understand ecological processes. *Biological Reviews*, pp. 000-000.
- Garnier E, Shipley B, Roumet C, Laurent G (2001). A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology* 15:688-695.
- Grime, J.P. (1974). Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, 250:26-31.
- Grime, J.P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist*, 111:1169-1194.
- Grime, J.P. & Pierce, S. (2012). The evolutionary strategies that shape ecosystems. WileyBlackwell, Chichester, UK.
- Huston, M. & Smith, T. (1987). Plant succession: life history and competition. *The American Naturalist*, 130:168-198.
- IBAMA/Fund. BIODIVERSITAS/CPRM. (1998). Gestão Ambiental APA Carste de Lagoa Santa. Belo Horizonte.
- IEF/GEOSPHERA. (2010). Plano de Manejo do Parque Estadual do Sumidouro.
- ImageJ. US National Institutes of Health. Disponível em: <<http://www.nih.gov/>>
- Instituto Nacional de Metereologia (INMET). Disponível em:
< <http://www.inmet.gov.br/portal/>>
- Keddy, P.A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3:157-164.

- Köppen, W. (1948). *Climatologia: com un estudio de los climas de la Terra*. Editora Fondo de Cultura Económica. México, DF, México. 478p.
- Junk, W. J., Bayley, P. B. & Sparks, R. S. (1989). The flood pulse concept in river – floodplain systems. In: Proc Int Large River Symp (LARS). D. P. Dodge (ed). *Canadian Journal of Fishers and Aquatic*, 106:110-127.
- Junk, W.J. & Piedade, M.T.F. (1993). Herbaceous plants of the Amazon floodplain near Manaus: Species diversity and adaptations to the flood pulse. *Amazoniana*, XII:467-484.
- Lambers H. & Poorter, H. (1992). Inherent Variation in Growth Rate Between Higher Plants: A Search for Physiological Causes and Ecological Consequences. *Advances in Ecological Research*, 34:187-261.
- Lambers H., Chapin III F.S., Pons, T. (2008). *Plant physiological ecology*. New York, NY: Springer-Verlag.
- Lavorel, S. & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16:545-556.
- Lavorel, S. (2013). Plant functional effects on ecosystem services. *Journal of Ecology*, 101:4-8.
- Lepš, J. & Rejmánek, M. (1991). Convergence or Divergence: What Should We Expect from Vegetation Succession? *Oikos*, 62:261-264.
- Lichter, J. (1998). Primary succession and forest development on coastal lake Michigan sand dunes. *Ecological Monographs*, 68(4):487-510.
- Llórens, J.L.P. (2008). Impacts of Climate Change on Wetland Ecosystems. ExpoZaraGoza, Climate change and wetlands.

- Magalhães, C.A. (1989). Hábitos alimentares e estratégia de forrageamento de *Rostrhamus sociabilis* no Pantanal de Mato Grosso, Brasil. *Ararajuba*, 1:95-98.
- Mantovani, W. & Martins, F.R. (1990). O método dos pontos. *Acta bot. bras.* 4(2):1990.
- Marengo, J.A. (2014). O futuro clima do Brasil. *Revista USP*, 103:25-32.
- Moor, H., Hylander, K. & Norberg, J. (2015). Predicting climate change effects on wetland ecosystem services using species distribution modeling and plant functional traits. *AMBIO*, 44(Suppl. 1):S113-S126.
- Myers, N., Mittermier, R.A., Mittermier, C.G., Fonseca, G.A.B. & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403:853-858.
- Negreiros, D., Le Stradic, S., Fernandes, G.W. & Renno, H.C. (2014). CSR analysis of plant functional types in highly diverse tropical grasslands of harsh environments. *Plant Ecology*, 215:379-388.
- Niinemets, U., Portsmouth, A., Tena, D., Tobias, M., Matesanz, S. & Valladares, F. (2007). Do we Underestimate the Importance of Leaf Size in Plant Economics? Disproportional Scaling of Support Costs Within the Spectrum of Leaf Physiognomy. *Annals of Botany*, 100:283-303.
- Nóbrega, P.F.A. (2015). Aves aquáticas da Área de Proteção Ambiental Carste de Lagoa Santa: ecologia e conservação. Dissertação de Mestrado, Programa de Pós Graduação Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre, Universidade Federal de Minas Gerais.
- PBMC – Painel Brasileiro de Mudanças Climáticas. (2014). *Impactos, Vulnerabilidades e Adaptação às Mudanças Climáticas. Contribuição do Grupo de Trabalho II do Painel Brasileiro de Mudanças Climáticas ao Primeiro Relatório da Avaliação Nacional sobre Mudanças Climáticas*. Organização de E. D. Assad & A. R. Magalhães. Rio de Janeiro, Coppe/Universidade Federal do Rio de Janeiro.

Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M. (...) & Cornelissen, J.H.C. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61: 167-234.

Pierce, S., Brusa, G., Sartori, M. & Cerabolini, B.E.L. (2012). Combined use of leaf size and economics traits allows direct comparison of hydrophyte and terrestrial herbaceous adaptive strategies. *Annals of Botany*, 1-7.

Pierce, S., Negreiros, D., Cerabolini, B.E., Kattge, J., Díaz, S., Kleyer, M., Shipley, B., Wright, S.J., Soudzilovskaia, N.A., Onipchenko, V.G., van Bodegom, P.M., Frenette-Dussault, C., Weiher, E., Pinho, B.X., Cornelissen, J.H.C., Grime, J.P., Thompson, K., Hunt, R., Wilson, P.J., Buffa, G., Nyakunga, O.C., Reich, P.B., Caccianiga, M., Mangili, F., Ceriani, R.M., Luzzaro, A., Brusa, G., Siefert, A., Barbosa, N.P.U., Chapin, F.S.III, Cornwell, W.K., Fang, J., Fernandes, G.W., Garnier, E., Le Stradic, S., Peñuelas, J., Melo, F.P.L., Slaviero, A., Tabarelli, M. & Tampucci, D. (2016) A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes worldwide. *Functional Ecology*, 31:444-457.

Pierce, S. & Cerabolini, B.E.L. (2018). Plant economics and size trait spectra are both explained by one theory. *Economics and Size in Ecology*. The Plant Press, Milan.

Poorter, H. & Rozendaal, D.M.A. (2008). Leaf size and leaf display of thirty-eight tropical tree species. *Oecologia*, 158:35-46.

R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponível em: <<https://www.R-project.org/>>

Raevel, V.; Violle, C. & Munoz, F. (2012). Mechanisms of ecological succession: insights from plant functional strategies. *Oikos*, 000:001-010.

Ramsar Information Sheet (2017). Disponível em: <https://rsis.ramsar.org/RISapp/files/RISrep/BR2306RIS_1707_en.pdf>

Ramsar Sites Information Service (2017). Disponível em: <<https://rsis.ramsar.org/ris/2306>>

Rao, C.R. (1982). Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theor Popul. Biol.* 21(1):24-43.

Rebellato L, da Cunha, C.N. & Figueira, J.E.C. (2012). Respostas da comunidade herbácea ao pulso de inundação no pantanal de Poconé, Mato Grosso. *Oecologia Australis* 16(4):797-818.

Rodrigues, M. & Michelin, V.B. (2005). Riqueza e diversidade de aves aquáticas de uma lagoa natural no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 22 (4):928-935.

Rosado B.H.P., de Mattos E.A. (2017). On the relative importance of CSR ecological strategies and integrative traits to explain species dominance at local scales. *Functional Ecology*, 31:1969-1974.

Scarano, F.R. & Ceotto, P. (2015). Brazilian Atlantic forest: impact, vulnerability, and adaptation to climate change. *Biodivers Conserv*, 24:2319-2331.

Short, F.T., Kosten, S., Morgan, P.A., Malone, S & Moore, G.E. (2016). Impacts of climate change on submerged and emergent wetland plants. *Aquatic Botany*, 135:3-17.

speciesLink. Disponível em: <<http://www.splink.org.br/>>

Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, L.V. Alexander, S.K. Allen, N.L. Bindoff, F.-M. Bréon, J.A. Church, U. Cubasch, S. Emori, P. Forster, P. Friedlingstein, N. Gillett, J.M. Gregory, D.L. Hartmann, E. Jansen, B. Kirtman, R. Knutti, K. Krishna Kumar, P. Lemke, J. Marotzke, V. Masson-Delmotte, G.A. Meehl, I.I. Mokhov, S. Piao, V. Ramaswamy, D. Randall, M. Rhein, M. Rojas, C. Sabine, D. Shindell, L.D. Talley, D.G. Vaughan e S.-P. Xie. (2013). Resumo Técnico. Em: *Climate Change 2013: As Bases da Ciência Física. Contribuição do Grupo de Trabalho I para o Quinto Relatório de Avaliação do Painel Intergovernamental sobre Alterações Climáticas* [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner,

- M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido e Nova Iorque, NI, EUA.
- Tabosa, A.B. & Martins, F.B. (2012). Live fast and die young: The aquatic macrophyte dynamics in a temporary pool in the Brazilian semiarid region. *Aquatic Botany*, 102:71-78.
- van der Valk, A.G. (1981). Succession in wetlands: a Gleasonian approach. *Ecology*, 62(3):689-696.
- Vellend, M. (2010). Conceptual Synthesis in Community Ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 85(2):183-206.
- Violle, C., Enquist, B.J., McGill, B.J., Jiang, L., Albert, C.H., Hulshof, C., Jung, V. & Messier, J. (2012). The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 27:244-252.
- Warming, E. (1908). Contribuição para a geografia phytobiológica. Belo Horizonte, Imprensa Oficial do Estado de Minas Gerais (Tradução do dinamarquês por Alberto Loefgre). Reeditado pela EDUSP em 1973 e 1982. 386p.
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A. & Wright, I.J. (2002). Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33: 125-159.
- Whittaker, R.H. (1965). Dominance and diversity in Land Plant Communities. Numerical relations of species express the importance of competition in community function and evolution. *Science*, 147:250-260.
- Williams, D.D. (1987). The ecology of temporary waters. Springer Netherlands.
- Wilson, P.J., Thompson, K. & Hodgson, J.G. (1999). Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 143:155-162.

Zedler, J. B & Kercher, S. (2005). Wetlands resources: status, trends, ecosystem services, and restorability. *Annual Review of Environment and Resources*, 30:39-74.

MATERIAL ANEXO

Tabela 1: Lista de espécies de cada lagoa e as proporções de estratégias CSR. Legenda: S= Sumidouro; LV= Lapa Vermelha; Lp1= Lapinha 1º transecto; Lp2= Lapinha 2º transecto; VP= Vargem da Pedra; CG= Cerca Grande.

Lagoa	Espécie	C (%)	S (%)	R (%)	Classes de estratégia
S	<i>Polygonum acuminatum</i> Kunth	40,182	46,766	13,052	CS/CSR
S	<i>Vicia disperma</i> DC.	28,245	17,721	54,035	R/CSR
S	<i>Xanthium strumarium</i> L.	49,857	21,208	28,935	C/CSR
S	<i>Senna obtusifolia</i> (L.) H.S.Irwin & Barneby	51,402	32,213	16,385	C/CSR
S	<i>Asclepias curassavica</i> L.	46,447	0,000	53,553	CR
S	<i>Phyla lanceolata</i> (Michx.) Greene	15,398	84,602	0,000	S
S	<i>Spermacoce verticillata</i> L.	8,592	91,408	0,000	S
S	<i>Ludwigia</i> sp	20,560	67,734	11,706	S/CS
S	Morfotipo 10sumid	33,390	59,854	6,756	S/CS
S	<i>Silene</i> sp	3,716	93,520	2,764	S
S	<i>Brachiaria</i> sp	30,124	69,876	0,000	S/CS
S	<i>Cyperus</i> sp	22,163	77,837	0,000	S/CS
S	<i>Mikania</i> sp.	63,395	13,000	23,605	C/CR
S	<i>Malvastrum americanum</i> (L.) Torr.	17,847	74,222	7,930	S/CS
S	<i>Chromolaena odorata</i> (L.) R.M.King & H.Rob.	26,593	55,412	17,996	S/CSR
S	<i>Melochia pyramidata</i> L.	10,823	64,311	24,865	S/SR
S	Morfotipo 8_Sumidouro	10,003	76,146	13,851	S/SR
S	<i>Mikania</i> sp.	55,152	26,014	18,834	C/CSR
S	<i>Bidens bipinnata</i> L.	23,876	30,563	45,561	R/CSR
S	Família Poaceae	28,003	71,997	0,000	S/CS
LV	<i>Alternanthera brasiliiana</i> (L.) Kuntze	40,054	0,000	59,946	CR
LV	<i>Tibouchina</i> sp.	23,326	64,166	12,508	S/CS
LV	Morfotipo 44_LapaVerm	79,030	0,617	20,353	C/CR
LV	<i>Hydrolea ovata</i> Nutt. ex Choisy	11,988	40,768	47,244	SR/CSR
LV	<i>Salix eleagnos</i> Scop.	17,590	82,410	0,000	S/CS
LV	<i>Silene</i> sp	8,070	37,528	54,402	SR
LV	<i>Polygonum</i> sp	20,157	48,917	30,926	S/CSR

LV	<i>Begonia cucullata</i> Willd.	41,261	0,000	58,739	CR
LV	<i>Verbena</i> sp	13,569	45,485	40,946	SR/CSR
LV	<i>Ludwigia octovalvis</i> (Jacq.) P.H.Raven	25,442	42,525	32,033	CSR
LV	<i>Mikania</i> sp	38,672	0,000	61,328	CR
LV	Pteridófita	67,154	25,392	7,454	C/CS
LV	<i>Cyperus</i> sp	27,509	47,299	25,192	S/CSR
LV	Gramínea(cyp)	7,068	92,932	0,000	S
LV	<i>Mimosa pigra</i> L.	34,557	65,443	0,000	S/CS
LV	<i>Phyla lanceolata</i> (Michx.) Greene	14,177	69,556	16,267	S/SR
LV	Morfotipo 1_LapaVerm	26,692	17,926	55,382	R/CSR
LV	Morfotipo 4_LapaVerm	23,472	43,312	33,217	SR/CSR
LV	Morfotipo 5_LapaVerm	19,575	58,608	21,817	S/CSR
LV	<i>Malvastrum americanum</i> (L.) Torr.	3,893	96,107	0,000	S
CG	<i>Ricinus communis</i> L.	80,266	0,000	19,734	C/CR
CG	Família Leguminosae	10,061	75,388	14,552	S/SR
CG	Família Poaceae	45,343	44,478	10,179	CS
CG	<i>Phyla lanceolata</i> (Michx.) Greene	25,568	51,806	22,626	S/CSR
VP	<i>Senna obtusifolia</i> (L.) H.S.Irwin & Barneby	36,683	55,860	7,458	CS
VP	<i>Sida cordifolia</i> L.	24,247	54,751	21,002	S/CSR
VP	<i>Hyptis suaveolens</i> (L.) Poit	39,137	30,368	30,495	CSR
VP	<i>Alternanthera sessilis</i> (L.) R.Br. ex DC.	9,914	54,909	35,177	SR
VP	<i>Stachytarpheta cayennensis</i> (Rich.) Vahl	22,119	44,123	33,758	SR/CSR
VP	<i>Ocimum campechianum</i> Mill.	35,126	51,935	12,939	CS/CSR
VP	<i>Desmodium</i> sp	33,316	46,959	19,726	CS/CSR
VP	<i>Sida rhombifolia</i> L.	17,649	53,477	28,874	S/CSR
VP	<i>Tridax procumbens</i> L.	31,313	0,000	68,687	R/CR
VP	<i>Spermacoce verticillata</i> L.	9,043	90,957	0,000	S
VP	<i>Phyla lanceolata</i> (Michx.) Greene	19,092	57,294	23,614	S/CSR
VP	Morfotipo 4_VargemPed	25,004	58,165	16,831	S/CSR
Lp1	<i>Polygonum acuminatum</i> Kunth	39,309	41,150	19,541	CS/CSR
Lp1	Morfotipo 11_Lapinha	57,002	33,893	9,105	CS
Lp1	<i>Hyptis</i> sp	14,873	19,192	65,936	R/SR
Lp1	<i>Ludwigia grandiflora</i> (Michx.) Greuter & Burdet	6,033	93,967	0,000	S

Lp1	Morfotipo 8_Lapinha	39,535	54,700	5,765	CS
Lp1	<i>Sida rhombifolia</i> L.	11,534	81,205	7,261	S
Lp1	<i>Mikania</i> sp	40,165	11,767	48,068	CR/CSR
Lp1	Família Poaceae	43,011	5,306	51,683	CR
Lp1	Morfotipo 7_Lapinha	9,576	51,756	38,668	SR
Lp1	<i>Alternanthera sessilis</i> (L.) R.Br. ex DC.	32,266	33,204	34,529	CSR
Lp1	Morfotipo 10_Lapinha	39,387	46,276	14,337	CS/CSR
Lp1	Morfotipo 14_Lapinha	5,185	25,753	69,063	R/SR
Lp2	<i>Thalia geniculata</i> L.	64,655	10,263	25,082	C/CR
Lp2	Morfotipo 26_Lapinha	35,895	39,040	25,065	CSR
Lp2	<i>Asclepias curassavica</i> L.	39,810	0,000	60,190	CR
Lp2	<i>Senna obtusifolia</i> (L.) H.S.Irwin & Barneby	50,246	8,579	41,174	CR
Lp2	Morfotipo 22_Lapinha	21,157	0,000	78,843	R/CR
Lp2	Morfotipo 21_Lapinha	8,215	59,864	31,921	S/SR
Lp2	Morfotipo 16_Lapinha	41,770	0,000	58,230	CR
Lp2	<i>Sida cordifolia</i> L.	29,663	37,618	32,719	CSR
Lp2	<i>Polygonum acuminatum</i> Kunth	33,911	42,235	23,854	CS/CSR
Lp2	Morfotipo 27_Lapinha	34,852	12,282	52,866	CR/CSR
Lp2	<i>Aischynomenia</i> sp	24,196	26,885	48,919	R/CSR

Tabela 2: Lista de espécies/morfotipos presentes em cada lagoa amostrada e as espécies em comum entre as lagoas. As espécies estão ordenadas de acordo com a sua aparição ao longo do transecto. Legenda: S= Sumidouro; LV= Lapa Vermelha; Lp1= Lapinha 1° transecto; Lp2= Lapinha 2° transecto; VP= Vargem da Pedra; CG= Cerca Grande; 1= presença.

Espécies	S	LV	Lp1	Lp2	VP	CG
<i>Polygonum acuminatum</i> Kunth	1		1	1		
<i>Cyperus odoratus</i> L.	1	1	1	1		
<i>Ludwigia</i> sp	1					
<i>Brachiaria</i> sp	1	1				
<i>Vicia disperma</i> DC.	1					
<i>Xanthium strumarium</i> L.	1					
<i>Silene</i> sp	1	1				
<i>Asclepias curassavica</i> L.	1			1		
<i>Andropogon bicornis</i> L.	1	1				
<i>Spermacoce verticillata</i> L.	1				1	
Morfotipo 1_Sumidouro	1					
<i>Phyla lanceolata</i> (Michx.) Greene	1	1			1	1
<i>Senna obtusifolia</i> (L.) H.S.Irwin & Barneby	1			1	1	1
Família Poaceae	1		1	1		
<i>Chromolaena odorata</i> (L.) R.M.King & H.Rob.	1					
Morfotipo 3_Sumidouro	1					
<i>Melochia pyramidata</i> L.	1				1	
<i>Mikania</i> sp	1					
<i>Mikania</i> sp	1					
<i>Bidens bipinnata</i> L.	1					
<i>Malvastrum americanum</i> (L.) Torr.	1	1				
Família Poaceae	1					
Família Lamiaceae	1					
<i>Alternanthera brasiliana</i> (L.) Kuntze		1	1	1		
<i>Polygonum</i> sp		1				
<i>Verbena</i> sp		1				
<i>Salix eleagnos</i> Scop.		1				
Morfotipo 38_LapaVerm		1				

<i>Ludwigia octovalvis</i> (Jacq.) P.H.Raven	1			
<i>Mikania</i> sp	1			
Família Poaceae	1			
<i>Mimosa pigra</i> L.	1			
Morfotipo 42_LapaVerm	1			
<i>Hydrolea ovata</i> Nutt. ex Choisy	1			
Morfotipo 44_LapaVerm	1			
Pteridófita	1			
<i>Begonia cucullata</i> Willd.	1			
Morfotipo 14	1	1	1	
<i>Tibouchina</i> sp	1			
Família Asteraceae	1			
Família Asteraceae	1			
Morfotipo 4_LapaVerm	1			
Família Asteraceae	1		1	
<i>Melinis minutiflora</i> P. Beauv.	1			
<i>Ludwigia grandiflora</i> (Michx.) Greuter & Burdet		1	1	
Morfotipo 4_Lapinha		1		
<i>Sida rhombifolia</i> L.		1	1	1
Morfotipo 7_Lapinha		1	1	
Morfotipo 8_Lapinha		1		
Morfotipo 9_Lapinha		1	1	
Morfotipo 1_Lapinha		1		
Morfotipo 11_Lapinha		1	1	
Morfotipo 12_Lapinha		1	1	
<i>Sida cordifolia</i> L.		1		1
Morfotipo 15_Lapinha		1	1	
Morfotipo 16_Lapinha		1		
Morfotipo 17_Lapinha		1	1	
<i>Thalia geniculata</i> L.			1	
<i>Aischynomenia</i> sp			1	
Morfotipo 21_Lapinha			1	
Morfotipo 2_Lapinha			1	
Morfotipo 22_Lapinha			1	
Morfotipo 24_Lapinha			1	

Morfotipo 23_Lapinha	1	
Morfotipo 26_Lapinha	1	
Morfotipo 27_Lapinha	1	
<i>Alternanthera sessilis</i> (L.) R.Br. ex DC.	1	1
<i>Desmodium barbatum</i> (L.) Benth.		1
Família Poaceae		1
<i>Hyptis suaveolens</i> (L.) Poit		1
<i>Ocimum campechianum</i> Mill.		1
Morfotipo 12_VargemPed		1
<i>Stachytarpheta cayennensis</i> (Rich.) Vahl		1
<i>Tridax procumbens</i> L.		1
Família Poaceae		1
<i>Ricinus communis</i> L.		1
Família Leguminosae		1
