

Distribuição espacial da vegetação aquática em regiões estuarinas: aspectos ecológicos nos estuários de São Paulo (Brasil)

Laís Samira Correia Nunes^{1*}, Antonio Fernando Monteiro Camargo²

¹Docente do Programa de Pós-Graduação em Sustentabilidade de Ecossistemas Costeiros e Marinhos (PPG-ECOMAR), Mestrado em Ecologia, Universidade Santa Cecília (UNISANTA), Santos, SP, Brasil.

²Docente do Programa de Pós-Graduação em Aquicultura (CAUNESP), Universidade Estadual Paulista (UNESP), Jaboticabal, SP, Brasil; e do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Federal Rural do Semi-Árido (UFERSA), Mossoró, RN, Brasil.

*E-mail: laisnunes@unisanta.br

Resumo

Os estuários são ambientes de mistura de água doce e salgada pela ligação entre um rio e o oceano. Nestes ambientes aquáticos ocorrem gradientes ambientais, principalmente de salinidade e inundação. Estes fatores abióticos são limitantes para o crescimento da vegetação aquática e podem mediar a competição interespecífica. A vegetação aquática em regiões estuarinas compreende as macrófitas aquáticas, as quais desempenham importantes serviços ecossistêmicos. Os gradientes ambientais promovem padrões de distribuição espacial de espécies de macrófitas aquáticas ao longo dos estuários. No entanto, a importância de fatores abióticos e bióticos no gradiente ambiental para a zonação de macrófitas aquáticas pode variar de acordo com características dos ecossistemas e das espécies em questão. Os estuários do estado de São Paulo possuem diferentes características ambientais, devido à presença da Serra do Mar ao longo de todo o litoral e às suas planícies costeiras com larguras bastante variadas. Nestes estuários ocorrem diferentes comunidades de macrófitas aquáticas. Neste trabalho pretende-se abordar os fatores responsáveis pelo crescimento e padrões de distribuição espacial da vegetação aquática em regiões estuarinas, bem como compilar informações de estudos que relacionam as características dos estuários do estado de São Paulo e a comunidade de macrófitas aquáticas.

Palavras-chave: Macrófitas aquáticas; Zonação; Salinidade; Planície costeira.

Spatial distribution of aquatic vegetation in estuarine regions: ecological aspects in the estuaries of the São Paulo State (Brazil)

Abstract

Estuaries are environments with mixture of freshwater and saltwater through the connection between a river and the ocean. In these aquatic environments, environmental gradients occur, mainly gradients of salinity and flooding. These abiotic factors limit the growth of aquatic vegetation and may mediate interspecific competition. Aquatic vegetation in estuarine regions comprises aquatic macrophytes, which play an important role on ecosystem services. Environmental gradients promote spatial distribution patterns of aquatic macrophyte species along estuaries. However, the importance of abiotic and biotic factors in the environmental gradient for the zonation of aquatic macrophytes may vary according to the ecosystem characteristics and the species in question. The estuaries

of the São Paulo State have different environmental characteristics, due to the presence of the Serra do Mar along the entire coastline and its coastal plains with widely varying widths. Different communities of aquatic macrophytes occur in these estuaries. This work intends to address the factors responsible for the growth and spatial distribution patterns of aquatic vegetation in estuarine regions, as well as to compile information from studies that relate the characteristics of estuaries in the São Paulo State and their aquatic macrophyte communities.

Keywords: Aquatic macrophytes; Zonation; Salinity; Coastal plain.

INTRODUÇÃO

Os estuários são ambientes de mistura de água doce e salgada entre um rio e o oceano (WOLANSKI, 2007). Estes ambientes possuem elevada importância ecológica como áreas de reprodução, deslocamento, alimentação e crescimento de várias espécies marinhas e de água doce, e pela presença do manguezal em grande parte do litoral brasileiro, assim como por sua importância econômica e social (PINHEIRO et al., 2008; PINTO-COELHO & HAVENS, 2015). As zonas costeiras abrigam a maior parte das regiões metropolitanas e os estuários estão entre os ambientes mais impactados nos últimos dois séculos, devido a processos de urbanização, desmatamento, mudanças no uso e ocupação do solo, e outras atividades humanas como geração e despejo de efluentes domésticos e industriais, dragagens e construção de canais, tráfego náutico, etc. (OLIVEIRA et al., 2008; PINTO-COELHO & HAVENS, 2015). As regiões estuarinas também são sensíveis às mudanças climáticas que podem elevar o nível do mar e intrusão salina nas bacias costeiras. A construção de reservatórios e barragens e a captação de água doce nas bacias costeiras também tem levado à redução da entrada de sedimentos, a redução da vazão de água doce e consequente salinização dos estuários (PINTO-COELHO & HAVENS, 2015). Todos estes fatores podem alterar os processos ecológicos, a

distribuição de organismos aquáticos e a diversidade de espécies nestes ecossistemas (CHAPIN et al., 2000). Portanto, destaca-se a importância de estudos em ecologia de estuários e o conhecimento das dinâmicas e padrões que determinam a ocorrência e a distribuição de suas comunidades biológicas.

Os estuários apresentam gradientes ambientais em relação à elevação do terreno, velocidade de corrente, nível de água, concentração de nutrientes e salinidade (PENNINGS & CALLAWAY, 1992; RIBEIRO et al., 2011; CANCIAN, 2012). Estes gradientes ambientais ocorrem ao longo dos estuários regulares, aqueles com conexão permanente com o oceano. Na parte inferior dos estuários regulares as elevações são moderadas, os corpos de água mais largos e ocorre a deposição de sedimentos. Estes locais próximos à foz possuem maiores concentrações de nutrientes e estão sujeitos ao regime de marés, com forte influência da salinidade e da variação do nível de água. A parte superior dos estuários pode ter rios meândricos, com menor largura e, com menores concentrações de nutrientes e salinidade (RIBEIRO et al., 2011; CANCIAN, 2012). Esses gradientes ambientais nos estuários promovem gradientes de distribuição espacial da vegetação aquática devido à diversidade de habitats e heterogeneidade (BERTNESS, 1991).

A vegetação aquática em regiões estuarinas compreende as macrófitas

aquáticas que são plantas herbáceas que ocupam a região litorânea (margem). Macrófitas aquáticas são formas macroscópicas de vegetais aquáticos, incluindo macroalgas, briófitas, pteridófitas e angiospermas. Esses vegetais podem viver em lagos, represas, brejos, rios, ambientes de água salobra como estuários e ambientes de água salgada como baías e recifes de corais (TUNDISI & TUNDISI, 2008; THOMAZ & ESTEVES, 2011). As macrófitas aquáticas possuem grande diversidade filogenética e taxonômica sendo classificadas em formas de vida (grupos ecológicos ou tipos biológicos) que refletem sua adaptação ao meio aquático. As formas de vida de macrófitas aquáticas são: emergentes (plantas enraizadas no sedimento e com folhas emergindo acima da superfície da água), enraizadas com folhas flutuantes (plantas enraizadas no sedimento e com folhas flutuando na superfície da água), flutuantes livres (plantas que flutuam na superfície da água, mas possuem raízes submersas), submersas enraizadas (plantas enraizadas no sedimento e com estruturas vegetativas submersas) e submersas livres (plantas com estruturas vegetativas submersas, mas não enraizadas no sedimento) (CHAMBERS et al., 2008). As macrófitas podem ocorrer em agrupamentos adensados (bancos) da mesma espécie (bancos monoespecíficos) ou de espécies diferentes (bancos mistos). Em bancos mistos as formas de vida podem ocupar diferentes posições na margem devido às características do ambiente e às suas diferentes estratégias de sobrevivência (THOMAZ & ESTEVES, 2011).

A comunidade de macrófitas aquáticas tem papel fundamental na ciclagem de nutrientes, nas cadeias de herbivoria e detritivoria, além de proporcionar o aumento da complexidade estrutural de habitats, e

assim da diversidade biológica, fornecendo abrigo e local de reprodução e desenvolvimento para animais aquáticos e substrato para colonização do perífiton (SCREMIN-DIAS et al., 1999; THOMAZ & ESTEVES, 2011). Apesar de sua importância ecológica, em alguns casos as macrófitas aquáticas são consideradas um problema para a utilização dos recursos hídricos, devido à sua grande capacidade de dispersão, altas taxas de crescimento e alto potencial competitivo (THOMAZ, 2002). Assim, estes vegetais podem proliferar de maneira acentuada e indesejada em ambientes alterados pela ação antrópica, como em áreas eutrofizadas, e em locais diferentes da sua origem (MORMUL et al., 2010).

Em regiões tropicais, as planícies de marés, também chamadas de planícies intertidais ou áreas alagáveis nas margens dos estuários, são ocupadas pelas florestas de mangue (manguezal). Na borda destas florestas, formam-se estreitas faixas com deposição de sedimentos onde ocorrem franjas de vegetação herbácea (SCHAEFFER-NOVELLI et al., 1990). Estas franjas são formadas por bancos de macrófitas aquáticas (Figura 1), que atuam na redução da velocidade e turbulência da água, diminuindo a erosão da margem e facilitando a colonização de espécies de mangue. Em regiões costeiras subtropicais e temperadas, onde o manguezal não ocorre, as macrófitas aquáticas ocupam diferentes elevações em extensas planícies intertidais formando marismas e *salt marshes* (COSTA et al., 2003; GUO & PENNING, 2012). As macrófitas aquáticas desempenham importantes serviços ecossistêmicos nas regiões estuarinas, especialmente na retenção de sedimentos, acúmulo de matéria orgânica e produção primária (WIESKI et al., 2010).



Figura 1. Banco monoespecífico de *Spartina alterniflora* formando franjas na borda do manguezal no baixo estuário do rio Itanhaém, SP, Brasil.

O objetivo deste trabalho é abordar os fatores responsáveis pelo crescimento e padrões de distribuição espacial da vegetação aquática em regiões estuarinas, bem como compilar informações de estudos que relacionam as características dos estuários do estado de São Paulo e a comunidade de macrófitas aquáticas.

Fatores limitantes ao crescimento de macrófitas aquáticas em estuários

O crescimento e a ocorrência de macrófitas aquáticas nos ecossistemas aquáticos podem ser determinados pela interação entre fatores abióticos como temperatura, intensidade luminosa, disponibilidade de nutrientes (LACOU & FREEDMAN, 2006), sombreamento da margem (CANCIAN, 2012), tipo de sedimento, velocidade de corrente (BORNETTE & PUIJALON, 2011), inundação e declividade da margem

(PENNINGS & CALLAWAY, 1992). Além destes fatores, a salinidade, variação do nível de água e a concentração de nutrientes são importantes variáveis relacionadas ao regime de marés que influenciam a ocorrência de espécies e de formas de vida de macrófitas aquáticas em regiões estuarinas (BOCKELMANN et al., 2002).

Diferentes fatores abióticos afetam de forma distinta cada grupo ecológico devido às suas diferentes estratégias de sobrevivência (THOMAZ & ESTEVES, 2011). As macrófitas emergentes são influenciadas pela profundidade, características do sedimento e sombreamento na margem. As espécies flutuantes são limitadas pela velocidade de corrente e nutrientes da água; enquanto as submersas têm seu crescimento limitado principalmente pela turbidez e pela radiação luminosa subaquática (CAMARGO et al., 2003;

THOMAZ & ESTEVES, 2011). Nas regiões estuarinas tropicais, as macrófitas emergentes são as mais frequentes e abundantes, sendo normalmente a única forma de vida a ocupar as áreas de águas salgadas e salobras, devido à sua maior tolerância às variações de salinidade e do nível de água, provocadas pelo regime de marés. As macrófitas aquáticas flutuantes e submersas, em geral, ocupam áreas mais distantes da linha de costa das bacias costeiras tropicais, ou seja, ambientes com características de água doce acima do limite superior do estuário (NUNES, 2020).

A salinidade é um dos principais fatores abióticos limitantes ao crescimento da maioria das espécies de macrófitas aquáticas (HOULE, 2001), podendo causar toxicidade, estresse e redução no crescimento das plantas (ESTEVES & SUZUKI, 2008). As macrófitas aquáticas têm diferentes níveis de tolerância à salinidade. Aquelas capazes de tolerar elevados níveis de salinidade sem ter seu crescimento prejudicado são chamadas de *halófitas* (FLOWERS et al., 1977). As espécies halófitas, muitas vezes, apresentam mecanismos de secreção de sais (glândulas salinas) como estratégia para lidar com o estresse salino (ESTEVES & SUZUKI, 2008). Um exemplo de espécie halófita é a macrófita emergente *Spartina alterniflora* Loisel. (Poaceae) (nome popular: capim-do-mangue). Outras espécies não-halófitas são capazes de tolerar ambientes salobros (salinidade intermediária), mas apresentam maior crescimento em água doce, como é o caso das macrófitas emergentes *Crinum americanum* L. (Amaryllidaceae) (nome popular: açucena d'água) e *Schoenoplectus californicus* C. A. Mey (Cyperaceae) (nome popular: junco-gigante). Todas estas espécies citadas são abundantes e bastante frequentes nos estuários do

litoral central e sul do estado de São Paulo (NUNES, 2020).

A variação do nível de água interfere na capacidade de fixação e germinação de sementes, na propagação vegetativa, no estabelecimento e nas estratégias de crescimento de algumas espécies de macrófitas aquáticas (BALDWIN & MENDELSSOHN, 1998). A inundação pode excluir determinadas espécies em condições extremas, outras espécies podem apresentar ótimo crescimento em áreas com maiores inundações (BERTNESS, 1991; SILVESTRI et al., 2005), enquanto algumas espécies podem requerer uma variação constante do nível de água para sobrevivência (VOSS et al., 2013; SMITH & LEE, 2015). A variação do nível de água, provocada pelo regime de marés e seu fluxo de águas, pode ser importante para a dispersão dos propágulos (frutos, sementes e fragmentos vegetativos) das macrófitas aquáticas e consequente colonização de novas áreas ao longo dos estuários. O regime de marés é muitas vezes o único fator de conectividade entre diferentes bacias costeiras (conexão pelo oceano), podendo mediar a dispersão de propágulos de macrófitas halófitas entre diferentes estuários (DAEHLER & STRONG, 1996), o que não vai ocorrer para as espécies que não são tolerantes à salinidade.

Estudos que visam avaliar os fatores que influenciam o crescimento de macrófitas aquáticas são importantes para identificar as condições favoráveis ao seu desenvolvimento, auxiliando no conhecimento de sua ecologia para efetivas ações de manejo e conservação de espécies (CRAIN et al., 2004; ZANINE & SANTOS, 2004).

Salinidade e competição interespecífica

A competição interespecífica é considerada a interação biótica mais importante para a ocorrência da

vegetação aquática (KENKEL et al., 1991), pois afeta de forma negativa o crescimento e a sobrevivência de determinada espécie devido à exploração dos recursos do ambiente por uma segunda espécie (BEGON et al., 1996). Esta interação biótica pode levar a uma separação ecológica entre espécies com nichos ecológicos semelhantes e, ao mesmo tempo, provocar adaptações que facilitariam a coexistência de organismos em determinadas áreas ou comunidades (ODUM, 1988). Alguns trabalhos têm sido realizados para compreender o papel da competição interespecífica na distribuição das macrófitas em regiões estuarinas (PENNINGS; CALLAWAY, 1992; GUO & PENNINGS, 2012; NUNES & CAMARGO, 2018), porém estudos nestes ambientes costeiros ainda são escassos quando comparados com ambientes continentais de águas doces.

Em estuários, a competição interespecífica pode variar ao longo do gradiente de salinidade, dependendo da tolerância fisiológica de cada espécie (GREENWOOD; MACFARLANE, 2009). O efeito da salinidade pode se manifestar em níveis individuais, provocando distúrbios fisiológicos nos vegetais e afetando seu crescimento, e em nível de comunidade, mediando interações bióticas (KOZLOWSKI, 1997). A tolerância ao estresse salino pode variar entre espécies e até mesmo entre populações de uma mesma espécie (BLINDOW et al., 2003). Em muitos casos, tolerância à salinidade e habilidade competitiva podem ser inversamente relacionadas (LA PEYRE et al., 2001). Desta forma, em alguns casos, espécies mais competitivas, porém com restrições à salinidade, ocupariam áreas oligohalinas (água doce), enquanto espécies mais tolerantes ao sal e menos competitivas estariam presentes em áreas com maiores salinidades (CRAIN et al., 2004). Uma condição ecologicamente ótima para

uma espécie nem sempre coincide com o seu ótimo fisiológico (BARBOUR, 1978). Competidores com menor habilidade seriam levados a ocupar áreas onde encontram uma fuga de espécies altamente competitivas e, portanto, quando na ausência de competidores as halófitas seriam capazes de sobreviver ao longo de todo o gradiente de salinidade (BERTNESS et al., 1992; HELLQUIST & BLACK, 2004).

Mecanismos similares aos citados acima podem determinar a zonation de macrófitas em estuários (ENGELS & JENSEN, 2010) que também deram grande destaque para a influência da competição interespecífica. Desta forma, além dos fatores ambientais, a interação competitiva também seria um fator elencado como responsável pela distribuição de plantas aquáticas em regiões estuarinas (BARBOUR, 1978; CRAIN et al., 2004; ENGELS & JENSEN, 2010; GUO & PENNINGS, 2012). No entanto, estudos recentes no estuário do rio Itanhaém (litoral sul de São Paulo, sudeste do Brasil) indicam que a importância da salinidade na zonation de espécies em regiões estuarinas tropicais pode ser reduzida por outros fatores de estresse abiótico, como nutrientes (por exemplo, fósforo e sulfatos) (NUNES & CAMARGO, 2018).

Padrões de distribuição da vegetação aquática ao longo do gradiente ambiental estuarino

A distribuição espacial de macrófitas aquáticas em estuários ocorre formando um gradiente, com espécies adaptadas a maior salinidade na porção inferior (baixo estuário) e espécies menos tolerantes à salinidade na porção superior do estuário (alto estuário). Assim, ocorrem estreitas faixas de determinadas espécies nos extremos deste gradiente ambiental. Entre estes extremos ocorre sobreposição de nicho (RIBEIRO, 2009; PENNINGS &

CALLAWAY, 1992), com coexistência de espécies nas áreas de salinidade intermediária (médio estuário) (CRAIN et al., 2004). O gradiente de características abióticas é um determinante destes padrões de zonação da vegetação aquática em regiões estuarinas. No entanto, a competição interespecífica é um importante fator biótico que atua na distribuição de espécies (CRAIN et al., 2004; ENGELS & JENSEN, 2010; GUO & PENNINGS, 2012) e a sua importância pode variar ao longo do estuário (GREENWOOD & MACFARLANE, 2009).

A zonação de macrófitas em estuários tem sido explicada pela hipótese da competição-estresse (Competition-to-stress hypothesis). Esta hipótese considera que algumas espécies são excluídas do baixo estuário devido ao estresse abiótico (estresse salino) por sua não adaptação aos maiores valores de salinidade e de inundação, e que outras espécies são excluídas do alto estuário, em áreas de menor salinidade, devido à competição (CRAIN et al., 2004; ENGELS & JENSEN, 2010). Os estudos que embasaram a hipótese da competição-estresse foram desenvolvidos em estuários de médias e altas latitudes, especialmente no Hemisfério Norte, assim como a grande maioria dos trabalhos sobre ecologia de comunidades vegetais aquáticas em regiões estuarinas. Em estuários de médias e altas latitudes a precipitação média anual é bastante inferior a precipitação em estuários tropicais e subtropicais, por exemplo, 750 mm no Elbe Estuary (Alemanha) e 2500 mm no estuário do rio Itanhaém (Brasil) (ENGELS & JENSEN, 2010; NUNES & CAMARGO, 2018), característica climática que interfere no estresse salino destes ambientes costeiros (EYRE & BALLS, 1999).

Segundo Guo & Pennings (2012), para estuários tropicais e subtropicais, a hipótese da competição-estresse é uma simplificação de processos complexos e que múltiplos fatores podem atuar em conjunto para determinar a distribuição da vegetação aquática de acordo com as variações das características destes ambientes. De fato, a hipótese da competição-estresse não explicou a distribuição de espécies do estuário do rio Altamaha (Georgia, EUA) (GUO & PENNINGS, 2012). Estes autores encontraram que neste estuário de baixa latitude, múltiplos fatores e processos ecológicos são responsáveis pela distribuição das espécies de macrófitas aquáticas. Outros estudos também encontraram que o estresse abiótico e a competição interespecífica podem atuar também nos extremos contrários do gradiente, ou seja, respectivamente, em alto e baixo estuário (BOCKELMANN & NEUHAUS, 1999; NUNES & CAMARGO, 2018), como no caso do estuário do rio Itanhaém (NUNES & CAMARGO, 2018).

No estuário do rio Itanhaém, o capim-do-mangue e a açucena d'água (macrófitas emergentes) estão distribuídas ao longo de um gradiente de salinidade. O capim-do-mangue ocorre formando bancos monoespecíficos no baixo estuário (Fig. 2, A), ou seja, associada à água e sedimento com valores mais elevados de salinidade e próximos à vegetação de manguezal, sendo a espécie dominante nesta porção. A açucena d'água ocorre no alto estuário e forma bancos monoespecíficos em águas oligohalinas (Fig. 2, B), próximos à vegetação de restinga. No médio estuário estas duas espécies formam bancos mistos (NUNES & CAMARGO, 2018) (Fig. 2, C).

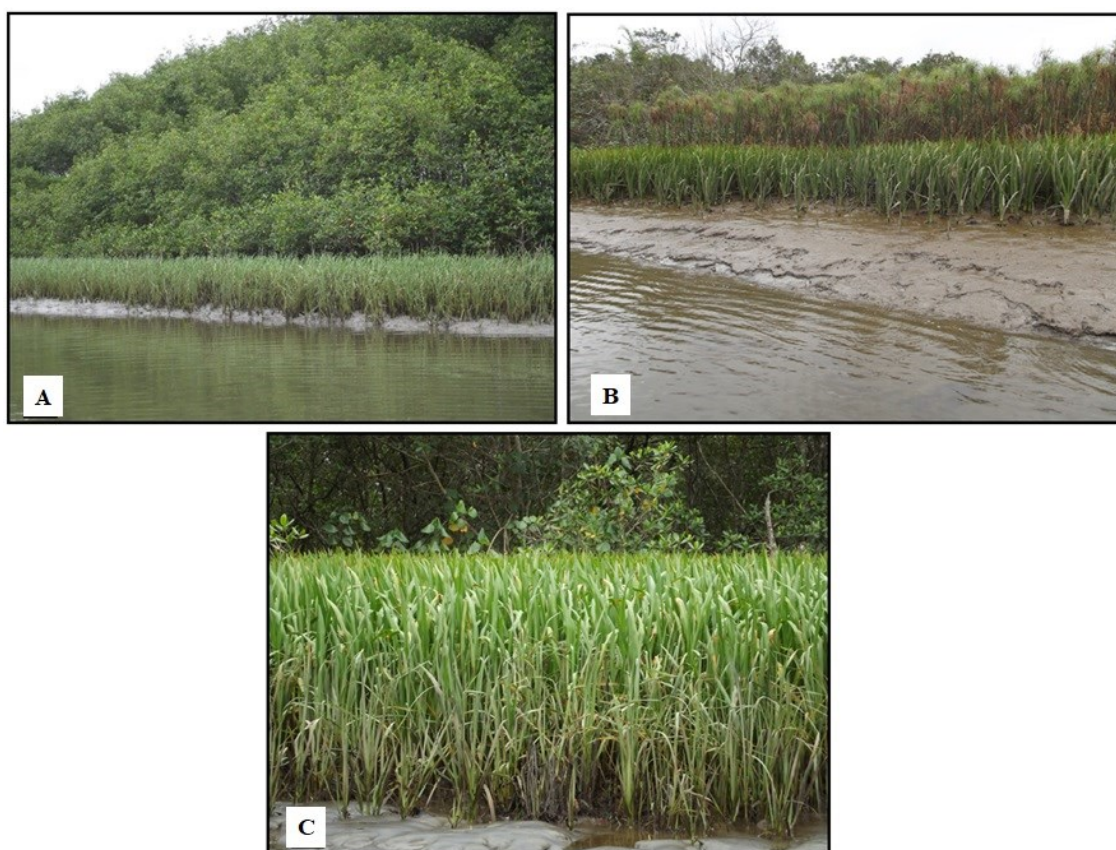


Figura 2. (A) Banco monoespecífico de *Spartina alterniflora* no baixo estuário; (B) Banco monoespecífico de *Cricum americanum* no alto estuário; e (C) Banco misto de *S. alterniflora* e *C. americanum* no médio estuário do rio Itanhaém, SP, Brasil. Imagens registradas em baixamar. Fonte: NUNES (2020).

Com base em um estudo experimental, Nunes & Camargo (2018) demonstraram que a hipótese da competição-estresse explica a distribuição do capim-do-mangue e da açucena d'água no estuário do rio Itanhaém, porém não como proposto por Crain et al. (2004) e Engels & Jensen (2010). Estes trabalhos sugeriram que a competição interespecífica pode atuar em áreas com menor salinidade (alto estuário) e o estresse abiótico pode atuar em áreas com maior salinidade (baixo estuário). A ausência do capim-do-mangue em alto estuário do rio Itanhaém, provavelmente se deve à menor disponibilidade de nutrientes (estresse abiótico) e que a ausência da açucena d'água em baixo estuário é resultado da competição com o capim-do-mangue (NUNES & CAMARGO, 2018). No alto estuário ocorrem menores

concentrações de nutrientes no sedimento, como nitrogênio e fósforo, assim como de sulfatos devido à menor influência de águas marinhas. Estas condições ambientais podem ser limitantes ao capim-do-mangue, espécie que pode requerer relativamente altas concentrações de enxofre e intermediárias de salinidade para seu crescimento (STRIBLING, 1997). A açucena d'água é uma espécie com certa tolerância à salinidade (RIBEIRO et al., 2011) assim, a competição interespecífica pode ser o fator responsável pela ausência da açucena d'água no baixo estuário do rio Itanhaém. No médio estuário, a elevada disponibilidade de nutrientes, provavelmente, promove um balanço entre tolerância à salinidade e competição interespecífica permitindo a

coexistência das espécies nos bancos mistos (NUNES & CAMARGO, 2018).

Estudos em campo têm indicado que este padrão de distribuição espacial de espécies de macrófitas aquáticas ocorre em estuários regulares fortemente influenciados por águas marinhas (regime de marés) por exemplo, nos estuários dos rios Guaratuba (Bertioga), Itapanhaú (Bertioga), Itanhaém e Guaraú (Peruipe), no litoral central e sul de São Paulo (NUNES et al., 2020; NUNES et al., 2021). No entanto, alguns estuários regulares podem apresentar pouca influência de águas marinhas devido às características das planícies costeiras, assim como os estuários irregulares (aqueles com apenas alguns períodos de conexão com o oceano) e as lagoas costeiras. Nestes casos, macrófitas halófitas podem estar ausentes e o padrão de distribuição formando um gradiente de espécies nem sempre é observado, uma vez que nestes ambientes podem predominar características de águas doces (MIRANDA et al., 2012). No estuário irregular do rio Massaguaçu (litoral norte de São Paulo) a açucena d'água forma um gradiente de distribuição longitudinal com *Typha domingensis* Pers. (Cyperaceae) (nome popular: taboa) e *Eleocharis interstincta* (Vahl) Roem & Schul (Cyperaceae) (nome popular: eleocharis cotonete), e a ocorrência do capim-do-mangue não foi registrada (RIBEIRO et al., 2011). Diferentes espécies ocorrem em outros estuários regulares do litoral norte paulista (NUNES et al., 2019), em que outros fatores ambientais, como os ciclos de alagamentos, podem mediar a competição interespecífica e determinar a distribuição espacial da vegetação aquática (RIBEIRO, 2009).

Os estuários do estado de São Paulo e as comunidades de macrófitas aquáticas

No litoral paulista, os estuários ocupam as planícies costeiras, áreas delimitadas entre o oceano e a Serra do Mar (cadeia de montanhas e escarpas). Estas planícies costeiras apresentam extensões bastante variadas. Na região norte do litoral, a Serra do Mar atinge a linha de costa formando enseadas com planícies estreitas e de pequeno porte. Na região sul, a Serra do Mar se distancia da linha de costa formando extensas planícies costeiras e cordões litorâneos (IPT, 1981; TESSLER et al., 2006). A largura da planície costeira, ou seja, a distância entre a linha de costa e a Serra do Mar, influencia sua topografia e elevação, promovendo diferenças nas características limnológicas, morfométricas e hidrológicas dos ecossistemas aquáticos localizados nesta região (TESSLER et al., 2006). Desta forma, as bacias costeiras de São Paulo possuem características únicas (SOUZA & CUNHA, 2011), além de serem geograficamente isoladas entre si, uma vez que apresentam suas cabeceiras em elevadas altitudes na Serra do Mar e são drenadas diretamente para o mar (ALMEIDA & CARNEIRO, 1998).

Os estuários do litoral central e sul estão localizados em planícies costeiras extensas e com menores inclinações e por isso, apresentam marcados gradientes longitudinais de salinidade (salinidade do sedimento entre 20 e 0 ppt). No entanto, os estuários do litoral norte paulista, como por exemplo os estuários dos rios Ubatumirim, Puruba, Itamambuca (Ubatuba) e Una (São Sebastião), localizam-se em planícies costeiras estreitas e mais inclinadas com pouca influência de águas marinhas (salinidade do sedimento entre 2 e 0 ppt). As diferenças de influência de águas marinhas nos estuários também estão indiretamente relacionadas às variações em seus aspectos hidrológicos, como por exemplo, direção do fluxo de água, inversão periódica do fluxo de água

(fluxos invertidos em baixamar e preamar), amplitude de variação do nível de água, velocidade de corrente (TESSLER et al., 2006); e limnológicos, como a presença de sulfetos e fosfatos vindos do mar (HOWARTH, 1984; BENITES-NELSON, 2000). Todas estas características ambientais dos rios costeiros evidenciam a complexidade das interações entre os conjuntos de variáveis limnológicas, hidrológicas e morfométricas, e influenciam a vegetação aquática existente e o gradiente de distribuição de espécies ao longo das regiões estuarinas de São Paulo (NUNES, 2020).

Além das diferenças em relação ao gradiente de salinidade, os estuários do litoral paulista possuem diferentes níveis de heterogeneidade ambiental, com base em características limnológicas (variáveis da água e sedimento) e do canal (declividade da margem, largura do canal, e distâncias da foz e da linha de costa). A heterogeneidade ambiental, neste caso, é definida como a variabilidade das características dos ambientes aquáticos no espaço (ao longo do rio) (LI & REYNOLDS, 1995). Os estuários do litoral central e sul possuem grande heterogeneidade ambiental (até 5 vezes maior) comparados aos estuários do litoral norte, pois estes últimos estão em bacias costeiras menores e com menor variação das suas características ambientais (NUNES & CAMARGO, 2020). A heterogeneidade ambiental tem sido apontada como um dos principais fatores que explica a diversidade e composição de comunidades aquáticas (REYNOLDS et al. 1997). De fato, Nunes et al. (2020) observaram que a heterogeneidade ambiental explicou a composição de espécies de macrófitas aquáticas nos estuários de São Paulo. As diferenças de características entre estes estuários fazem com que nestes ambientes ocorram diferentes pools de espécies de macrófitas aquáticas com

comunidades praticamente distintas entre si (NUNES et al., 2019; NUNES et al., 2021). Este é um importante resultado, visto que as macrófitas aquáticas tendem a apresentar ampla distribuição (SANTAMARÍA, 2002).

Apesar das bacias costeiras de São Paulo serem geograficamente distantes entre si em uma escala de até centenas de quilômetros, a distância geográfica pouco explicou a variação da composição de espécies de macrófitas aquáticas entre os estuários (NUNES et al., 2021). Estes resultados são contrários àqueles encontrados em outros estudos com esta mesma abordagem (HEEGARD, 2004; CAPERS et al., 2010). A pouca explicação da distância geográfica para a composição das comunidades pode indicar pequena limitação da dispersão de espécies (CAPERS et al., 2010), mesmo com o isolamento das bacias hidrográficas e a presença da Serra do Mar. Embora a dispersão de espécies de macrófitas ocorra principalmente por ramos e estolões através do fluxo de água, esta também pode ocorrer por sementes e propágulos que são transportadas por animais terrestres e aves aquáticas migratórias (VIVIAN-SMITH & STILES, 1994).

Quanto aos padrões de diversidade de espécies, diferentemente das hipóteses gerais em ecologia (RICKLEFS, 1977; STEIN et al., 2014) e do observado em outros estudos sobre macrófitas aquáticas (ROLON et al., 2008; SHI et al., 2010; ALAHUHTA et al., 2017), Nunes et al. (2020) observaram que a heterogeneidade ambiental não explicou a riqueza de espécies de macrófitas nos estuários de São Paulo. São esperadas maiores riquezas de espécies em ambientes com grande variabilidade em suas características (MACARTHUR & MACARTHUR, 1961), o que não ocorreu nos estuários paulistas. Por exemplo, o estuário do Rio Itamambuca

(litoral norte), que possui a menor heterogeneidade ambiental observada, apresentou maior riqueza de espécies (13 espécies) em relação ao estuário do Rio Guaraú (litoral sul) (3 espécies), que é cerca de 4 vezes mais heterogêneo que o anterior. No entanto, a heterogeneidade ambiental influenciou positivamente a riqueza de formas de vida de macrófitas aquáticas nos estuários de São Paulo, devido à maior diversidade de habitats em estuários mais heterogêneos. Ou seja, em estuários com maior variabilidade das características ambientais, como por exemplo, nos estuários do rio Itapanhaú e do rio Itanhaém (litoral central e sul, respectivamente) maior número de formas de vida de macrófitas aquáticas foram encontradas (NUNES et al., 2020).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

As hipóteses gerais em ecologia para explicar os padrões de distribuição espacial da vegetação aquática em regiões estuarinas não são totalmente corroboradas em estuários tropicais. Os estudos nos estuários de São Paulo revelam que estuários tropicais, provavelmente, são mais complexos ecologicamente do que estuários de regiões temperadas. Como estudos sobre macrófitas aquáticas em estuários tropicais são muito escassos, os resultados dos estudos em São Paulo revelam uma realidade diferente do que está estabelecido com base em ambientes temperados.

As bacias costeiras do estado de São Paulo possuem características variadas, promovendo grande diversidade de características ambientais; portanto, a conservação das características locais de cada região estuarina é importante para a manutenção da diversidade regional da comunidade de macrófitas aquáticas.

As interações ecológicas e a distribuição espacial de macrófitas aquáticas podem ser influenciadas e alteradas por modificações nas características ambientais (HENRY-SILVA & CAMARGO, 2005), por exemplo, devido à eutrofização e salinização dos ecossistemas aquáticos. Assim, compreender como estas plantas se distribuem ao longo de gradientes ambientais e a estrutura dessas comunidades vegetais é importante para entender como os ecossistemas aquáticos irão responder aos impactos ambientais (KENKEL et al., 1991; CAMARGO et al., 2003; CRAIN et al., 2004; ZANINE & SANTOS, 2004). Desta forma, nós finalizamos destacando a importância de estudos ecológicos em regiões estuarinas visando a geração de conhecimento sobre sua ecologia e informações sobre a ocorrência e distribuição de espécies e composição de comunidades. O conhecimento gerado permitirá embasar os planos de ação e gestão de gerenciamento costeiro, o monitoramento da biodiversidade e da qualidade ecológica, o manejo de espécies e a conservação e restauração destes ecossistemas.

REFERÊNCIAS

- ALAHUHTA, J.; KOSTEN, S.; AKASAKA, M.; AUDERSET, D. AZZELLA; M. M., ..., HEINO, J. Global variation in the beta diversity of lake macrophytes is driven by environmental heterogeneity rather than latitude. **Journal of Biogeography**, v. 44, p. 1758–1769, 2017.
- ALMEIDA, F. F. M.; CARNEIRO, C. D. R. Origem e evolução da Serra do Mar. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 28, n. 2, p. 135–150, 1998.

- BALDWIN, A. H.; MENDELSSOHN, I. H. Effects of salinity and water level on coastal marshes an experimental test of disturbance as a catalyst for a vegetation change. **Aquatic Botany**, v. 61, n. 255-268, 1998.
- BARBOUR, M. G. The effect of competition and salinity at growth of a salt marsh species. **Oecologia**, v. 37, p. 93-99, 1978.
- BEGON, M.; TOWSEND, C. R.; HARPER, J. L. Ecology: from individuals to ecosystems. Blackwell Publishing, 2006.
- BENITES-NELSON, C.R. The biogeochemical cycling of phosphorus in marine systems. **Earth-Science Reviews**, v. 51, p. 109–135, 2000.
- BERTNESS, M. D. Interspecific interactions among high marsh perennials in a New England salt marsh. **Ecology**, v. 72, n. 1, p. 125–137, 1991.
- BLINDOW, I.; DIETRICH, J.; MÖLLMANN, N.; SCHLBERT, E. H. Growth, photosynthesis and fertility of *Chara aspera* under different light and salinity conditions. **Aquatic Botany**, v. 74, p. 213-234, 2003.
- BOCKELMANN, A. C.; NEUHAUS, R. Competitive exclusion of *Elymus athericus* from a high stress habitat in a European salt marsh. **Journal of Ecology**, v. 76, p. 503–513, 2002.
- BORNETTE, G.; PUIJALON, S. Response of aquatic plants to abiotic factors: a review. **Aquatic Science**, v. 74, p. 1-14, 2011.
- 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. (Ed). **Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas**. Maringá, Paraná: Ed. EDUEM, 294 p., 2003.
- CANCIAN, L. F. **Modelagem de distribuição geográfica potencial de macrófitas aquáticas em bacias hidrográficas**. Tese de doutorado. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal) - Instituto de Biociências - Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2012, 90 p.
- CAPERS, R. S.; SELSKY, R.; BUGBEE, G. J. The relative importance of local conditions and regional processes in structuring aquatic plant communities. **Freshwater Biology**, v. 55, p. 952–966, 2009.
- CHAMBERS, P. A.; LACOUL, P. A.; MURPHY, K. J.; THOMAZ, S. M. Global diversity of aquatic macrophytes in freshwater. **Hydrobiologia**, v. 595, p. 9–26, 2008.
- CHAPIN, F. S.; ZAVALA, E. S.; EVINER, V. T.; NAYLOR, R. L.; VITOUSEK, P. M.; REYNOLDS, H. L.; HOOPER, D. U.; LAVOREL, S.; SALAI, O. E.; HOBIE, S. E.; MACK, M.C.; DÍAZ, S. Consequences of change biodiversity. **Nature**, v. 405, p. 234-42, 2000.
- COSTA, C. S. B.; MARANGONI, J. C.; AZEVEDO, A. M. Plant zonation in irregularly flooded salt marshes: relative importance of stress tolerance and biological interactions. **Journal of Ecology**, v. 91, p. 951–965, 2003.
- CRAIN, C. M.; SILLIMAN, B. R.; BERTNESS, S. L.; BERTNESS, M.D. Physical and biotic drivers of plant distribution across estuarine salinity gradients. **Ecology**, v. 85, p. 2539–2549, 2004.
- DAEHLER, C. C.; STRONG, D. R. Status, prediction and prevention of introduced cordgrass *Spartina* spp. Invasions in Pacific estuaries, USA.

Biological Conservation, v. 78, p. 51–58, 1996.

ENGELS, J. G.; JENSEN, K. Role of biotic interactions and physical factors in determining the distribution of marsh species along an estuarine salinity gradient. **Oikos**, v. 119, p. 679–685, 2010.

ESTEVEZ, B. S.; SUZUKI, M. S. Efeito da salinidade sobre as plantas. **Oecologia Brasiliensis**, v. 12, p. 662–679, 2008.

EYRE, D.; BALLS, P. A comparative study of nutrient behavior along the gradient of tropical and temperate estuaries. **Estuaries**, v. 22, p. 313–326, 1999.

Flowers 1977

GREENWOOD, M. E.; MACFARLANE, G. R. Effects of salinity on competitive interactions between two *Juncus* species. **Aquatic Botany**, v. 90, p. 23–29, 2009.

GUO, H.; PENNING, S. C. Mechanisms mediating plant distributions across estuarine landscapes in a lowlatitude tidal estuary. **Ecology**, v. 93, p. 90–100, 2012.

HEEGARD, E. Trends in aquatic macrophyte species turnover in Northern Ireland – which factors determine the spatial distribution of local species turnover? **Global Ecology and Biogeography**, v.13, p. 397–408, 2004.

HELLQUIST, C. E.; BLACK, R. A. The influence of intertidal zone and native vegetation on the survival and growth of *Spartina anglica* in Northern Puget Sound, WA, USA. In: AYRES, D.R.; KERR, D. W.; ERICSON, S. D.; PEGGY, R. O. (Eds.) Proceedings of the Third International Conference on Invasive *Spartina*, San Francisco, CA, 2004.

HOULE, G.; MOREL, L.; REYBOLDS, C. E.; SIEGEL, J. The effect of salinity on different development stages of an endemic annual plant, *Aster laurentianus* (Asteraceae). **American Journal of Botany**, v. 88, p. 62–67, 2001.

HOWARTH, R. W. The ecological significance of sulfur in the energy dynamics of salt marsh and coastal marine sediments. **Biogeochemistry**, v. 1, p. 5–27. 1984.

INSTITUTO DE PESQUISAS TECNOLÓGICAS - IPT. **Mapa Geomorfológico do Estado de São Paulo**. São Paulo: IPT, 1981, 94 p.

KENKEL, N. C.; MCILRAITH, A. L.; BURCHILL, C. A., JONES, G. Competition and the response of three plant species to a salinity gradient. **Canadian Journal of Botany**, v. 69, p. 2497–2502, 1991.

KOZLOWSKI, T. T. Responses of woody plants to flooding and salinity. **Tree physiology Monograph**, v. 1, p. 1–29, 1997.

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

LA PEYRE, M. K. G.; GRACE, J. B.; HAHN, E.; MENDELSSOHN, I. A. The importance of competition in regulating plant species abundance along a salinity gradient. **Ecology**, v. 82, n. 1, p. 62–69, 2001.

LI, H; REYNOLDS, J. F. On definition and quantification of heterogeneity. **Oikos**, v. 73, n. 2, p. 280–284, 1995.

MACARTHUR, R.; MACARTHUR, J. W. On bird species diversity. **Ecology**, v. 42, p. 594–598, 1961.

MORMUL, R. P.; MICHELAN, T. S.; THOMAZ, S. M. Espécies exóticas e

invasoras no Brasil: a grande preocupação com macrófitas aquáticas. **Boletim da Associação Brasileira de Limnologia**, v. 39, n. 1, p. 1-3, 2010.

NUNES, L. S. C. **Ecologia de macrófitas aquáticas em rios costeiros de São Paulo: diversidade, competição interespecífica e distribuição espacial em gradientes ambientais**. Tese de doutorado. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal) - Instituto de Biociências - Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2020, 189 p.

NUNES, L. S. C.; CAMARGO, A. F. M. Do interspecific competition and salinity explain plant zonation in a tropical estuary? **Hydrobiologia**, v. 812, p. 67–77, 2018.

NUNES, L. S. C., UMETSU, C. A.; CAMARGO, A. F. M. Environmental heterogeneity drives life-form richness and species composition but not species richness of aquatic macrophytes in tropical coastal rivers. **Freshwater Biology**, v. 65, p. 1894–1905, 2020.

NUNES, L. S. C.; UMETSU, C. A.; RODRIGUES, M. E. F.; POTT, V. J.; CAMARGO, A. F. M. Inventory of aquatic macrophyte species in coastal rivers of the São Paulo State, Brazil. **Oecologia Australis**, v. 23, n. 4, p. 829–845, 2019.

NUNES, L. S. C.; SAITO, V. S.; CAMARGO, A. F. M. Local and regional drivers of macrophyte beta diversity in tropical coastal rivers. **Freshwater Science**, v. 40, n. 1, p. 138–150, 2021.

ODUM, W. E. Comparative ecology of tidal freshwater and salt marshes. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 19, p. 147–176, 1988.

OLIVEIRA, A. J. F.; PINHEIRO, M. A. A.; FONTES, R. F. C. **Panorama ambiental da Baixada Santista**. São Paulo: Páginas & Letras, 2008. Capítulo 2, p. 7–26.

PINHEIRO, M. A. A.; COSTA, T. M.; GADIG, O. B. F.; BUCKMANN, F. S. C. Os ecossistemas costeiros e sua biodiversidade na Baixada Santista. In: OLIVEIRA, A. J. F.; PINHEIRO, M. A. A.; FONTES, R. F. C. (Org.) 2008. **Panorama ambiental da Baixada Santista**. Páginas & Letras: São Paulo, 1ª edição. 127p.

PINTO-COELHO, R. M.; HAVENS, K. **Crise nas Águas: Educação, ciência e governança, juntas, evitando conflitos gerados por escassez e perda da qualidade das águas**. 1ª edição. Belo Horizonte, 2015, 162 p.

REYNOLDS, H. L., HUNGATE, B. A., CHAPIN, F. S., & D'ANTONIO, C. M. Soil heterogeneity and plant competition in an annual grassland. **Ecology**, v. 78, p. 2076–2090, 2007.

RIBEIRO, J. P. N.; TAKAO, L. K.; MATSUMOTO, R. S.; URBANETZ, C.; LIMA, M. I. S. Plantae, aquatic, amphibian and marginal species, Massaguaçu River Estuary, Caraguatatuba, São Paulo, Brazil. **Check List**, v. 7, p. 133–138, 2011.

RICKLEFS, R. E. Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. **The American Naturalist**, v. 111, p. 376–381, 1977.

ROLON, A. S.; LACERDA, T.; MALTCHIK, L.; GUADAGNIN, D. L. Influence of area, habitat and water chemistry on richness and composition of macrophyte assemblages in Southern Brazilian wetlands. **Journal of Vegetation Science**, v. 19, p. 221–228, 2008.

- SANTAMARÍA, L. Why are most aquatic plants widely distributed? Dispersal, clonal growth and small-scale heterogeneity in a stressful environment. **Acta Oecologica**, v. 23, p. 137–154, 2002.
- SCHAEFFER-NOVELLI, Y.; CINTRÓN-MOLERO, G.; ADAIME, R. R.; CAMARGO, T. M. Variability of mangrove ecosystems along the Brazilian Coast. **Estuaries**, v. 13, n. 2, p. 204–218, 1990.
- SCREMIN-DIAS, E; POTT, J. V.; HORA R. C.; SOUZA, P.R. **Nos jardins submersos da Bodoquena: guia para identificação de plantas aquáticas de Bonito e região**. Ed. UFMS, 1999, 160 p.
- SHI, J.; MA, K.; WANG, J.; ZHAO, J.; HE, K. Vascular plant species richness on wetland remnants is determined by both area and habitat heterogeneity. **Biodiversity and Conservation**, v. 19, p. 1279–1295, 2010.
- SOUZA, T. A.; CUNHA, C. M. L. O litoral sul do estado de São Paulo: uma proposta de compartimentação geomorfológica. **Caminhos de Geografia**, v. 12, p. 107–123, 2011.
- STEIN, A.; GERSTNER, K.; KREFT, H. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. **Ecology Letters**, v. 17, p. 866–880, 2014.
- TESSLER, M. G.; GOYA, S. C.; YOSHIKAWA, P. S.; HURTADO, S. N. Erosão de progradação do litoral brasileiro: São Paulo. In: Ministério do Meio Ambiente. **Erosão de progradação do litoral brasileiro**. Brasília: MMA, 2006, p. 297–243.
- THOMAZ, S. M.; ESTEVES, F.A. **Comunidade de macrófitas aquáticas**. In: ESTEVES, F. A. (Ed.) **Fundamentos de Limnologia**. 3. ed. Rio de Janeiro: Interciência – FINEP, 2011.
- SMITH, R. S.; SHIEL, R. S.; MILLWARD, D.; CORKHILL, P.; SANDERSON, R. A. Soil seed banks and the effects of meadow management on vegetation change in a 10-year meadow field trial. **Journal of Applied Ecology**, v. 39, n. 2, p. 279–293, 2002.
- THOMAZ, S.M. Fatores ecológicos associados à colonização e ao desenvolvimento de macrófitas aquáticas e desafios de manejo. **Planta Daninha**, v. 20, p. 21–33, 2002.
- TUNDISI, J. G; TUNDISI, T. M. **Estuários e lagoas costeiras**. In: TUNDISI, J. G; TUNDISI, T. M. **Limnologia**. São Paulo: Oficina de Textos, 2008, p. 381–416.
- VIVIAN-SMITH, G.; STILES, E. W. Dispersal of salt marsh seeds on the feet and feathers of waterfowl. **Wetlands**, v. 14, p. 316–319, 1994.
- VOSS, C. M.; CHRISTIAN, R. R.; MORRIS, J. T. Marsh macrophyte responses to inundation anticipate impacts of sea-level rise and indicate ongoing drowning of North Carolina marshes. **Marine Biology**, v. 160, p. 181–194, 2013.
- WIESKI, K.; GUO, H.; CRAFT, C. B.; PENNING, S. C. Ecosystem functions of tidal fresh, brackish and salt marshes on the Georgia coast. **Estuaries and Coasts**, v. 33, p. 161–169, 2010.
- WOLANSKI, E. **Estuarine ecohydrology**. Amsterdam: Elsevier, 2007, 168 p.