Universidade Federal do Rio Grande
Instituto de Ciências Biológicas
Pós-graduação em Biologia de
Ambientes Aquáticos Continentais

Estrutura e Composição Florística de comunidades de Macrófitas Aquáticas em Banhados dominados por *Cyperus byssaceus* Pereira-Silva no Pampa Sul-brasileiro

Luísa da Costa

Orientadora: Profa. Dra. Sônia Marisa Hefler

Coorientadora: Profa. Dra. Ana Silvia Rolon

Rio Grande

2026

Universidade Federal do Rio Grande
Instituto de Ciências Biológicas
Pós-graduação em Biologia de Ambientes Aquáticos Continentais

Estrutura e Composição Florística de comunidades de Macrófitas Aquáticas em Banhados dominados por *Cyperus byssaceus* Pereira-Silva no Pampa Sul-brasileiro

Aluno: Luísa da Costa
Orientadora: Profa. Dra. Sônia Marisa Hefler
Coorientadora: Profa. Dra. Ana Silvia Rolon

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia de Ambientes Aquáticos Continentais como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Biologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

Rio Grande
2026

Ficha Catalográfica

C836e Costa,

Estrutura e composição florística de comunidades de macrófitas aquáticas em banhados dominados por Cyperus byssaceus Pereira-Silva no pampa sul brasileiro / Luísa da Costa – Rio Grande -RS, 2026.

64 f. : il.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Rio Grande – FURG, Programa de Pós-Graduação em Biologia de Ambientes Aquáticos Continentais, Rio Grande/RS, 2026.

Orientador: D.ra Sônia Marisa Hefler

Coorientador: D.ra Ana Silvia Rolon

1. Áreas úmidas. 2. Fitossociologia. 3.Planície costeira. 4. Plantas aquáticas I. Hefler, Sônia Marisa .II. Rolon, Ana Silvia III.Título.

CDU: 582.29:551.49(81)(816.5)

Catalogação na Fonte: Bibliotecária responsável: Rita Moraes CRB10/2506

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE-FURG
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA DE AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS - PPGBAC
Av. Itália s/n – Rio Grande/RS, Brasil. 96203-900 fone/fax: 53-3233.6848
e-mail: pgbac@furg.br
https://ppgbac.furg.br

-++++++++++++++++++ATA DE DEFESA DE DISSERTAÇÃO DE MESTRADO EM BIOLOGIA DE AMBIENTESAQUÁTICOS CONTINENTAIS – Nº 001/2026

Às 09:20 hs (nove horas e vinte minutos) do dia 03 (três) do mês de fevereiro de 2026 (dois mil e vinte e seis), no Laboratório de Bioinformática do ICB e via Webconferência (https://conferenciaweb.rnp.br/sala/bioinformatica-icb-furg), reuniram-se docentes, discentes e comunidade em geral, para a Defesa Pública da Dissertação de Mestrado da acadêmica Luísa da Costa. A Dissertação intitulada **"Estrutura e Composição Florística de comunidades de Macrófitas Aquáticas em Banhados dominados por *Cyperus byssaceus*, Pampa, Sul do Brasil."** foi avaliada pela Banca Examinadora composta pela Profa. Dra. Sônia Marisa Hefler (Orientadora e Presidente da banca); Prof. Dr. Mikael Luiz Morales Pereira (FURG) e Drª. Ana Boeira Porto (UFRGS). Após a defesa e arguição pública, a Banca Examinadora reuniu-se, para deliberação final, e considerou a acadêmica ***Aprovada*.** Desta forma, a acadêmica concluiu mais uma das etapas necessárias para a obtenção do grau de **MESTRE EM BIOLOGIA DE AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS**. Nada mais havendo a tratar, às 12h (Doze horas) foi lavrada a presente ata, que lida e aprovada, foi assinada pelos membros da Banca Examinadora, pela Acadêmica e pela Coordenadora do Curso.

gov.br Documento assinado digitalmente
SONIA MARISA HEFLER
Data: 03/02/2026 15:01:40-0300
Verifique em https://validar.iti.gov.br

Profa. Dra. Sônia Marisa Hefler

gov.br Documento assinado digitalmente
MIKAEL LUIZ MORALES PEREIRA
Data: 03/02/2026 15:15:21-0300
Verifique em https://validar.iti.gov.br

Prof. Dr. Mikael Luiz Morales Pereira

gov.br Documento assinado digitalmente
ANA BOEIRA PORTO
Data: 03/02/2026 16:01:10-0300
Verifique em https://validar.iti.gov.br

Drª. Ana Boeira Porto

gov.br Documento assinado digitalmente
LUISA DA COSTA
Data: 04/02/2026 08:16:38-0300
Verifique em https://validar.iti.gov.br

Luísa da Costa

gov.br Documento assinado digitalmente
CAMILA DE MARTINEZ GASPAR MARTINS
Data: 06/02/2026 21:51:55-0300
Verifique em https://validar.iti.gov.br

Profa. Dra. Camila de Martinez Gaspar Martins
Coordenadora do PPGBAC

AGRADECIMENTOS

À minha mãe e exemplo de vida, Regina Costa de Freitas, por me ensinar a não desistir e por me mostrar a força inabalável que uma mulher pode ter. Agradeço por ter acreditado em mim em cada passo, fazendo o possível e o impossível para que eu concluísse minha graduação e incentivando todos os meus sonhos. Obrigada por ser meu solo firme e minha maior rede de apoio.

Ao meu irmão, Cléo, meu maior parceiro, melhor amigo e alma gêmea. Agradeço por estar sempre presente, dividindo comigo as angústias e as alegrias desta jornada. Ter você ao meu lado é ter a certeza de que nunca estou sozinha. Tua amizade é o presente mais bonito que a vida me deu.

À minha família, que me apresentou à natureza e me ensinou que somos parte intrínseca dela. Obrigada por me incentivarem a seguir meus objetivos e por serem o alicerce que me permitiu chegar até aqui.

À Janaína e ao Daniel, meus fiéis escudeiros que estiveram ao meu lado em todas as fases desta jornada. Agradeço por todo o suporte, pelo acolhimento nos dias difíceis e pelas risadas compartilhadas pelos corredores, que tornaram o peso do mestrado muito mais leve.

Aos meus amigos, Camila, Pablo, Mateus, Gabriel, Isabella e Diuli, por caminharem comigo compartilhando ideias, sonhos e a paixão pela biologia. Agradeço por cada conversa e por tornarem meus dias mais felizes.

Aos amigos do PPG, que me deram o apoio necessário para permanecer no programa quando achei que não daria conta. Agradeço por me incentivarem a não desistir e por tornarem o ambiente acadêmico um lugar de acolhimento.

À Laís e ao Felipe, por escolherem dividir a casa e o dia a dia comigo em Rio Grande. Obrigada pelo suporte em todos os momentos e por transformarem nossa casa em um refúgio de segurança e alegria (e um pouco de caos, mas o caos que a gente ama).

À minha querida orientadora, Profa. Dra. Sônia Marisa Hefler, por toda a paciência, carinho e acolhimento. Sua presença foi essencial para minha permanência e conclusão deste trabalho. Agradeço por me guiar com tanta dedicação e por ser uma inspiração pessoal e profissional.

À minha coorientadora, Profa. Dra. Ana Silvia Rolon, por partilhar seu conhecimento e por toda a ajuda com as análises estatísticas. Suas contribuições e sugestões foram fundamentais para que este trabalho ganhasse forma.

À Professora Doutora Tanise Sausen, pela colaboração valiosa e por todo o suporte no desenvolvimento desta pesquisa.

Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PPGBAC) e aos seus professores, pela formação intelectual e pelo suporte. Aos técnicos e trabalhadores da instituição, que com seu esforço diário mantêm a universidade funcionando e possibilitam a nossa formação.

À Universidade Federal do Rio Grande (FURG) e ao Instituto de Ciências Biológicas, por serem o cenário de tantos aprendizados e por oferecerem uma educação pública de qualidade.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de mestrado, que me permitiu mergulhar no mundo fantástico das plantas e suas interações ecológicas.

RESUMO

As áreas úmidas subtropicais do bioma Pampa são ecossistemas de elevada biodiversidade, cuja estruturação é regida por gradientes ambientais e interações bióticas. Entre estas interações, a dominância de macrófitas pode atuar como um filtro determinante para a diversidade local. O presente estudo analisou a influência da dominância de *Cyperus byssaceus* Pereira-Silva na organização e riqueza de comunidades de macrófitas em três áreas úmidas no sul do Brasil (Site 1: B25; Site 2: Via 9; Site 3: Pontal da Barra). Foram amostradas 75 parcelas para o levantamento da vegetação e coletadas 45 amostras de solo para avaliação do banco de propágulos via método de emergência de plântulas. Os resultados indicaram que a riqueza e a composição variaram significativamente entre os sítios (S_{obs}total = 39 espécies), sendo o Site 1 o mais diverso (22 espécies). A espécie fundação *C. byssaceus* exerceu forte controle sobre a estrutura da comunidade; parcelas com maior biomassa da espécie apresentaram redução na riqueza de macrófitas coocorrentes. O banco de propágulos revelou uma densidade média expressiva (6.198 ± 566 prop/m²), com variações entre o Site 1 (7.640 ± 1.220 prop/m²) e o Site 3 (3.853 ± 765 prop/m²). Notavelmente, *C. byssaceus* não foi detectada no banco de solo, sugerindo que sua persistência dependa de estratégias vegetativas. Conclui-se que a estrutura destas comunidades é moldada pela interação entre filtros abióticos e a seletividade da espécie dominante. A existência de um banco diversificado assegura a resiliência e a manutenção da dinâmica ecológica do sistema.

Palavras-chave: Áreas úmidas; Fitossociologia; Planície costeira; Plantas aquáticas; Região subtropical.

ABSTRACT

Subtropical wetlands in the Pampa biome are high-biodiversity ecosystems whose structure is governed by environmental gradients and biotic interactions. Among these, macrophyte dominance can act as a key filter for local diversity. This study analyzed the influence of *Cyperus byssaceus* Pereira-Silva dominance on the organization and richness of macrophyte communities in three wetlands in southern Brazil (Site 1: B25; Site 2: Via 9; Site 3: Pontal da Barra). We sampled 75 plots for vegetation surveys and collected 45 soil samples to evaluate the propagule bank using the seedling emergence method. Results indicated that richness and composition varied significantly among sites (total S_{obs} = 39 species), with Site 1 being the most diverse (22 species). As a foundation species, *C. byssaceus* exerted strong control over community structure; plots with higher biomass of this species showed reduced co-occurring macrophyte richness. The propagule bank revealed a high mean density (6,198 ± 566 prop/m²), ranging from Site 1 (7,640 ± 1,220 prop/m²) to Site 3 (3,853 ± 765 prop/m²). Notably, *C. byssaceus* was not detected in the soil bank, suggesting its persistence depends on vegetative strategies. We conclude that community structure is shaped by the interaction between abiotic filters and the selectivity of the dominant species. The existence of a diverse propagule bank ensures the resilience and maintenance of the system's ecological dynamics.

Keywords: Coastal plain; Aquatic plants; Phytosociology; Subtropical region; Wetlands.

APRESENTAÇÃO

Esta dissertação, desenvolvida no âmbito do Programa de Pós-graduação em Biologia de Ambientes Aquáticos Continentais da Universidade Federal do Rio Grande (FURG), investiga a estrutura e a composição florística de comunidades de macrófitas aquáticas em áreas úmidas localizadas no Pampa Sul-brasileiro. O estudo foca em ecossistemas caracterizados pela dominância de *C. byssaceus* Pereira-Silva (sin. *Scirpus giganteus* Kunth). O trabalho está estruturado em uma introdução geral, um capítulo científico e considerações finais. A introdução geral e as seções finais seguem as normas da Associação Brasileira de Normas Técnicas (ABNT), enquanto o capítulo principal é apresentado no formato de artigo, seguindo as diretrizes do periódico *Wetlands Ecology and Management*.

O objetivo geral foi analisar a organização da diversidade e a composição florística das comunidades de macrófitas em três áreas de banhado dominadas por *C. byssaceus*, relacionando a riqueza e a identidade das espécies aos gradientes abióticos (profundidade da lâmina d'água) e aos atributos estruturais da espécie fundação (altura e cobertura). A pesquisa utilizou um desenho amostral hierárquico com unidades amostrais (UAs) distribuídas em transectos, permitindo uma análise precisa da abundância-cobertura e das variáveis ambientais. Os resultados revelam lacunas importantes sobre a interação entre a biomassa da espécie dominante e a resiliência do banco de propágulos, contribuindo para o preenchimento de *gaps* de pesquisa sobre a conservação da biodiversidade em áreas úmidas subtropicais.

Sumário

AGRADECIMENTOS iii

RESUMO iv

ABSTRACT v

APRESENTAÇÃO vi

LISTA DE FIGURAS viii

LISTA DE TABELAS viii

1 INTRODUÇÃO GERAL

Áreas úmidas
Pampa e áreas úmidas no Rio Grande do Sul
Macrófitas aquáticas
Banco de propágulos
Caracterização de *Cyperus byssaceus* Pereira-Silva

2 CAPÍTULO 1 -

Abstract
Introduction
Materials and Methods
Results
Discussion
Conclusions and future perspectives
References

3 CONSIDERAÇÕES FINAIS E PERSPECTIVAS

4 MATERIAL SUPLEMENTAR

LISTA DE FIGURAS

Introdução Geral

Figura 1 – Estado do Rio Grande do Sul no Sul do Brasil, com destaque para a distribuição dos biomas Pampa e Mata Atlântica.

Figura 2 – *Cyperus byssaceus*: (A) fisionomia de banhado; (B) hábito; (C) detalhe das inflorescências.

Capítulo 1

Figura 1 – Localização do Rio Grande do Sul e distribuição espacial das áreas de estudo (B25, PB e V9).

Figura 2– Delineamento das parcelas de 1m² nas três áreas úmidas amostradas, sul do Brasil.

Figura 3 – Riqueza total observada e riqueza estimada/rarefeita de macrófitas aquáticas, em áreas de banhado do sul do Brasil.

Figura 4 – Dinâmica de riqueza e relações florísticas entre as áreas de estudo, sul do Brasil.

Figura 5 – Relação entre estrutura de *C. byssaceus* e riqueza de espécies acompanhantes.

Figura 6 – Ordenação por NMDS da comunidade de macrófitas aquáticas.

Material Suplementar

Figura S1 – PCA das variáveis ambientais nas três áreas de estudo.

Figura S2 – Sementes amostradas representando diferentes morfotipos.

LISTA DE TABELAS

Capítulo 1

Tabela 1 – Lista florística e formas biológicas das macrófitas aquáticas registradas nos banhados estudados.

Tabela 2 – Parâmetros fitossociológicos das dez espécies com maior Valor de Importância (VI).

Tabela 3 – Resultados dos modelos lineares generalizados (GLM) sobre efeito da cobertura e altura de *C. byssaceus.*

Tabela 4 – Resultados da PERMANOVA e valores de stress do NMDS para composição da comunidade.

Tabela 5 – Ajuste de variáveis ambientais (envfit) com correlação e significância.

Tabela 6 – Riqueza da vegetação estabelecida e densidade média (± EP) do banco de propágulos em três banhados subtropicais dominados por *C. byssaceus*, sul do Brasil

Material Suplementar

Tabela S1 – Densidade do banco de propágulos por área e transecto.

INTRODUÇÃO GERAL

Áreas úmidas

As áreas úmidas são ecossistemas de elevado valor ecológico e socioeconômico, reconhecidas pela alta produtividade primária e por sustentarem uma vasta biodiversidade, incluindo espécies endêmicas. (JUNK *et al.*, 2014). Conceitualmente, essas áreas compreendem sistemas na interface aquático-terrestre, sejam eles continentais ou costeiros, naturais ou artificiais, que se caracterizam por regimes de inundação permanente ou periódica por águas rasas ou solos saturados, abrangendo inclusive biótopos salinos (JUNK *et al.*, 2014). Além disso, essas áreas desempenham funções e serviços ecossistêmicos fundamentais, como a regulação hídrica (armazenamento e amortecimento de cheias), a ciclagem de nutrientes e o sequestro de carbono, atuando como pilares para a manutenção da resiliência climática regional (JUNK, 2013; MENEZES; DUARTE, 2020; MALTCHIK *et al.*, 2023). Essas unidades paisagísticas destacam-se por sua complexidade, uma vez que sua estrutura e funcionamento são condicionados pela dinâmica hidrológica e pelas variações climáticas regionais (HALLS, 1997).

Embora sistemas de grande extensão e reconhecimento internacional, como o Banhado do Taim, recebam maior atenção conservacionista, as áreas úmidas apresentam uma ampla variação de dimensões e importância ecológica. Ecossistemas aquáticos de menor escala, frequentemente negligenciados, desempenham um papel funcional desproporcional em suas bacias hidrográficas, sustentando elevada diversidade e servindo como refúgio estratégico para a fauna local (BOZELLI et al., 2018). Portanto, compreender a estrutura dessas comunidades é fundamental para a gestão desses recursos (MITSCH; GOSSELINK, 2015).

Entretanto, a integridade dessas áreas enfrenta ameaças crescentes decorrentes da fragmentação de habitats e da conversão do solo para uso agropecuário, processos particularmente intensos no bioma Pampa. Estima-se que a extensão das áreas úmidas globais tenha diminuído aproximadamente 21% desde 1970, com perdas que chegam a 177 milhões de hectares em pântanos continentais (GLOBAL WETLAND OUTLOOK, 2025). No Sul do Brasil, a drenagem de banhados e a alteração dos regimes hidrológicos comprometem não apenas a biodiversidade, mas também serviços ecossistêmicos vitais, como o estoque de carbono e a regulação hídrica.

Nesse cenário de degradação, o âmbito internacional estabelece diretrizes através da Convenção de Ramsar, que visa a conservação e o uso racional desses ecossistemas. O Brasil, integrante deste acordo desde 1993, possui atualmente 27 sítios Ramsar reconhecidos (RAMSAR, 1971; MMA, 2025). Contudo, a efetividade desses instrumentos depende de inventários regionais e iniciativas de monitoramento que reduzam lacunas de conhecimento. Tais lacunas residem, primordialmente, na escassez de informações sobre a ecologia de espécies estruturadoras e como sua dominância influencia a coexistência de macrófitas e a composição do banco de propágulos em escala local. Compreender esses mecanismos é crucial para subsidiar ações de manejo, como o controle de biomassa e a restauração de fluxos hidrológicos, garantindo que o banco de sementes permaneça viável para a regeneração natural em casos de distúrbios (SIMIONI; GUASSELLI, 2017). Sendo assim, a compreensão da estrutura e funcionamento das áreas úmidas torna-se fundamental, especialmente em zonas de transição entre os biomas Pampa e Mata Atlântica, onde a biodiversidade singular exige estratégias de conservação baseadas em dados empíricos sobre a resiliência dos ecossistemas.Pampa e áreas úmidas no Rio Grande do Sul.

Pampa e áreas úmidas no Rio Grande do Sul

No extremo sul do Brasil, o Rio Grande do Sul constitui uma área de transição ambiental onde se encontram e interagem formações associadas aos biomas Pampa e Mata Atlântica (Figura 1) (IBGE, 2024). Essa delimitação é particularmente relevante no sul costeiro do Estado, pois o Pampa faz fronteira no Brasil apenas com a Mata Atlântica e inclui formações associadas à vegetação costeira e a áreas de transição entre esses biomas (SILVA *et al.*, 2025).

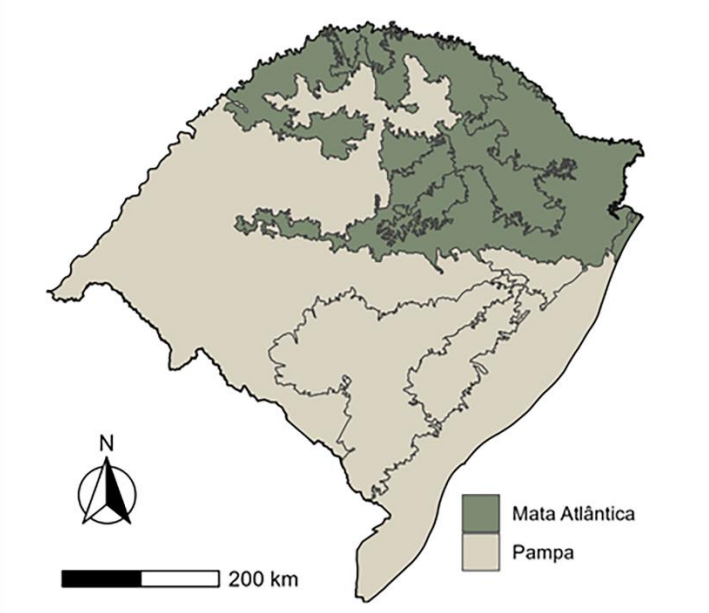


Figura 1. Estado do Rio Grande do Sul no Sul do Brasil, com destaque para a distribuição dos biomas Pampa e Mata Atlântica. Fonte: (IBGE, 2024).

O Pampa é caracterizado pelo predomínio de formações campestres, mas também inclui matas ciliares, formações arbustivas, afloramentos rochosos e áreas úmidas, contribuindo para a heterogeneidade ambiental e para a elevada diversidade florística regional (STUMPF *et al.*, 2009; FILHO; WINCKLER, 2022). Nesse contexto, destacam-se importantes áreas de conservação, como a Estação Ecológica do Taim, que protege um extenso complexo de áreas úmidas no sul costeiro do Estado (ICMBIO, 2023). Em escala sul-americana, o Pampa é compartilhado com países vizinhos (Argentina e Uruguai), o que reforça a importância de abordagens de conservação articuladas regionalmente (CONAMA, 2025).

A heterogeneidade ambiental do Rio Grande do Sul pode ser descrita a partir de compartimentos fisiográficos e variações de solo, relevo e cobertura vegetal, que se refletem em marcantes diferenças florísticas e fitofisionômicas (AB'SÁBER, 2005; BOLDRINI, 1997; RAMBO, 1956; STUMPF *et al*., 2009). Essa complexidade paisagística, no entanto, contrasta com o histórico de ocupação e degradação dessas áreas.

Nas últimas décadas, a conversão de ambientes campestres e a expansão de usos antrópicos têm sido apontadas como pressões críticas sobre a vegetação nativa. No contexto gaúcho, destaca-se a expansão agrícola, incluindo a orizicultura irrigada, frequentemente associada ao uso intensivo de ambientes alagados (IRGA, 2024; ROLON, 2013). Somado a isso, os ecossistemas abertos do sul do Brasil enfrentam uma persistente invisibilidade em políticas de conservação, fenômeno discutido como 'negligência botânica' (PORTO et al., 2021). Essa lacuna de reconhecimento é particularmente crítica em formações campestres costeiras, onde a falta de proteção institucional compromete a manutenção de sua biodiversidade única (MENEZES *et al*., 2015). A consequência direta desse cenário de pressão agrícola e desatenção política é a degradação acentuada do bioma Pampa, que perdeu 3,5 milhões de hectares de vegetação nativa entre 1985 e 2023, contando com apenas 2,8% de seu território sob proteção (CONAMA, 2025).

Do ponto de vista hidrológico, o Estado possui 25 bacias hidrográficas agrupadas em três regiões hidrográficas (Guaíba, Litorânea e Uruguai), usadas como unidades administrativas para planejamento e gestão (MALTCHIK *et al.*, 2003). Entre elas, destacam-

se o Litoral e a Depressão Central por reunirem parcela importante das áreas úmidas naturais do Rio Grande do Sul (MALTCHIK *et al.*, 2003). O Litoral abrange os dois maiores corpos hídricos do Estado, a Lagoa Mirim e a Lagoa dos Patos, que juntas formam o maior sistema lagunar da América do Sul (VIEIRA; RANGEL, 1988).

Entre as diversas fitofisionomias que compõem a paisagem do Rio Grande do Sul, destacam-se os banhados, que constituem um tipo de área úmida caracterizada por alagamento permanente ou periódico, solos saturados ricos em matéria orgânica e condições físico-químicas específicas, sendo colonizados por biota adaptada ao hidroperíodo (CARVALHO; OZORIO, 2007). O termo "banhado" deriva do espanhol *bañado*, refletindo a influência uruguaia e argentina na região sul do Brasil (BURGUER, 2000). Na literatura, os banhados são descritos sob diferentes denominações e, por vezes, aproximados de termos como brejos, charcos e varjões, o que pode gerar interpretações divergentes e reforça a importância de definições operacionais e critérios claros para a caracterização desses ambientes (SILVEIRA, 2020).

Na Planície Costeira do Rio Grande do Sul, esses ambientes apresentam elevada importância biológica e ecológica para a fauna e a flora locais, incluindo relevância internacional para aves migratórias e ocorrência de espécies ameaçadas (DIEGUES, 1994; TAGLIANI, 2002). Esses sistemas também têm importância paisagística e turística e podem atuar como fonte de abastecimento de uso sustentável para atividades produtivas (BELLOLI *et al.*, 2024). Além disso, por serem ambientes associados a solos hidromórficos e a regimes de inundação constantes ou temporários, com vegetação adaptada às flutuações do nível da água (incluindo macrófitas aquáticas), os banhados são particularmente suscetíveis a alterações de uso e cobertura da terra, que podem alterar funções ambientais e serviços ecossistêmicos (BELLOLI *et al.*, 2025; JUNK; CUNHA, 2024).

Entre as diversas fitofisionomias que compõem a paisagem do Rio Grande do Sul, destacam-se os banhados, caracterizados por solos saturados ricos em matéria orgânica e biota adaptada a regimes de alagamento periódicos ou permanentes (CARVALHO; OZORIO, 2007). O termo 'banhado' deriva do espanhol *bañado*, refletindo a influência cultural e geográfica do Uruguai e da Argentina na região sul do Brasil (BURGUER, 2000). No estado, a importância técnica e jurídica desses ecossistemas é ratificada pela Resolução CONSEMA nº 380/2018, que estabelece critérios físicos e biológicos rigorosos para sua definição. Esta normativa fundamenta-se na ocorrência de espécies indicadoras da flora e fauna para delimitar o

ecossistema; entre as macrófitas, destacam-se táxons como *Pontederia* spp., *Pistia stratiotes* L., *Schoenoplectus californicus* (C.A. Mey.) Soják e *Typha domingensis* Pers. Além da flora, a resolução considera a presença de fauna associada, como o jacaré-de-papo-amarelo (*Caiman latirostris*) e a capivara (*Hydrochoerus hydrochaeris*), reforçando que a identidade desses ambientes é definida pela estreita interdependência entre o hidroperíodo e a biodiversidade residente (RIO GRANDE DO SUL, 2018).

No contexto da delimitação ecológica dos banhados, fitofisionomias como turfeiras e campos úmidos podem apresentar semelhanças estruturais, especialmente em relação à fisionomia vegetal e às condições ambientais, o que reforça a necessidade de critérios baseados na vegetação indicadora e em características ambientais (SILVEIRA, 2020). Nesse sentido, as turfeiras são descritas como ambientes resultantes do acúmulo de vegetação em decomposição, em condições saturadas, com baixo pH e reduzida disponibilidade de oxigênio, fatores que limitam a atividade microbiana (SILVA, 2002).

Além disso, banhados podem ser interpretados como uma etapa intermediária na formação de turfeiras, não configurando ecossistemas clímax e, portanto, devendo ser preservados (COSTA *et al*., 2003; IRGANG; GASTAL JR., 1996). Campos úmidos, por sua vez, são descritos como formações herbáceas nativas associadas a solos mal drenados e ao uso pecuário, sem evidências de uso agrícola anterior. Em contraste, banhados tendem a apresentar maior dominância e diversidade de macrófitas aquáticas, incluindo formas submersas e flutuantes (CORDEIRO; HASENACK, 2009; SILVEIRA, 2020).

Assim, diferenças na composição e nas formas de vida das plantas, combinadas com atributos ambientais, podem ser decisivas para distinguir essas fitofisionomias em campo. Apesar do avanço das pesquisas, o uso de critérios superficiais ou pouco padronizados para classificação pode dificultar a proteção efetiva desses ambientes (SILVEIRA, 2020).

Macrófitas aquáticas

Do ponto de vista funcional, macrófitas participam da ciclagem de nutrientes e do fluxo de energia e podem atuar como bioindicadoras da qualidade da água (POMPÊO, 2017). Também reduzem a turbidez pela sedimentação de partículas em suspensão, oferecem abrigo e alimento, funcionam como sítio de reprodução para organismos aquáticos e contribuem para proteção de margens contra erosão (ESTEVES, 1998; XAVIER *et al*., 2021).

As macrófitas aquáticas incluem espécies com ampla distribuição geográfica, com ocorrência de táxons cosmopolitas, conforme discutido por SANTAMARÍA (2002). No Brasil, os primeiros esforços sistemáticos de estudo desse grupo ganharam destaque a partir da década de 1990, especialmente em trabalhos pioneiros voltados à sistemática, taxonomia e ecologia (IRGANG; GASTAL JR., 1996). Posteriormente, estudos ampliaram o conhecimento sobre a diversidade e a distribuição das macrófitas aquáticas, por meio de levantamentos florísticos e abordagens ecológicas em diferentes regiões do país (AMARAL *et al*., 2008; BAO *et al*., 2018; BOVE; PAZ, 2009; PIVARI *et al*., 2008).

Tais organismos são definidos como plantas que se desenvolvem em ambientes aquáticos ou em solos saturados durante parte do ciclo de vida (IRGANG; GASTAL JR., 1996), abrangendo desde macroalgas até plantas vasculares, herbáceas ou lenhosas (ESTEVES; CAMARGO, 1986). As definições variam entre autores: WEAVER; CLEMENTS (1938), por exemplo, consideram plantas herbáceas em solos cobertos ou saturados, enquanto COOK (1974) destaca como vegetais vasculares visíveis a olho nu com partes fotossintetizantes ativas submersas ou flutuantes. Por outro lado, IRGANG; GASTAL JR. (1996) ampliaram o conceito para incluir vegetais que ocupam desde brejos até ambientes verdadeiramente aquáticos, inclusive águas salobras, com estruturas fotossintetizantes total ou parcialmente submersas ou flutuantes.

Apesar da vida em ambientes alagados, muitas macrófitas mantêm características típicas de vegetais terrestres, como cutícula fina e estômatos, o que pode favorecer ocupação de ambientes sujeitos à variação hídrica e períodos de seca (ESTEVES, 1998). Com isso, a distribuição das macrófitas aquáticas está diretamente relacionada ao gradiente de profundidade e às adaptações morfológicas das espécies (PEDRALLI, 1990). Classificações clássicas reconhecem sete formas de vida principais: anfíbias, emergentes, flutuantes fixas, flutuantes livres, submersas fixas, submersas livres e epífitas, que tendem a se organizar em padrões de zonação ao longo do gradiente hidrológico (ESTEVES, 1998; IRGANG *et al*., 1984; PEDRALLI, 1990; TRINDADE *et al*., 2010).

Essas formas de vida refletem diferentes estratégias de ocupação do habitat: enquanto espécies emergentes e anfíbias possuem raízes fixas no sedimento e partes fotossintetizantes fora da água, as formas submersas e flutuantes dependem diretamente da coluna d'água para suporte ou dispersão de nutrientes. A diversidade dessas formas em um banhado é um indicador da complexidade estrutural do ambiente; contudo, esse padrão de zonação pode ser alterado por fatores como turbidez, vento e heterogeneidade do habitat, resultando em sobreposições entre as formas de vida e criando mosaicos de vegetação em vez de faixas lineares (TRINDADE *et al*., 2010).

Nesse contexto, as assembleias de macrófitas têm sido amplamente utilizadas como modelos biológicos para compreender padrões ecológicos em áreas úmidas, especialmente em abordagens relacionadas à ecologia de paisagem e à organização espacial das comunidades (BELTMAN *et al*., 2011; HALL *et al*., 2004; HARRIS, 1984; OERTLI *et al*., 2002). Essa relevância decorre da capacidade desses organismos de integrar variações nas condições físicas e químicas da água e do sedimento ao longo do tempo, refletindo a conectividade entre diferentes fragmentos de áreas úmidas na paisagem. Em escala regional, a organização espacial dessas comunidades é influenciada pela capacidade de dispersão das espécies e pela configuração da rede hídrica, enquanto em escala local, a estrutura é moldada por filtros ambientais imediatos e interações bióticas.

Portanto, o gradiente de inundação atua como um filtro ambiental primário, selecionando espécies conforme suas tolerâncias fisiológicas e formas de vida (CATIAN *et al*., 2018). Espécies submersas e flutuantes, por exemplo, apresentam maior tolerância a níveis profundos e estáveis de água, enquanto formas anfíbias e emergentes são favorecidas em zonas de transição ou períodos de águas rasas (MALTCHIK *et al*., 2007). A dinâmica de inundação influencia diretamente os atributos da comunidade: ambientes sujeitos a inundações frequentes e imprevisíveis tendem a apresentar baixa diversidade devido ao estresse físico constante. Por outro lado, níveis de inundação estáveis e duradouros favorecem a dominância de espécies competitivas de grande porte, as quais, por meio da exclusão competitiva e do sombreamento, também reduzem a diversidade local (LACOUL; FREEDMAN, 2006; MALTCHIK *et al*., 2005; ROLON *et al*., 2010). Assim, a maior riqueza é frequentemente observada em níveis intermediários de estabilidade e profundidade, onde a coexistência entre diferentes formas de vida é facilitada (JUNK *et al*., 2014).

Além disso, a comunidade de macrófitas pode variar em crescimento, biomassa, distribuição e abundância conforme condições climáticas, temperatura, sedimentos, disponibilidade de nutrientes, turbulência e herbivoria (BIANCHINI, 2003; BORNETTE; PUIJALON, 2011). A

área física, a altitude das áreas úmidas e a diversidade do habitat também influenciam riqueza e composição (FERREIRA *et al*., 2010; ROLON; MALTCHIK, 2006). A própria composição da comunidade pode modificar a luminosidade que alcança o sedimento e, assim, influenciar a diversidade local, porém, ainda são relativamente poucos os estudos que testam essa relação na presença de espécies dominantes nativas ou exóticas (ERVIN; WETZEL, 2002; OLSON; DOHERTY, 2014).

Pesquisas têm abordado diferentes dimensões da ecologia de áreas úmidas, incluindo a classificação desses ambientes, a identificação de fatores preditores da riqueza biológica e a influência da variação hidrológica (MALTCHIK *et al*., 2004, 2007; ROLON; MALTCHIK, 2006). Estudos recentes em áreas úmidas subtropicais reforçam que o gradiente de inundação é um dos principais determinantes do zoneamento e da organização dessas comunidades vegetais (SILVEIRA *et al.*, 2025). Essas abordagens são fundamentais para compreender os processos que estruturam os ecossistemas aquáticos, uma vez que padrões de diversidade e composição podem ser fortemente influenciados por espécies emergentes dominantes, como *Cyperus byssaceus* Pereira-Silva. Tais espécies são capazes de estruturar o habitat e modificar gradientes ambientais locais (PEREIRA-SILVA *et al*., 2020), tornando essencial compreender como plantas nativas que formam massas vegetais expressivas atuam na organização desses ambientes (IRGANG; GASTAL JR., 1996; ROLON *et al*., 2010).

Contudo, a compreensão da organização dessas comunidades não se limita à vegetação estabelecida (epígea). A persistência e a capacidade de regeneração das macrófitas frente a distúrbios naturais ou antrópicos dependem, fundamentalmente, do estoque de formas de vida regenerativas contidas no sedimento. Nesse sentido, o estudo do banco de propágulos torna-se um complemento indispensável à análise da estrutura vegetativa, uma vez que ele atua como uma memória biológica do ecossistema e determina o potencial de resposta da comunidade às variações ambientais (HAIG *et al*., 1998; VAN DER VALK, 1981).

Banco de propágulos

O banco de propágulos do solo é um componente central para a resiliência e a restauração de áreas úmidas, funcionando como uma memória ecológica que mantém um estoque de propágulos viáveis capaz de sustentar o recrutamento de espécies ao longo do tempo, mesmo quando a vegetação acima do solo é reduzida por distúrbios ou variações no regime hidrológico (KETTENRING; TARSA, 2020). Apesar disso, a eficácia dessa memória

não é absoluta, pois a densidade e a diversidade desse estoque podem ser comprometidas por distúrbios persistentes ou degradação ambiental, tornando a caracterização do banco indispensável para avaliar se o potencial de autorrecuperação do ecossistema é suficiente ou se intervenções ativas são necessárias (KETTENRING; TARSA, 2020).

Em sistemas com forte dominância de espécies persistentes, o banco de propágulos funciona como um reservatório de diversidade, favorecendo o reaparecimento de espécies acompanhantes quando surgem janelas de recrutamento. Tais janelas ocorrem em função de alterações hidrológicas ou mudanças na disponibilidade de microhabitats, como as bordas dos estandes de macrófitas dominantes ou áreas com redução do dossel. Nessas áreas, a modificação da estrutura vegetativa altera a oferta de microsítios, pontos específicos no sedimento que apresentam níveis de luz, oxigênio e profundidade adequados para quebrar a dormência e permitir a germinação (BAO *et al.*, 2021; ROSBAKH; PHARTYAL; POSCHLOD, 2020).

Nesse contexto, os filtros ambientais operam em múltiplas escalas: enquanto o microhabitat é definido pela estrutura do dossel da espécie dominante (ex: *C. byssaceus*), o microsítio é o filtro final que seleciona quais propágulos do banco conseguem efetivamente emergir. Contudo, a teoria de montagem de comunidades integra esses filtros às interações bióticas, sugerindo que a persistência das espécies depende tanto da tolerância às condições físicas quanto da capacidade de coexistência sob restrições competitivas (HILLERISLAMBERS *et al*., 2012). Em áreas úmidas, o hidroperíodo e a oscilação do nível de água são filtros determinantes, pois diferentes grupos funcionais germinam apenas sob combinações específicas de exposição do sedimento e variações de recursos no microambiente (ROSBAKH; PHARTYAL; POSCHLOD, 2020).

Outros filtros comuns incluem temperatura e umidade do solo, bem como características físico-químicas do substrato, que afetam a emergência e podem explicar a baixa similaridade entre o banco e a comunidade acima do solo (TER HEERDT *et al*., 2017). Processos físicos que alteram a posição da semente também importam: a deposição de sedimentos, matéria orgânica ou “mantas” de detritos vegetais podem aumentar a profundidade de soterramento e criar barreiras mecânicas à germinação (CASTILLO *et al*., 2023). Por exemplo, o soterramento por *wrack* (detritos acumulados) pode reduzir drasticamente a germinação e o estabelecimento de macrófitas, conforme observado em experimentos controlados (CASTILLO *et al*., 2023). Assim, a expressão do banco de propágulos em áreas

úmidas depende não apenas da presença de sementes viáveis, mas da ocorrência de condições ambientais que abram janelas de oportunidade e permitam que a germinação se converta em estabelecimento efetivo (BOUMA *et al*., 2024).

Caracterização de Cyperus byssaceus Pereira-Silva

Cyperus byssaceus Pereira-Silva (Cyperaceae) é uma macrófita emergente de grande porte com distribuição confirmada concentrada no Cone Sul da América do Sul, ocorrendo em países como Argentina, Paraguai e Uruguai (PEREIRA-SILVA *et al*., 2020). Embora tratamentos florísticos clássicos, como o de SVENSON (1943), tenham sugerido uma distribuição cosmopolita abrangendo desde o México até a Argentina (sob o sinônimo *Scirpus giganteus* Kunth), evidências mais recentes e revisões taxonômicas indicam uma restrição ao continente sul-americano (BEETLE, 1950; PEREIRA-SILVA *et al*., 2020). No Brasil, a espécie é nativa e possui registros confirmados para os três estados da Região Sul: Rio Grande do Sul, Santa Catarina e Paraná (REFLORA, 2025). A nomenclatura adotada neste trabalho segue a redefinição proposta por PEREIRA-SILVA *et al*. (2020), que revisou a circunscrição do táxon e estabeleceu *C. byssaceus* como o nome aceito, superando a sinonímia historicamente aplicada de *S. giganteus*.

Do ponto de vista morfológico, *C. byssaceus* é descrita como uma planta perene cespitosa (80–170 cm), com colmos robustos e trígonos, folhas longas, coriáceas e em “V”, brácteas involucrais desenvolvidas e inflorescência terminal do tipo antela laxa (PEREIRA-SILVA *et al.*, 2020). Uma característica que se destaca é a presença de três estames com filetes fortemente alongados após a antese, que podem permanecer aderidos ao fruto, as glumas variam de estramíneo-avermelhadas a marrom-avermelhadas claras, e os aquênios são pequenos, trígonos e castanhos (PEREIRA-SILVA *et al.*, 2020).

Em obra florística clássica (SVENSON, 1943), a espécie é descrita como grande e robusta, formando colônias extensas e densas em áreas palustres abertas (Figura 2) e também é mencionada como “a gigante entre os bulrushes folhosos”, com inflorescências grandes e vistosas e potencial de uso em margens e áreas úmidas (BEETLE, 1950).



Figura 2. *Cyperus byssaceus*. **(A)** Fisionomia de banhado com predomínio da espécie; **(B)** hábito; **(C)** detalhe das inflorescências. Fonte: Autoral.

A anatomia também fornece evidências relacionadas à ocupação de ambientes alagados, uma vez que, *C. byssaceus* apresenta folhas e colmos com grandes cavidades de ar (aerênquima), células estreladas associadas às lacunas e feixes vasculares distribuídos no

clorênquima. Além disso, não apresenta anatomia Kranz, em coerência com o enquadramento em linhagens C3 dentro de Cyperus (PEREIRA-SILVA *et al.*, 2020). Esse conjunto de características é compatível com a tolerância à saturação hídrica e à anóxia do solo, recorrente em ciperáceas dominantes de banhados. Quando em floração, os brotos de *C. byssaceus* podem chegar a 1 metro ou mais e as espiguetas se desenvolvem na ponta do caule. Além disso, possui uma vantagem competitiva devido a sua estratégia de reprodução por clonagem (PRATOLONGO *et al*., 2005).

Em macrófitas emergentes, a clonagem geralmente ocorre pela emissão de rizomas e brotações que originam novos perfilhos (ramets), promovendo rápida ocupação espacial e a formação de estandes densos. Além da multiplicação vegetativa, conexões entre ramets podem permitir integração clonal, com translocação de recursos ao longo do clone, o que tende a amortecer estresses e variações ambientais típicas de banhados (por exemplo, heterogeneidade de água/nutrientes e distúrbios) e pode favorecer o desempenho e a dominância local de espécies rizomatosas (LIU *et al*., 2016).

Em *Typha domingensis*, por exemplo, a recuperação do estande após rebaixamento do nível d'água ocorreu por produção de ramets, evidenciando o papel da regeneração clonal na persistência do estande (PALMA-SILVA *et al*., 2005). Em gramíneoides emergentes clonalmente integrados, estudos também mostram que a integração pode aumentar crescimento subterrâneo (rizomas/raízes) e influenciar respostas sob competição e estresse, reforçando a relevância ecológica desse tipo de estratégia em zonas úmidas (ZHANG *et al*., 2025).

Em termos de habitat, *C. byssaceus* ocorre frequentemente em grandes populações em áreas úmidas assoreadas e ao longo de margens de córregos e pequenos riachos (PEREIRA-SILVA *et al.*, 2020). Em zonas úmidas fluviais do Baixo Delta do rio Paraná, por exemplo, são encontradas formações vegetais densas associadas a setores de baixa energia e ambientes internos de ilhas, vinculados a regimes de inundação e condições edáficas específicas (KANDUS; MALVÁREZ, 2004).

Em estudos com sensoriamento remoto no Delta do rio Paraná, marismas dominadas pela espécie foram descritas como estruturalmente homogêneas, com dossel denso e comportamento relativamente estável, possibilitando relacionar a arquitetura do estande a variáveis hidrológicas (GRINGS *et al.*, 2009). No ecótono subtropical–pampeano de Buenos Aires, a espécie é citada como dominante marginal em poças e ambientes com vegetação

aquática associada, reforçando seu papel como componente estrutural de habitats aquáticos (VON ELLENRIEDER; FERNÁNDEZ, 2000). Esse conjunto de evidências é consistente com descrições de dossel denso e grande desenvolvimento de biomassa acima e abaixo do solo, favorecendo estandes extensos e frequentemente dominantes (GRINGS *et al.*, 2009; PEREIRA-SILVA *et al.*, 2020).

A dominância de *C. byssaceus* também se conecta à dinâmica comunitária. Em estudos realizados no Rio Grande do Sul, a elevada cobertura de *C. byssaceus* foi associada à redução da luminosidade no substrato, devido à arquitetura densa de sua parte aérea (KAFER, 2013). Esses achados convergem com trabalhos anteriores que demonstraram uma relação negativa entre a cobertura desta espécie e a riqueza de macrófitas coabitantes (KAFER *et al*., 2011; KANDUS; ADAMOLI, 1993).

Em uma perspectiva ecossistêmica, banhados dominados pela espécie foram associados a elevados estoques de carbono orgânico do solo e a discussões sobre alterações no balanço de carbono diante de mudanças no uso da terra (VICARI *et al*., 2011). Em estudos de produtividade, destaca-se que a espécie apresenta crescimento contínuo ao longo do ciclo anual, característica de macrófitas perenes, resultando em expressivo acúmulo de biomassa aérea e fundamentando propostas metodológicas para a estimativa da produção primária líquida acima do solo (PRATOLONGO *et al.*, 2005). Mais recentemente, estimativas de biomassa aérea e carbono orgânico acima do solo obtidas por sensoriamento remoto reforçaram a relevância da espécie para o monitoramento espacial da produtividade vegetal e do ciclo do carbono em áreas palustres (BELLOLI *et al*., 2025).

Diante da relevância das macrófitas aquáticas para a organização e o funcionamento de banhados, e considerando o papel estrutural de espécies emergentes dominantes, este estudo buscou analisar a estrutura e a composição florística de comunidades de macrófitas em banhados subtropicais dominados por *C. byssaceus*, avaliando o papel da dominância biótica e dos filtros ambientais na estruturação da comunidade da flora local e regional. Como objetivos específicos: (1) Avaliar e comparar os padrões de riqueza e diversidade de macrófitas aquáticas entre as três áreas de banhado; (2) Determinar a influência da dominância biótica (atributos de cobertura e altura) e de variáveis abióticas sobre a riqueza local de espécies acompanhantes; (3) Investigar a importância relativa da espécie dominante frente aos filtros ambientais (hidrologia e solo) na determinação da composição florística, utilizando o desacoplamento analítico (matrizes com e sem a espécie dominante); e (4) Caracterizar o banco de propágulos

e avaliar o seu potencial de recrutamento e regeneração da vegetação nos banhados sob influência da espécie dominante.

REFERÊNCIAS

AMARAL, M. C. E. et al. **Guia de campo para identificação das macrófitas aquáticas do Pantanal e de áreas adjacentes**. Campo Grande: EMBRAPA Pantanal; São Paulo: FAPESP, 2008.

BAO, F. et al. Plant species diversity in a Neotropical wetland: patterns of rarity, endemism and conservation. **Zeitschrift für Geomorphologie**, v. 62, n. 2, p. 135-145, 2018.

BAO, F. et al. Seed bank of seasonally flooded grassland: experimental simulation of flood and post-flood. **Wetlands Ecology and Management**, v. 26, n. 4, p. 583-596, 2018.

BAO, F. et al. The role of the seed bank in regeneration of native plants and the relationship with vegetation in grasslands of southern Brazil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 35, n. 1, p. 11-20, 2021.

BEETLE, A. A. Bulrushes and their multiple uses. **Economic Botany**, v. 4, n. 2, p. 169-179, 1950.

BEETLE, A. A. Certain North and South American distributions in *Scirpus*. **The American Midland Naturalist**, v. 26, n. 2, p. 463-467, 1941.

BELLOLI, T. F. et al. Machine learning for estimating aboveground biomass and organic carbon in subtropical wetlands. **Wetlands Ecology and Management**, v. 33, n. 1, p. 55-68, 2025.

BELTMAN, B. et al. Restoration of fen and fen meadow communities in the Netherlands. **Hydrobiologia**, v. 664, n. 1, p. 115–128, 2011.

BIANCHINI JR., I. Modelos de decomposição para macrófitas aquáticas. In: THOMAZ, S. M.; BINI, L. M. (org.). **Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas**. Maringá: Eduem, 2003. p. 183-203.

BILENCA, D.; MIÑARRO, F. **Identificación de áreas valiosas de pastizal (AVPs) en las pampas y campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil**. Buenos Aires: Fundación Vida Silvestre, 2004.

BORNETTE, G.; PUIJALON, S. Response and effect traits of lake macrophytes to physical and chemical gradients. **Journal of Ecology**, v. 99, n. 1, p. 298-308, 2011.

BOUMA, K. et al. Water level drawdown induces a legacy effect on the seed bank and retains sediment chemistry in a eutrophic clay wetland. **Science of The Total Environment**, v. 929, art. 172531, 2024.

BOVE, C. P.; PAZ, J. Guia de campo das plantas aquáticas do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Rio de Janeiro, Brasil. **Arquivos do Museu Nacional**, Rio de Janeiro, v. 67, n. 3–4, p. 233–277, 2009.

BOZELLI, R. L. et al. Pequenas áreas úmidas: importância para conservação e gestão da biodiversidade brasileira. **Diversidade e Gestão**, v. 2, n. 2, p. 122–138, 2018.

BRASIL. **Lei nº 12.651, de 25 de maio de 2012**. Dispõe sobre a proteção da vegetação nativa; altera as Leis nos 6.938, de 31 de agosto de 1981, 9.393, de 19 de dezembro de 1996, e 11.428, de 22 de dezembro de 2006; revoga as Leis nos 4.771, de 15 de setembro de 1965, e 7.754, de 14 de abril de 1989, e a Medida Provisória no 2.166-67, de 24 de agosto de 2001; e dá outras providências. Brasília, DF: Diário Oficial da União, 2012.

BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. **Sítios Ramsar brasileiros**. Brasília: MMA, 2025.

CASTILLO, M. L. et al. Seedling emergence of the invasive macrophyte *Iris pseudacorus* is reduced by wrack burial but not by salinity. **Plants**, v. 12, n. 4, p. 817, 2023.

CATIAN, G. et al. Environmental filters and life forms: source and sink of aquatic plant diversity in the Pantanal wetland. **Plant Ecology & Diversity**, v. 11, n. 4, p. 451-460, 2018.

CONVENÇÃO SOBRE ZONAS ÚMIDAS (RAMSAR). **Convention on Wetlands of International Importance especially as Waterfowl Habitat**. Ramsar, Irã, 1971.

CONVENÇÃO SOBRE ZONAS ÚMIDAS. **Perspectiva Global das Zonas Úmidas 2025**: valorização, conservação, restauração e financiamento de zonas úmidas. Gland, Suíça: Secretaria da Convenção sobre Zonas Úmidas, 2025.

COOK, C. D. K. **Water plants of the world**: a manual for the identification of the genera of freshwater macrophytes. The Hague: Dr. W. Junk b.v. Publishers, 1974.

DA SILVA, F. R. et al. **Análises ecológicas no R**. Recife: Nupeea; São Paulo: Canal 6, 2022.

DIEGUES, A. C. S. **An inventory of Brazilian wetlands**. Gland, Suíça: IUCN, 1994.

ERVIN, G. N.; WETZEL, R. G. Influence of a dominant macrophyte, *Juncus effusus*, on wetland plant species richness, diversity, and community composition. **Oecologia**, v. 130, n. 4, p. 626-636, 2002.

ESTEVES, F. A. **Fundamentos de limnologia**. 2. ed. Rio de Janeiro: Interciência, 1998.

ESTEVES, F. A.; CAMARGO, A. F. M. Sobre a definição de macrófitas aquáticas. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 1, p. 483-489, 1986.

FERREIRA, F. A. et al. Macrophyte richness in Brazil: Do species follow any main local or regional gradient? **Brazilian Journal of Biology**, v. 70, n. 4, p. 1147-1152, 2010.

FILHO, A. T.; WINCKLER, L. T. (org.). **Anais do I Congresso sobre o Bioma Pampa**: Reunindo saberes. Pelotas: Editora UFPel, 2020.

438 FRASER, L. H. et al. Germination of freshwater wetland plants as affected by oxygen and
439 light. **Aquatic Botany**, v. 117, p. 84–87, 2014.

440 GRINGS, F. M. et al. Exploring the capacity of radar remote sensing to estimate wetland
441 marshes water storage. **Journal of Environmental Management**, v. 90, n. 7, p. 2189–2198,
442 2009.

443 HALL, D. L. et al. Environmental and vegetation characteristics of southern High Plains
444 wetlands, USA. **Wetlands**, v. 24, n. 3, p. 495–508, 2004.

445 HARRIS, G. P. **Phytoplankton ecology**: structure, function and fluctuation. London:
446 Chapman and Hall, 1984.

447 HILLE RIS LAMBERS, J. et al. Rethinking Community Assembly through the Lens of
448 Coexistence Theory. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 43, p.
449 227-248, 2012.

450 IBGE. **Biomas e Sistema Costeiro-Marinho do Brasil**: nota metodológica. Rio de Janeiro:
451 IBGE, 2024.

452 IBGE. **Domínios e regiões naturais terrestres dos biomas do Brasil**: uma proposta de
453 regionalização natural. Rio de Janeiro: IBGE, 2025.

454 IBGE. **Malha Municipal Digital 2024**: Unidades da Federação (BR_UF_2024). Rio de
455 Janeiro: IBGE, 2024.

456 ICMBIO. **Estação Ecológica do Taim**. Brasília: Instituto Chico Mendes de Conservação da
457 Biodiversidade, 2023. Disponível em: https://www.gov.br/icmbio/. Acesso em: 14 mai. 2025.

458 IRGA. **Relatório final da colheita do arroz – Safra 2023/2024**. Porto Alegre: Instituto Rio-
459 grandense do Arroz, 2024.

460 IRGANG, B. E.; GASTAL JUNIOR, C. V. S. **Macrófitas aquáticas da planície costeira do**
461 **Rio Grande do Sul**. Porto Alegre: Edição dos autores, 1996.

462 JUDD, K.; FRANCOEUR, M. *Cyperus byssaceus* as an ecosystem engineer: effects on
463 macrophyte diversity. **Wetlands**, v. 39, n. 4, p. 767–775, 2019.

464 JUNK, W. J. O equilíbrio ambiental que vem das áreas úmidas. **IHU On-Line**, São
465 Leopoldo, ano 13, n. 433, dez. 2013.

466 JUNK, W. J. et al. Brazilian wetlands: Their definition, delineation, and classification for
467 research, sustainable management, and protection. **Aquatic Conservation: Marine and**
468 **Freshwater Ecosystems**, v. 24, n. 1, p. 5–22, 2014.

469 JUNK, W. J.; CUNHA, C. N. **Inventário das áreas úmidas brasileiras**: Distribuição,
470 ecologia, manejo, ameaças e lacunas de conhecimento. Cuiabá: Carlini & Caniato Editorial,
471 2024.

KANDUS, P.; MALVÁREZ, A. I. Vegetation patterns and aquatic habitat dynamics in the lower delta of the Paraná River (Argentina). **Wetlands**, v. 24, n. 3, p. 620–632, 2004.

KETTENRING, K. M.; TARSA, E. E. Need to Seed? Ecological, Genetic, and Evolutionary Keys to Seed-Based Wetland Restoration. **Frontiers in Environmental Science**, v. 8, art. 109, 2020.

KETTENRING, K. M.; TARSA, T. G. Needles in the haystack: can we trust seed banks in wetland restoration? **Restoration Ecology**, v. 28, n. S2, p. S67-S76, 2020.

LACOUL, P.; FREEDMAN, B. Environmental determinants of aquatic plant diversity in lakes. **Environmental Reviews**, v. 14, n. 1, p. 1-36, 2006.

LIU, F.; LIU, J.; DONG, M. Ecological Consequences of Clonal Integration in Plants. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, art. 770, 2016.

MALTCHIK, L. et al. Diversity and stability of macrophyte communities in Intermittent Rivers of Northeast Brazil. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, Curitiba, v. 48, n. 6, p. 957-966, 2005.

MALTCHIK, L. et al. Zonas úmidas nos Campos Sulinos: Diversidade, funções e ameaças. In: **Pastagens do sul do Brasil**: ecologia e conservação dos Campos Sulinos. Cham: Springer International Publishing, 2023. p. 349–369.

MALTCHIK, L.; ROLON, A. S.; GROTH, C. Inventory of wetlands of Rio Grande do Sul (Brazil). **Pesquisas, Botânica**, São Leopoldo, n. 53, p. 101-110, 2003.

MALTCHIK, L. et al. Inventory of Brazilian wetlands: creation of a Google Earth engine-based application for wetlands identification and classification. **Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems**, v. 27, n. 6, p. 1166-1172, 2017.

MAPBIOMAS. **Coleção 10 – Uso e cobertura da terra no Brasil (1985–2024)**. [S. l.]: Projeto MapBiomas, 2024.

MAPBIOMAS. **Relatório Anual de Desmatamento no Brasil – RAD 2024**. [S. l.]: Projeto MapBiomas Alerta, 2025.

MAUHS, J.; MARCHIORETTO, M. S.; BUDKE, J. C. Riqueza e biomassa de macrófitas aquáticas em uma área úmida na planície costeira do Rio Grande do Sul, Brasil. **Pesquisas, Botânica**, São Leopoldo, n. 57, p. 289-301, 2006.

MENEZES, M. L. M.; DUARTE, M. M. Estudo da avifauna de cinco áreas úmidas, nos campos de cima da serra, município de São Francisco de Paula/RS, Brasil. **Revista Ibero Americana de Ciências Ambientais**, v. 11, n. 7, p. 204–218, 2020.

MITSCH, W. J.; GOSSELINK, J. G. **Wetlands**. 5. ed. New York: Wiley, 2015.

MURPHY, K. J.; LOVETT-DOUST, L. Aquatic plant ecology. In: **Encyclopedia of Plant and Crop Science**. New York: Marcel Dekker, 2004. p. 43–47.

OERTLI, B. et al. Does size matter? The relationship between pond area and biodiversity. **Biological Conservation**, v. 104, n. 1, p. 59–70, 2002.

PALMA-SILVA, C.; ALBERTONI, E. F.; ESTEVES, F. A. Clonal growth of *Typha domingensis* Pers. (Typhaceae) in a coastal lagoon of Rio de Janeiro State (Brazil). **Wetlands Ecology and Management**, v. 13, n. 2, p. 191–198, 2005.

PEDRALLI, G. Macrófitas aquáticas: conceitos e classificações. **Anais da Sociedade Botânica do Brasil**, n. 41, p. 291-298, 1990.

PEDRALLI, G. Plantas aquáticas: conceitos, classificações e manejo. **Iheringia, Série Botânica**, Porto Alegre, v. 53, p. 5–30, 2000.

PEREIRA-SILVA, L. et al. New combinations and new names in *Cyperus* (Cyperaceae) after inclusion of the South American genus *Androtrichum*. **Plant Ecology and Evolution**, v. 153, n. 3, p. 446–454, 2020.

PIVARI, G. D. D. et al. Flora e vegetação de macrófitas aquáticas da Lagoa Silvana, Vale do Rio Doce, Minas Gerais, Brasil. **Iheringia, Série Botânica**, Porto Alegre, v. 63, n. 2, p. 321–334, 2008.

POMPÊO, M. L. M. **Monitoramento e manejo de macrófitas aquáticas em reservatórios tropicais brasileiros**. São Paulo: Instituto de Biociências da USP, 2017.

PORTO, A. B. et al. Consciência Campestre: um chamado para o (re)conhecimento aos campos. **Bio Diverso**, v. 1, n. 1, p. 164-188, 2021.

POTT, A.; POTT, V. J. **Plantas aquáticas do Pantanal**. Corumbá: EMBRAPA, 2000.

PRATOLONGO, P.; KANDUS, P.; MARCOVECCHIO, J. A new method for estimating net primary production of *Scirpus giganteus*. **Wetlands**, v. 25, n. 2, p. 228–240, 2005.

RAMSAR SITES INFORMATION SERVICE (RSIS). **Brazil (Contracting Party profile)**. 2025. Disponível em: https://rsis.ramsar.org/. Acesso em: 15 jul. 2025.

RIO GRANDE DO SUL. Conselho Estadual do Meio Ambiente. **Resolução CONSEMA nº 380, de 04 de outubro de 2018**. Porto Alegre: CONSEMA, 2018.

ROLON, A. S. et al. Macrophyte community structure in wetlands of the Southern Brazil Coastal Plain. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, v. 72, n. 4, p. 773–781, 2012.

ROSBAKH, S.; PHARTYAL, S. S.; POSCHLOD, P. Seed germination traits shape community assembly along a hydroperiod gradient. **Annals of Botany**, v. 125, n. 1, p. 67–78, 2020.

SANTAMARÍA, L. Why are most aquatic plants widely distributed? **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 5, n. 1, p. 37-54, 2002.

SECRETARIAT OF THE RAMSAR CONVENTION ON WETLANDS. **Global Wetland Outlook 2025**: valuing, conserving, restoring and financing wetlands for thriving communities. Gland, Suíça: Ramsar Convention Secretariat, 2025.

SILVEIRA, F. P.; SILVEIRA, F. F.; PORTO, A. B. et al. Zonation of aquatic plant communities along a flooding gradient in subtropical wetlands. **Folia Geobotanica**, 2025. https://doi.org/10.1007/s12224-025-09460-5

SIMIONI, J. P. D.; GUASSELLI, L. Banhados: abordagem conceitual. **Boletim Geográfico do Rio Grande do Sul**, Porto Alegre, n. 30, p. 33–47, 2017.

SOS MATA ATLÂNTICA; INPE. **Atlas dos Remanescentes Florestais da Mata Atlântica – Período 2022–2023**. São Paulo: Fundação SOS Mata Atlântica, 2023.

TAGLIANI, P. R. A. **Estratégia de gestão integrada da zona costeria do sul do Brasil**. Rio Grande: Ed. da FURG, 2002.

TEDESCO, M. J. et al. **Análise de solo, plantas e outros materiais**. 2. ed. Porto Alegre: UFRGS, 1995. (Boletim técnico, 5).

TER HEERDT, G. N. J. et al. Effects of temperature, moisture and soil type on seedling emergence and mortality of wetland plants. **Aquatic Botany**, v. 141, p. 31–41, 2017.

THOMAZ, S. M.; BINI, L. M. (org.). **Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas**. Maringá: Eduem, 2003.

TRINDADE, C. R. T. et al. Padrões de zonação de macrófitas aquáticas em um ecossistema lacustre de águas claras no sul do Brasil. **Iheringia, Série Botânica**, Porto Alegre, v. 65, n. 2, p. 235-244, 2010.

VON ELLENRIEDER, N.; FERNÁNDEZ, L. A. Aquatic Coleoptera of a floodplain lake in Argentina: species composition and temporal changes. **The Coleopterists Bulletin**, v. 54, n. 1, p. 23–34, 2000.

WEAVER, J. E.; CLEMENTS, F. E. **Plant ecology**. 2. ed. New York: McGraw-Hill, 1938.

XAVIER, J. O. et al. **Macrófitas Aquáticas**. Belo Horizonte: Cemig, 2021.

ZHANG, X. et al. Effects of salt heterogeneity and competition on the clonal plant *Phragmites australis*. **Journal of Plant Ecology**, v. 18, n. 1, rtae100, 2025.

ZIVEC, P.; SHELDON, F.; CAPON, S. J. Natural regeneration of wetlands under climate change. **Frontiers in Environmental Science**, v. 11, art. 989214, 2023.

CAPÍTULO 1

Dominance of *Cyperus byssaceus* Pereira-Silva shapes the structure and diversity of aquatic macrophyte communities in the South Brazilian Pampa.

Manuscript submitted to the journal *Wetlands Ecology and Management*
https://link.springer.com/journal/11273/submission-guidelines

Dominance of *Cyperus byssaceus* Pereira-Silva shapes the structure and diversity of aquatic macrophyte communities in the South Brazilian Pampa.

Luísa da Costa [a,a *], Ana Silvia Rolon[b,b] & Sonia Marisa Hefler [a,c]

[a] Universidade Federal do Rio Grande, Instituto de Ciências Biológicas, Programa de Pós- graduação em Biologia de Ambientes Aquáticos Continentais. Av. Itália, Km 8, Campus Carreiros,96201-900, Rio Grande, RS - Brasil.

[b] Universidade Federal do Rio Grande, Instituto de Ciências Biológicas, Programa de Pós- graduação em Biologia de Ambientes Aquáticos Continentais. Av. Marechal Floriano Peixoto nº 2236, Centro, 96170-000, São Lourenço do Sul, RS – Brasil.

[a] lluisacostaf@gmail.com; 555 053 999539205 (Corresponding author)

[b] asrolon@gmail.com

[c] smhefler@yahoo.com

ABSTRACT

While subtropical wetlands are recognized for their biodiversity, the role of persistent native macrophytes in regulating community structure and seed stocks still presents knowledge gaps. This study evaluated how *Cyperus byssaceus* dominance influences macrophyte composition and diversity in the South Brazilian Pampa, considering the role of biotic filters and the propagule bank. The sampling design consisted of 75 plots (0.25 m²) for the characterization of established vegetation (richness and cover) and 45 soil samples for the evaluation of the propagule bank through the physical separation and counting method. Our results indicate that the high biomass of *C. byssaceus* acts as a biotic filter associated with a reduction in the richness of co-occurring species in the aboveground vegetation. The propagule bank showed a mean density of 6,198 ± 566 prop/m², ranging from 3,853 to 7,640 prop/m². A floristic uncoupling was identified, as the dominant species was not detected in the soil bank, which preserves a diversity composed predominantly of other Cyperaceae and Poaceae. The relevance of this work lies in demonstrating that, while the biomass of a dominant native species limits immediate diversity, the propagule bank functions as a biodiversity reservoir. We conclude that the system shows potential for maintaining resilience and passive restoration following shifts in biotic dominance.

Keywords: Biotic filter; Community resilience; Foundation species; Phytosociology; Propagule bank.

1. Introduction

The Pampa biome is recognized as one of the most biodiverse yet neglected ecosystems in terms of conservation in South America (Overbeck et al. 2007). Characterized by a predominance of grassland formations, this biome hosts a high richness of plant species that perform vital ecological functions, but it faces constant pressure due to land conversion for agriculture and forestry (Pellegrini et al. 2022). Recent studies indicate that habitat loss in the Pampa occurs at higher rates than those observed in forest biomes, compromising the maintenance of its biological integrity and associated ecosystem services (Azambuja et al. 2022).

In this context, wetlands emerge as critical landscape components, acting as biodiversity refugia and regulators of the hydrological cycle (Mitsch and Gosselink 2015). These transition zones offer essential services such as pollutant filtration, carbon storage, and flood protection (Bornette and Puijalon 2011). In subtropical regions, wetland dynamics are influenced by seasonal precipitation variations, which determine the alternation between flooding and dry periods, shaping resident biological communities (Rolon et al. 2010).

The wetlands (*banhados*) of the Rio Grande do Sul coastal plain represent a specific wetland typology, formed in topographic depressions that accumulate fresh or brackish water (Costa et al. 2003). The structure of these systems is governed by microtopographic gradients and fluctuations in the water table, which establish microhabitat heterogeneity at local scales (Villwock and Tomazelli 1995). This heterogeneity is fundamental, as it defines the availability of suitable microsites for species recruitment, where variables such as light and sediment oxygenation determine germination success. Local research demonstrates that many of these wetlands function as regionally conserved species pools, where hydrological connectivity facilitates the dispersal and establishment of propagules among different sites (Albertoni et al. 2019).

Aquatic macrophytes constitute the primary producers and the structural element of these wetlands, influencing everything from nutrient cycling to habitat complexity for fauna (Irgang and Gastal Júnior 1996). Globally, studies indicate that macrophyte richness contributes significantly to community structure in freshwater ecosystems (Murphy and Lovett-Doust 2004). The richness and composition of these communities are frequently determined by environmental filters which, integrated with biotic interactions, define local species assembly and coexistence (HilleRisLambers et al. 2012). Among these factors, water depth stands out as a key predictor of life-form distribution (Rolon and Maltchik 2006). Along

712 bathymetric gradients, species turnover occurs according to physiological tolerances to
713 submersion, resulting in characteristic vegetation zonation (Wen et al. 2023).
714 However, community structure is not merely a reflection of abiotic filters; it is also shaped by
715 biotic interactions, such as the dominance exerted by species like *Cyperus byssaceus* Pereira-
716 Silva. This large perennial sedge acts as a foundation species, capable of forming dense,
717 homogeneous stands that define the physical structure of the habitat and regulate light and
718 space availability for co-occurring species (Judd and Francoeur 2019). Evidence suggests that
719 such biotic dominance can act as a persistent selective filter, where shading and litter
720 accumulation limit local richness and favor specialist competitors (Cuda et al. 2020; Ward et
721 al. 2025).
722 The soil propagule bank complements this structural organization, functioning as a
723 biological memory that ensures vegetation resilience after disturbances (Kettenring and Tarsa
724 2020). However, in wetlands dominated by high-biomass macrophytes like *C. byssaceus*, the
725 expression of this "hidden" diversity is often suppressed. There is a knowledge gap regarding
726 how dominant native species shape the propagule bank through physical barriers, such as litter
727 accumulation and persistent canopy shading (Bouma et al. 2024; Castillo et al. 2023). This
728 biotic interference can result in a strong decoupling between aboveground vegetation and the
729 seed bank, limiting recruitment windows even when the hydroperiod is favorable (Rosbakh et
730 al. 2020).
731 Studies on high-biomass macrophytes suggest that biotic dominance may override
732 abiotic filters, as shading and physical space occupation limit local richness (Ervin and Wetzel
733 2002; Olson and Doherty 2014). Our hypotheses are: (i) *C. byssaceus* dominance acts as the
734 primary biotic filter, reducing richness and diversity as its cover increases; (ii) the influence of
735 the dominant species on floristic composition is superior to environmental filters (light, soil,
736 and water) due to its ability to modify the microenvironment; and (iii) there is a decoupling
737 between the propagule bank and the aboveground vegetation, where the bank preserves a higher
738 diversity than that expressed at the surface.
739 Despite the ecological importance of *C. byssaceus* in the Pampa, gaps remain regarding
740 how its presence interacts with environmental gradients to structure vegetation. The general
741 objective of this study was to analyze the structure and floristic composition of macrophyte
742 communities in wetlands dominated by *C. byssaceus*, evaluating the roles of biotic dominance,
743 environmental filters, and the soil propagule bank in biodiversity assembly. Specifically, the
744 study sought to answer: (i) how does *C. byssaceus* dominance influence macrophyte richness
745 and diversity? (ii) What is the relative importance of the dominant species compared to

environmental filters in determining floristic composition? and (iii) to what extent does the soil propagule bank reflect the established vegetation and ensure the resilience potential of these communities?

2. Materials and Methods

2.1 Study Area

The study was conducted in the Pampa biome, southernmost Brazil, within the coastal plain of Rio Grande do Sul. This region is a geologically recent formation (Quaternary) shaped by marine transgression and regression processes, which resulted in extensive lagoon systems and wetlands (Villwock and Tomazelli 1995). The climate is Cfa (humid subtropical) according to Köppen's classification, with an average annual temperature between 17°C and 18°C and annual rainfall ranging from 1,200 to 1,500 mm (Alvares et al. 2013). The sampling sites are located within the Patos Lagoon estuary system, a region characterized by a complex network of freshwater and brackish wetlands essential for regional biodiversity (Overbeck et al. 2007).

Data collection was carried out in three distinct wetland areas (Fig. 1) that represent a gradient of environmental characteristics and anthropogenic pressures:

Site 1 (B25) is a large palustrine system (31°59'34.61"S 52°17'34.69"W), hydrologically fed by local surface water and groundwater from the Taim wetland complex (Costa et al. 2003). Its vegetation is characterized by emergent macrophytes, peatlands, and swamp forests (Maltchik et al. 2004), currently exhibiting distinct phytophysiognomies dominated by *C. byssaceus* and *Cladium jamaicense* Crantz.

Site 2 (Via 9) is situated within an industrial and port complex (32°08'20.83"S 52°07'34.81"W), representing a mosaic of coastal wetlands and salt marshes. This area has undergone significant transformations due to urban expansion and industrial activities over the last decades (Oliveira 2012).

Site 3 (Pontal da Barra) is located on the western margin of the Patos Lagoon (31°45'53.38"S 52°16'03.12"W), near the mouth of the São Gonçalo Channel. This site provides critical ecosystem services and serves as a refuge for endemic and endangered species, such as the macrophyte *Zizaniopsis bonariensis* (Balansa & Poitr.) Speg. (Maurício 2016).

Unlike Sites 1 and 2, located in the Coastal Plain, Site 3 belongs to the Southeastern Slope (Encosta do Sudeste) region (Fortes 1956).

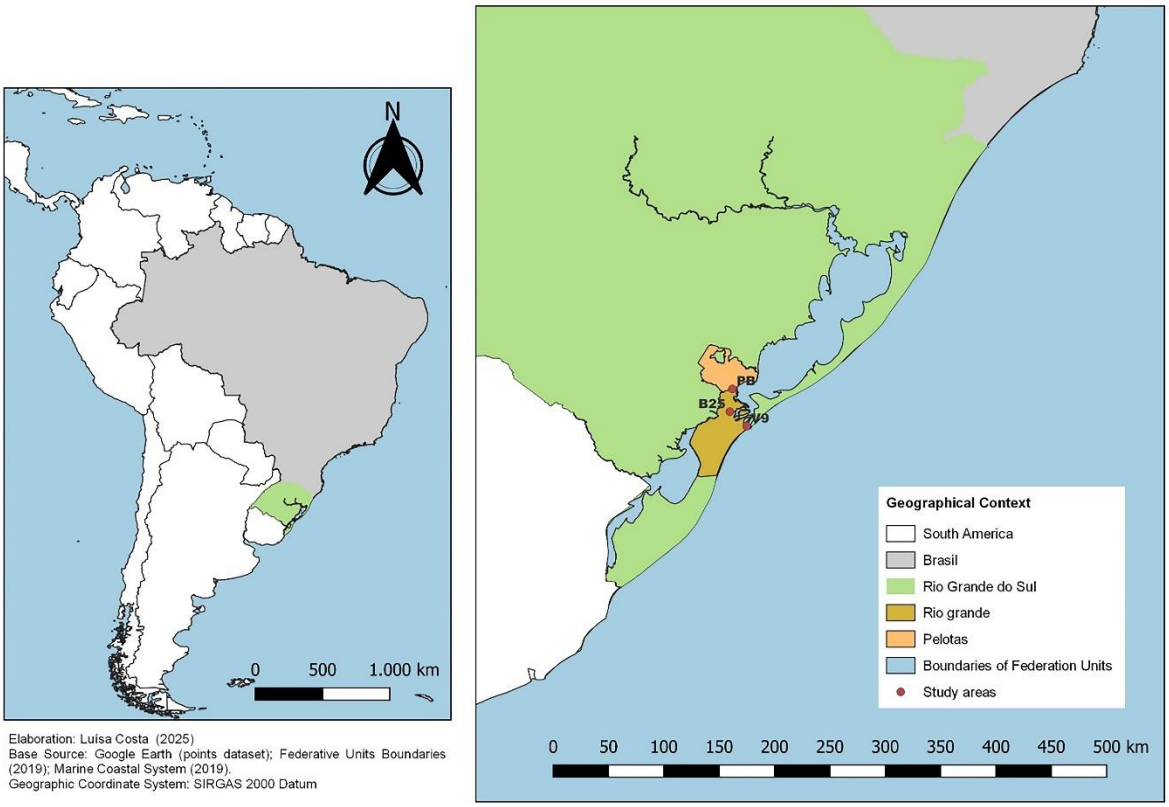


Fig. 1 Location of Rio Grande do Sul, Brazil, and spatial distribution of the three study sites (B25, PB, and V9) in the municipalities of Pelotas and Rio Grande, southern Brazil. Source: Author.

2.2 Sampling Design

In each of the three study sites, we established five 10-meter transects extending from the wetland margin toward the center, spaced 20 meters apart (Fig. 2). Along each transect, five non-contiguous sampling units (SU) of 1 m² were established, with a 1-meter interval between them, totaling 25 plots per site and 75 plots for the entire study.

The first sampling unit (SU) was placed at the point where the presence and densification of *C. byssaceus* began, ensuring that the species composition of all SUs was related to this species. These plots remained permanent, allowing for the survey of macrophyte flora and the measurement of environmental variables.

Data collection and measurements were conducted between December 2024 and March 2025. It is important to note that this period followed a large-scale extreme weather event in Rio Grande do Sul, the floods of May 2024. Although it was necessary to wait for water levels to recede to allow access and data collection, the sampled areas did not suffer the most drastic impacts observed in other regions of the state. This is due to the fact that the study sites are not directly linked to the zones of greatest flooding influence from the Patos Lagoon and Mirim Lagoon basins, where the flood pulse was more severe and persistent.

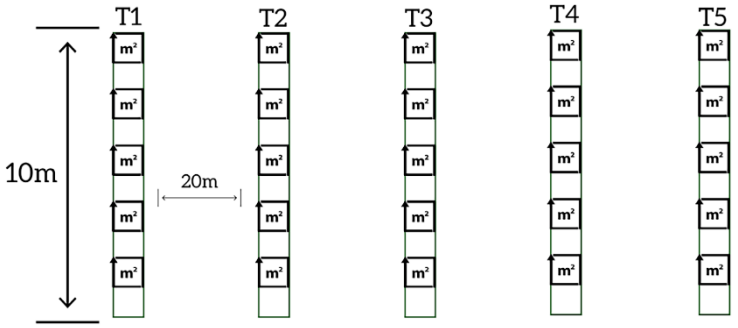


Fig. 2 Design of the 1 m² plots across the three sampled wetlands in southern Brazil.

2.3 Floristic Survey and Community Structure

Species identification was performed using a Leica EZ4D stereomicroscope, following specialized literature for the region (Irgang and Gastal 1996; Pott and Pott 2000; Amaral et al. 2009) and monographs of various genera and families. Additionally, specimens were cross-referenced with the HURG (Herbarium of the University of Rio Grande) to confirm specific taxa. The taxonomic framework followed the APG IV (2016) system for angiosperms. Taxonomic nomenclature and author abbreviations were verified through the Flora e Funga do Brasil (2026) database. For taxa that could not be identified to the species level due to the absence of reproductive structures, the generic epithet was used followed by the abbreviation 'sp.' in normal font (e.g., *Eleocharis* sp.). Species were classified by morphological habit (herbaceous, shrubby, liana, or arboreal) according to the terminology adopted by Flora e Funga do Brasil (2026). Additionally, species were categorized into biological life-forms (amphibious, emergent, or fixed floating) based on the ecological groups proposed by Irgang and Gastal Júnior (1996).

Species abundance was estimated using the Domin–Krajina cover-abundance scale, ranging from 1 to 5, corresponding to the following percentage cover classes: 1 = <20%; 2 =

21–40%; 3 = 41–60%; 4 = 61–80%; 5 = 81–100% (Mueller-Dombois and Ellenberg 1974). The cover of *C. byssaceus* was recorded separately in each plot using the same scale, given its dominant role in the structure of the studied communities. Plant height, measured with a graduated rule from the base to the tip of the highest leaf in its natural position (without stretching), and *C. byssaceus* cover were considered structural attributes of the dominant species and used as explanatory variables in subsequent analyses.

To characterize the horizontal structure of the vegetation, classical phytosociological parameters were calculated for each site. Absolute Frequency (AF) was calculated as the percentage of plots in which the species occurred, while Relative Frequency (RF) represented the proportion of the AF of each species relative to the sum of all species frequencies in the area. Absolute Cover (AC) was obtained from the sum of cover estimates in each plot, and Relative Cover (RC) was calculated as the percentage contribution of each species to the total cover of the area. Finally, the Importance Value (IV) was determined by the sum of relative parameters (IV = RF + RC), resulting in a scale from 0 to 200.

2.4 Environmental Variables

In each plot, environmental variables potentially associated with the structure of the aquatic macrophyte community were measured. These included: (1) water depth (cm), measured at the center of each plot using a graduated rule; (2) physicochemical variables of the water, including temperature, pH, dissolved oxygen, and electrical conductivity, obtained using a HORIBA multiparameter probe; and (3) soil total nitrogen (g kg^{-1}), for which soil samples were collected in plots 1, 3, and 5 of each transect. Sampling was performed using 50 mL Falcon-type tubes, which served simultaneously for the collection and storage of material in the field. Laboratory analyses were conducted at the Limnology Laboratory of the Federal University of Rio Grande (FURG). Sample processing followed the Kjeldahl method, consisting of drying the material in an oven at 40°C, followed by sulfuric digestion, distillation, and titration (Tedesco et al. 1995).

2.5 Data Analysis

All statistical analyses were performed in the R environment v.4.3.1 (R Core Team, 2023), primarily using the vegan, tidyverse, and ggplot2 packages. Community analyses were conducted at the plot level, considering each permanent plot as an independent sampling unit. Species richness was calculated per plot and summarized for each wetland as total richness (number of distinct species recorded per area) and mean richness per plot. Sampling sufficiency

was evaluated through species accumulation curves generated by random permutations (using the specaccum function in the vegan package), allowing for the assessment of richness stabilization with increasing sampling effort. To standardize richness comparisons among areas with equivalent sampling effort, rarefaction analyses were performed, using the lowest number of records observed among plots as a reference.

The relationships between environmental variables, structural attributes of C. byssaceus (cover and height), and the macrophyte community were initially explored through simple linear regressions to test direct associations between water depth and species dominance. Subsequently, the effects of environmental variables and C. byssaceus attributes (height and cover) on species richness per plot were evaluated using Generalized Linear Models (GLM). A Poisson distribution family, suitable for count data, was used, with richness as the response variable and environmental and structural factors as predictor variables.

Differences in floristic composition among the wetlands were tested using a Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA). To identify specific distinctions between sites, we applied a pairwise PERMANOVA with Bonferroni correction to adjust significance levels, using the pairwiseAdonis package (Martinez Arbizu, 2017). Considering the structural dominance of C. byssaceus in the studied wetlands, multivariate analyses of community composition (NMDS, PERMANOVA, and envfit) were conducted under two complementary approaches: including all recorded species and excluding C. byssaceus from the matrices. This procedure allowed us to evaluate whether floristic differentiation among areas and relationships with environmental variables persist independently of the dominant species, as well as to examine the role of C. byssaceus in structuring macrophyte assemblages.

2.6 Sampling and Processing of the Propagule Bank

To evaluate the regeneration potential of the communities, soil was collected in plots 1, 3, and 5 of each transect, totaling 45 samples. At each point, a 10 cm x 10 cm frame was used to extract soil to a depth of 5 cm. This volume (500 cm^3 per sample) is considered sufficient to capture the highest density of persistent propagules in wetlands (Poiani and Johnson 1988; Cronk and Fennessy 2001). Samples were individualized in plastic bags and transported to the laboratory. The soil was subjected to oven-drying at 40°C until constant mass was reached, a procedure that facilitates the mechanical disaggregation of particles without compromising the physical integrity of the propagules (Boedeltje et al. 2003).

Extraction followed the physical separation method (dry sieving), using a series of three overlapping sieves with decreasing mesh sizes (2.00 mm, 500 µm, and 355 µm). The material retained in each fraction was analyzed under a binocular microscope, where propagules were quantified and classified into morphotaxonomic groups. The term "propagule" was adopted because it encompasses both seeds and fruits (achenes) as well as vegetative fragments with regeneration potential, reflecting the diverse persistence strategies of macrophytes in wetlands (Brock et al. 2003). To ensure the reliability of abundance data, visibly hollow or degraded propagules were discarded.

Raw count data were converted to the standard unit of area through linear extrapolation: since each sampling unit (100 cm^2) represents 1/100 of a square meter, values were multiplied by a factor of 100, expressing the final density in propagules per square meter (prop m^{-2}). Data variability was represented by the Mean accompanied by the Standard Error (± SE), a dispersion measure chosen because it reflects the precision of the mean estimate given the aggregated (patchy) distribution of propagule banks in hydrological systems (Brock et al. 2003).

3. Results

3.1 Floristic Composition and Richness

A total of 39 aquatic macrophyte species, distributed across 21 families, were recorded in the three study areas (Banhado 25 - B25, Pontal da Barra - PB, and Via 9 - V9). Of the total species, the vast majority belong to the angiosperm group (37 species), while pteridophytes (monilophytes) were represented by only two species: *Acrostichum danaeifolium* and *Equisetum giganteum*.

The families with the highest species richness were Cyperaceae (6 species), Poaceae (5 species), and Asteraceae (4 species), which together represent approximately 38% of the total richness found. Richness per site was highest in B25 (22 species), followed by PB (19), and V9 (15) (Table 1; Fig. 3). Species accumulation curves showed a trend toward stabilization with increasing sampling effort across the three areas (Fig. 4a–b), indicating a representative sampling of the local community.

915 **Table 1** Floristic list and life-forms of aquatic macrophytes recorded in the three studied
916 wetlands (B25, PB, and V9) in southern Rio Grande do Sul, Brazil. Habit/Life-form: H/E
917 (Emergent Herbaceous); H/A (Amphibious Herbaceous); Ar/E (Emergent Shrub); Ar/A
918 (Amphibious Shrub); L/E (Emergent Liana); L/A (Amphibious Liana); H/S (Submerged
919 Herbaceous); H/FF (Fixed Floating Herbaceous).

Family	Species	Habit/Life-form	B25	PB	V9
ACANTHACEAE	*Hygrophila costata* Nees & T. Nees	H/A	X	X	–
AMARANTHACEAE	*Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb.	H/E	–	–	X
APIACEAE	*Eryngium pandanifolium* Cham. & Schltdl.	H/E	X	–	X
APOCYNACEAE	*Oxypetalum macrolepis* (Hook. & Arn.) Decne.	H/E	X	–	–
ASTERACEAE	*Baccharis junciformis* DC.	Ar/E	X	–	–
	Enydra fluctuans Lour.	H/A	X	–	–
	Mikania micrantha Kunth	L/A	–	X	–
	Pluchea sagittalis (Lam.) Cabrera	H/E	X	–	–
COMMELINACEAE	*Commelina erecta* L.	H/A	–	–	X
	Floscopa glabrata (Kunth) Hassk.	H/E	–	X	–
CONVOLVULACEAE	*Ipomoea indica* (Burm.) Merr.	L/E	–	X	–
CYPERACEAE	*Cyperus byssaceus* Pereira-Silva	H/E	X	X	X
	Cyperus luzulae (L.) Retz.	H/E	–	–	X
	Cyperus virens Michx.	H/E	X	–	–
	Eleocharis sp.	H/A	X	X	X
	Rhynchospora velutina (Kunth) Boeckeler	H/E	X	–	–
	Scleria hirtella Sw.	H/E	–	X	–
EQUISETACEAE	*Equisetum giganteum* L.	H/A	X	–	X
FABACEAE	*Erythrina crista-galli* L.	Ar/E	–	X	–
	Mimosa bimucronata (DC.) Kuntze	H/A	–	X	–
JUNCACEAE	*Juncus effusus* L.	H/E	X	–	–
	Juncus microcephalus Kunth	H/E	X	–	–
LAMIACEAE	*Clinopodium brownei* (Sw.) Kuntze	H/E	–	–	X
LYTHRACEAE	*Cuphea carthagenensis* (Jacq.) J.F.Macbr.	H/A	–	X	–
MELASTOMATACEAE	*Pleroma asperius* (Cham.) Triana	Ar/E	X	X	–

	Pleroma urvilleanum (DC.) P.J.F.Guim. & Michelang.	H/E	–	X	–
MENYANTHACEAE	*Nymphoides humboldtiana* (Kunth) Kuntze	A/S	–	–	X
ONAGRACEAE	*Ludwigia multinervia* (Hook. & Arn.) Ramamoorthy	H/A	X	X	–
	Ludwigia peploides (Kunth) P.H.Raven	H/FF	X	–	–
PLANTAGINACEAE	*Bacopa monnieri* (L.) Pennell	H/S	–	–	X
POACEAE	*Dichanthelium sabulorum* (Lam.) Gould & C.A. Clark	H/E	X	–	–
	Eragrostis sp.	H/A	–	–	X
	Leersia hexandra Sw.	H/A	X	X	X
	Luziola peruviana Juss. ex J.F.Gmel.	H/A	X	X	X
	Panicum aquaticum Poir.	H/A	X	X	X
POLYGONACEAE	*Polygonum hydropiperoides* Michx.	H/A	–	–	X
	Polygonum punctatum Elliott	H/A	X	X	–
PTERIDACEAE	*Acrostichum danaeifolium* Langsd. & Fisch.	H/A	X	X	–
URTICACEAE	*Boehmeria nivea* (L.) Gaudich	H/E	–	X	–

The analysis of the biological structure revealed a strong predominance of the herbaceous habit, comprising 79.5% of the total richness, a pattern accompanied by the predominance of emergent (59%) and amphibious (38.5%) life-forms. This profile indicates a community adapted to environments with saturated soil and variable water levels, where the majority of plant diversity can complete its life cycle despite fluctuations in the water table. The low representativeness of other forms, such as fixed floating macrophytes (2.5%), reinforces that the study sites are predominantly characterized by shallower wetlands, typical of the coastal plain of Rio Grande do Sul.

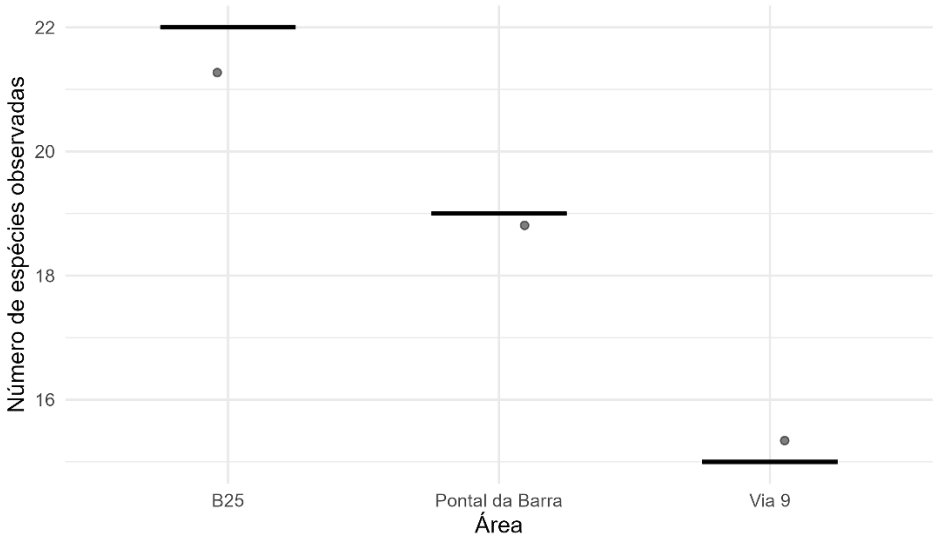


Fig 3 Total observed richness (S_{obs} linhas horizontais) and estimated/rarefied richness (grey dots) of aquatic macrophytes across the three study sites (B25, PB, and V9), southern Rio Grande do Sul, Brazil.

When analyzing the rarefied richness of the plots in each area (Fig. 4c), it was observed that the mean values (horizontal lines) were similar among the three wetlands, remaining close to 1.0. However, the distribution of the points reveals a variation in diversity at the local scale: while B25 and Pontal da Barra showed a higher frequency of plots with high relative richness (points near 1.4), Via 9 exhibited greater dispersion, with plots situated in lower ranges of rarefied richness (0.6 – 0.8).

Rarefaction indicated that, under equivalent sampling effort, B25 maintained higher alpha diversity. Floristic dissimilarity based on presence/absence (Jaccard) evidenced a clear differentiation among the areas (Fig. 4d), indicating that spatial variation involves not only the number but also the identity of species (turnover).

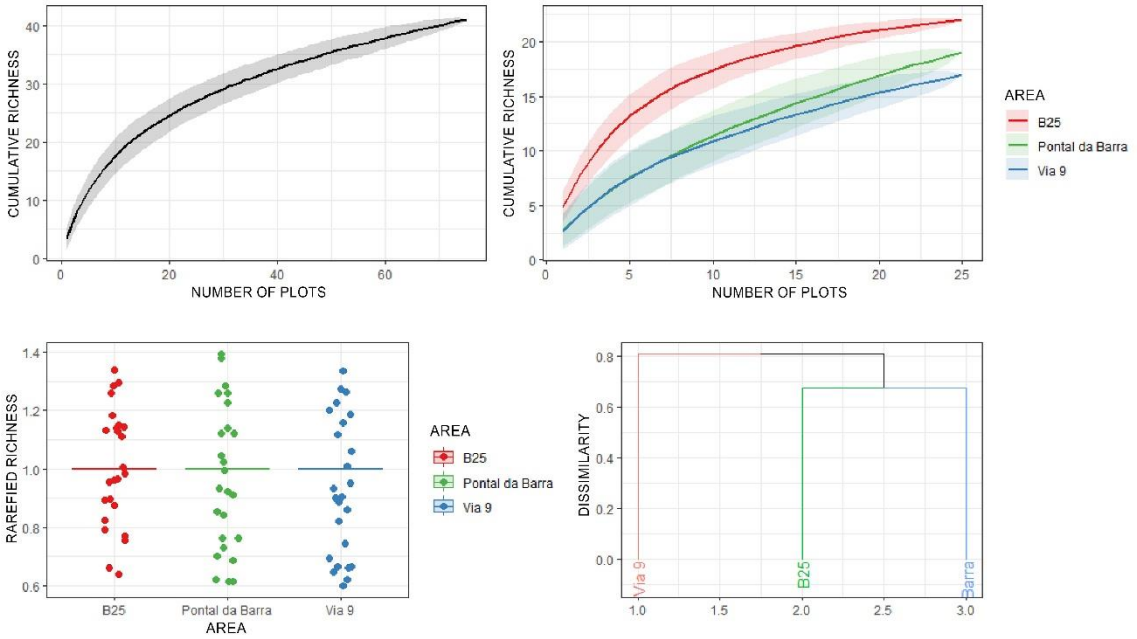


Fig 4 Richness dynamics and floristic relationships among the three study areas, southern Brazil. (a) General species accumulation curve; (b) accumulation curves by site; (c) rarefied richness per plot; (d) floristic dissimilarity dendrogram (Jaccard) highlighting the clustering of the areas.

3.2 Species Structure and Hierarchy (Phytosociology)

The structure of the plant communities across the three study areas was marked by a strong inequality in the distribution of the Importance Value (IV), characterized by the hegemony of a single species over the other floristic components. Phytosociological parameters confirmed that *C. byssaceus* holds the highest structural importance in the system, although the intensity of its dominance varies according to the sampling site.

In the PB and V9 sites, the species showed its highest indices of occupation and representativeness, with IV values exceeding half of the total relativized community value (sum = 200). In contrast, B25 presented a comparatively more balanced structure where, although *C. byssaceus* still figures as the primary taxon, its dominance was less pronounced, allowing for a greater sharing of the phytosociological space with subordinate species.

In detail, the highest dominance was recorded in PB (IV = 108.62) and V9 (IV = 104.17), while in B25 the value was 67.84 (Table 2). Regarding accompanying species, a variation in the composition of the secondary hierarchy was observed among the sites. In B25,

963 *Leersia hexandra* (IV = 19.43) and *Eryngium pandanifolium* (IV = 13.84) stood out; in PB, the
964 position of the main subordinate was occupied by *Ipomoea indica* (IV = 22.69) and *Ludwigia*
965 *multinervia* (IV = 16.50); whereas in V9, the hierarchy was predominantly composed of *E.*
966 *pandanifolium* (IV = 20.83) and *L. hexandra* (IV = 15.92).

Tabela 2 Phytosociological parameters of the ten aquatic macrophyte species with the highest total Importance Value (IV) across the three study areas (B25, Pontal da Barra, and Via 9) in southern Rio Grande do Sul, Brazil. RF = Relative Frequency (%); RC = Relative Cover (%); IV = Importance Value (sum = 200)

Family/Species	Species Code	Habit/Life-form	Banhado 25			Pontal da Barra			ViA 9		
			FR	CR	IV	FR	CR	IV	FR	CR	VI
ASTERACEAE											
Baccharis junciformis	bacj	Ar/E	5,69	4,52	10,22	–	–	–	–	–	–
APIACEAE											
Eryngium pandanifolium	eryp	H/E	5,69	8,14	13,84	–	–	–	12,50	8,33	20,83
APOCYNACEAE											
Oxypetalum macrolepis	oxym	H/E	7,32	4,07	11,39	–	–	–	–	–	–
CYPERACEAE											
Cyperus byssaceus	cypb	H/E	20,33	47,51	67,84	36,23	72,39	108,62	37,50	66,67	104,17
Eleocharis sp.	ele		3,25	1,81	5,06	2,90	1,23	4,13	3,12	1,79	4,91
CONVOLVULACEAE											
Ipomoea indica	ipoi	L/E	–	–	–	15,94	6,75	22,69	–	–	–
ONAGRACEAE											
Ludwigia multinervia	ludp	H/A	3,25	1,81	5,86	11,59	4,91	16,50	–	–	–
POACEAE											
Leersia hexandra	leeh	H/A	12,20	7,24	19,43	2,90	1,23	4,13	9,38	6,55	15,92
Luziola peruviana	luzp	H/A	7,32	4,52	11,84	2,90	1,23	4,13	1,56	1,79	3,35
PTERIDACEAE											
Acrostichum danaeifolium	acrd	H/A	7,32	4,07	11,39	5,80	2,45	8,25	–	–	–

3.3 Relationship between C. byssaceus structure and local richness

Generalized Linear Models (GLM, Poisson family) indicated a negative association between the structural attributes of *C. byssaceus* and the local richness of accompanying species. The cover of the dominant species showed a negative relationship with the number of accompanying species per plot (β= -0.014; $p < 0.001$), and height was also negatively associated with richness (β= -0.015; $p < 0.001$) (Table 3; Fig. 5a-b).

Tabela 3 Results of Generalized Linear Models (GLM) evaluating the effect of *C. byssaceus* cover and height on the local richness of accompanying species in wetland areas of the Pampa, southern Brazil

Predictor Variable	Estimate (*β*)	Standard Error	*z value*	*p value*
Cover	-0,014	0,003	-4,35	< 0,001
Height	-0,015	0,004	-3,98	< 0,001

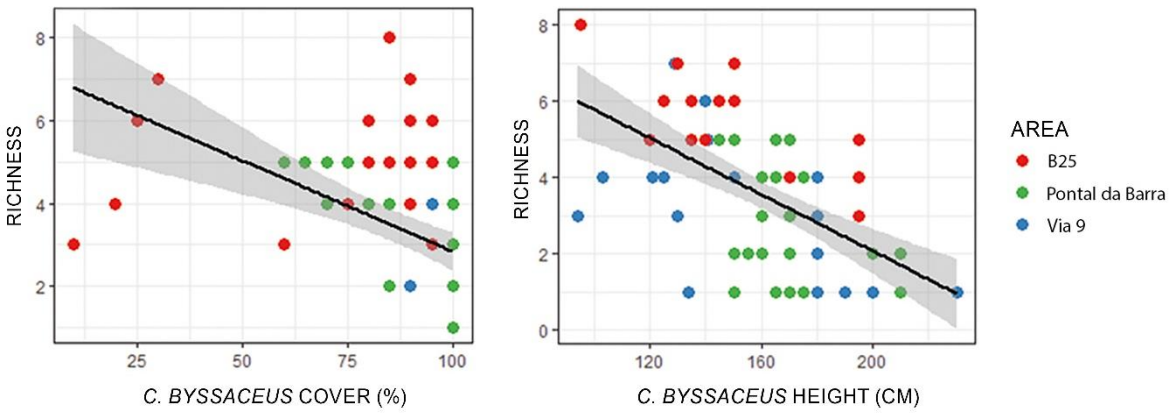


Fig 5 Relationship between *C. byssaceus* structure and accompanying species richness in wetland areas of the Pampa, southern Brazil. (a) Effect of cover (%) and (b) effect of mean height (cm) of the dominant species on local richness. The lines represent the trends of the Generalized Linear Models (GLMs), and colors indicate the different study areas (B25, Pontal da Barra, and Via 9)

3.4 Variation in composition among areas and association with environmental variables

Floristic composition differed significantly among areas for both presence/absence and abundance. This compositional segregation was accompanied by a distinct abiotic gradient among sites, involving variables such as temperature, conductivity, and dissolved oxygen (Supplementary Material 1, Fig. S1), as well as depth and total N (Table 5).

For the presence/absence matrix, the NMDS showed a stress value of 0.097, and PERMANOVA indicated a significant effect of area (R^2= 0.489; p = 0.001) (Fig. 6a; Table 4). In the envfit analysis, environmental variables were associated with compositional gradients (p ≤ 0.05), including depth and total N (Table 5). In this matrix, *C. byssaceus* height was significant (p = 0.038), while cover was not (p = 0.215).

When incorporating abundance (Domin–Krajina), the separation among areas was more pronounced (R^2 = 0.612; p = 0.001; Stress = 0.065) (Fig. 6b; Table 4). Pairwise PERMANOVA revealed that floristic composition differed significantly among all sampled areas (p_{adj}= 0.003 for all comparisons). The greatest compositional contrast was observed between Pontal da Barra and Via 9 (R^2= 0.53), followed by the comparison between B25 and Via 9 (R^2 = 0.44), indicating strong species turnover along the coastal plain. In this analysis, C. byssaceus cover showed a strong association with the compositional gradient (p = 0.001) (Table 5), indicating greater influence when abundance is considered.

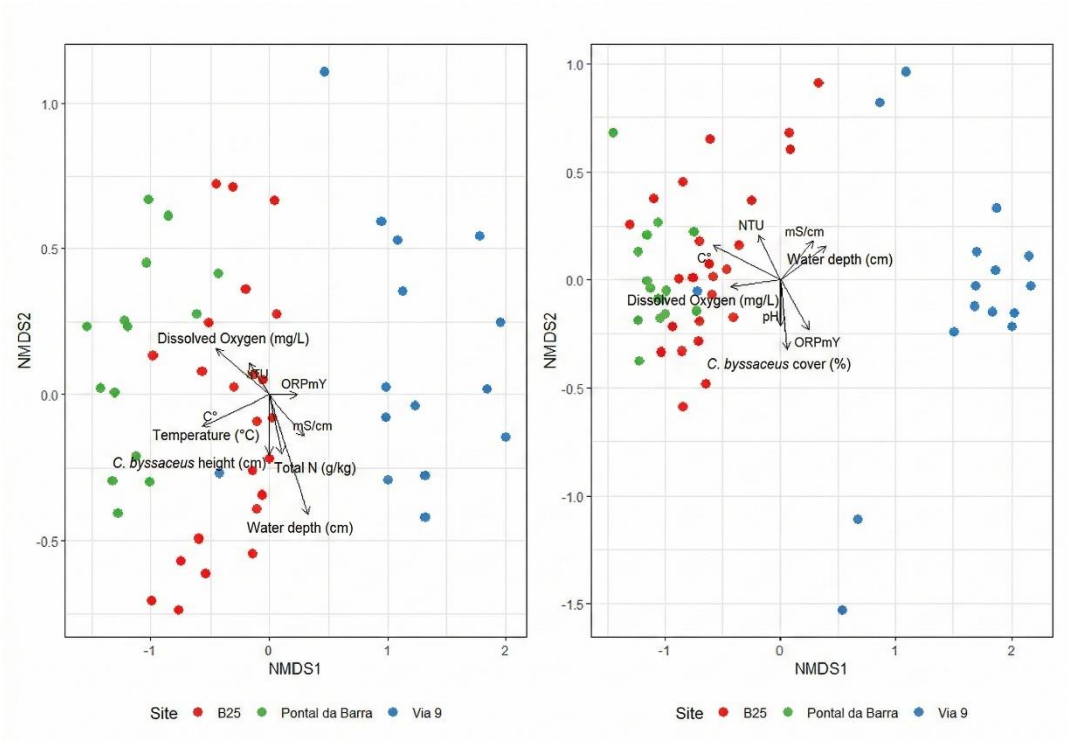


Fig 6 Non-Metric Multidimensional Scaling (NMDS) ordination of the aquatic macrophyte community across the three study areas. (a) Presence/absence matrix (Jaccard distance) and (b) abundance matrix (Bray-Curtis distance). Vectors represent significant environmental and structural variables ($p \leq 0.05$)

3.5 Effect of the dominant species: matrices with presence and absence of C. byssaceus

The exclusion of *C. byssaceus* from the analyses was performed to test whether the community structuring among areas was solely dependent on its numerical dominance. PERMANOVA analysis for the presence/absence matrix remained statistically significant even after the removal of the dominant taxon (R^2 = 0.229$; p = 0.001), indicating that the areas maintain distinct floristic identities in the accompanying vegetation. For the abundance matrix without the dominant species, a sharp reduction in represented variation was observed (Stress near zero), which is consistent with the disproportionate contribution of *C. byssaceus* to the physical structure and biomass of the system (Table 4).

Table 4. PERMANOVA results (999 permutations) and NMDS stress values for macrophyte community composition across the three study areas. R^2 indicates the proportion of variance explained by the "Area" factor

Matrix Approach	Data Set	Distance	R^2	*p*	Stress
Binary (Presen)	Full Community	Bray-Curtis*	0,489	0,001	0,097
	Excluding *C. byssaceus*	Bray-Curtis*	0,229	0,001	**–**[a]
Abundance (Domin–Krajina)	Full Community	Bray-Curtis	0,612	0,001	0,065
	Excluding *C. byssaceus*	Bray-Curtis	**–**[b]	0,001	0,02

***** The Bray-Curtis index applied to binary data is equivalent to the Sørensen index. [a] Stress value not obtained due to lack of model convergence after the exclusion of the dominant species. [b] R^2 not reported due to the drastic reduction in explained variance in the remaining abundance matrix

In the environmental variable fitting (*envfit*) performed with the remaining community, water depth (p = 0.005) and total N (p = 0.001) maintained significant associations with the ordination axes. This suggests that these abiotic factors continue to shape species distribution even in the absence of the dominant species (Table 5).

Table 5 Results of the environmental variable fitting (*envfit*), showing the correlation (r^2) and significance (p) of environmental and structural variables with the NMDS ordination axes

Environmental / Structural Variable	R^2 (Correlation)	p-value (Binary matrix)	p-value (Abundance matrix)
Water Depth	**0,557**	0,005*	–
Total Nitrogen (Total N)	**0,107**	0,001*	–
C. byssaceus height	**0,084**	0,038*	–
C. byssaceus cover	**0,221†**	0,215	0,001*

***** Significant at the 5% level (p < 0.05). † Indicates the maximum correlation obtained for the variable in the abundance matrix. – Variable not included in the final model for this matrix or without significant association

3.6 Seed bank

The seed bank analysis revealed a significant density of regenerative life forms across all areas, with an overall average of 6.198 ± 566 prop/m². Significant variation was observed among the studied areas, with Banhado 25 (B25) showing the highest mean density (7.640 ± 1.220 prop/m²) followed closely by Via 9 (7.100 ± 930 prop/m²). In contrast, Pontal da Barra exhibited the least dense seed bank (3.853 ± 765 prop/m²), including the transect with the lowest absolute abundance in the study (T2, n=28) (Fig. S2). Regarding *C. byssaceus*, despite its absolute dominance in the standing vegetation across all areas, the species was not detected in the soil seed bank (Table 6).

Table 6 Richness of standing vegetation and mean density (± SE) of the seed bank in three subtropical wetlands dominated by *C. byssaceus*, southern Brazil

Study Area	Standing Vegetation Richness (No. species)	Seed Bank Density (seeds/m² ± EP)	*C. byssaceus* Presence in Seed Bank
B25	22	7.640 ± 1.220	Absent
Via 9	15	7.100 ± 930	Absent
Pontal da Barra	19	3.853 ± 765	Absent

SE = Standard Error. Standing vegetation richness based on taxonomic identification in 1-m² plots.

The spatial distribution of seeds was heterogeneous (clumped) across all areas, as evidenced by the high standard error values. In B25, the density peak occurred in Transect 2 (12,100 ± 3,857 seeds/m²), while in Via 9, values were more balanced among the sampling fronts. In Pontal da Barra, density ranged from 933 seeds/m² to 5,567 seeds/m², reinforcing the discontinuity of the seed bank in this area.

Regarding morphological composition, the bank was predominantly composed of Cyperaceae and Poaceae achenes (Fig. S2), in addition to the presence of vegetative fragments. The high seed density, especially in B25 and Via 9, suggests that these communities possess a high potential for resilience and self-recovery, maintaining a hidden biodiversity reserve that is not reflected in the standing vegetation. This stock represents a potential for resilience and self-recovery, capable of being recruited in response to variations in the hydrological regime or during mortality windows of the dominant species.

4. Discussion

The macrophyte communities in the three studied wetlands differed significantly in richness and composition, indicating clear spatial structuring at both regional and local scales. Total observed richness (S_{obs}) identified Site 1 (B25) as the most diverse environment (22 species), followed by Site 3 (PB; 19 species) and Site 2 (V9; 15 species). However, rarefied richness at the plot level (Fig. 4c) revealed balanced relative diversity values (~1.0) across areas. The observed variation lies in the greater dispersion and frequency of plots with high relative richness in Sites 1 and 3, whereas Site 2 (V9) showed greater heterogeneity, with more plots in lower rarefaction ranges.

The total richness recorded (39 species) aligns with diversity patterns for subtropical wetlands, where fluctuating water levels and microtopographical variations act as selective filters (Rolon and Maltchik 2006). Recent studies in temperate marshes suggest that certain

plant species function as ecological engineers, creating microtopographic niches that promote coexistence and enhance local richness (Dušek et al. 2025). In our study, the presence of large-stature species like *C. byssaceus* may similarly influence microhabitat availability, although the intense dominance in some plots appears to constrain rather than promote diversity, as seen in the lower richness of Site 2.

The predominance of Cyperaceae and Poaceae reinforces a floristic identity typical of South American wetlands (Pott and Pott 2000), yet the lower richness observed in Site 2 (V9) highlights the pressure of anthropogenic landscapes. Evidence from urbanized wetland systems indicates that linear infrastructures and landscape-scale variables significantly influence biological abundance and community structure (Mészáros et al. 2025). The proximity of Site 2 to industrial and port infrastructure likely imposes stressors that filter out sensitive species, explaining the simplified composition compared to the more preserved Sites 1 and 3.

The evident dissimilarity based on presence data (Sørensen/Bray-Curtis) demonstrates a high turnover rate between areas. This pattern is widely reported in freshwater wetlands, where community composition reflects interactive gradients of hydrology, light availability, and sediment conditions (Bornette and Puijalon 2011). Such differentiation is especially expected in shallow systems, where small water level oscillations impact underwater light climate and sediment oxygenation (Wen et al. 2023).

4.1 C. byssaceus dominance and the decline in local richness

A central finding of this study was the negative association between the structural dominance of C. byssaceus and the local richness of accompanying species (negative effects of cover and height in the GLM; $p < 0.001$). This effect direction corroborates previous studies in the same regional context, in which the high cover of dominant emergents was identified as a factor reducing light near the substrate, limiting the establishment of smaller-sized species (Käfer 2013; Pereira 2015). Although light radiation was not measured directly, the strong agreement between the reduction in richness and the structural attributes of the dominant species is consistent with an exclusion mechanism mediated by canopy shading (Cuda et al. 2020; Feldman and Kettenring 2017; Spier et al. 2023).

Studies in areas dominated by large macrophytes provide convergent evidence of this process. Dominant emergents often act as "ecosystem engineers", modifying the environment in ways that are unfavorable to other plants through litter accumulation and physical barriers (Tuchman et al. 2009; Vaccaro et al. 2009). The proposed mechanisms (shading and competitive asymmetry) are consistent with the drastic reduction in stress observed in the

abundance matrix after the exclusion of C. byssaceus (Table 4), reflecting the monopolization of space and resources by this species.

The ordination revealed that the relative importance of the dominant species' attributes depends on the matrix analyzed. Variables linked to vertical architecture (height) aligned with compositional gradients in the presence/absence space (Table 5; $p = 0.038$), while horizontal occupation (cover) became more explanatory in the abundance matrix ($p = 0.001$). Presence data are more sensitive to establishment thresholds, reflecting habitat suitability and environmental filtering (Heino 2014), whereas abundance data capture the outcome of competitive occupation and structural dominance (Legendre and Gallagher 2001; Magurran 2004).

4.2 Depth and nitrogen as persistent environmental filters

Water depth and total nitrogen were consistently associated with community gradients, maintaining their relevance even after the statistical exclusion of the dominant species (depth: $p = 0.005$; total N: $p = 0.001$; Table 5). This indicates that the differentiation among areas is not merely a byproduct of the presence of *C. byssaceus*. Depth acts as a central axis, integrating the hydrological regime and the zonation of life forms (Lacoul and Freedman 2006). The persistence of this factor, corroborated by recent studies (Feldman and Kettenring 2017), supports the interpretation of depth as a robust and independent filter that structures the accompanying assemblies.

Similarly, the association with total nitrogen suggests that edaphic fertility contributes to the segregation of the areas. Nutrient enrichment can alter competitive hierarchies (Uddin et al. 2020), interacting with hydrology to filter recruitment (Lee et al. 2018). These results reinforce that, beyond biotic competition, resource availability and hydrological stress act together to shape the vegetation.

4.3 Seed bank: biological memory and resilience potential

The mean seed density found in this study (6,198 ± 566 seeds/m²) reveals that, although the aboveground structure is largely dominated by C. byssaceus, the soil maintains a robust and diversified "biological memory" (Hopfensperger 2007). This scenario characterizes a "floristic decoupling," where the seed bank composition does not directly reflect the standing vegetation, a common condition in areas dominated by perennial species (Hopfensperger 2007; Brock et al. 2003). It is important to note that these values were obtained via physical extraction, representing

the total seed bank accumulated in the sediment. Although this method does not quantify the immediate germination rate (active bank), it provides a direct measure of the ecosystem's storage capacity (Kettenring and Tarsa 2020). In wetlands dominated by Cyperaceae, physical separation is particularly informative, given that many species in this group produce achenes with prolonged dormancy that might be underestimated in seedling emergence tests (Boedeltje et al. 2003).

The absence of *C. byssaceus* propagules in the seed bank results, despite its dominance in the standing vegetation, suggests a combination of biological and methodological factors. First, the species may prioritize clonal reproduction and vegetative maintenance, which is supported by the detection of vegetative fragments in the sediment. Furthermore, the mechanical retention exerted by the dense layer of plant debris (wrack) on the surface may have intercepted the recent seed rain, preventing its incorporation into the collected mineral soil. From a methodological standpoint, it must be considered that the screening protocol retained only material larger than 355 µm; therefore, it is plausible that smaller *C. byssaceus* achenes were carried into the through-fraction during sieving. Thus, the absence of this species in the results should be interpreted as a potential detection limitation of the method, rather than necessarily evidence of its absolute absence from the system.

The values found, especially in Banhado 25 (7,640 ± 1,220 seeds/m²) and Via 9 (7,100 ± 930 seeds/m²), are higher than those reported for other subtropical wetlands, suggesting a high regeneration potential for these communities (Bove 2003; Poiani and Johnson 1988). In contrast, the lower density at Pontal da Barra (3,853 ± 765 seeds/m²) may reflect historical differences in the flooding regime or the stand age of the dominant species, factors that directly influence the deposition rate and viability of propagules in the sediment (Cronk and Fennessy 2001).

The observed spatial heterogeneity (clumped distribution), exemplified by the high standard error values in specific transects, is an intrinsic characteristic of wetland seed banks. This pattern of dominance is usually a result of hydrochory (water dispersal) and microrelief, which favor propagule accumulation in depositional zones or in areas with higher vegetation density acting as a physical barrier (Brock et al. 2003). In B25, the density peak in T2 (12,100 ± 3,857 seeds/m²) reinforces that biotic dominance does not prevent seed accumulation but may act as a subsequent filter, limiting germination through shading (Cuda et al. 2020).

The predominance of Cyperaceae and Poaceae achenes and vegetative fragments in the bank is directly related to the floristic identity of the areas. The presence of vegetative propagules is a crucial adaptive strategy for perennial species in wetlands, ensuring rapid recruitment after disturbances regardless of seed germination rates (Boedeltje et al. 2003). From a conservation perspective, the coexistence of a dense bank beneath a high-biomass matrix indicates that the reduction of the main species' dominance, whether through natural mortality windows of *C. byssaceus* or cyclic disturbances, acts as a safety mechanism for maintaining the system's ecological dynamics. This allows the 'hidden' diversity in the soil to manifest in the standing vegetation, ensuring community resilience in the face of changing environmental conditions.

5. Conclusions and future perspectives

This study expands the understanding of community ecology in subtropical wetlands by demonstrating that biotic dominance and abiotic filters act complementarily in structuring biodiversity. The central contribution lies in the statistical segregation of the effect of the dominant species (*C. byssaceus*), allowing for the distinction of ecological control components. It was observed that the presence of a foundation species with high biomass is associated with a reduction in local diversity. From this perspective, reducing the density of dominant species may favor an increase in richness and the recruitment of more diverse communities (Ward et al. 2025), although the floristic response is context-dependent and may not occur immediately (Judd and Francoeur 2019).

On the other hand, floristic identity and differentiation among areas tend to reflect relatively persistent environmental gradients, especially those associated with hydrological conditions, which structure composition at both the site and landscape scales (Mauchamp et al. 2021; Richards et al. 2020) and can modulate or even mask simple relationships with nutrients under natural conditions (Heminway and Wilcox 2022). Within this framework, the effects of *C. byssaceus* physical structure on local richness occur through mechanisms such as shading and space occupation, while the maintenance of community integrity and regional composition remains conditioned by the hydrological regime and the context of soil fertility.

Furthermore, the results reinforce the importance of long-term monitoring and research in wetlands under anthropogenic pressure, as changes in the hydrological regime, including those resulting from restoration interventions, are associated with consistent reconfigurations of plant composition over time (Richards et al. 2020). From an applied standpoint, the findings suggest that the management of dominant species contributes to recovering local biodiversity components

(Ward et al. 2025), but the community's sustainability and its post-management trajectory depend on baseline conditions and environmental processes, such as hydrology and nutrient availability, which can also be altered by interventions (Judd and Francoeur 2019; Heminway and Wilcox 2022).

Additionally, the results obtained from the seed bank provide a critical temporal dimension to the resilience of these ecosystems. The high density of regenerative life forms (seeds, fruits, and vegetative fragments) accumulated in the soil suggests that accompanying biodiversity was not eliminated by *C. byssaceus* dominance but remains in a state of "latency" or biological reserve. This finding indicates that these wetlands possess a high potential for passive restoration, where controlling the dominant species or the natural opening of canopy gaps may be sufficient to trigger the recruitment of accompanying vegetation from the local propagule stock itself (Abella et al. 2024; Hopfensperger 2007). However, the variation in bank density among áreas, especially the lower abundance observed at Pontal da Barra, warns that self-recovery capacity is not uniform and may be limited by flooding history and the duration of the dominant species' establishment at the site.

In summary, the management of ecosystem engineer species in Pampa wetlands must consider that, although the seed bank guarantees the "raw material" for recovery, the post-management successional trajectory will be determined by baseline hydrological conditions. Future long-term research is essential to monitor whether the expression of this "hidden diversity" sustains itself against climate change and anthropogenic pressures on the coastal plain.

6. References

Abella SR, Chiquoine LP, Henry AC (2024) Seeding to overcome hydrologic extremes in wetland restoration. Wetlands 44:12. https://doi.org/10.1007/s13157-023-01765-w

Albertoni EF, Palma-Silva C, Esteves FA (2014) Macrophyte community structure in coastal wetlands. Iheringia Ser Bot 74(1):25–38

Albertoni EF et al (2019) Macrophyte community in coastal wetlands: species richness and composition. Iheringia Ser Bot 74:e2019011. https://doi.org/10.1590/S2446-82312019000100011

Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, Gonçalves JLM, Sparovek G (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. Meteorol Z 22(6):711–728

APG IV - Angiosperm Phylogeny Group (2016) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. Bot J Linn Soc 181(1):1–20

Azambuja B et al (2022) Land use changes and the conservation of the Pampa biome. Rev Bras Cienc Ambient 57:112–125

Basso LA (2012) Banhados: Abordagem conceitual. Bol Geogr Rio Gd Sul 30:1–12

Belloli TF, Guasselli LA, Simioni JPD, Cunha CS (2025) Machine learning for estimating aboveground biomass and organic carbon in subtropical wetlands. Wetlands Ecol Manage 33(1):55. https://doi.org/10.1007/s11273-024-10042-y

Bornette G, Puijalon S (2011) Response of aquatic plants to abiotic factors: a review. Aquat Bot 94:1–27

Bouma, t. j.; rosbakh, s.; phartyal, s.; poschlod, p. seed banks and recruitment dynamics under environmental constraints. journal of vegetation science, 2024.

Bove CP, Gil ASB, Moreira CB, Anjos RFB (2003) Hidrófitas fanerogâmicas de ecossistemas aquáticos temporários da planície costeira do estado do Rio de Janeiro, Brasil. Acta Bot Bras 17(1):119–135

Castillo, j. m.; martínez, j.; pérez, r. physical barriers and seedling establishment in wetlands. wetland ecology, 2023

Costa CSB et al (2003) A vegetação das áreas úmidas do litoral sul do Brasil. In: Áreas Úmidas: Biodiversidade e Conservação. Unisinos, São Leopoldo, pp 1–25

Cuda J et al (2020) Invasive and native Phragmites australis: effects of litter and shading on germination and growth of aquatic macrophytes. Preslia 92:34–45

Dušek, J., Novotný, J., Navrátilová, B., et al. (2025). Plant species as ecological engineers of microtopography in a temperate sedge-grass marsh. *Scientific Reports, 15*(1), 13432. https://doi.org/10.1038/s41598-025-98067-z

Feldman RE, Kettenring KM (2017) The role of plant traits and environment in predicting macrophyte species richness. Wetlands 37(2):345–356. https://doi.org/10.1007/s13157-016-0871-1

Heino J (2014) The importance of considering both presence-absence and abundance data in community ecology. Terr Arthropod Rev 7(2-4):125–146

Heminway S, Wilcox DA (2022) Interaction between hydrology and nutrient availability in shaping wetland plant communities. Wetlands 42(3):22

HilleRisLambers, J., Adler, P. B., Harpole, W. S., Levine, J. M., & Mayfield, M. M. (2012). Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 43*, 227-248. https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110411-160411

Irgang BE, Gastal Júnior CVS (1996) Plantas aquáticas da planície costeira do Rio Grande do Sul. Edição dos autores, Porto Alegre

Judd KE, Francoeur SN (2019) Long-term macrophyte community response to herbicide control of invasive Phragmites australis. Restor Ecol 27(6):1431–1439

Kafer PS (2013) Dinâmica e estrutura de comunidades de macrófitas aquáticas em banhados continentais (Rio Grande, RS). Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Rio Grande.

Kettenring, k. m.; Tarsa, c. w. seed banks and wetland resilience. wetland ecology and management, 2020

Krusche N et al (2002) Condições meteorológicas no Rio Grande, RS (1991-2000). Editora da FURG, Rio Grande

Lee SY, Walters S, Glass AL (2018) Hydrologic requirements for macrophyte recruitment and growth. Wetlands Ecol Manage 26:1015–1027

Legendre P, Gallagher ED (2001) Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. Oecologia 129(2):271–280

Mauchamp A et al (2021) Hydrological gradients and the persistence of wetland plant communities: a long-term monitoring study. Aquat Bot 170:103345

Mészáros, B., Bürgés, J., Tamás, M., et al. (2025). Scale-dependent landscape variables and linear infrastructures influence smooth newt (*Lissotriton vulgaris*) abundance in wetlands of a heavily urbanized lake. *Scientific Reports, 15*(1), 13882. https://doi.org/10.1038/s41598-025-97988-z

Mitsch WJ, Gosselink JG (2015) Wetlands. 5th edn. Wiley, New York

Mueller-Dombois D, Ellenberg H (1974) Aims and methods of vegetation ecology. Wiley, New York

Murphy, K. J.; Lovett-Doust, L. Aquatic plant ecology. In: Encyclopedia of Plant and Crop Science. New York: Marcel Dekker, 2004. p. 43–47.

Overbeck GE et al (2007) Brazil's neglected biome: The South Brazilian Campos. Perspect Plant Ecol Evol Syst 9:101–116

Palma-Silva C, Albertoni EF, Esteves FA (2005) Clonal growth of Typha domingensis... Wetlands Ecol Manage 13:191–198

Pellegrini G et al (2022) Plant diversity in Pampa wetlands: a regional species pool perspective. Biodiversity 23:112–125

Pereira CL (2015) Efeitos de fatores ambientais na comunidade de macrófitas em pequenos cursos lóticos perenes subtropicais. Dissertação de mestrado, FURG, Rio Grande

Pereira-Silva L et al (2020) New combinations and new names in Cyperus (Cyperaceae) after inclusion of the South American genus Androtrichum. Plant Ecol Evol 153(3):446–454

Richards L et al (2020) Reconfiguration of wetland vegetation composition over time in response to hydrological changes. J Appl Ecol 57(4):789–801

Rolon AS, Maltchik L (2006) Phytosociology of aquatic macrophytes in coastal wetlands of Southern Brazil. Biota Neotrop 6(2):1–15

Rolon AS, Maltchik L, Heckman LH, Oliveira LL (2010) The influence of area, habitat heterogeneity and altitude on richness of aquatic macrophytes in southern Brazil wetlands. J Veg Sci 21(3):438–446

Rosbakh, s.; phartyal, s.; poschlod, p. environmental filters and seedling emergence in wetlands. perspectives in plant ecology, evolution and systematics, 2020.

Silveira, F. P., da Silveira, F. F., Porto, A. B., et al. (2025). Zonation of aquatic plant communities along a flooding gradient in subtropical wetlands. *Folia Geobotanica*. https://doi.org/10.1007/s12224-025-09460-5

Spier L et al (2023) Light competition and height-growth strategies in herbaceous plant communities. J Ecol 111:1234–1245

Tuchman NC et al (2009) Patterns of environmental change associated with Typha × glauca invasion in a Great Lakes coastal wetland. Wetlands 29(3):964–975

Uddin MN, Robinson RW, Buyani TD, Harun MA (2020) Competitive hierarchies and the role of nutrients in structuring macrophyte communities. Aquat Bot 166:103254

Vaccaro LE, Bedford BL, Johnston CA (2009) Litter accumulation as a mechanism of rapid shift from marsh to meadow in Great Lakes coastal wetlands. Wetlands 29(3):1036–1048

Villwock JA, Tomazelli LJ (1995) Geologia costeira do Rio Grande do Sul. Not Técnicas CECO-IG-UFRGS 8:1–45

Ward A, DeGazio J, Bowman M (2025) Managing dominant species to enhance local biodiversity in subtropical wetlands. Wetlands Ecol Manage 33(1):12–25

Wen L et al (2023) Water depth as a major driver of macrophyte traits: evidence from a global meta-analysis. J Ecol 111(4):845–857

Final Considerations and Perspectives

The present dissertation investigated the mechanisms governing macrophyte community assembly in Pampa Biome wetlands, integrating the analysis of standing vegetation, the role of biotic dominance, and the regenerative potential contained within the seed bank. Prior to the implementation of this study, the understanding of the structuring of wetlands dominated by *C. byssaceus* lacked an analysis that separated the structural effect of the dominant species (biotic filter) from abiotic gradients (environmental filters). The state-of-the-art was largely limited to floristic or phytosociological descriptions that did not statistically isolate these forces. The innovation of this work lies in the analytical "decoupling," which revealed that *C. byssaceus* dominance acts as a local filter, reducing richness through physical barriers (shading/space occupation), while regional floristic identity and differentiation among areas are maintained by water depth and nutrients.

In this scenario, the seed bank analysis added a critical temporal dimension to the study, revealing that local biodiversity is not merely suppressed, but rather "stored" in the soil. The high mean density found (6,198 ± 566 seeds/m²) indicates that the pool of seeds and vegetative fragments functions as a resilience stock. The observed variation (with B25 and Via 9 showing significantly higher densities than Pontal da Barra) demonstrates that self-recovery capacity is heterogeneous and depends on the historical and environmental context of each site.

The primary impacts of this study are both theoretical and applied. Theoretically, we confirm that community assembly in subtropical wetlands is a multi-scale process, where biotic filters, abiotic filters, and the propagule stock operate across different dimensions of biodiversity. From an applied standpoint, the study provides a foundation for conservation and management strategies in the Pampa Biome. We demonstrate that the management of dominant species is a promising tool for increasing local richness via passive restoration, leveraging the existing seed bank. However, long-term effectiveness will invariably depend on the maintenance of the hydrological regime and soil fertility, filters that sustain community identity across time and space.

Material Suplementar

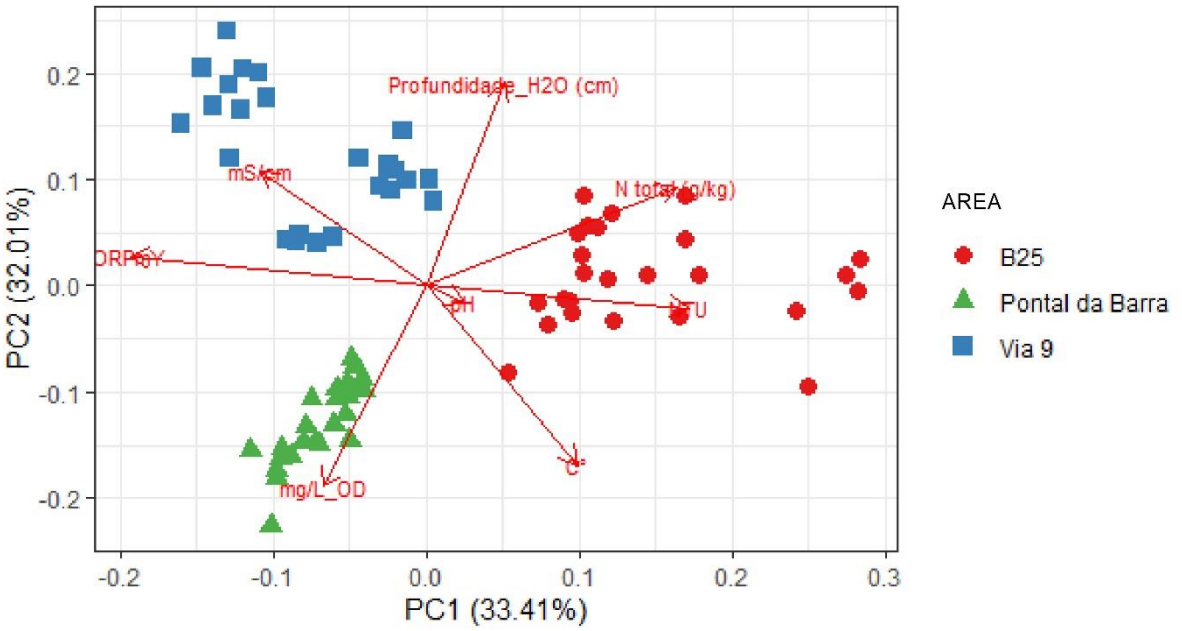


Fig. S1 Principal Component Analysis (PCA) biplot of environmental variables across the three study areas (B25, Pontal da Barra, and Via 9). Vectors represent the influence of temperature (°C), pH, ORP, conductivity, turbidity, dissolved oxygen, water depth, and total nitrogen



Fig. S2 Seeds sampled in the study areas representing different morphotypes: (a) morphotype 1 (*Solanum* sp.), (b) morphotype 2 (*Eleocharis* sp.), (c) morphotype 3 (unidentified), (d) morphotype 4 (*Cyperus* sp.), (e) morphotype 5 (*Euphorbia* sp.), (f) morphotype 6 (*Cyperus* sp.), (g) morphotype 7 (*Regnellidium* sp.), and (h) morphotype 8 (*Cyperus* sp.).

Table S1 Seed bank density

Area	Transect	Abundance (n)	Mean Density (seeds/m² ± SE)
B25	T1	274	9.133 ± 2.814
	T2	363	12.100 ± 3.857
	T3	215	7.167 ± 2.367
	T4	180	6.000 ± 1.735
	T5	114	3.800 ± 872
Mean B25		1.146	7.640 ± 1.220
VIA 9	T1	197	6.567 ± 1.417
	T2	246	8.200 ± 4.464
	T3	180	6.000 ± 764
	T4	205	6.833 ± 1.821

Area	Transect	Abundance (n)	Mean Density (seeds/m² ± SE)
	T5	237	7.900 ± 1.644
Mean VIA 9		1.065	7.100 ± 930
PONTAL	T1	167	5.567 ± 3.232
	T2	28	933 ± 260
	T3	99	3.300 ± 1.646
	T4	142	4.733 ± 418
	T5	142	4.733 ± 664
Média PONTAL		578	3.853 ± 765

1344