

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

**ECOLOGIA E APLICABILIDADE DE MÉTODOS PARA AVALIAÇÃO
DA PRODUÇÃO PRIMÁRIA DE *Zizaniopsis bonariensis*: UMA
MACRÓFITA AQUÁTICA EMERGENTE, NO SISTEMA
HIDROLÓGICO DO TAIM, RS**

TIAGO FINKLER FERREIRA

PORTO ALEGRE, MARÇO DE 2005.

**ECOLOGIA E APLICABILIDADE DE MÉTODOS PARA AVALIAÇÃO
DA PRODUÇÃO PRIMÁRIA DE *Zizaniopsis bonariensis*: UMA
MACRÓFITA AQUÁTICA EMERGENTE, NO SISTEMA
HIDROLÓGICO DO TAIM, RS**

TIAGO FINKLER FERREIRA

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, do Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. David Motta Marques

Comissão Examinadora:

Prof. Dr. Albano Schwarzbald

Prof. Dr. Cláudio da Senna Gastal Jr.

Prof. Dr. Walter Collischon

PORTO ALEGRE, MARÇO DE 2005.

“A verdadeira espiritualidade, a mais profunda religiosidade, consiste em sentir-se parte deste fantástico, misterioso processo que distingue nosso planeta dos demais. É sentir-se responsável da preservação e continuado desdobramento da maravilhosa sinfonia da evolução orgânica” (JOSÉ LUTZENBERGER).

APRESENTAÇÃO

O presente trabalho foi desenvolvido pelo Programa de Pós Graduação em Ecologia da Universidade Federal do Rio Grande do sul, sob orientação do Professor David da Motta Marques da Universidade Federal do Rio Grande do sul.

O mesmo trabalho está inserido no Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração (PELD) *Sistema Hidrológico do Taim – Sítio 7*, financiado pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq). O PELD é composto por uma rede de sítios selecionados dos principais ecossistemas brasileiros e tem como foco a pesquisa integrada, contando com uma rede internacional, *International Long Term Ecological Research Program* (ILTER), composta por 21 países participando ativamente e trocando experiências.

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Prof. Dr. David da Motta Marques pela orientação e estímulo em meu trabalho.

Agradeço ao Programa de Pós Graduação em Ecologia e CAPES pela concessão da bolsa de estudo.

Ao Instituto de Pesquisas Hidráulicas pela infraestrutura disponível necessária para a realização deste estudo. Aos colegas do IPH: Laurindo Guasseli, Vanessa Gazulha, Rogério Nunes, Álvaro Franz e Antonio Bueno pelo apoio e amizade.

Ao pessoal da ESEC-Taim (IBAMA): Adão, Zilda e Gilberto e ao chefe da Estação, Amauri Senna, pela infra-estrutura, auxílio e receptividade.

Por fim, agradeço imensamente aos meus pais, Ernesto Ferreira e Gredes Finkler. Aos meus queridos avós Elli e Lauro Finkler. À minha irmã Petrucia Finkler Ferreira. E à minha namorada, Juliana Vizzotto, por todo carinho, apoio e parceria nesta empreitada.

RESUMO

Este estudo analisou variações mensais na dinâmica populacional, biomassa aérea, taxas de crescimento e produção primária de *Zizaniopsis bonariensis*, uma macrófita aquática emergente, no Sistema Hidrológico do Taim, RS, durante o ano de 2004. Indivíduos fotossinteticamente ativos tiveram todas suas folhas etiquetadas, quantificações de incrementos em biomassa foram determinadas de modo não destrutivo através de quadros experimentais “*in situ*”. Variáveis alométricas foliares como comprimento de tecido clorofilado e senescente e diâmetro basal de centenas de indivíduos foram mensuradas em campo e convertidas em biomassa através da regressão da área da superfície foliar contra biomassa. Devido à emergência contínua de indivíduos de *Z. bonariensis* durante todo o ano, coortes mensais foram recrutadas e monitoradas. Variações na biomassa desta espécie também foram avaliadas de modo destrutivo através de blocos de colheita. Os dados obtidos foram utilizados para calcular a Produção Primária Aérea Anual (PPAA) com base em nove métodos de estimativa: Pico Anual de Biomassa; Pico Anual de Biomassa modificado; Milner & Hughes (IBP); Smalley; Valiela *et al*; Curva de Allen; Soma dos Máximos de Biomassa; Soma de Incrementos e Crescimento Instantâneo. A taxa média mensal de emergência de brotos foi de 11,7 ind m⁻², sem evidências de pulsos de emergência em função de mudanças sazonais. A densidade média foi de 48 ind m⁻². A longevidade das coortes foi estimada em 10,5 meses, e taxa de mortalidade aumentou após o período reprodutivo, sugerindo preliminarmente influência da sazonalidade sobre estas variáveis. A biomassa média das coortes aumentou durante o período reprodutivo, demonstrando alto investimento reprodutivo, sendo o maior valor registrado em outubro, 39,96 gPS m⁻², pela coorte de janeiro. A taxa de crescimento relativo se mostrou maior durante o primeiro mês após emergência entre todas as coortes, 0,048 g PSm⁻²d⁻¹. A biomassa clorofilada dos quadros experimentais decresceu no inverno, voltando a aumentar durante a primavera. A PPAA foi estimada em 2870 gPS m⁻². Dos métodos utilizados, apenas o método de Milner & Hughes (não-destrutivo) se mostrou adequado, enquanto os baseados em dados de colheita (destrutivo) subestimaram a produção real de *Z. bonariensis*.

ABSTRACT

This study evaluated continuous changes in the population dynamics, above ground biomass, growth rates and Net Aboveground Primary Production of the emergent macrophyte *Zizaniopsis bonariensis* over an annual period in Taim wetland, RS. Sampling was carried out monthly from december 2003 until december 2004. Extant and emerging individual photosynthetic shoots (culms) had all their leaves labeled individually and their growth dynamics quantified in replicated quadrats. Lengths of living (chlorophyllous) and senescent portions and basal diameters of several hundreds leaves were determined and converted to biomass by regression of surface areas to biomass. Due to continuous recruitments of emerging individuals, monthly cohorts were also determined and monitored. Seasonal changes in standing crop were also evaluated by harvesting plots next to the study quadrats to accomplish for annual primary production as well. The data from study quadrats (including monthly cohorts) and harvesting plots were used to calculate Net Aboveground Primary Production (NAPP) using nine estimating procedures: Peak biomass; modified Peak biomass; the Milner & Hughes; Smalley; Valiela *et al* ; Allen Curve; Summed Shoot Maximum; Increment Summation and Instantaneous Growth. Individuals emerged continuously at all times of the year, at monthly rates of 11,7ind m⁻², without evidence of response pulses to seasonal variations. Average density of chlorophyllous culms was 48 ind m⁻². Cohort longevity was estimated in 10,5 months, and mortality has shown up an increase after reproduction period, leading to preliminary conclusions of climate influence over this variables. Average cohort biomass increased during reproductive period, the maximum mean biomass was attained for January cohort in October, 39,96 g dry weight m⁻². Growth rates were higher (0,048 dry weight m⁻²d⁻¹) among all cohorts during the first month after emerging. Chlorophyllous biomass from study quadrats presented low values in winter, increasing later during spring. NAPP was estimated in 2870 g dry weight m⁻². Among NAPP methods, Milner & Hughes (non destructive) achieved adequate results, while the ones based on plot harvesting underestimated real production of *Z. bonariensis*,

SUMÁRIO

| | |
|--|----|
| Apresentação | |
| Agradecimentos | |
| Resumo | |
| Abstract | |
| Sumário | |
| Lista de Tabelas | |
| Lista de Figuras | |
| Lista de Símbolos e Abreviaturas | |
| | |
| 1. INTRODUÇÃO | 1 |
| 1.1. Macrófitas aquáticas e banhados..... | 1 |
| 1.2. Contextualização Espacial | 2 |
| 1.2.1. Recursos Hídricos e Planície Costeira do Estado do Rio Grande do Sul | 2 |
| 1.2.2. Estação Ecológica do Taim..... | 3 |
| 1.2.3. Região de Inserção do sistema Hidrológico do Taim..... | 3 |
| 1.2.4. Aspectos geomorfológicos e processos evolutivos de formação. | 4 |
| 1.2.5. Sistema Hidrológico do Taim e Uso Principal de Água..... | 5 |
| 1.2.6. Hidrologia/Hidrodinâmica do SHT..... | 7 |
| 1.2.6. Clima..... | 8 |
| 1.2.7. Dinâmica de Ventos e sua Influência na região..... | 8 |
| 1.3. Considerações Gerais e Revisão Bibliográfica..... | 9 |
| 1.3.1. Terras Úmidas | 9 |
| 1.3.2. Hidroperíodo..... | 11 |
| 1.3.3. Substrato..... | 12 |
| 1.3.4. Exportação de Matéria Orgânica em Função do Hidroperíodo..... | 13 |
| 1.3.5. Macrófitas aquáticas..... | 14 |
| 1.3.6. Comunidades macrofíticas e funções desempenhadas em ecossistemas aquáticos..... | 16 |

| | |
|--|----|
| 1.3.7. A distribuição das macrófitas aquáticas no Sistema Hidrológico do Taim..... | 18 |
| 1.3.8. A espécie <i>Zizaniopsis bonariensis</i> (Bal. & Poitr.) Speg. | 20 |
| 1.3.9. Influência dos estandes na dinâmica do Banhado-Lagoa Mangueira..... | 24 |
| 1.3.10. Produção primária e suas inter-relações..... | 25 |
| 1.3.11. Aspectos ecofisiológicos da produção primária..... | 26 |
| 1.3.12. Decomposição inicial de macrófitas aquáticas..... | 27 |
| 1.3.13. Secreção de Matéria Orgânica..... | 29 |
| 1.3.14. Termos e conceitos envolvendo produção primária..... | 30 |
| 1.3.14.1. Biomassa..... | 31 |
| 1.3.14.2. Produção primária..... | 31 |
| 1.3.14.3. Produção ou Produtividade?..... | 32 |
| 1.3.15. Estudos de Produção Primária..... | 33 |
| 2. JUSTIFICATIVA..... | 36 |
| 3. OBJETIVOS..... | 37 |
| 2.1. Objetivos gerais..... | 37 |
| 2.2 Objetivos específicos..... | 37 |
| 4. MATERIAIS E MÉTODOS..... | 38 |
| 4.1. Área de estudo..... | 38 |
| 4.2. Técnica Amostral Não-Destrutiva..... | 39 |
| 4.2.1. Colheita inicial de biomassa vegetal de <i>Z. bonariensis</i> | 39 |
| 4.2.2. Estimativa de biomassa foliar..... | 39 |
| 4.2.3. Experimentação não destrutiva “ <i>in situ</i> ” e coleta de dados..... | 40 |
| 4.3. Técnica Amostral Destrutiva – Colheita..... | 42 |
| 4.3.1. Processamento do material vegetal em laboratório..... | 43 |
| 4.4. Cálculos de Produção Primária Aérea Anual (PPAA)..... | 43 |
| 4.4.1. Método 1- Pico Anual de Biomassa (<i>Peak Standing Crop</i>)..... | 45 |
| 4.4.2. Método 2 – Pico Anual de Biomassa modificado..... | 45 |
| 4.4.3. Método 3 - MILNER & HUGHES (1968)..... | 45 |

| | |
|--|----|
| 4.4.4. Método 4 – SMALLEY(1959)..... | 46 |
| 4.4.5. Método 5 – VALIELA <i>et al.</i> | 47 |
| 4.4.6. Estimativas através do Estudo de Coortes..... | 47 |
| 4.4.6.1. Método 6 - Curva de Allen..... | 47 |
| 4.4.6.2. Método 7 - Soma dos Máximos de Biomassa..... | 49 |
| 4.4.6.3. Método 8 - Soma de Incrementos | 49 |
| 4.4.6.4. Método 9 - Crescimento Instantâneo..... | 50 |
| 4.4.6.4.1. Taxa de Crescimento Relativo (RGR)..... | 50 |
| 4.5. Análise de Variáveis Ambientais..... | 50 |
| 4.5.1. Temperatura..... | 50 |
| 4.5.2. Análise de sedimento..... | 50 |
| 4.5.3. Análise de Radiação Fotossinteticamente Ativa – PAR..... | 51 |
| 4.6. Análises da Composição Química de Tecido Vegetal..... | 51 |
| 4.7. Análises Estatísticas..... | 52 |
| 5. RESULTADOS..... | 53 |
| 5.1. Ajuste das Equações de regressão para estimativa de biomassa..... | 53 |
| 5.2. Avaliação dos quadros experimentais..... | 53 |
| 5.2.1. Dinâmica populacional | 54 |
| 5.2.1.1. Emergência de novos indivíduos..... | 56 |
| 5.2.1.2. Reprodução..... | 57 |
| 5.2.1.3. Maturidade Sexual..... | 58 |
| 5.2.1.4. Investimento Reprodutivo..... | 60 |
| 5.2.1.5. Mortalidade..... | 60 |
| 5.2.2. Variação de Biomassa Clorofilada - Quadros Experimentais | 61 |
| 5.2.3. Produção Primária Aérea Anual de <i>Z. bonariensis</i> | 63 |
| 5.2.3.1. Quadro A | 63 |
| 5.2.3.2. Quadro B..... | 64 |
| 5.2.3.3. Quadro C..... | 64 |
| 5.2.4. Produção de biomassa clorofilada..... | 64 |
| 5.2.5. Produção de biomassa senescente..... | 66 |
| 5.2.6. Taxa de produção primária..... | 67 |

| | |
|---|-----|
| 5.3. Estabelecimento de coortes no estande de <i>Z. bonariensis</i> | 68 |
| 5.3.1. Densidade de coortes..... | 68 |
| 5.3.2. Biomassa das coortes..... | 69 |
| 5.3.3. Altura média das coortes | 72 |
| 5.3.4. Longevidade das coortes..... | 73 |
| 5.3.5. Produção mensal das coortes..... | 74 |
| 5.3.6. Avaliação da PPAA a partir do estudo de coortes..... | 76 |
| 5.3.4.1 Curva de Allen..... | 76 |
| 5.3.4.2. Métodos Soma de Incrementos e Crescimento instantâneo.... | 83 |
| 5.3.4.3. Taxa de Crescimento Relativo (RGR)..... | 84 |
| 5.3.4.4. Métodos Soma dos Máximos de Biomassa, Pico anual de Biomassa, Milner & Hughes | 86 |
| 5.4. Avaliação dos blocos de colheita (Técnica Destrutiva)..... | 87 |
| 5.4.1. Variação mensal de biomassa nos blocos de colheita..... | 88 |
| 5.4.2. Densidade anual e Emergência de Brotos..... | 89 |
| 5.4.3. PPAA através dos métodos de estimativa de cunho destrutivo. | 89 |
| 5.5. Resumo dos resultados de Produção Primária Aérea Anual..... | 90 |
| 5.6. Variáveis Ambientais Analisadas..... | 91 |
| 5.6.1. Temperatura | 91 |
| 5.6.2. Análise de Sedimento..... | 91 |
| 5.6.3. Radiação Fotossinteticamente Ativa (PAR)..... | 92 |
| 5.7. Composição Química do Tecido Vegetal..... | 94 |
| 6. DISCUSSÃO..... | 98 |
| 6.1. Demografia e Dinâmica populacional de <i>Z. bonariensis</i> | 98 |
| 6.1.1 Densidade..... | 98 |
| 6.1.2. Emergência de novos indivíduos..... | 99 |
| 6.1.3. Taxa de Crescimento (RGR)..... | 101 |
| 6.1.4. Reprodução..... | 102 |
| 6.1.5. Biomassa das Coortes..... | 103 |
| 6.1.6. Senescência e Mortalidade..... | 103 |
| 6.2. Concentração de nutrientes no tecido vegetal..... | 105 |

| | |
|--|-----|
| 6.3. Produção primária, variáveis ambientais e aspectos ecofisiológicos..... | 108 |
| 6.4. Valor referencial para Produção Primária Aérea Anual <i>Z. bonariensis</i> | 111 |
| 6.5. Valores comparativos de produção primária e eficiência dos métodos para estimativa de PPAA..... | 111 |
| 6.6. Estudo de coortes... .. | 116 |
| 6.7. Produção Clorofilada x Produção Senescente..... | 119 |
| 7. CONCLUSÕES E RECOMENDAÇÕES..... | 121 |
| 7.1. Conclusões..... | 121 |
| 7.2. Recomendações..... | 124 |
| 8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS..... | 126 |

Lista de Tabelas

| | |
|--|----|
| Tabela 5.1. Dados populacionais relativos aos quadros experimentais A,B,C de dez/03 a dez/04..... | 54 |
| Tabela 5.2. Relação entre mês de emergência e mês de aparecimento de estruturas reprodutivas em indivíduos de <i>Z. bonariensis</i> | 59 |
| Tabela 5.3. Valores mensais de densidade, biomassa média de indivíduos da coorte de janeiro e sua produção através da Curva de Allen. | 77 |
| Tabela 5.4. Valores mensais de densidade, biomassa média de indivíduos da coorte de fevereiro e sua produção através da Curva de Allen..... | 77 |
| Tabela 5.5. Valores mensais de densidade, biomassa média de indivíduos da coorte de março e sua produção através da Curva de Allen... .. | 78 |
| Tabela 5.6. Valores mensais de densidade, biomassa média de indivíduos da coorte de abril e sua produção através da Curva de Allen..... | 78 |
| Tabela 5.7. Valores mensais de densidade, biomassa média de indivíduos da coorte de maio e sua produção através da Curva de Allen..... | 79 |
| Tabela 5.8. Valores mensais de densidade, biomassa média de indivíduos da coorte de junho e sua produção através da Curva de Allen..... | 79 |
| Tabela 5.9. Valores mensais de densidade, biomassa média de indivíduos da coorte de julho e sua produção através da Curva de Allen..... | 80 |
| Tabela 5.10. Valores mensais de densidade, biomassa média de indivíduos da coorte de agosto e sua produção através da Curva de Allen... .. | 80 |
| Tabela 5.11. Valores mensais de densidade, biomassa média de indivíduos da coorte de setembro e sua produção através da Curva de Allen... .. | 81 |

| | |
|--|----|
| Tabela 5.11. Valores mensais de densidade, biomassa média de indivíduos da coorte de outubro e sua produção através da Curva de Allen..... | 81 |
| Tabela 5.13. Exemplo do cálculo de produção da coorte de janeiro pelo método da soma de incrementos e método do Crescimento Instantâneo. | 83 |
| Tabela 5.14. Produção das coortes mensais de <i>Z.bonariensis</i> durante o ano de 2004 no Banhado do Taim pelos métodos da Soma de Incrementos e Método do Crescimento Instantâneo..... | 84 |
| Tabela 5.15. Estimativas de Produção Primária Aérea Anual, através da soma das produções mensais, de acordo com as diferentes metodologias aplicadas ao estudo de coortes..... | 86 |
| Tabela 5.16. Resultados de PPAA obtidos pelos métodos de estimativa de produção a partir do método de colheitas (destrutivo). | 90 |
| Tabela 5.17. Resultados de PPAA obtidos de acordo com o método de estimativa utilizado e sua relação com a técnica amostral empregada para coleta de dados..... | 90 |
| Tabela 5.18. Algumas características do sedimento oriundas dos quadros experimentais e blocos de colheita do estande de <i>Z. bonariensis</i> no Banhado do Taim referentes ao inverno e verão de 2004.... | 92 |
| Tabela 5.19. Razão estequiométrica entre os elementos constituintes do tecido vegetal de <i>Z. bonariensis</i> para diferentes intervalos altura, frações senescentes, inflorescências e sementes..... | 95 |

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.1. Região Hidrográfica da Lagoa Mirim-Inserção do Sistema Hidrológico do Taim-Lagoa Mangueira, CNPq/PELD-Sítio/7.....6
- Figura 1.2. Variação da distribuição espacial e cobertura de macrófitas aquáticas, Imagens LANDSAT TMS, composição colorida 5R4G3B, obtidas nas datas de 06/07/1987, 04/03/1997 e 18/08/200019
- Figura 1.3. *Zizaniopsis bonariensis* (Balansa & Poitr.) Speg.: (a) parte basal da planta; (b) panícula; (c) espigueta masculina; (d) espigueta feminina; (e) espigueta frutífera; (f) aquênio (Fonte: NIGORA & AGRASAR, 1987: Lam.41).....21
- Figura 1.4. População de *Zizaniopsis bonariensis* com altura em torno de 3m, formando um estande de vegetação no Banhado do Taim, RS..... .22
- Figura 1.5. Indivíduos de *Zizaniopsis bonariensis* no Banhado do Taim, em detalhe, a presença de uma panícula ainda em processo de maturação..... 23
- Figura 1.6. Estande monoespecífico de *Z. bonariensis* localizado ao sul do Banhado do Taim, próximo à interface Banhado-Lagoa Mangueira.....24
- Figura 4.1. Imagem do satélite *Landsat* TMS do Sistema Hidrológico do Taim, com destaque para a mancha verde que representa o Banhado do Taim e área onde foram realizados os experimentos38
- Figura 4.2. Vista geral do estande de *Z. bonariensis* onde foram instalados os experimentos para avaliação de PPAA.....38
- Figura 4.3. Projeção simplificada dos cinco blocos demarcados em campo para realização da colheita mensal de material vegetal de *Z.bonariensis*...42

| | |
|--|----|
| Figura 4.4. Relações entre técnica amostrais (quadros de acompanhamento e blocos de colheita) e os nove métodos usados para estimar Produção Aérea Primária Anual de <i>Z. bonariensis</i> | 44 |
| Figura 4.5. Exemplo de uma curva de Allen para uma coorte (p.e. coorte de abril/04). O gráfico demonstra a relação entre densidade da coorte (y) e o peso seco médio dos indivíduos que compõe a coorte em questão (x)..... | 48 |
| Figura 5.1. Crescimento populacional durante o ano de 2004 referente aos quadros A, B e C..... | 54 |
| Figura 5.2. Número de indivíduos emergentes no quadro A durante janeiro/04 a dezembro/04..... | 56 |
| Figura 5.3. Número de indivíduos emergentes no quadro B durante janeiro/04 a dezembro/04..... | 56 |
| Figura 5.4. Número de indivíduos emergentes no quadro C durante janeiro/04 a dezembro/04..... | 56 |
| Figura 5.5. Número de indivíduos com inflorescência pertencentes ao quadro A | 57 |
| Figura 5.6. Número de indivíduos com inflorescência pertencentes ao quadro B | 58 |
| Figura 5.7. Número de indivíduos com inflorescência pertencentes ao quadro C | 58 |
| Figura 5.8. Taxas de mortalidade referentes aos quadros A(♦), quadro B (■) e quadro C (▲)..... | 60 |
| Figura 5.9. Variações na biomassa clorofilada de <i>Z. bonariensis</i> durante o experimento não destrutivo realizado <i>in situ</i> . As curvas na figura representam a biomassa pertencente aos quadros A, B e C entre dezembro de 2003 a dezembro de 2004. Banhado do Taim, RS..... | 61 |

| | |
|---|----|
| Figura 5.10. Produção mensal de biomassa clorofilada e senescente no quadro A | 63 |
| Figura 5.11. Produção mensal de biomassa clorofilada e senescente no quadro B. | 64 |
| Figura 5.12. Produção mensal de biomassa clorofilada e senescente no quadro C.. | 64 |
| Figura 5.13. Taxa de produção primária aérea anual de <i>Z. bonariensis</i> expressa em gPS m ⁻² ao mês. Valores nas médias de produção mensal dos quadros A, B, C durante o ano de 2004 no Banhado do Taim,RS..... | 67 |
| Figura 5.14. Densidade das coortes de <i>Z. bonariensis</i> de janeiro/04 a abril/04 ao longo do ano de 2004 no Banhado do Taim, RS..... | 69 |
| Figura 5.15. Densidade das coortes de <i>Z. bonariensis</i> de janeiro/04 a abril/04 ao longo do ano de 2004 no Banhado do Taim, RS..... | 69 |
| Figura 5.16. Valores de biomassa total das coortes de <i>Z. bonariensis</i> , oriundos da soma dos indivíduos pertencentes à mesma coorte. Banhado do Taim, RS..... | 70 |
| Figura 5.17. Valores médios de biomassa clorofilada de <i>Z. bonariensis</i> das coortes de jan/04 a dez/04 no Banhado do Taim, RS..... | 70 |
| Figura 5.18. Altura média das coortes mensais de janeiro/04 a dezembro/04. Banhado do Taim, RS..... | 72 |
| Figura 5.20. Produção mensal das coortes de <i>Z. bonariensis</i> durante 2004 no Banhado do Taim, RS. Coortes de janeiro Coorte de janeiro, fevereiro e março. | 74 |

| | |
|--|----|
| Figura 5.21. Produção mensal das coortes de <i>Z. bonariensis</i> durante 2004 no Banhado do Taim, RS. Coortes de abril, maio e março..... | 75 |
| Figura 5.22. Produção mensal das coortes de <i>Z. bonariensis</i> durante 2004 no Banhado do Taim, RS. Coortes de julho, agosto, setembro e outubro..... | 76 |
| Figura 5.23. Produção primária de <i>Z.bonariensis</i> no Banhado do Taim. Curva de Allen da coorte de janeiro/04..... | 77 |
| Figura 5.24. Produção primária de <i>Z.bonariensis</i> no Banhado do Taim. Curva de Allen da coorte de fevereiro/04..... | 77 |
| Figura 5.25. Produção primária de <i>Z.bonariensis</i> no Banhado do Taim. Curva de Allen da coorte de março/04..... | 78 |
| Figura 5.26. Produção primária de <i>Z.bonariensis</i> no Banhado do Taim. Curva de Allen da coorte de abril/04..... | 78 |
| Figura 5.27. Produção primária de <i>Z.bonariensis</i> no Banhado do Taim. Curva de Allen da coorte de maio/04..... | 79 |
| Figura 5.28. Produção primária de <i>Z.bonariensis</i> no Banhado do Taim. Curva de Allen da coorte de junho/04..... | 79 |
| Figura 5.29. Produção primária de <i>Z.bonariensis</i> no Banhado do Taim. Curva de Allen da coorte de julho/04..... | 80 |
| Figura. 5.30. Produção primária de <i>Z.bonariensis</i> no Banhado do Taim. Curva de Allen da coorte de agosto/04..... | 80 |
| Figura 5.31. Produção primária de <i>Z.bonariensis</i> no Banhado do Taim. Curva de Allen da coorte de setembro/04..... | 81 |
| Figura 5.32. Produção primária de <i>Z.bonariensis</i> no Banhado do Taim. Curva de Allen da coorte de outubro/04..... | 81 |

| | |
|--|----|
| Figura 5.33. Taxa de crescimento relativo das coortes de <i>Z. bonariensis</i> durante 2004 no Banhado do Taim, RS. | 85 |
| Figura 5.34. Variação mensal nos valores médios biomassa total, biomassa clorofilada, biomassa senescente, e liteira de <i>Z. bonariensis</i> oriundos dos cinco blocos de colheita no Banhado do Taim, RS.... | 88 |
| Figura 5.35. Número médio de indivíduos e número médio de brotos registrados mensalmente para os cinco blocos de colheita..... | 89 |
| Figura 5.36. Temperaturas médias mensais durante o ano de 2004 registradas na área de estudo..... | 91 |
| Figura 5.37. Perfil diário de PAR incidente sobre o estande, parcela mais alta da vegetação..... | 93 |
| Figura 5.38. Perfil diária de PAR alcançando níveis inferiores do estande a 30 cm do substrato..... | 93 |
| Figura 5.39. Médias dos perfis diários de PAR. Perfil da parcela superior do estande e perfil da parcela inferior do e estande..... | 93 |
| Figura 5.40. Porcentagem de carbono presente no tecido vegetal de <i>Z.bonariensis</i> em diferentes intervalos de altura. Banhado do Taim, RS..... | 96 |
| Figura 5.41. Porcentagem de potássio e nitrogênio presentes no tecido vegetal de <i>Z.bonariensis</i> em diferentes intervalos de altura. Banhado do Taim, RS..... | 96 |
| Figura 5.42. Porcentagem de cálcio, fósforo e magnésio presentes no tecido vegetal de <i>Z.bonariensis</i> em diferentes intervalos de altura. Banhado do Taim, RS.. | 97 |

LISTA DE SÍMBOLOS E ABREVIATURAS

| | |
|---------------------|---|
| COD | Carbono Orgânico Dissolvido |
| COT | Carbono Orgânico Total |
| MOD | Matéria Orgânica Dissolvida |
| gPS m ⁻² | grama em peso seco por metro quadrado |
| CO ₂ | Dióxido de carbono |
| Bm | Biomassa média da coorte |
| B | Biomassa total da coorte |
| RGR | Relative Growth Rate (taxa de crescimento relativo) |

1. INTRODUÇÃO

1.1. Macrófitas Aquáticas e Banhados

Ecossistemas aquáticos de banhados, tais como o Sistema Hidrológico do Taim (SHT), são considerados os ambientes de mais alta produtividade biológica no planeta (MITCH & GOSSELINK, 1986). Na Região Sul do Brasil, os banhados estão associados principalmente às lagoas costeiras, apresentando uma grande variedade de comunidades vegetais macrofíticas que variam segundo o regime hidrológico, morfometria e outras características físicas de cada sistema (SCHWARZBOLD & SCHÄFER, 1984).

A alta produtividade destes ambientes está relacionada principalmente à presença de macrófitas aquáticas e suas interações com o meio físico e biótico. A comunidade de macrófitas aquáticas tem um papel importante na estocagem, ciclagem de nutrientes e na produtividade primária, servindo como fonte de matéria orgânica autóctone para todo o ecossistema (WETZEL & HOUGH, 1973.; GODSHALK e WETZEL, 1978 a; GRABOWSKY, 1973; MENEZES, 1984;), podendo até chegar a regular todo o metabolismo de um corpo d'água (WETZEL, 1993). Aproximadamente 90% da matéria orgânica que se acumula na zona litoral é proveniente da biomassa de plantas aquáticas (WETZEL, 1993).

Desta forma, o desenvolvimento de macrófitas aquáticas em ambientes límnicos, por contribuir para o acúmulo de matéria orgânica, propicia a aceleração da ontogenia de corpos da água, assim como expansão da área litoral, favorecendo um maior desenvolvimento da flora emergente (BOON *et al*, 1982).

Dentre as macrófitas aquáticas presentes nestes ambientes, as do tipo emergentes se destacam por serem responsáveis pelos maiores índices de assimilação de nutrientes oriundos da coluna da água, assim como do substrato onde se encontram. Pois por estarem enraizadas, constituem a ligação dos nutrientes oriundos do sedimento com a coluna da água (BOYD & GOODYEAR, 1971; KEEFE, 1972; POLSINI & BOYD, 1972; ESTEVES, 1998).

Quando se deseja inferir sobre o papel das macrófitas e sua influência sobre os fluxos energéticos relacionados à cadeia de detritos e produção primária em ecossistemas aquáticos, a avaliação da biomassa vegetal destas plantas é o primeiro procedimento a ser realizado. Através da determinação das variações de biomassa, pode-se determinar o período de crescimento destes vegetais, avaliar os estoques de nutrientes do sistema e da planta, estimar a produção primária (JUNK & PIEDADE, 1993) e as taxas deste processo em relação às alterações climáticas, identificar os fatores ambientais preponderantes que determinam tais alterações (FEIJOÓ *et al.*, 1996; BINI, 1996); assim como determinar estratégias de vida da espécie estudada e sua dinâmica populacional (BERNARD & MCDONALD, 1974; TOMLINSON, 1974; BERNARD, 1975; BERNARD & SOLSKY, 1977).

De acordo com WETZEL & HOUGH (1973) pouco se conhece sobre a capacidade fotossintética, fisiologia, respiração, fotorrespiração, e dinâmica de parâmetros ambientais que afetam o metabolismo de macrófitas aquáticas devido às dificuldades de se empregar metodologias para avaliação destas variáveis “*in situ*”. Além disso, as inter-relações evolutivas e adaptações fisiológicas de angiospermas a ambientes aquáticos para uma análise detalhada demandam trabalho intensivo. Portanto esforços devem ser realizados neste sentido, simultaneamente com detalhes da estrutura de comunidades, taxas de produção primária e interações entre espécies, se desejamos obter elucidaciones sobre a complexidade, heterogeneidade, dinâmica metabólica de macrófitas aquáticas e suas associações com a microflora (WETZEL & HOUGH, *op cit.*)

1.2. Contextualização Espacial

1.2.1. Recursos Hídricos e Planície Costeira do Estado do Rio Grande do Sul

O Estado do Rio Grande do Sul possui um sistema único de água doce. A planície costeira do Estado caracteriza-se pela seqüência de lagoas paralelas ao oceano Atlântico, em uma faixa de aproximadamente 640 km de extensão e 37.000 km² de superfície. Este sistema é basicamente compreendido por lagunas,

lagoas costeiras de água doce e grandes lagoas interiores, apresentando canais e banhados de água doce que atuam como intercomunicadores.

1.2.2. Estação Ecológica do Taim

Na década de 70, foram iniciados esforços em nível de Governo Federal visando à proteção de sistemas de terras úmidas, sendo alvo imediato o ecossistema do Banhado do Taim. Em 26 de abril de 1978, foi decretada pelo Presidente da República, como de utilidade pública, a área de 33.815 ha, ocupando parte da planície costeira dos municípios de Rio Grande e de Santa Vitória do palmar, entre a lagoa Mirim e o Oceano Atlântico. Em 1979, foi implantada pela Secretaria Especial do Meio Ambiente (SEMA) a Estação ecológica do Taim (ESEC-Taim), compreendendo praias oceânicas, dunas, campos, matas, lagoas, e principalmente, banhados e alagados. Posteriormente, foi decretada como unidade de conservação em 21 de julho de 1986 (Decreto Federal nº 92.963) (MOTTA MARQUES *et al.*, 2002).

1.2.3. Região de Inserção do sistema Hidrológico do Taim

O Sistema Hidrológico do Taim (SHT) está localizado entre o Oceano Atlântico e a Lagoa Mirim, sul do Estado do Rio Grande do Sul, Município de Santa Vitória do Palmar e do Rio Grande, ficando entre as coordenadas 32°20' e 33°00' S e 52°20' e 52°45'.

A região de inserção do Sistema Hidrológico do Taim é parte de uma série de áreas alagáveis que se estendem dos arredores das cidades de Pelotas e Rio Grande até o Uruguai. Esta série é caracterizada por seus banhados e lagoas associadas, de água doce, em uma dinâmica de baixo relevo marginal ao Oceano Atlântico. Esta região do SHT é composta essencialmente de quatro unidades ecodinâmicas: a Planície Marinho-Eólica, o alinhamento dos Banhados Pós-Planícies Marinho-Eólica, o Platô de Santa Vitória do Palmar/Formação Chuí e o Mosaico do Sudeste da Lagoa Mirim (GOMES *et al.*, 1987). Por sua vez o Banhado do Taim está contido, em sua maioria, na unidade dos Banhados Pós-

Planícies Marinho-Eólica, entre a Lagoa Mangueira e a BR471, integrando o Sistema Hidrológico do Taim.

1.2.4. Aspectos geomorfológicos e processos evolutivos de formação

GOMES *et al.* (1987) descreve a planície Costeira Meridional do Rio Grande do Sul, ao sul da cidade de Rio Grande, como sendo caracterizada por uma costa selvagem, sem condições portuárias e com locais que foram palco para inúmeros naufrágios:

“A costa é constituída por restingas arenosas ativamente retrabalhadas pelo vento e cobertas por dunas. Terra adentro, suas partes mais baixas são freqüentemente ocupadas por banhados e lagoas. Outros banhados e lagoas de água doce estão situados mais para o interior, sendo a Lagoa Mangueira e Lagoa Mirim as maiores. Os níveis das águas e as áreas inundadas variam grandemente, durante o ano e de um ano para o outro. A morfodinâmica e o regime hidrológico constituem as restrições ambientais mais importantes”.

A ausência de drenagem da região costeira não se relaciona a um clima árido, mas à formação do relevo costeiro, o qual é decorrente dos quatro últimos processos de transgressão-regressão das marés sobre o continente oriundos dos eventos de glaciação que ocorreram até o final do pleistoceno (5,1Ka). Durante este máximo transgressivo, a região se encontrava submersa em um ambiente marinho raso, com o nível do mar cinco metros acima do nível atual. Uma livre comunicação entre a Lagoa Mirim e o Oceano Atlântico instalou-se sobre a paleodrenagem.

Durante estes processos, seguindo uma tendência transgressiva (entre 2,0 e 2,5 Ka) as variações glacioeustáticas do nível do mar deram origem a sistemas de restingas, favorecendo o desenvolvimento de vegetação nas depressões e reentrâncias, formando camadas de turfas. Junto ao mar, o esporão arenoso formado pela ação das ondas incidentes, com uma extensão de 100km, propicia o

desenvolvimento de campos de dunas, impedindo a instalação de uma drenagem direta ao oceano.

1.2.5. Sistema Hidrológico do Taim e Uso Principal de Água

O SHT é complexo e pode ser dividido em diferentes subsistemas. Os fluxos nesses subsistemas são diferenciados conforme características próprias, tais como topografia, tipo e uso do solo e outras interferências antrópicas. Esta diferença é também manifestada através de comunidades biológicas. Existem na área diferentes coberturas de solo, tais como, solo agrícola, pastagens, reflorestamento, dunas e áreas baixas, alagadas permanente ou temporariamente. Esta diversidade espacial, agregada aos problemas locais, condiciona os fluxos de água superficial e subterrâneo. (VILLANUEVA *et al.*, 1996). Estes sub-sistemas são assim caracterizados (Fig. 1.1):

- Subsistema Norte: composto pela Lagoa Caiubá, Lagoa das Flores e o Banhado do Maçarico, este último com afluência para a Lagoa das Flores. Este subsistema tem uma área total de 387 km². As características principais são: a interligação entre as duas lagoas, o fluxo predominante no sentido Norte-Sul e uma capacidade de demanda instalada para irrigação que está acima da capacidade de armazenamento das lagoas.
- Subsistema do Banhado: composto pelas lagoas Nicola e Jacaré na sua parte norte, próxima do exutório do Sistema Taim. Esta área é composta por terras úmidas (*wetlands*) na maior parte do ano, existindo um leve gradiente positivo da topografia de fundo na direção Oeste-Leste. A sua área total é de 270 km² e o fluxo é caracterizado pelas baixas velocidades superficiais devido à existência de macrófitas aquáticas e biomassa considerável. A saída da água acontece pelas comportas no extremo norte, em direção à Lagoa Mirim

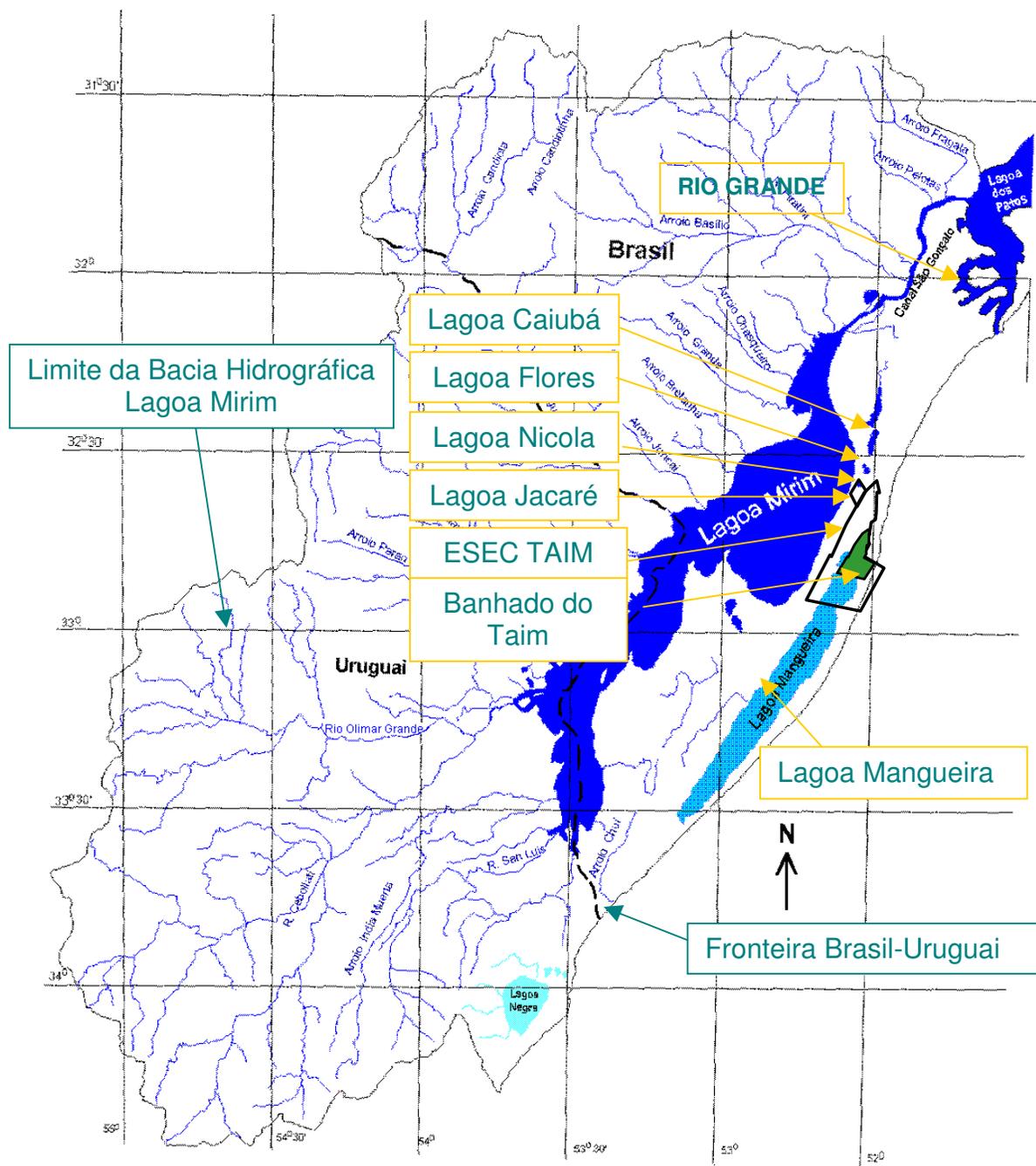


Figura 1.1. Região Hidrográfica da Lagoa Mirim-Inserção do **Sistema Hidrológico do Taim-Lagoa Mangueira**, CNPq/PELD-Sítio 7.

- Subsistema Sul: é formado pela Lagoa Mangueira e sua bacia de contribuição. A sua área, contando exclusivamente a área de contribuição da Lagoa propriamente dita, é próxima de 1597 km². Este sistema é caracterizado pelas oscilações periódicas dos níveis da Lagoa devido à ação dos ventos, que predominam nos sentidos NE e SO. A união do subsistema sul com o Banhado é dada por um a) canal junto a BR-471 através de escoamento concentrado; b) interface Lagoa-Banhado através de escoamento difuso e com transporte de massa nos dois sentidos, conforme o regime sazonal.

Devido à peculiaridade climática, edáfica e morfológica da planície costeira, estes banhados e lagoas costeiras de água doce no RS estão associados à cultura do arroz irrigado (*Oriza* sp.). A cultura de *Oriza* sp. nesta região é altamente tecnificada, no que tange às práticas agrícolas em si, e usa quantidades substanciais de água para manter a cultura. Para o Sistema Hidrológico do Taim como um todo o consumo de água na época de irrigação pode atingir o valor de 100m³ s⁻¹ (TUCCI, 1996), com algumas estruturas de bombeamento com capacidade instalada individual de até 11 m³ s⁻¹, retirando água da Lagoa Mangueira.

O período de irrigação da cultura de arroz na região coincide com períodos de maior evaporação e conseqüente déficit hídrico, levando ao rebaixamento dos níveis de água no sistema. Estes níveis chegam a valores críticos, quando é possível visualizar, por exemplo, o contorno da topografia de fundo das lagoas locais, a partir de imagem de satélite.

1.2.6. Hidrologia/Hidrodinâmica do SHT

O banhado do Taim possui também uma ligação com a lagoa Mirim por meio de um canal, interrompido pelo aterro da rodovia BR-471 e que apresenta um sistema de comportas e uma casa de bombas abandonada. Este sistema de comportas é o principal controle de saída de água do SHT, tendo sido usado historicamente para atender os interesses dos usuários de água para irrigação, e, mais recentemente, para manter a integridade ambiental da região.

A manutenção dos níveis de água dentro do Banhado do Taim é determinada por uma série de fatores, dentre os quais podem ser citados: a precipitação sobre a bacia contribuinte; evapotranspiração; capacidade de escoamento dos canais; capacidade de armazenamento das lagoas e das áreas limítrofes; características do escoamento dos conjuntos de condutos; níveis da Lagoa Mirim; retirada de água para irrigação e aprisionamento de carbono (MOTTA MARQUES *et al.*, 2002).

Sendo, portanto, a Estação Ecológica do Taim um compartimento que não abrange a totalidade da bacia hidrográfica, a qual influencia os níveis de água do banhado e da vizinhança, ações externas ao banhado como, por exemplo, a retirada de água para irrigação, interferem diretamente na quantidade de água e na conservação das condições ambientais. Da mesma forma, qualquer ação sobre o sistema de comportas na saída do banhado pode afetar as propriedades fora da Estação Ecológica do Taim (ESEC-Taim) (TUCCI, 1996; MOTTA MARQUES *et al.*, 2001).

1.2.6. Clima

A região onde se situa o SHT apresenta, segundo o Sistema de Köppen-Geiger de Classificação Climática (STRAHLER & STRAHLER, 1997), clima do tipo Cfa. Este clima se caracteriza por apresentar precipitação distribuída em todos os meses ao longo do ano. As temperaturas dos meses mais quentes são em média superiores a 22°C, enquanto que as dos meses mais frios variam entre 18 e -3°C. Esta região costeira apresenta precipitação anual de 1.300 mm e sofre forte ação dos ventos, a direção predominante é a de origem Nordeste (MORENO, 1961 *apud* GAZULHA, 2004).

1.2.7. Dinâmica de ventos na região

A dinâmica de ventos é uma das principais responsáveis pelas alterações na hidrodinâmica de sistemas lacustres, tendo como forças principais as correntes e ondas, as quais exercem forte influência no transporte de sedimentos

(ALMEIDA, 2002), assim como na estruturação de comunidades vegetais aquáticas.

O conhecimento da dinâmica de ondas, sua ação sobre o fundo e as margens de um corpo hídrico e a interação destas com as correntes pode fornecer subsídios de grande valor para a interpretação de processos bióticos e abióticos em ecossistemas aquáticos (ALMEIDA, 2002).

No Sistema Hidrológico do Taim foram coletados dados meteorológicos através de estações meteorológicas, sendo verificado uma predominância de ventos no sentido SW-NE, próximo ao alinhamento do eixo principal do sistema. A velocidade dos ventos ocorreu dentro de uma faixa de 3,025 a 6,05 m/s, com durações compatíveis para a formação de ondas da ordem de 0,3 m de altura significativa na Lagoa Mangueira (ALMEIDA *op cit*).

Cabe salientar que as estas verificações consideraram os ventos ao longo do eixo principal da Lagoa Mangueira, a qual possui uma pista da ordem de 90 km, situando-se ao sul do banhado e possuindo ligação com o mesmo através de uma extensa área caracterizada pela presença de estandes maciços de plantas aquáticas, principalmente da espécie *Zizaniopsis bonariensis*.

1.3. Considerações Gerais e Revisão Bibliográfica

1.3.1. Terras Úmidas

Segundo a Convenção de RAMSAR (1971), o Banhado do Taim se enquadrado nas definições de zonas úmidas. Para efeito desta Convenção são consideradas zonas úmidas:

“Áreas de pântanos; charcos; turfas e corpos de água, naturais ou artificiais, permanentes ou temporários, com água estagnada ou corrente, doce, salobra ou salgada, incluindo estuários, planícies costeiras inundáveis, ilhas e áreas marinhas costeiras, com menos de seis metros de profundidade na maré baixa”.

Portanto, as definições e os termos relacionados às áreas úmidas são muitos e, em sua maioria, confusos. Como as características das áreas úmidas se situam num contínuo entre as de ambientes aquáticos e terrestres, as definições tendem a ser arbitrárias (MITSCH & GOSSELINK, 1986). No entanto, é possível identificar algumas características comuns como a presença de água rasa ou solo saturado de água, o acúmulo de material orgânico proveniente da vegetação e a presença de plantas e animais adaptados à vida aquática.

Além disso, o Banhado do Taim desempenha uma série de outras funções também características destes ambientes: como controle de cheias, recarga de aquíferos, estabilização de sedimentos e habitat para uma imensa diversidade de organismos.

A associação entre terras úmidas e seu respectivo regime hídrico torna estas particularmente sensíveis às mudanças em seus padrões normais de armazenamento e de movimento de água. Mudanças mínimas na natureza destes processos podem resultar tanto em drásticas mudanças na biota, quanto na riqueza de espécies e produtividade do ecossistema (MOTTA MARQUES, 2001).

Corroborando com esta idéia, CONNER & DAY (1976) e FENESSY *et al.* (1994) afirmam que as taxas e os padrões de entrada da água em terras úmidas representam subsídios de nutrientes e energia que compõe um fator importante na determinação da produtividade nestes sistemas.

Relaciona-se a alta produtividade biológica de terras úmidas aos ciclos de inundação e drenagem que acabam por determinar altas taxas de produção primária em decorrência das alterações na disponibilidade e na dinâmica do consumo de nutrientes (MITSCH & GOSSELINK, 1986). No entanto, a ignorância destas funções já determinou, por muitas vezes, a diminuição das terras úmidas para produção agrícola e crescimento urbano por décadas (BARKER *et al.*, 1996).

BRIX (1997) *apud* SCHÜTZ & MOTTA MARQUES (2003) associa também a alta produtividade dos banhados a uma grande atividade heterotrófica, isto é, de

decomposição e ciclagem de matéria orgânica e outras substâncias. Grande parte desta produtividade acaba por se deslocar para a cadeia de detritos, transformando os banhados em fontes de energia na forma de alimento, tanto para organismos locais quanto para aqueles que habitam estuários e enseadas que recebem as águas naturalmente drenadas desse ecossistema.

1.3.2. Hidroperíodo

O hidroperíodo de uma terra úmida integra uma série de fatores que o determinam, como precipitação pluvial, evapotranspiração, escoamento das áreas adjacentes, enchentes e infiltração de água do solo (KADLEC & KNIGHT, 1996), sendo definido então como a ocorrência periódica ou regular de inundação ou condições de solo saturado (MOTTA MARQUES *et al*, 2002). Por relacionar a posição da lamina da água em função do tempo, considerando aspectos de saída e entrada da água do sistema, ele pode ser designado como uma assinatura hidrológica, conferindo uma identidade para cada tipo de ambiente lacustre.

Para o SHT, o hidroperíodo é resultado de uma combinação de alternância sazonal entre invernos úmidos e verões secos, e anos secos e úmidos. Em circunstâncias normais, o nível de água oscila em torno desse valor (~2,40m) (MOTTA MARQUES, 2002). As funções do banhado podem ser modificadas por alterações desse hidroperíodo, levando a mudanças significativas, tais como riqueza de espécies, alteração de padrões de comunidades, produtividade e habitat. As alterações do hidroperíodo, por sua vez, podem ser atribuídas tanto a eventos naturais, como ao uso do recurso hídrico sem uma gestão baseada no conhecimento destes processos (MOTTA MARQUES, 2002).

MITSCH & GOSSSELINK (1986), enfatizam a influência do hidroperíodo sobre a regulação do fluxo de matéria orgânica em terras úmidas, mais uma vez realçando o impacto sobre a produção primária, decomposição e exportação de matéria orgânica dissolvida e particulada.

Uma análise do comportamento do banhado indicou que um nível adequado tem como referência as bordas das lagoas internas do SHT (TUCCI, 1996; MOTTA MARQUES *et al*, 2001). No estado natural, os níveis das lagoas flutuam em torno dessa referência, sazonalmente e entre períodos de anos secos e úmidos. Portanto, a manutenção do ecossistema não requer níveis constantes, mas uma flutuação de níveis que garantam o ciclo das espécies terrestres e aquáticas e as funções do sistema.

1.3.3. Substrato

As características de um substrato de área úmidas estão relacionadas essencialmente ao regime hídrico, pois se constituem a partir de encharcamentos periódicos ou permanentes (WILDING & REHAGE, 1984 *apud* GIOVANNINI, 1997).

Os eventos de inundação do solo e do sedimento de sistemas de banhados se tornam tipicamente anaeróbicos quando alagados, e freqüentemente contém muita matéria orgânica, uma vez que condições de anerobiose propiciam o acúmulo de matéria orgânica. Esta matéria orgânica pode ser encontrada principalmente na forma de húmus junto ao sedimento e também presente na coluna da água na forma de ácidos recalcitrantes com grandes cadeias moleculares como ácidos húmicos e fúlvicos

A diferença química fundamental entre um solo submerso e um solo drenado é seu estado de redução. Um solo reduzido possui em geral partes reduzidas NH_4^+ , H_2S , Mn^{2+} , Fe^{2+} e CH_4 de suas partes correspondentes oxidadas NO_3^- , SO_4^{2-} , Mn^{4+} , Fe^{3+} e CO_2 respectivamente (PONNAMPERUMA, 1972).

Os requisitos para a redução de um solo são que este tenha ausência de oxigênio na maior parte do seu perfil, presença de matéria orgânica decomponível e atividade bacteriana anaeróbica (*op. cit.* PONNAMPERUMA).

Quando um solo é submerso atinge a anoxia em poucas horas ou pode levar alguns dias. A redução seqüencial dos diferentes aceptores de elétrons nos

solos, depende da eficiência relativa dos diferentes microorganismos que competem por doadores de elétrons e ocorre de acordo com o potencial de oxidação dos aceptores de elétrons (*op. cit.* PONNAMPERUMA; LOVLEY, 1987; LOVLEY & GOODWIN, 1988 *apud* PETERS & CONRAD, 1996).

Substratos de diferentes composições atingem valores similares de Potencial de Oxidação e Redução em períodos diferentes, depois de inundados, dependendo da natureza da composição de cada um, sendo o teor de matéria orgânica determinante. Um solo com menos de 1,5% de matéria orgânica mantém Potencial de Oxidação e Redução positivo mesmo seis meses depois de submerso (*op. cit.* PONNAMPERUMA).

Os solos reduzidos conservam uma delgada camada na interface solo-água, em condições oxigenadas. Isto ocorre devido à baixa taxa de difusão do oxigênio através do solo inundado. Assim, a espessura desta camada depende do balanço entre as taxa de difusão do oxigênio e a taxa de consumo no solo. Mesmo sendo delgada, esta camada pode conter vários níveis de potencial redox, cada um representando uma transformação *redox* distinta (BARTLETT & JAMES, 1993).

Oxigênio e nitrato retardam a redução somente por poucos dias depois da inundação, pois normalmente estão presentes em poucas quantidades. Os sistemas ferro e manganês, por estarem presentes em quantidades maiores, são mais eficientes para tamponar o Potencial de Oxidação e Redução do solo em uma faixa de +100mV a +300mV (PATRICK & MAHAPRATA, 1968 *apud* GIOVANNINI, 1997).

1.3.4. Exportação de Matéria Orgânica em Função do Hidroperíodo

Em muitos banhados, o fluxo d'água é bastante significativo no total de material que deixa este tipo de ecossistema. Para WESTLAKE *et al.* (1998), a exportação que acompanha o fluxo é provavelmente a mais importante rota para a matéria orgânica que deixa os banhados, seja na forma dissolvida ou particulada.

Sendo estimado em cerca de 30% a 40% da produção em pântanos costeiros e banhados que é exportada para corpos d'água adjacentes. Vale salientar que esta exportação é influenciada pelas taxas de seqüestro de carbono atmosférico, uma vez que o banhado é coberto por uma imensa biomassa vegetal, representada preponderantemente por macrófitas aquáticas.

Em geral, banhados não atuam apenas como sumidouro ou reservatórios para partículas inorgânicas e nutrientes solúveis, mas também como fontes para compostos orgânicos dissolvidos e particulados. Devido ao seu tamanho o Banhado do Taim pode ser tanto um sumidouro como um gerador de matéria orgânica. De forma geral, é esperado que esta matéria orgânica seja exportada para o sistema a jusante, no caso a Lagoa Mirim (SCHUTZ & MOTTA MARQUES, 2003). Alterações deste tipo de exportação, tanto em quantidade como qualidade devem alterar a estrutura funcional do corpo de água e comunidades associadas (SCHUTZ & MOTTA MARQUES *op cit.*).

Esta matéria orgânica é conhecida pelo termo “seston”, o qual é definido como todo o material particulado, orgânico ou inorgânico, que se encontra suspenso dentro da coluna d'água. O seston é uma importante fonte de energia dentro do ecossistema aquático. A habilidade de banhados em absorver, reter e transformar nutrientes e sedimentos é bem conhecida (CRAFT & CASEY, 2000).

No SHT foi observada uma sazonalidade no material total exportado (SCHUTZ & MOTTA MARQUES, 2003). A resposta sazonal da matéria orgânica exportada do SHT mostra uma redução da concentração nas estações mais frias, fato este possivelmente relacionado a uma redução da produtividade primária. A reduzida quantidade de fósforo exportada pode estar relacionada à baixa produção de fósforo no sistema hidrológico e a sua incorporação e manutenção na biomassa vegetal, tornando-o indisponível ou em níveis baixos (SCHUTZ & MOTTA MARQUES, 2003).

1.3.5. Macrófitas aquáticas

As macrófitas aquáticas são vegetais que durante a evolução retornaram do ambiente terrestre para o aquático. Estas plantas são preferencialmente classificadas quanto ao seu biótopo, que reflete, em primeiro lugar, o grau de adaptação ao ambiente aquático, podendo ser encontradas na forma de plantas emergentes, submersas enraizadas, submersas livres e flutuantes (WETZEL, 1993).

Estes vegetais, que melhor caracterizam os banhados, têm suas partes fotossintetizadoras permanentemente, ou por diversos meses, todos os anos, total ou parcialmente submerso em água doce ou salobra, ou ainda flutuante na mesma (IRGANG & GASTAL JR., 1996). Elas estão presentes em todos os ecossistemas aquáticos, variando somente a composição entre si. Normalmente, as plantas aquáticas têm uma distribuição mais ampla do que a maioria das plantas terrestres; isto é decorrente da pequena variação sofrida pelos fatores do ambiente aquático, o que possibilita às macrófitas aquáticas uma ampla distribuição fitogeográfica e o aparecimento de muitas espécies cosmopolitas (IRGANG & GASTAL JR. *op cit.*).

A plasticidade fisiológica, morfológica e fenológica observada nestas plantas decorre das adaptações em relação às flutuações do regime hídrico. Estas respostas são consideradas como estratégias ecológicas adaptativas e variam conforme os gradientes ambientais. As diferentes espécies vegetais ostentam diferentes estratégias adaptativas e, portanto, diferentes potenciais no que se refere ao estabelecimento, sobrevivência, crescimento e reprodução em condições variáveis. Desta forma, um dado regime hídrico induz diferentes respostas nas diferentes comunidades vegetais presentes no ecossistema, o que vem a constituir uma forma de bioindicação para estados hídricos distintos (MARGALEF, 1983).

Vários fatores estão relacionados e dependem do regime hidrológico em banhados, sendo considerados determinantes para a estruturação das comunidades de plantas aquáticas. Estes fatores incluem a profundidade da coluna da água (GOSSELINK e TURNER, 1978; LIFFERS e SHAY, 1981; VAN

DER VALK, 1981; GRACE e WETZEL, 1982; SPENCE, 1982; GRACE, 1989), as taxas de influxo (WESTLAKE, 1967; TILTON e KADLEC, 1979; DOLAN *et al.*, 1981; MADSEN e SONDERGAARD, 1983; CHAMBERS *et al.*, 1991), a composição química da água (BROWN, 1981; EWEL, 1984; PIP, 1984; VAN DER VALK, 1976), disponibilidade de nutrientes (NEELY & DAVIS, 1985; NEIL, 1990), e características do solo e sedimento (BARKO e SMART, 1983, 1986). Assim, o regime hidrológico pode ser considerado a principal variável em relação a todas as citadas, uma vez que este não apenas determina o hidroperíodo, mas também é responsável pelo carreamento dos nutrientes e sedimentos dentro de banhados (FENESEY *et al.*, 1994).

1.3.6. Comunidades macrofíticas e funções desempenhadas em ecossistemas aquáticos

As macrófitas aquáticas participam intensamente da ciclagem de nutrientes dentro de um ecossistema aquático. Esta ciclagem pode ser definida por uma série de eventos naturais baseados preponderantemente nos processos reguladores dos ciclos biogeoquímicos: produção primária, secundária e decomposição.

A flora da zona húmida e do litoral, sintetiza grandes quantidades de matéria orgânica, a maior parte da qual é deslocada para os sedimentos ainda antes de ser degradada. (BONN *et al.*, 1982)

As macrófitas aquáticas, principalmente as enraizadas, têm a habilidade de assimilar os nutrientes presentes no sedimento e através do efeito de bombeamento do sedimento para a coluna de água, podem prover grandes quantidades de matéria orgânica para a coluna da água (MANN e WETZEL, 1996). A liberação de carbono orgânico dissolvido destas plantas para o sistema ocorre principalmente através da excreção do fotossintato (carbono fotossintetizado) (WETZEL, 1969; WETZEL e MANNY, 1972a; HOUGH e WETZEL, 1975) e através da lixiviação do tecido após decomposição (WETZEL e MANNY, 1972b; OTSUKI e WETZEL, 1974; FINDLAY *et al.*, 1986). Além disso,

por possuírem a capacidade de reter nutrientes armazenados em seus tecidos por longos períodos, podem alterar e ajustar a qualidade da água (POKROVSKAJA *et al.*, 1983 *apud* HAKANSON & BOULION, 2002).

Em ambientes límnicos, a maior parte do fluxo de energia acumulada pela fotossíntese de plantas vasculares, sejam elas terrestres ou aquáticas, se dá através de processos relacionados com a cadeia de detritos e não com a herbivoria (CUMMINS *et al.*, 1972). A cadeia de detritos e liberação da matéria orgânica oriunda da decomposição representam provavelmente, a principal via de entrada de energia e matéria orgânica acumulada pelas macrófitas, especialmente no caso das macrófitas aquáticas emergentes que apresentam a maior produtividade (BOYD & GOODYEAR, 1971; KEEFE, 1972; POLSINI & BOYD, 1972; ESTEVES, 1998).

Estas plantas, além de participarem dos ciclos biogeoquímicos, disponibilizando nutrientes na coluna da água através de excreções de matéria orgânica enquanto vivas e após a morte a partir da decomposição de seus tecidos, influenciam na produção secundária criando excelentes habitats para microflora fotossintética e heterotrófica, assim como para desova de peixes, alimentação e abrigo para muitas espécies de zôoplâncton e invertebrados de maiores dimensões (WETZEL, 1993).

Outra função fundamental exercida pelas comunidades macrofíticas emergentes é o transporte de oxigênio atmosférico até a rizosfera. Este processo de oxigenação via tecido aerenquimatoso promove tanto a depuração d'água quanto do substrato nas terras úmidas. A partir desta conexão ocorre auto-organização de diversos níveis de produção e consumo com o surgimento de diversas outras conexões que caracterizam a eficiência ecológica e a alta produtividade destes ecossistemas. A utilização potencial deste tipo de ecossistema ou a conversão e recuperação de sistemas degradados passa pelo entendimento da função das macrófitas aquáticas e a sua resposta aos diversos fatores bióticos e abióticos.

1.3.7. A distribuição das macrófitas aquáticas no Sistema Hidrológico do Taim

As comunidades de plantas aquáticas em banhados tendem a estar adaptadas às condições de alagamento devido a flutuações no nível da água decorrentes de eventos como chuva, influxos e/ou efluxos d'água oriundos da área de drenagem e/ou provenientes de variações no nível do lençol freático.

Alguns sistemas podem estar sujeitos a ciclos de cinco a vinte anos de seca. A exposição de grandes áreas do banhado, seguida por reinundação após as chuvas, resulta em germinação de bancos de sementes, uma vez que os substratos em terras úmidas funcionam como “memórias” de ecossistemas, podendo, então, devolver estruturas e funções básicas quando as condições necessárias são criadas (MOTTA MARQUES *et al.*, 1997).

A presença e ausência, bem como a distribuição das espécies de macrófitas no SHT estão relacionadas com a variação do regime hídrico (TUCCI, 1996). O aumento da lâmina da água está associado à predominância de espécies macrófitas aquáticas flutuantes e uma redução do número de espécies. Mantendo-se o nível da água elevado por longo período em função do represamento, as espécies flutuantes podem dominar, formando uma enorme biomassa que pode ser exportada (MOTTA MARQUES *et al.*, 1997). Portanto, pode-se afirmar que a distribuição espacial de estandes de macrófitas aquáticas varia com diferentes níveis da água em função dos ciclos de inundação. A identificação de padrões de cobertura vegetal em função do regime hídrico pode ser realizada através de imagens de satélite a partir da detecção de diferentes bandas do espectro eletromagnético (Fig. 1.2).

Nas três imagens é possível observar regiões de coloração verde escura situadas a oeste do banhado, junto a BR-471. Esta mesma coloração pode ser observada também nas imagens de 1987 e 1997 (períodos de nível da água mais baixo) ao centro do banhado, e à leste, estendendo-se à nordeste e sudeste, formando um arco no centro do banhado cujas extremidades prolongam-se da margem leste a oeste (GUASSELLI, 2005). Esta formação se caracteriza

principalmente pela presença de macrófitas aquáticas emergentes herbáceas, as quais apresentam tolerância ao hidroperíodo com permanência de inundação entre 70 e 100% e conseqüentemente formam estandes de vegetação (KADLEC & KNIGHT, 1996). Porém, sob condições de imersão prolongadas, estas espécies tendem a sucumbir, uma vez que ficam impedidas de realizar fotossíntese e capturar oxigênio da atmosfera.

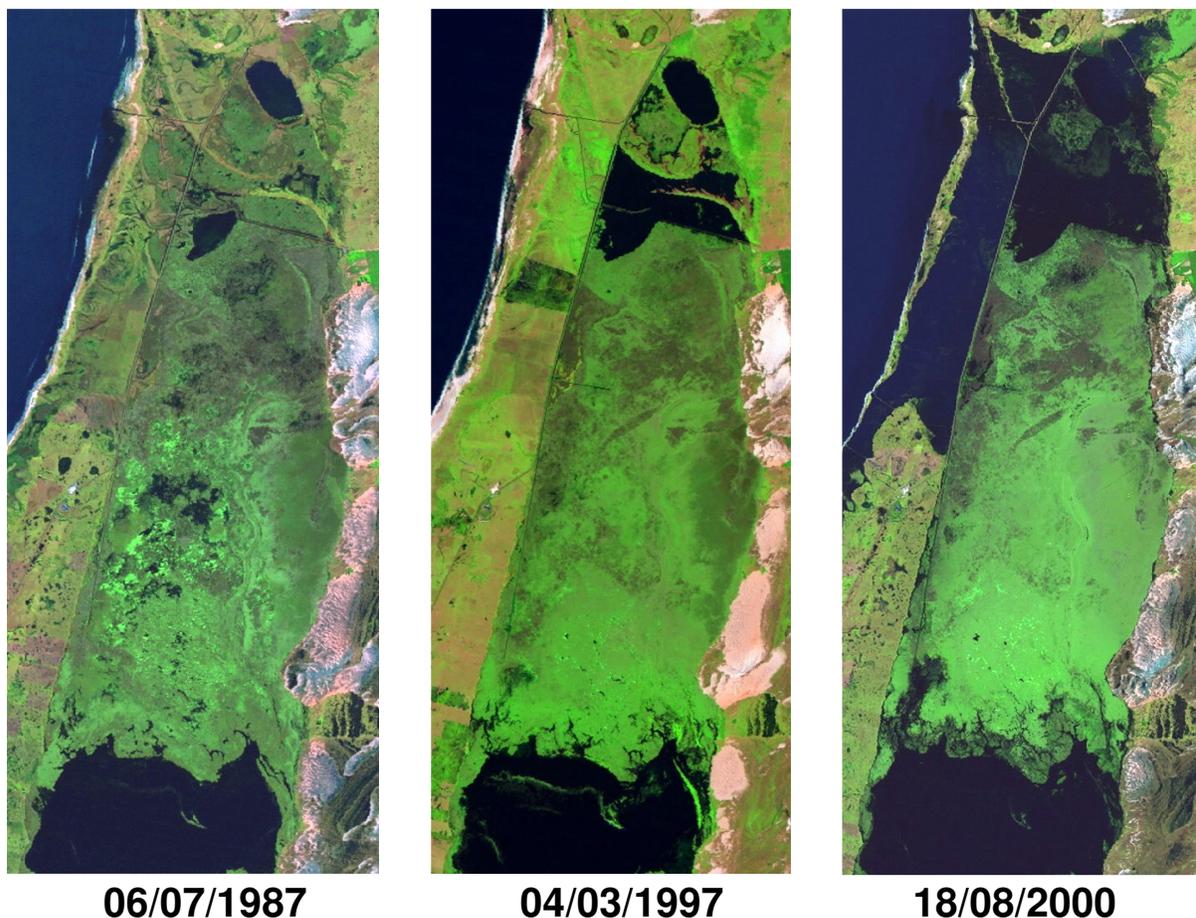


Figura 1.2. Variação da distribuição espacial e cobertura de macrófitas aquáticas, Imagens LANDSAT TMS, composição colorida 5R4G3B, obtidas nas datas de 06/07/1987, 04/03/1997 e 18/08/2000, Banhado do Taim, RS.

As regiões que apresentam tons de verde claro, amplamente distribuídas por todo o banhado, e presentes nas três imagens, caracterizam principalmente a presença de macrófitas aquáticas sobre solos flutuantes (GUASSELLI, 2005). Na imagem do ano de 2000, quando há um maior nível de cheia em relação às

imagens anteriores, ocorre a distribuição de macrófitas flutuantes no sistema, favorecidas pela elevação e permanência do regime hídrico que propicia sua dispersão em detrimento de macrófitas emergentes (MOTTA MARQUES *et al.*, 1997).

Uma avaliação inicial abrangendo toda a extensão do SHT e vários grupos fisionômicos indicou a ocorrência de 128 espécies de macrófitas aquáticas (IRGANG *et al.*, 1984). Representadas por variadas formas biológicas, tais como anfíbias, flutuantes fixas, flutuantes livres, submersas fixas, submersas livres, emergentes. As espécies predominantes encontradas no Banhado do Taim são macrófitas flutuantes *Salvinia herzogii*, *Azolla caroliniana*, *Lemna valdiviana*, *Pistia stratiotes*, *Wolffiella oblonga*, *Alternanthera philoxeroides*, *Spirodela intermedia* e *Limnobium laevigatum*; e as macrófitas emergentes *Scirpus giganteus*, *Scirpus californicus* e *Zizaniopsis bonariensis* (MOTTA MARQUES *et al.*, 1997)

1.3.8. A espécie *Zizaniopsis bonariensis* (Bal. & Poitr.) Speg.

Esta espécie vegetal ocorre no sul da América do Sul (Brasil, Paraguai e Argentina). Sua ocorrência foi observada na Costa do rio da Prata, nos banhados e barra de Santa Lúcia por ARECHAVALETA (1984). LOMBARDO (1984) retrata que a espécie está desaparecendo da flora de banhados do sul do Uruguai. Sua presença no Rio Grande do Sul é denotada no Sistema Hidrológico do Taim, banhado do Canal de São Gonçalo e no Parque Estadual de Itapuã (BRASIL, 1972; IRGANG *et al.*; PEIXOTO, 2004).

Pertencente a família Poaceae, da subfamília Bambusoideae; da supertribo Oryzodae e da tribo Oryzeae, de nome vulgar palha ou espadana. Esta espécie se caracteriza por ser uma planta perene, robusta, rizomatosa e pluricespitosa.

As plantas de *Z.bonariensis* (Fig. 1.3) são denominadas neste estudo como indivíduos. Porém, cada planta representa, na realidade, um clone (*ramet*) vegetativo. Isto é, propagações geneticamente idênticas, unidas estruturalmente

através de seus rizomas (SANTOS & ESTEVES, 2002). Sendo assim, a observação destes clones, apenas por suas frações aéreas, causa a impressão de se tratarem de indivíduos independentes.

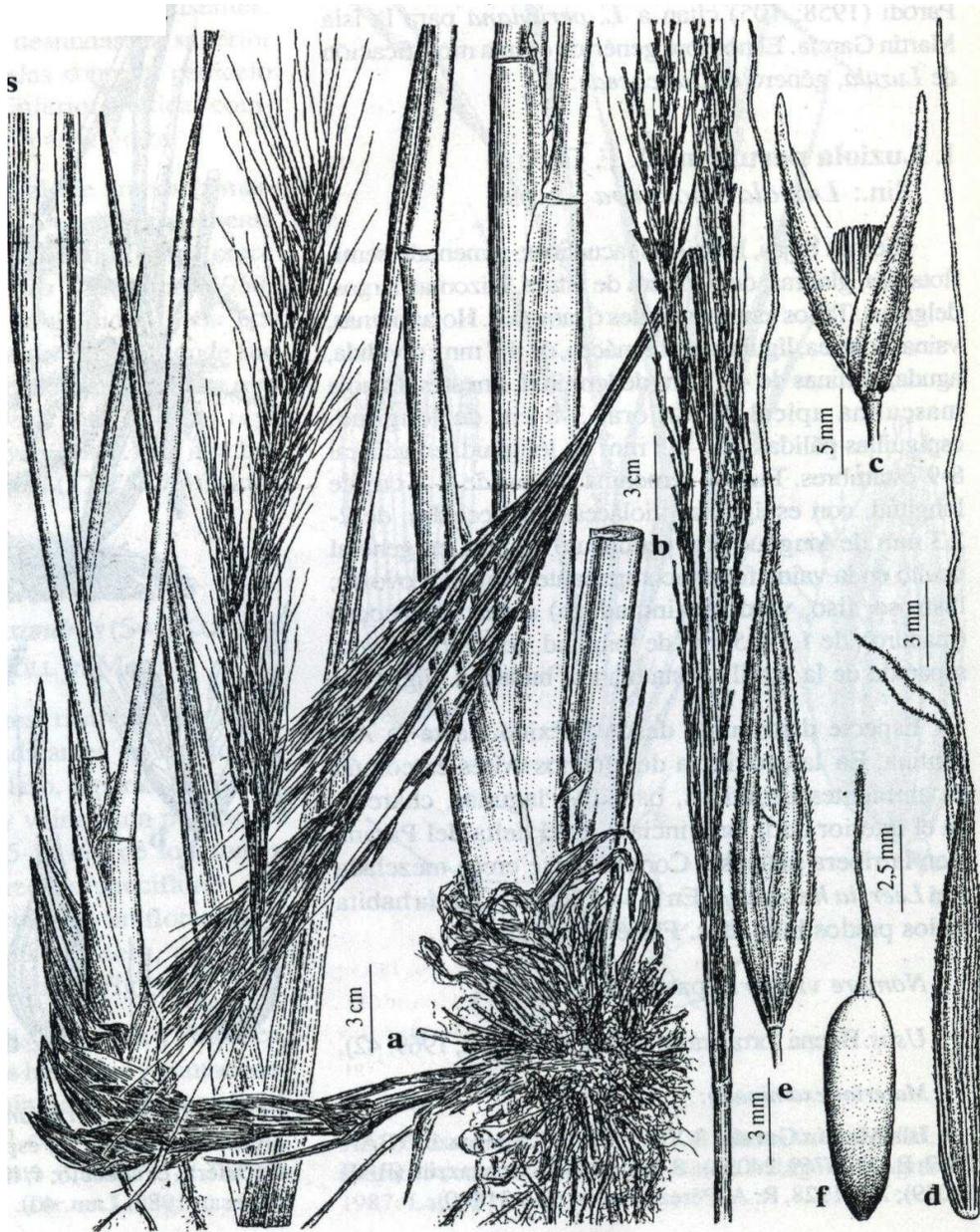


Figura 1.3. *Zizaniopsis bonariensis* (Balansa & Poitr.) Speg.: (a) parte basal da planta; (b) panícula; (c) espigueta masculina; (d) espigueta feminina; (e) espigueta frutífera; (f) aquênio (Fonte: NIGORA & AGRASAR, 1987: Lam.41).



Figura 1.4. População de *Zizaniopsis bonariensis* com altura em torno de 3m, formando um estande de vegetação no Banhado do Taim, RS.

A espécie possui metabolismo tipo C_4 via rota β -carboxilase. Sua morfologia consiste em colmos de 1,0 a 3,5 metros de altura, herbáceos, não ramificados e folhas não agregadas na base, com lâminas foliares lineares largas e esponjosas no interior, de 10 a 30 mm de largura, achatadas sem cruzamento de nervuras (LAHITTE & HURREL, 1996). A panícula de *Z. bonariensis* (Fig. 1.5.) pode ter de 40 a 100 cm de comprimento, possuindo tanto espiguetas masculinas como femininas (LOMBARDO, 1984).



Figura 1.5. Indivíduos de *Zizaniopsis bonariensis* no Banhado do Taim. Em detalhe: presença de uma panícula ainda em processo de maturação.

GIOVANNINI & MOTTA MARQUES (1998) estudaram experimentalmente o desenvolvimento de propágulos desta espécie sob diferentes regimes hídricos visando comparar sua adaptabilidade em relação a esta variável com outras espécies de macrófitas aquáticas emergentes como *Scirpus californicus* e *Typha subulata*. PEIXOTO (2004) também contribuiu para o conhecimento da espécie *Z. bonariensis*, realizando o levantamento de sua produção primária em Itapuã, RS (ver item 6.4).

1.3.9. Influência dos estandes na dinâmica do Banhado-Lagoa Mangueira

Ao sul do Banhado do Taim, mais precisamente junto à interface banhado-Lagoa Mangueira, há a ocorrência de grandes estandes monoespecíficos de *Z. bonariensis* (Fig. 1.6).

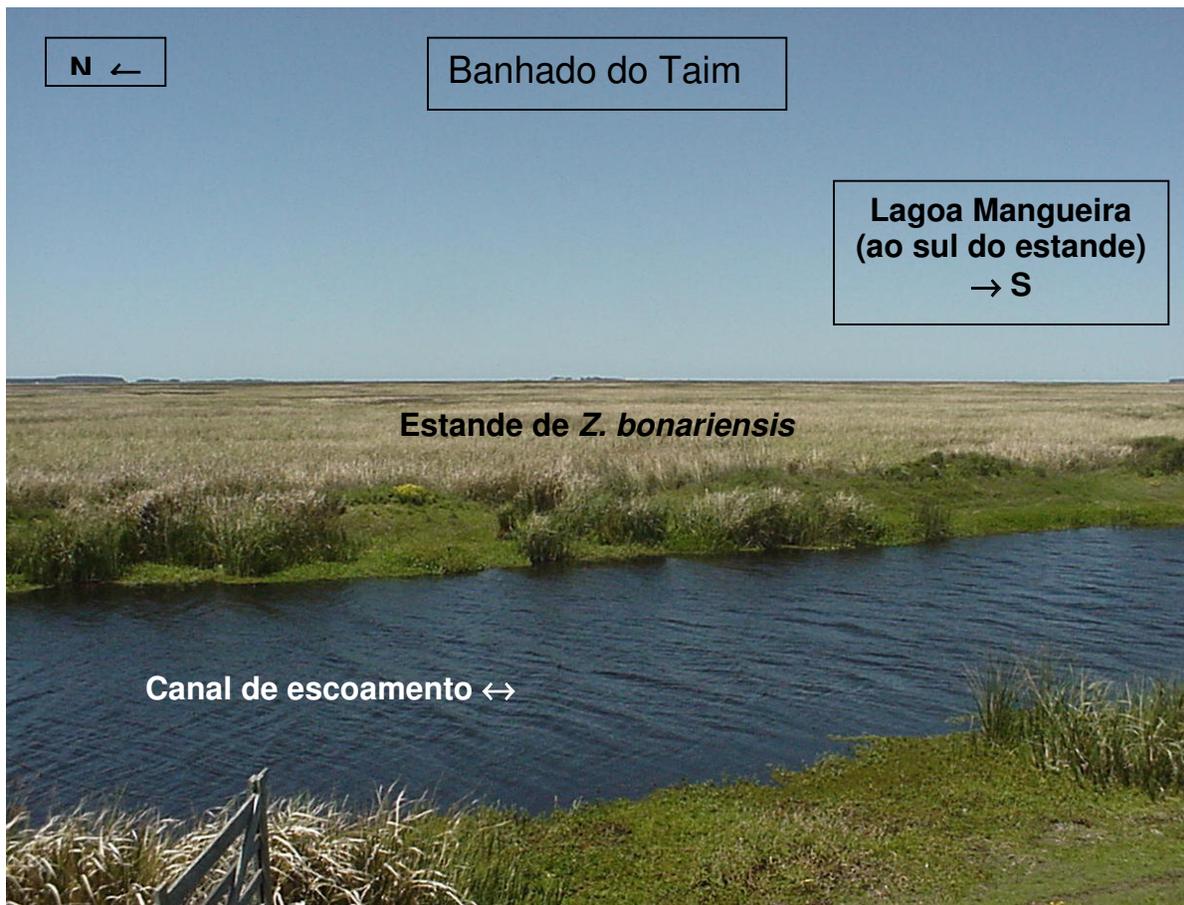


Figura 1.6. Estande monoespecífico de *Z. bonariensis* localizado ao sul do Banhado do Taim (UTM 351045; 6385015), próximo à interface Banhado-Lagoa Mangueira.

Estes estandes, em função da pista para formação de ondas existente na Lagoa Mangueira, cuja extensão é da ordem de 96 km, conferem um caráter de barreira contra ventos predominantes no sentido SW-NE e ondas oriundas da Lagoa que podem alcançar a amplitude de 0,5 m de acordo com a duração e intensidade de ventos. Esta função de barreira conferida pelos estandes, além de proteger a biota contra intempéries como ondas e ventos, quando associada à

dinâmica da água e aos tamanhos de partículas em suspensão, pode funcionar como uma bacia com alta rugosidade, promovendo o amortecimento dos vetores de turbulência e conseqüente processo de sedimentação acelerado, ocasionando a formação de pontais arenosos (MOTTA MARQUES, 2003).

1.3.10. Produção primária e suas inter-relações

As taxas de produção primária de macrófitas aquáticas em banhados tropicais, como o caso do SHT, estão intimamente ligadas a temperatura, disponibilidade de água, luz e nutrientes, sendo o nitrogênio o principal componente limitante do crescimento vegetal, seguido por fósforo e potássio (NEUE *et al.*, 1997).

As macrófitas aquáticas emergentes assumem grande dominância de cobertura vegetal em ecossistemas aquáticos. Eventualmente cobrem uma grande área do corpo da água, ocorrendo o desenvolvimento de uma produção combinada de macrófitas aquáticas litorâneas e microflora perifítica. Esta microflora encontrada atachada à superfície das macrófitas aquáticas possui uma ampla diversidade de algas, especialmente algas litorâneas (WETZEL & HOUGH, 1973).

Apesar do conhecimento acerca da inter-relação entre macrófitas aquáticas e algas bênticas ou epifíticas, pouco destaque é dado para a magnitude e influência da flora litoral e suas relações com outros organismos em ambientes lacustres (WESTALKE, 1963). Em ambientes pouco produtivos, as algas aderidas ao substrato ou macrófitas constituem um sítio dominante, se não o maior, de produtividade autóctone. A contribuição de carbono orgânico proveniente das macrófitas aquáticas e organismos associados constitui um impacto para o metabolismo de sistemas aquáticos, tanto na forma particulada para o metabolismo bêntico do carbono quanto na forma dissolvida para a regulação do metabolismo fotossintético pelágico e heterotrófico simultaneamente de formas diretas e indiretas (WETZEL 1968, 1971).

Há evidências de que grandes quantidades de carbono orgânico dissolvido (COD) se tornam diretamente disponíveis para microorganismos aquáticos no outono durante a senescência de macrófitas antes da decomposição lenta por microorganismos de material vegetal morto particulado (SAUNDERS, 1957; WETZEL *et al.* 1972). E em consequência da morfometria das lagoas costeiras e sua pouca profundidade, a ação dos ventos influencia na circulação da água, dispersando a matéria orgânica que subseqüentemente entra nas interações microbiológicas orgânico-inorgânico, as quais são controladoras fundamentais de todo metabolismo aquático (ver item 1.3.12).

1.3.11. Aspectos ecofisiológicos da produção primária

A fixação fotossintética de carbono de macrófitas aquáticas é balanceada pelas perdas da respiração de CO₂ e secreção de compostos orgânicos solúveis, sendo a eficiência fotossintética influenciada diretamente pelas taxas destes processos (WETZEL & HOUGH, 1973). *A priori*, assume-se que para calcular a produção primária, a taxa de respiração é geralmente a mesma tanto na luz quanto no escuro. Porém, evidências fisiológicas sugerem que esta consideração pode estar errada em muitos casos (WETZEL e HOUGH, 1973). O processo normal de respiração mitocondrial pode ser inibido na luz em algumas plantas em função da supressão da glicólise (JACKSON & VOLK, 1970).

Macrófitas aquáticas emergentes são expostas parcialmente às condições ambientais similares às plantas terrestres. Portanto a fotorrespiração sem dúvida pode ser alta. A via metabólica C₄ possui um valor adaptativo para as macrófitas aquáticas emergentes, particularmente nas regiões onde ocorrem altas temperaturas e intensidades luminosas, e também em situações onde a concentração salina do ambiente influencia adversamente o CO₂ interno e o balanço hídrico (BJORKMAN, 1971; SLATYER, 1971).

O fenômeno da fotorrespiração, largamente conhecido em plantas terrestres (TOLBERT, 1963, ZELITCH, 1964, GIBBS, 1970, GOLDSWORTHY, 1970, JACSON & VOLK, 1970, HATCH *et al.* 1971), aumenta a perda de CO₂ e

pode ser um fator significativo na redução da eficiência fotossintética de macrófitas aquáticas. De acordo com este processo, o CO_2 é gerado na luz como resultado da oxidação do ácido glicólico, ou seja, um produto direto da via metabólica C_3 (Fotossíntese - Ciclo de Calvin). A taxa desta reação é altamente influenciada, e proporcional a concentração de oxigênio, intensidade luminosa e temperatura. O metabolismo do glicolato é também aumentado quando baixas concentrações de CO_2 limitam a fotossíntese. A taxa na qual o CO_2 é fotorrespirado é na realidade perdida das plantas que dependem da eficiência na refixação do CO_2 .

As plantas terrestres nas quais todas as células fotossintetizam pelo ciclo de Calvin C_3 podem perder até 50% do carbono fixado imediatamente na fotorrespiração dependendo das condições ambientais. Por outro lado, as plantas nas quais a fotossíntese procede pelo ciclo C_4 rota β - carboxilase, as células do mesófilo foliar refixam CO_2 tanto a partir da respiração escura quanto da fotorrespiração nas células de revestimento da bainha (*Bundle sheath cells*), e pouco ou nenhum CO_2 é perdido destas plantas na presença da luz.

1.3.12. Decomposição Inicial de Macrófitas Aquáticas Emergentes

A decomposição da biomassa vegetal aquática é responsável pela reciclagem de nutrientes, e a perda da massa é variável ao longo do tempo, ocorrendo a liberação de nutrientes solúveis e a degradação rápida de materiais poliméricos celulares (FERREIRA *et al.*, 2003). A liberação da matéria orgânica dissolvida (MOD) decorrente da decomposição inicial em condições oxigenadas costuma ser maior nos primeiros cinco dias, o que representa uma maior fonte de carbono orgânico total dissolvido em ecossistema em que as plantas dominam a produtividade primária (OTSUKI & WETZEL, 1974).

Em ecossistemas lacustres tropicais o processo de decomposição é contínuo e ocorre durante todo o ano, pois não existe uma sazonalidade térmica muito acentuada. A degradação da matéria orgânica particulada é muito mais lenta e menos completa do que a degradação da matéria orgânica dissolvida

liberada para o exterior das células durante o desenvolvimento ativo das plantas (SILVA, 1992).

Muitos fatores demonstraram afetar a decomposição de macrófitas, incluindo temperatura, concentração de oxigênio, atividade de consumidores, acidez e regimes de nutrientes (GODSHALK & WETZEL, 1978b, BRINSON *et al.*, 1981, ELWOOD *et al.*, 1981, POLUNIN, 1984, NEELY & DAVIS, 1985, WEBSTER & BENFIELD, 1986, HONMANN & NEELY, 1993).

BENNER *et al.* (1985) mostraram que o pH tem grande influência sobre a decomposição no que se refere à perda de lignocelulose, a qual compõe uma fração majoritária dos caules e folhas de macrófitas emergentes, sendo que pH baixos reduzem a taxa de decomposição da biomassa. A decomposição também acarreta um abaixamento no pH, o que pode ser evidenciado na relação entre pH e concentração de ácidos húmicos.

O hidroperíodo também exerce influência significativa nas taxas de decomposição, assim como o estado fisiológico das folhas. Alterações no hidroperíodo de um banhado ou lago podem acarretar uma carga maior/menor de matéria orgânica dissolvida (MOD) para a massa da água do sistema (FERREIRA *et al. op.cit.*).

A rápida lixiviação da matéria orgânica prontamente degradável nos primeiros dias de decomposição está representada pela perda de carboidratos solúveis, polifenóis e lipídios (ESTEVES & BARBIERI, 1983). Os polifenóis são geralmente citados como proteção da planta contra herbivoria pela sua capacidade de complexação com proteínas e enzimas. Os polifenóis, além de um mecanismo de proteção, contra herbivoria, podem atuar como defesa contra microorganismos, influenciando no processo de decomposição (ESTEVES & BARBIERI *op cit.*).

Substâncias húmicas compõem a maior parte do carbono orgânico dissolvido em lagos (ESTEVES, 1998). Elas não constituem uma classe definida

de compostos, mas uma mistura de substâncias de natureza química diversa e diferentes graus de polimerização dependendo de sua origem e idade (TOLEDO, 1973). A formação de substâncias húmicas se dá basicamente a partir da condensação de produtos da decomposição microbiológica de carboidratos, polifenóis (lignina, taninos, etc.) e proteínas. As substâncias húmicas apresentam alto peso molecular e baixas taxas de degradação, podendo permanecer no ambiente por longo tempo (WETZEL, 1993). Muitos trabalhos evidenciam a rápida lixiviação de substâncias húmicas de caules mortos em condições experimentais. Assim, assume-se que a matéria orgânica dissolvida em lagos e banhados é constituída em grande parte por material refratário e que este é constituído basicamente por ácidos húmicos oriundos da degradação das mácrofitas aquáticas.

1.3.13. Secreção de Matéria Orgânica

A secreção de matéria orgânica dissolvida (MOD) por macrófitas aquáticas e macroalgas (CRAIGIE & MCLACHAN 1964; WETZEL 1969; SEBURTH 1969; WETZEL & MANNY, 1972; WETZEL & HOUGH, 1973; HOUGH & WETZEL, 1975), assim como fitoplâncton (FOGG, 1971b), é quantitativamente importante para medição das taxas de produção fotossintética e o fluxo de energia das comunidades litorâneas.

A secreção de carbono orgânico dissolvido (COD) na forma de fotossintato (carbono fotossintetizado) foi demonstrado em plantas aquáticas (KHAILOV & BURKLAKOVA, 1969; WETZEL 1969; WETZEL & MANNY, 1972b, WETZEL & HOUGH, 1973, HOUGH, 1974, MANN & WETZEL, 1996), e foi estimada em um total de 4% do carbono fixado ao longo de um ano normal em macrófitas de água doce em um lago de água dura (WETZEL & MANNY, 1972a), sendo que a liberação de MOD das macrófitas por autólise celular poderia alcançar o equivalente a 63-85% da entrada de carbono orgânico total (COT), incluindo a entrada de COD alóctone para a reserva de carbono orgânico neste lago (WETZEL & MANNY, 1972b). Estes valores apóiam a idéia de que caminhos importantes e complexos de MOD existem na zona litorânea de lagos e que as

macrófitas constituem uma parte importante nos mecanismos regulatórios do metabolismo destes lagos.

A redução da cadeia fotossintética reduz a produção da planta e pode representar uma adaptação fisiológica incompleta ao ambiente aquático. Porém, a liberação dos compostos orgânicos pode beneficiar a produtividade da comunidade, assim como aumentar as interações epifíticas e atividades microbianas (WETZEL & ALLEN, 1970; ALLEN 1971) dentro de uma interação nutricional de maior magnitude do que a existente em regimes planctônicos mais diluídos.

ESTEVES (1998) ressalta outros compostos excretados por macrófitas aquáticas que exercem influência sobre a micro flora auto e heterotrófica perifítica, como: ácido glicólico, carboidratos, proteínas, peptídeos, aminoácidos, enzimas, substâncias voláteis, aldeídos, cetonas, aminas e outros compostos estimuladores ou inibidores de crescimento tais como, vitaminas, antibióticos e toxinas.

WETZEL & HOUGH (1973) sugerem que estes tipos de interação podem ter evoluído como uma adaptação da comunidade a condições ambientais que impusessem estresse fisiológico às macrófitas. Entretanto, rotas metabólicas, compostos específicos e mecanismos de liberação de carbono orgânico são pouco conhecidos para macrófitas aquáticas, assim como as taxas de liberação, *in situ*, diurnas e sazonais.

1.3.14. Termos e conceitos envolvendo produção primária

A maioria dos termos empregados atualmente designados a quantificação do processo de produção primária e outras variáveis associadas a esse tema tiveram sua origem na língua inglesa. Portanto, trata-se de traduções que tentam exprimir o significado mais próximo à sua palavra de origem. Muitos dos termos a serem utilizados posteriormente neste trabalho, principalmente os relacionados a métodos específicos de estimativa de produção primária não são encontrados na língua portuguesa, por se tratarem de métodos ainda não publicados neste idioma.

1.3.14.1. Biomassa

É a massa de todos os órgãos vivos que podem ser coletados. A biomassa total de uma planta pode ser dividida em: biomassa abaixo do solo (*belowground*) representada por raízes, rizomas, etc.; e biomassa aérea ou acima do solo (*aboveground*) representada pelas partes vegetativas e reprodutivas aéreas.

O termo *Standing Crop* utilizado no inglês significa safra. Porém, neste trabalho este termo será referenciado como a biomassa total.

O termo *Standing Dead*, que representa a biomassa vegetal morta ainda presente nas plantas será referida simplesmente como biomassa vegetal senescente.

O termo *Litter* possui um termo específico em português, serrapilheira, que diz respeito somente àquelas partes vegetais mortas que já caíram e se acumularam no chão e acabam por servir de estrutura e habitat para diversos nichos de macro e microinvertebrados decompositores entre muitos outros organismos.

1.3.14.2. Produção primária

Produção primária é o processo pelo qual as plantas convertem energia solar em energia química. A mensuração do processo é dada pela quantidade de matéria orgânica, expressa em peso seco ou peso livre de cinzas (*ash free dry mass*).

A Produção Primária Aérea Anual – PPAA (*Net Aboveground Primary Production* ou *Net Annual Aerial production* ou *Net Annual Aboveground Production*) é a taxa de deposição de matéria orgânica decorrente do excesso de respiração no tecido vegetal aéreo de plantas durante um ano, ou uma estação de crescimento completa (ODUM, 1971). A medida de produção frequentemente é expressa em base seca em $\text{g m}^{-2}\text{ano}^{-1}$, $\text{kg ha}^{-1}\text{.ano}^{-1}$, ou $\text{g m}^{-2}\text{.dia}^{-1}$.

Produção bruta é quantidade total de matéria orgânica fotossintetizada pelas plantas. Produção Líquida é resultado da produção bruta menos respiração, fotorrespiração e outras perdas devido à morte e/ou predação.

Neste estudo, para todos os resultados serão assumidos valores de produção líquida. A mensuração ou estimativa da produção total é praticamente inviável, já que sempre há perdas no decorrer do processo fotossintético, sendo bastante difícil realizar correções para as mesmas.

1.3.14.3. Produção ou Produtividade?

Os termos “produção primária” e “produtividade primária” têm seus significados originais relacionados respectivamente ao processo e ao resultado do processo, qualidade do produto final (LIPKIN *et al.*, 1986). Entretanto são utilizados alternada e indiscriminadamente. Geralmente ambos os termos são utilizados para descrever o processo, mas não a qualidade, da criação de matéria orgânica por plantas fotossintetizantes que incorporam energia do sol e minerais, assim como CO₂ e água (VOLLENWEIDER, 1969; LIETH, 1975; WHITTHAKER *et al.*, 1975). A descrição do processo envolve dois aspectos diferentes: a taxa de produção e o rendimento da produção, ou seja, a produtividade por área. A variável mais importante para a distinção da taxa de produção é a unidade de tempo, já para o rendimento é a quantidade final do produto pela área amostrada (LIPKIN *et al.*, 1986).

Os dois aspectos diferem também de outra forma. A taxa de produção pode ser expressa naturalmente através de uma média, ao menos sob condições naturais. Enquanto que para a produtividade, o que realmente importa é a quantidade produzida no final do período em questão. Esta quantidade é construída a partir da acumulação de matéria orgânica resultante do processo contínuo de produção (LIPKIN *et al.*, 1986).

Segundo SCHWARZBOLD (comunicação pessoal, 2004), o termo produtividade é utilizado comumente na forma de adjetivo, ou seja, apenas no

sentido de caracterizar o quão produtivo pode ser um ecossistema ou ambiente, isto é, se sua produtividade é alta ou baixa. Enquanto o termo produção fica designado à mensuração dos produtos resultantes do processo fotossintético e seus aspectos fisiológicos.

Portanto, neste trabalho o termo a ser utilizado para fins de designação de processo fotossintético, mensuração e experimentação será de produção primária, delegando o termo produtividade apenas para caracterizar a qualidade, o potencial do ambiente quanto à geração de matéria e energia.

1.3.15. Estudos de Produção Primária

A produção primária entre comunidades de plantas em ecossistemas aquáticos tem sido intensamente investigada desde 1960. Impulsionados pela enorme complexidade de floras litorâneas, assim como de suas heterogeneidades fisiológicas, muitos pesquisadores empregaram técnicas variadas para avaliação de produtividade. Parâmetros abióticos e bióticos, tais como concentração de nutrientes na água e no sedimento e interações bióticas reguladoras do crescimento vegetal também começaram a ser investigadas com sucesso (WETZEL & HOUGH, 1973).

Investigações acerca de produção primária em ecossistemas aquáticos foram geralmente dificultadas pela falta de informações básicas a respeito da ecologia das espécies constituintes destes ecossistemas (BERNRAD, 1974). WESTLAKE (1965) destacou que observações sobre a história de vida, morfologia e composição química das espécies estão na maioria das vezes faltando.

Atualmente, existe uma série de metodologias utilizadas para avaliação de produção primária em macrófitas aquáticas emergentes. As primeiras metodologias empregadas consistiam basicamente da colheita de biomassa vegetal viva e morta e na mensuração destas variáveis, ficando assim conhecidas como metodologias destrutivas para estimativa de produção primária. Por serem

desenvolvidas no hemisfério norte, foram adaptadas principalmente para avaliação de espécies de climas temperados. Estas metodologias foram inicialmente utilizadas por uma série de autores e aplicadas a uma variedade de espécies.

Mais tarde, no intuito de aprimorar as estimativas de produção e realizar uma análise que não necessitasse efetuar colheitas periódicas das espécies estudadas e conseqüentemente afetar o habitat das mesmas, foram desenvolvidos métodos de estimativa não destrutivos.

Tais métodos consistem tipicamente do acompanhamento de plantas através de indivíduos etiquetados para a detecção de mudanças na biomassa a partir do uso de regressões baseadas em relações fenométricas (alométricas). De modo que a produção de biomassa seja calculada a partir da soma de indivíduos marcados e monitorados, possibilitando uma série de análises detalhadas.

O primeiro método não destrutivo utilizado, chamado Curva de Allen, foi desenvolvido inicialmente para estimar a produção de coortes entre populações de peixes (ALLEN, 1951), vindo posteriormente a ser utilizado até para estimativa de produção em coortes de invertebrados bentônicos (BENKE, 1984 apud WETZEL & PICKARD, 1996).

A adaptação do método da Curva de Allen para estimativa de produção vegetal através de coortes de macrófitas aquáticas foi realizada por MATHEWS e WESTLAKE (1969) e desde então tem sido aplicada entre plantas aquáticas emergentes (KIRBY & GOSSELINK, 1976; CARPENTER, 1980; SHEW *et al.*, 1981; DICKERMAN *et al.*, 1986, WETZEL & PICKARD, 1996; HOWE & WETZEL, 1999; SANTOS & ESTEVES, 2002). A definição de coortes se dá por todos indivíduos emergentes entre duas datas amostrais em seqüência (DICKERMAN *et al.*, 1986).

A partir da aplicação deste método, outros foram sendo desenvolvidos e alguns também adaptados. Um exemplo é o método da soma de Incrementos e

Crescimento Contínuo, inicialmente desenvolvido para a avaliação de macroinvertebrados bentônicos (BENKE, 1984).

Existe uma série de vantagens associadas ao emprego destas técnicas, como: mitigação de problemas de heterogeneidade espacial, obtenção de estimativas de mortalidade, aumento da sensibilidade temporal, e possibilidade de monitoramento de longa data (DAI e WIEGART, 1996).

Entretanto, técnicas não destrutivas tendem a requerer trabalho de campo intensivo. Portanto, tem sido empregadas, pela maioria dos autores, geralmente em áreas onde apenas pequenas amostras podem ser avaliadas (DAÍ & WIEGART, *op cit.*).

2. JUSTIFICATIVA

O Sistema Hidrológico do Taim se caracteriza por um sistema hídrico complexo, bastante peculiar, devido as suas características geomorfológicas, hidrológicas, climáticas e ecológicas. Em virtude de sua complexidade, a associação entre as variáveis físicas como hidrodinâmica e morfologia com as comunidades biológicas ainda é amplamente desconhecida, ocorrendo por conseguinte, o uso dos recursos hídricos sem uma gestão baseada no conhecimento destes processos (MOTTA MARQUES, 2002).

O conhecimento quantitativo e qualitativo do papel das macrófitas em ambientes aquáticos tampouco é bem conhecido, devido à carência de trabalhos que sustentem modelos preditivos capazes de determinar a produtividade de macrófitas tanto em cobertura quanto na produção de biomassa (HAKANSON e BOULION, 2002). Da mesma forma, análises demográficas de longevidade e crescimento de plantas com crescimento essencialmente vegetativo em ambientes naturais são comuns (NOBLE *et al.*, 1979; SOLBRIG *et al.*, 1980; LOVET & DOUST, 1981a; NEWELL *et al.*, 1981; COOK, 1983; DICKERMAN *et al.*, 1986).

A macrófita aquática emergente *Zizaniopsis bonariensis*, por se destacar dentre as demais espécies do SHT, em função de sua frequência relativa e absoluta, que são determinantes para a formação de estandes maciços de vegetação, desempenha funções importantíssimas para o ecossistema em questão. Pois, além de servir de habitat para uma diversidade de organismos, como já mencionado anteriormente, esta espécie é responsável por uma série de eventos relacionados à dinâmica energética do banhado.

Adicionalmente, existem pouquíssimos estudos realizados com esta espécie no Brasil. De forma que, até o momento, maiores informações a respeito de sua ecologia *in situ* e sua taxa de produção primária, integrando aspectos populacionais ainda estavam faltando. Tais informações podem ser consideradas fundamentais para a gestão de recursos do ecossistema do Taim, RS.

3. OBJETIVOS

3.1. Objetivos gerais

O presente trabalho tem como objetivos fundamentais estudar a ecologia de *Zizaniopsis bonariensis in situ*, avaliar sua produção primária aérea anual (PPAA) através de vários métodos de estimativa de produção primária e relacionar possíveis variações deste processo em função de variáveis ambientais.

3.2. Objetivos Específicos

Através de monitoramentos mensais:

- Inferir sobre a dinâmica populacional anual da espécie através do acompanhamento de coortes mensais;
- Avaliar a Produção Primária Aérea Anual da espécie através de técnicas amostrais distintas: não destrutiva e destrutiva;
- Acompanhar as variações na biomassa vegetal da espécie ao longo do ano e sua eficiência fotossintética no Sistema Hidrológico do Taim;
- Determinar indicadores abióticos e bióticos relacionados à produção primária;
- Avaliar a composição química do tecido vegetal de *Z. bonariensis*;
- Estimar a PPAA utilizando uma variedade de métodos disponíveis na atualidade e comparar suas eficiências para estimativa de produção primária;
- Prover subsídios para monitoramento a longo prazo da produção primária desta espécie no SHT;

4. MATERIAIS E MÉTODOS

4.1. Área de estudo

O estudo foi desenvolvido em uma área pertencente a ESEC-Taim, mais precisamente na região sul do banhado (Fig. 4.1), próxima à Lagoa Jacaré, coordenadas UTM (351045; 6385015).

Os experimentos e as coletas foram implantados e conduzidos “*in situ*” numa área dentro do Banhado do Taim. A área foi escolhida pela presença predominante da macrófita aquática emergente *Zizaniopsis bonariensis*, a qual caracteriza peculiarmente esta área por se distribuir de forma homogênea, formando imensos estandes de vegetação.

A estimativa da biomassa vegetal para avaliar a produção primária aérea anual (PPAA) foi realizada entre dezembro de 2003 e dezembro de 2004, através de duas técnicas amostrais distintas: não-destrutiva e destrutiva. Estas técnicas foram empregadas diferentemente através de quadros e blocos instalados aleatoriamente dentro deste estande representativo de *Z. bonariensis*. (Fig.4.2).

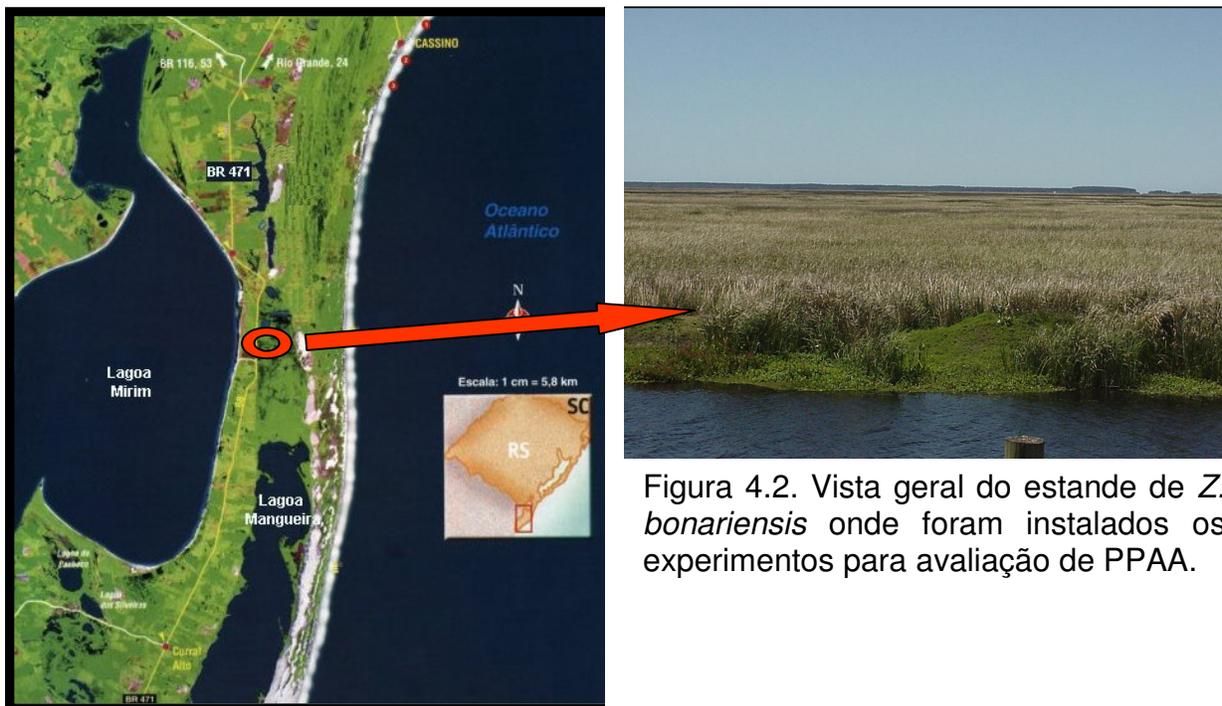


Figura 4.2. Vista geral do estande de *Z. bonariensis* onde foram instalados os experimentos para avaliação de PPAA.

Figura 4.1. Imagem do satélite *Landsat* TMS do Sistema Hidrológico do Taim, com destaque para a mancha verde que representa o Banhado do Taim e área onde foram realizados os experimentos.

4.2. Técnica Amostral Não-Destrutiva

4.2.1. Colheita inicial de biomassa vegetal de *Z. bonariensis*

Anteriormente ao delineamento e instalação dos experimentos “*in situ*”, foi realizada uma colheita inicial de material vegetal de *Z. bonariensis* junto à área estudada, totalizando aproximadamente 150 indivíduos coletados, incluindo jovens, brotos e adultos, para caracterizar morfológicamente faixas etárias da população. Após a coleta, foram tomadas diversas medidas alométricas da lâmina foliar, assim como da estrutura dos indivíduos, separando-os em categorias a partir das seguintes variáveis: idade, nº de folhas e altura máxima.

Para as folhas, as variáveis mensuradas foram as seguintes: diâmetro basal, espessura basal, comprimento de tecido clorofilado e comprimento de tecido senescente. Também foram tomadas medidas específicas de indivíduos com inflorescências, pois o período desta coleta coincidiu com a estação reprodutiva da espécie no SHT. As estruturas reprodutivas tiveram outras variáveis mensuradas. Para caracterizar a estrutura reprodutiva foram tomadas as seguintes variáveis de referência: diâmetro e espessura das duas folhas auxiliares da panícula, seus comprimentos e o comprimento total da panícula.

4.2.2. Estimativa de biomassa foliar

Após a mensuração das variáveis alométricas foliares, foi realizada a separação das folhas pertencentes a cada indivíduo, destacando-se as frações clorofiladas e senescentes pertencentes a cada folha, assim como as estruturas reprodutivas. Para determinar a contribuição destas frações e estruturas para o peso total foliar e individual, efetuou-se a secagem das mesmas separadamente em forno com ventilação forçada, a 60°C, até atingir peso constante, visando obter-se o valor da biomassa seca.

Com os valores de peso seco obtidos para as frações clorofiladas e senescentes e para as estruturas reprodutivas de cada indivíduo, ajustaram-se equações de regressão das variáveis morfométricas foliares contra biomassa seca das mesmas. Com as equações ajustadas, estimou-se a biomassa total dos indivíduos em campo a partir de suas variáveis foliares, incluindo a estimativa tanto das proporções de biomassa clorofilada quanto das de senescente presentes em cada folha. Da mesma forma para as inflorescências com suas respectivas estruturas de sustentação, quando presentes na população. Ao final, o resultado das estimativas era expresso em gramas de peso seco por metro quadrado de área (g/m^2).

4.2.3. Experimentação não destrutiva “*in situ*” e coleta de dados

A instalação experimental “*in situ*” para estimativa de produção primária aérea anual de *Z. bonariensis* teve início no mês de dezembro de 2003. O experimento consistiu de quadros plotados (*Study plots*) dentro de estandes de vegetação.

Foram estabelecidos 3 quadros (A,B,C) com dimensões diferentes. O quadro A e C possuíam a dimensão $0,25 \text{ m}^2$, enquanto o quadro B possuía $0,50 \text{ m}^2$. Os limites dos quadros foram marcados com estacas de 2m de altura, delimitando a área interna com o uso de um arame.

A localização destes quadros foi escolhida de acordo com variáveis relativas às características hidrológicas e estruturais dos estandes. O quadro A foi instalado em um estande em fase inicial de desenvolvimento cujos indivíduos do entorno possuíam uma altura média em torno de um metro e meio. O recurso hídrico disponível para este estande era proveniente do canal de escoamento do banhado, no sentido sul-norte junto a BR 471. Os Quadros B e C foram instalados junto à borda oeste de um dos maiores estandes de *Z. bonariensis* existente no SHT. A população deste estande, por já estar em fase sucessional avançada, apresentava indivíduos com três metros de altura, parcialmente imersos dentro de um charco alagadiço a meio metro de profundidade, sem fluxo visível da água.

Realizou-se a sinalização de todas as folhas pertencentes a cada indivíduo de *Z. bonariensis* existente dentro dos quadros com uma etiqueta de alumínio a fim de possibilitar a identificação das mesmas ao longo dos intervalos amostrais.

As observações foram realizadas mensalmente até o final de 2004. A cada campanha em campo era realizada a contagem total de indivíduos, novos e mortos, pertencentes de cada quadro, mensurando-se todas as folhas de cada indivíduo quanto as variáveis alométricas: comprimento total foliar (H_{máx}), comprimento de tecido clorofilado, comprimento de tecido senescente, diâmetro basal a 10cm do nó foliar. Durante as campanhas foram também etiquetados novos indivíduos emergentes, assim como novas folhas pertencentes a indivíduos anteriormente etiquetados. O acompanhamento de cada indivíduo foi feito até este atingir senescência total, tornando-se um “*dead standing shoot*”. Sendo possível assim, também avaliar o decréscimo nos valores de biomassa e determinar a longevidade, senescência e mortalidade.

Adicionalmente, os indivíduos emergentes em um mesmo mês eram caracterizados de modo a constituírem novas coortes, as quais posteriormente, no presente estudo, são analisadas separadamente também para estimativa de PPAA.

Ao final de cada campanha de campo, era realizada a computação dos dados para a mensuração do crescimento individual a partir da estimativa de sua biomassa “*in situ*”, admitindo-se as variações progressivas ocorridas no comprimento de tecido senescente, assim como do tecido clorofilado.

Desta forma, mensalmente as mudanças na biomassa viva e senescente foram analisadas para cada indivíduo até dezembro de 2004, registrando-se os valores de biomassa individuais corrigidos para alterações decorrentes de senescência durante os intervalos amostrais.

De posse dos registros referentes aos incrementos individuais de biomassa e suas variações ao longo do ano, tornou-se possível determinar a PPAA a utilizando-se de várias metodologias distintas (ver item 4.4).

4.3. Técnica Amostral Destrutiva - Colheita

Juntamente com os experimentos não destrutivos (quadros A,B,C) foram delineados e implantados blocos de colheita (*harvest plots*) para avaliação de produção primária através de modo destrutivo, com colheitas mensais de parcelas da vegetação de *Z. bonariensis*.

Inicialmente, criaram-se transectos em meio à densa vegetação de *Z. bonariensis*. A partir destes transectos, foram demarcados cinco blocos (0,5m x 5m), sendo cada bloco dividido em dez quadros com a dimensão de 0,5m x 0,5m (Fig.4.3).



Figura 4.3. Projeção simplificada dos cinco blocos demarcados em campo para realização da colheita mensal de material vegetal de *Z. bonariensis*.

Para as colheitas mensais foram escolhidos aleatoriamente um quadro (0,5m x 0,5m) pertencente a cada bloco, onde toda vegetação existente dentro do mesmo era cortada (corte raso) junto a interface água-sedimento. Os indivíduos cortados eram coletados separadamente, de modo que mantivessem sua integridade original, sem perder ou misturar folhas com outros indivíduos até serem processados em laboratório.

Além disso, toda a liteira, ou seja, o material vegetal remanescente em decomposição, facilmente identificável como de *Z. bonariensis*, era também coletado e levado a laboratório com o restante.

4.3.1. Processamento do material vegetal em laboratório

Em laboratório os indivíduos coletados eram analisados separadamente, sendo tomadas as seguintes medidas: número total de folhas, número de folhas clorofiladas, nº de folhas senescentes, $H_{máx}$, comprimento de tecido clorofilado e comprimento de tecido senescente.

Após as mensurações, as frações clorofiladas e senescentes destacadas dos indivíduos eram levadas separadamente, assim como o liteira, a forno com ventilação forçada a 60°C para se realizar a secagem até atingir peso constante. O material vegetal seco era pesado também separadamente, obtendo-se os valores de biomassa clorofilada, senescente, assim como o valor total da biomassa dos indivíduos a partir da soma de ambas frações.

4.4. Cálculos de Produção Primária Aérea Anual (PPAA)

Devido à peculiaridade existente para os tipos de técnicas amostrais e coleta de dados, a avaliação da PPAA foi estimada através de uma variedade de métodos distintos baseados em diferentes autores e diversos trabalhos anteriores. Os métodos utilizados, na sua maioria, diferem quanto ao aproveitamento e elegibilidade das variáveis preponderantes para o cálculo de produção primária. Portanto, foram escolhidas para a estimativa de PPAA, metodologias que fazem uso de dados oriundos do acompanhamento não-destrutivo de indivíduos vivos em

campo, assim como as que utilizam apenas dados de colheita (destrutivo) e ainda outras capazes de gerar o mesmo cálculo se utilizando de ambas fontes de dados. Ao total, foram empregados nove métodos para estimativa de PPAA: (1) Pico de biomassa; (2) Pico de biomassa modificado; (3) Método de MILNER & HUGHES (1968); (4) Método de SMALLEY (1959); (5) Método de VALIELA *et al.* (1975); (6) Método da Curva de Allen (1951) modificado por MATHEWS & WESTLAKE (1969); (7) Soma dos Máximos de Biomassa (DICKERMAN *et al.*, 1986); (8) Método da Soma dos Incrementos; (9) Método do Crescimento Instantâneo. A figura 4.4 demonstra a relação destes métodos com as amostragens experimentais aplicadas para coleta de dados de campo. A seguir segue a descrição detalhada de cada método:

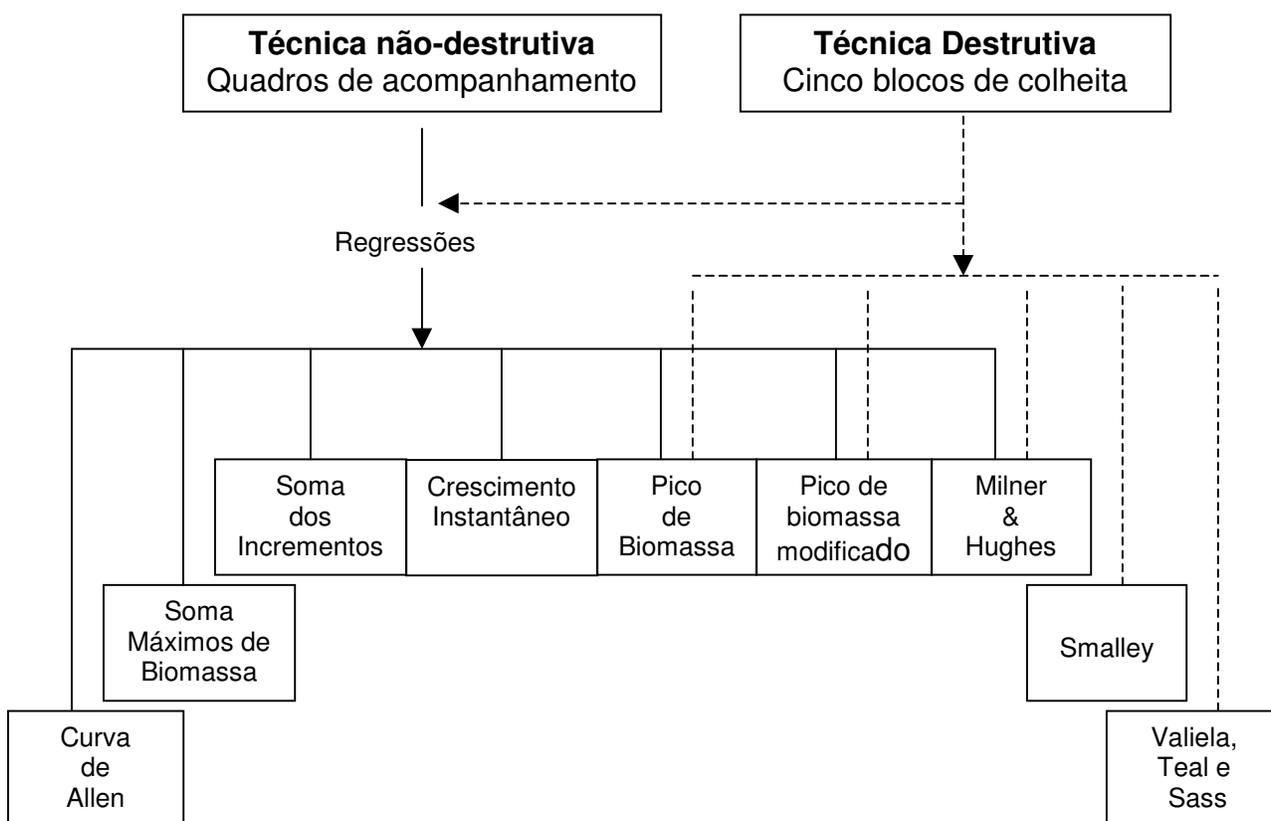


Figura 4.4. Relações entre técnica amostrais (quadros de acompanhamento e blocos de colheita) e os nove métodos usados para estimar Produção Aérea Primária Anual de *Z. bonariensis*. A linha tracejada demonstra os métodos de cálculo aplicados aos dados provenientes da técnica amostral destrutiva; a linha contínua demonstra os métodos de cálculo aplicados aos dados provenientes da técnica não-destrutiva. Os dados de colheita foram utilizados inicialmente para

ajustar regressões para estimativa de biomassa vegetal utilizadas posteriormente nos quadros de acompanhamento.

4.4.1. Método 1- Pico Anual de Biomassa (*Peak Standing Crop*)

Este método consiste na determinação da média entre os quadros coletados para o maior pico de biomassa detectado ao longo do ano. Portanto, ele assume que não há perdas de tecido vivo por lixiviação, mortalidade prévia, e crescimento subsequente ao pico máximo de produção. Neste estudo ele foi utilizado para determinar a produção primária aérea anual (PPAA), utilizando-se das duas técnicas amostrais (não-destrutiva e destrutiva), uma vez que o registro dos maiores valores de biomassa anual é evidente em ambas.

4.4.2. Método 2 – Pico Anual de Biomassa modificado

Para melhorar o método anterior OVINGTON *et al.* (1963) e SINGH & YADAVA (1972) sugeriram que o menor valor de biomassa detectado fosse subtraído do pico de biomassa para descontar as perdas por lixiviação. Da mesma forma como o método anterior, este também pode ser aplicado para estimar PPAA a partir de ambas metodologias experimentais.

4.4.3. Método 3 - MILNER & HUGHES (1968)

Neste método a estimativa de produção PPAA é obtida através da soma das diferenças positivas na biomassa entre as colheitas. A produção primária anual é dada pela:

$$PPAA = \sum^n (B_n - B_{n-1}) \quad (4.1)$$

Onde, B_n é a biomassa no tempo n , e n é o período amostral.

Este método também é capaz de gerar resultados através de ambas técnicas amostrais, uma vez que simplesmente estima a PPAA através da soma das variações positivas na biomassa clorofilada ao longo dos intervalos amostrais.

4.4.4. Método 4 – SMALLEY (1959)

Este é o método mais comumente utilizado para estimativa de PPAA em corpos hídricos salinos (KIRBY, 1971), sendo o mais empregado para estimativas de PPAA de cunho destrutivo (KIRBY & GOSSELINK, 1976; LINTHURST & REIMOLD, 1978; DICKERMAN *et al.*, 1986). Esta metodologia se diferencia por fazer correções para perda de material senescente entre as amostragens e por considerar alterações também de tecido senescente. Considerando para cada intervalo amostral, onde ΔV =variação na biomassa clorofilada; e ΔS = variação na biomassa senescente. A produção é computada da seguinte maneira:

- Se a variação na quantidade de biomassa clorofilado for positiva, a produção mensal é igual ao valor desta variação acrescentada de qualquer incremento na quantidade de biomassa senescente;

Ou seja:

| |
|------------------------------------|
| Se $\Delta V > 0$ e $\Delta S > 0$ |
|------------------------------------|

| |
|---------------------------------|
| Produção= $\Delta V + \Delta S$ |
|---------------------------------|

 (4.2)

- Se há uma variação negativa tanto para biomassa clorofilada quanto para biomassa senescente, a produção é assumida como zero;

| |
|------------------------------------|
| Se $\Delta V < 0$ e $\Delta S < 0$ |
|------------------------------------|

| |
|-------------|
| Produção= 0 |
|-------------|

 (4.3)

- Se a biomassa viva aumenta e a biomassa senescente diminui, a produção na biomassa viva é igual a o aumento de biomassa viva;

| |
|------------------------------------|
| Se $\Delta V > 0$ e $\Delta S < 0$ |
|------------------------------------|

| |
|-----------------------|
| Produção = ΔV |
|-----------------------|

 (4.4)

- Se há uma variação positiva para quantidade de biomassa senescente e uma variação negativa para a quantidade de biomassa clorofilada, as variações são somadas e se o resultado for negativo, a produção é assumida como zero, se o resultado é positivo o valor obtido representa a produção;

| |
|------------------------------------|
| Se $\Delta V < 0$ e $\Delta S > 0$ |
|------------------------------------|

| |
|---|
| $\Delta V + \Delta S = (-x)$ Produção = 0 |
|---|

 (4.5)

| |
|---|
| $\Delta V + \Delta S = (+x)$ Produção = x |
|---|

 (4.6)

Ao final somam-se todas as produções obtidas entre as colheitas realizadas ao longo do ano e tem-se a PPAA.

4.4.5. Método 5 – VALIELA *et al.* (1975)

Este método, assim como o método de Smalley, é comumente aplicado a estimativas de cunho destrutivo, através de colheita de biomassa vegetal. Porém, Valiela *et al.* (1975) sugeriram que a PPAA seria equivalente à soma do material vegetal perdido ao longo dos intervalos amostrais. Enquanto que a quantidade de material vivo que morria e não era incluído como parte da safra poderia ser calculado da seguinte maneira:

$$P = -\Delta a, \text{ se } \Delta b > 0 \text{ e } \Delta a < 0 \quad (4.7)$$

$$P = -(\Delta b + \Delta a), \text{ se } \Delta b < 0 \quad (4.8)$$

$$PPAA = \sum e \quad (4.9)$$

Onde Δb é a variação dos valores de tecido clorofilado e Δa é a variação em tecido senescente. Os valores negativos devem sempre ser igualados a zero.

4.4.6. Estimativas através do Estudo de Coortes

Os cálculos para estimativa de PPAA que envolvem o estudo e acompanhamento de coortes foram realizados pelos métodos Curva de Allen, Soma dos Máximos de Biomassa, Soma de Incrementos e Crescimento Instantâneo. Os indivíduos integrantes das coortes e acompanhados até final do experimento foram os mesmos etiquetados pertencentes aos quadros experimentais A,B,C (não-destrutivo).

4.4.6.1 Método 6 - Curva de Allen

A curva de Allen se distingue por uma característica de estimativa bastante peculiar, pois calcula a produção primária de coortes graficamente como a área abaixo de uma curva, a qual relaciona através a densidade de indivíduos

presentes na coorte com a média de biomassa dos indivíduos para diferentes intervalos amostrais, por exemplo (Fig. 4.5).

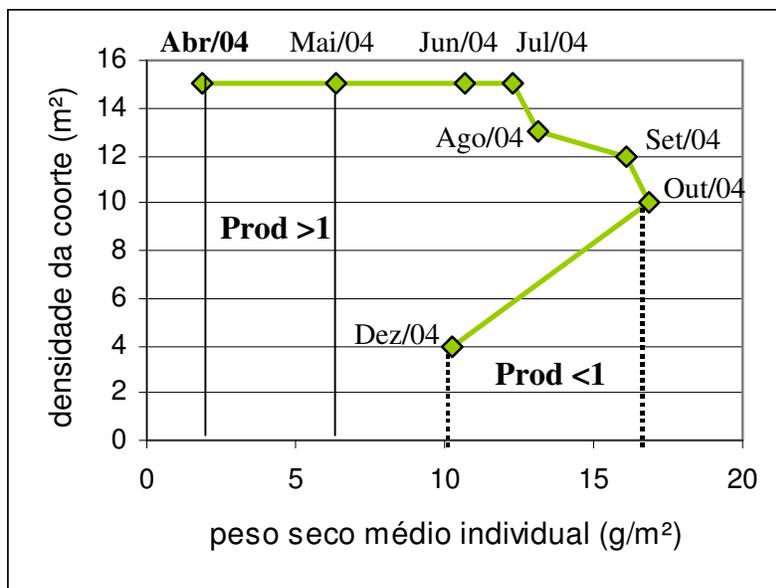


Fig 4.5: Exemplo de uma curva de Allen para uma coorte (ex.:coorte de abril/04). O gráfico demonstra a relação entre densidade da coorte (y) e o peso seco médio dos indivíduos que compõe a coorte em questão (x). O intervalo compreendido entre as linhas sólidas representa a produção positiva da coorte entre abril e maio/04, enquanto o intervalo entre as linhas tracejadas representa a produção negativa da coorte entre outubro e dezembro/04. A produção negativa é interpretada como nula.

Leitura do gráfico: A curva tem seu início no mês de abril (mês de emergência da coorte). A mesma é acompanhada durante os meses seguintes, ocorrendo incrementos em biomassa até julho/04, sem sofrer perdas de indivíduos. Os valores de peso seco da biomassa individual (biomassa média da coorte) seguem aumentando, apesar de haver reduções no número de indivíduos, até outubro/04, quando então há reduções tanto na biomassa média da coorte quanto na densidade.

As premissas fundamentais deste método são de que a coorte recrutada inicia seu desenvolvimento, e com o tempo o número de seus indivíduos declina exponencialmente, e que a biomassa média individual aumenta exponencialmente

até atingir seu ponto máximo, quando então é considerado o momento de sua morte (WETZEL & PICKARD, 1996).

Desta maneira, a contribuição de cada indivíduo para estimativa de PPAA é contabilizada até atingir seu máximo de crescimento (assimilação de biomassa), passando então a ser descartado, o que implica alterações nas estimativas, uma vez que os valores médios individuais se modificam, assim como a densidade da coorte.

4.4.6.2. Método 7 - Soma dos Máximos de Biomassa (*Summed Shoot Maximum*)

Método desenvolvido por DICKERMAN *et al.* (1986) e aplicado para estimativa de produção de *Typha latifolia*, assim como o método da Curva de Allen, também baseia-se no acompanhamento e registro de dados dos indivíduos até os mesmos atingirem o valor máximo de assimilação de biomassa. Todavia, dados como densidade e valores médios de biomassa não são necessários, apenas soma-se os valores máximos de biomassa individual longo de todo ano, independente do período em que ocorreram.

4.4.6.3. Método 8 - Soma de Incrementos (*Increment Summation Method*)

Outro método baseado no estudo de coortes, utiliza a relação entre o número de indivíduos da coorte e as variações positivas nos valores médios de biomassa individual da coorte (BENKE, 1984). Sendo então, a produção igual a soma ao longo de intervalos amostrais a partir da multiplicação das seguintes variáveis:

$$PPAA = \sum N \times \Delta B + B_0 \quad (4.10)$$

Onde B_0 é a biomassa total inicial da coorte, N é o número médio de indivíduos e ΔB é a variação positiva na biomassa média clorofilada dos indivíduos.

4.4.6.4. Método 9 - Crescimento Instantâneo (*Instantaneous Growth Method*)

Diferentemente dos outros métodos, este consiste nos valores de biomassa total da coorte e na sua taxa de crescimento relativo (RGR) mensal para determinação da PPAA.

4.4.6.4.1. Taxa de Crescimento Relativo (RGR)

A taxa de crescimento relativo, fundamental para esta estimativa é calculada da seguinte maneira para cada indivíduo:

$$RGR = Ln (B_1 / B_0) \quad (4.11)$$

Onde, B_1 é a biomassa final do indivíduo após intervalo amostral; e B_0 é a biomassa inicial.

Assim, este método assume o crescimento em peso individual sobre o intervalo de tempo, determinando o RGR médio da coorte a partir dos RGRs individuais. Ao passo que os valores de biomassa individual são somados, totalizando a biomassa total da coorte. O cálculo da PPAA é então obtido multiplicando-se o RGR médio da coorte durante o intervalo amostral pelos valores médios de biomassa total da coorte durante o mesmo intervalo.

$$PPAA = \Sigma (RGR \times B_m + B_o) \quad (4.12)$$

Onde, RGR é a taxa de crescimento relativo, B_m é valor médio da biomassa total da coorte durante intervalos amostrais e B_o é a biomassa inicial da coorte.

4.5. Análise de Variáveis Ambientais

4.5.1. Temperatura

Através de micro estações meteorológicas instaladas dentro do banhado junto à área de estudo foi possível registrar as variações térmicas ocorridas durante o ano.

4.5.2. Análise de sedimento

Foram coletadas amostras de sedimento representativas de ambas áreas experimentais para determinação de carbono orgânico, fósforo disponível, íon amônio, nitrato (nitrogênio solúvel). As amostras foram analisadas segundo TEDESCO *et al.* (1995).

4.5.3. Análise de Radiação Fotossinteticamente Ativa - PAR

Durante a última campanha em campo, ao final do mês de dezembro, foi conduzido um experimento para detecção de Radiação Fotossinteticamente Ativa (RFA) ou comumente conhecida como PAR (*Photosynthetic Active Radiation*) incidente sobre o estande de *Z. bonariensis* junto à área de estudo. O objetivo desta experimentação foi de registrar preliminarmente o perfil diário da radiação sobre o local e quantificar o efeito de sombreamento exercido pelo estande sobre o sedimento e conseqüentemente sobre a comunidade bentônica. Para isto foram instalados simultaneamente dois fotos-sensores específicos para captação de RFA, um a três metros de altura, o equivalente à altura do estande, em meio à vegetação, e o outro a 30 cm do sedimento. Os dados foram registrados de modo a compreenderem um perfil contínuo de radiação diário, tendo início às 9hs e término às 19hs. Utilizando um *logger* (*armazenador de dados*), programou-se o registro de valores de radiação incidente em intervalos de dez minutos, sendo cada valor correspondente a média dos valores detectados a cada minuto.

4.6. Análises da Composição Química de Tecido Vegetal

Com o propósito de determinar e quantificar as concentrações de nutrientes (C,N,P,K, Ca e Mg) contidos no tecido vegetal de *Z. bonariensis*, foram analisados indivíduos de diferentes categorias ou faixas etárias, desde brotos, plantas jovens, plantas adultas, estruturas reprodutivas e material vegetal senescente. A separação das categorias foi feita a partir do comprimento máximo (Hmáx) de cada indivíduo. A categorias foram analisadas para cada estação do ano separadamente, a fim de detectar possíveis variações de nutrientes nas plantas em decorrência de variáveis ambientais, provavelmente envolvidas com as taxas produção primária.

A informação sobre a concentração de nutrientes no tecido vegetal serviu também de base para a construção de curvas de acumulação progressiva destes nutrientes pela planta durante seu desenvolvimento, de acordo com sua faixa etária.

4.7. Análises Estatísticas

As análises estatísticas, como o ajuste das equações de regressão para estimativa de biomassa, correlação, ANOVA, Teste Tukey foram realizadas através do programa Sigma Stat (Jandel Scientific).

5. RESULTADOS

5.1. Ajuste das Equações de regressão para estimativa de biomassa

O ajuste de equações para estimar a biomassa pertencente a cada indivíduo marcado em campo foi realizado anteriormente à instalação dos experimentos *in situ*.

As equações de regressão estabelecidas para as estimativas de diferentes porções de biomassa das plantas baseadas nas relações alométricas foliares anteriormente descritas, foram as seguintes:

Equação para estimativa de biomassa clorofilada:

$$\text{Log}_{10} (\text{Bio clor}) = -3,182 + (0,748 * \text{log}_{10} (\varnothing \text{ basal}) + (1,046 * \text{log} (\text{H clor}))$$

$$N=173 \quad r = 0,956 \quad DP = 0,099$$

Onde, Bio clor é a biomassa clorofilada (gPS), \varnothing basal é o diâmetro basal foliar (mm) e H clor é o comprimento de tecido clorofilado (cm).

Equação para estimativa de biomassa senescente:

$$\text{Log}_{10} (\text{Bio sen}) = -2,734 + (1,579 * \text{log}_{10} (\text{Hsen (cm)}))$$

$$N=19 \quad r=0.960 \quad DP= 0.151$$

Onde, Bio sen é a biomassa senescente (gPS) e H sen é o comprimento de tecido senescente (cm).

5.2. Avaliação dos quadros experimentais

Inicialmente são aqui apresentados os resultados obtidos a partir do acompanhamento mensal realizado de cada indivíduo marcado em campo, com todas suas folhas etiquetadas, dentro dos quadros experimentais (A, B, C). A observação e coleta de dados destes quadros experimentais propiciaram um número expressivo de informações sobre a ecologia desta espécie, proporcionando inferir além da estimativa de sua produção primária aérea anual, mas também sobre sua demografia e variáveis ambientais relacionadas ao seu metabolismo fotossintético. Vale ressaltar, que o nível da água inicial onde foram

inseridos os quadros se modificou durante o período amostral. Em função da estiagem que permeou o ano de 2004 no Rio Grande do Sul, os níveis da água antes presentes nos quadros B e C diminuíram rapidamente, chegando a expor o sedimento precocemente a partir do mês de fevereiro/04. Enquanto o quadro A persistiu coberto em sua plenitude por lâmina d'água até meados de julho, quando se tornou parcialmente alagado, chegando também a exposição do sedimento a partir de outubro/04, quando o nível d'água no canal de drenagem foi afetado significativamente ($\approx 1,5$ m).

5.2.1. Dinâmica populacional

A população de *Z.bonariensis* presente na área de estudo apresentou emergência contínua de novos indivíduos durante todas as estações do ano. A densidade de indivíduos existentes dentro dos quadros A,B,C sofreu um aumento gradativo durante o período de dezembro/03, quando foram instalados os quadros experimentais, até dezembro/04 (Tab. 5.1). Com exceção do Quadro A, cujo acompanhamento começou no mês de fevereiro/04.

Tabela 5.1. Dados populacionais relativos aos quadros experimentais A,B,C de dez/03 a dez/04.

| | Densidade total (n m ⁻²) | | | Densidade média (n m ⁻²) | Indivíduos emergentes (n m ⁻²) | | | Indivíduos c/ inflorescência (n m ⁻²) | | | Mortalidade (%) m ⁻² |
|--------|---|-----|----|---|---|---|---|---|---|---|------------------------------------|
| | A | B | C | A, B, C | A | B | C | A | B | C | A,B,C |
| dez/03 | - | 8,0 | 4 | 4,0 | - | - | - | - | - | - | - |
| jan/04 | - | 11 | 5 | 5,2 | - | 3 | 1 | - | - | - | - |
| fev/04 | 5,0 | 16 | 7 | 6,6 | - | 5 | 2 | - | - | - | - |
| mar/04 | 16 | 16 | 11 | 11 | 11 | 0 | 4 | - | - | - | - |
| abr/04 | 25 | 21 | 12 | 15 | 9 | 5 | 1 | - | - | - | - |
| mai/04 | 32 | 22 | 16 | 19 | 7 | 1 | 4 | - | - | - | - |
| jun/04 | 46 | 27 | 18 | 25 | 14 | 5 | 2 | - | - | - | - |
| jul/04 | 55 | 29 | 23 | 30 | 9 | 2 | 5 | - | - | - | - |
| ago/04 | 67 | 31 | 26 | 36 | 13 | 2 | 3 | 4 | 0 | 0 | 1,40 |
| set/04 | 76 | 37 | 28 | 40 | 11 | 6 | 2 | 12 | 1 | 3 | 1,70 |
| out/04 | 79 | 43 | 33 | 44 | 4 | 7 | 5 | 12 | 5 | 4 | 5,20 |
| nov/04 | 86 | 49 | 32 | 47 | 8 | 7 | 2 | 9 | 5 | 4 | 9,30 |
| dez/04 | 88 | 52 | 31 | 48 | 8 | 5 | 3 | 8 | 5 | 4 | 17,6 |

O número inicial de indivíduos por metro quadrado para os quadros A,B,C respectivamente, foi de 5, 9 e 4 (ind m^{-2}) alcançando ao final de um ano o total de 88, 52 e 31 ind m^{-2} (Fig 5.1).

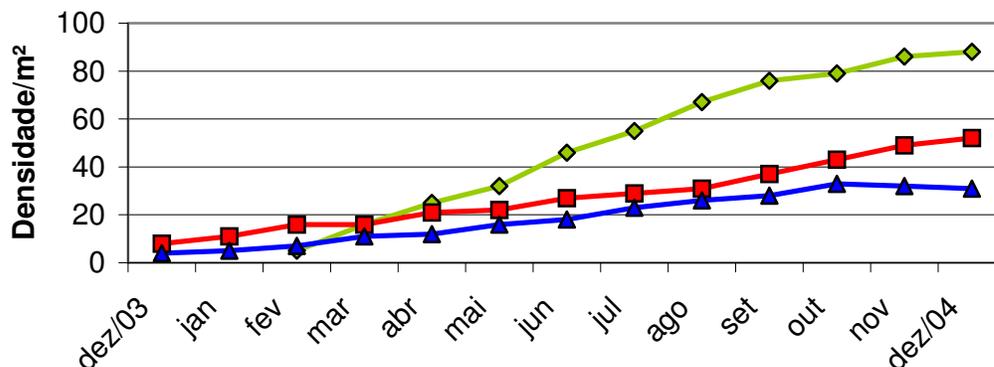


Figura 5.1. Crescimento populacional durante o ano de 2004 referente ao quadro A(◆), quadro B (■) e quadro C (▲). Banhado do Taim, RS.

O maior incremento populacional foi observado no quadro localizado mais próximo ao canal de escoamento do banhado, quadro A (88 ind m^{-2}), totalizando aproximadamente a soma dos quadros B e C. O desvio padrão originado destes dados, da ordem de $28,8 \text{ ind m}^{-2}$, referente a densidade ao final do acompanhamento, é representativo da variabilidade demográfica existente entre os diferentes quadros.

Os incrementos oriundos de novos indivíduos também podem ser evidenciados na Fig. 5.1, já que até o mês de outubro/04 houve um aumento constante nas curvas de densidade dos três quadros em decorrência da emergência contínua de brotos.

A densidade total dos três quadros obtida a partir da soma dos valores registrados no mês de dezembro foi de 171 ind m^{-2} . Este valor representa todo o incremento populacional ocorrido ao longo do ano em populações ainda em estágio inicial de desenvolvimento, já que estas se encontravam ou junto às bordas do estande (quadros B e C) ou colonizando áreas com diferentes recursos físico-estruturais (quadro A).

5.2.1.1. Emergência de novos indivíduos

Nas figuras a seguir (5.2, 5.3, 5.4) estão dispostos os valores de emergência de novos indivíduos registrados para os quadros A, B, C.

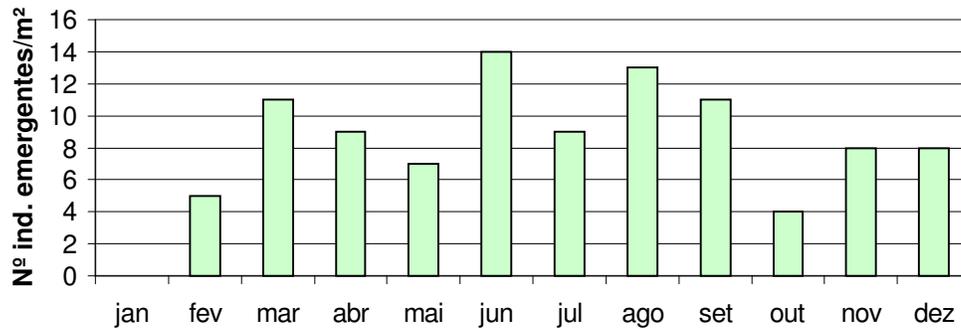


Figura 5.2. Número de indivíduos emergentes no quadro A durante janeiro/04 a dezembro/04.

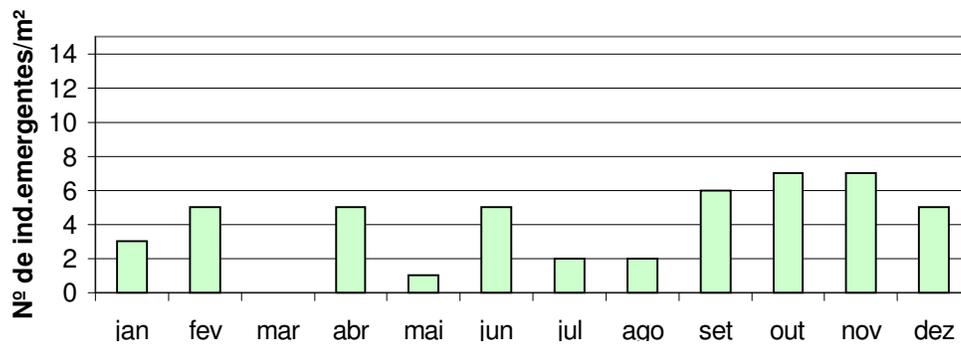


Fig.5.3. Número de indivíduos emergentes no quadro B durante janeiro/04 a dezembro/04.

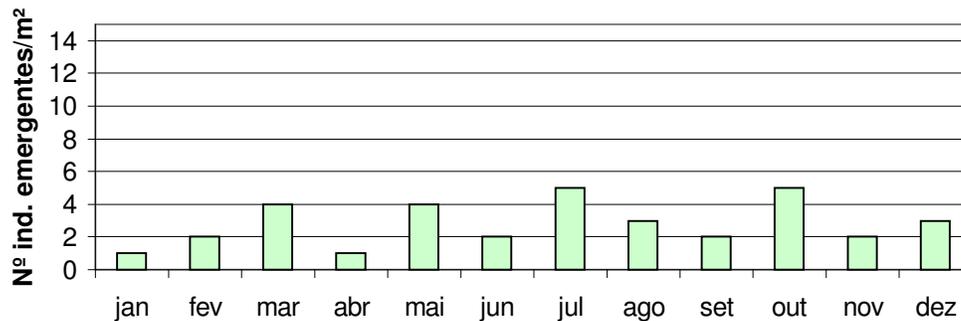


Fig. 5.4. Número de indivíduos emergentes no quadro C durante janeiro/04 a dezembro/04.

Considerando os quadros A, B, C juntamente, apesar de não se encontrarem dispostos na mesma área no banhado, o que os coloca novamente sob a influência de diferentes variáveis hídricas e físico-estruturais, é possível perceber que não há pulsos distintos sazonais de emergência de novos indivíduos no decorrer do experimento ($p > 0,05$).

A taxa de emergência mensal de novos indivíduos a partir do mês de fevereiro/04 foi calculada através da soma total dos indivíduos pertencentes aos três quadros. As taxas variaram apenas entre 6,77% ind m^{-2} , em fevereiro e 11,8%, ind m^{-2} , em junho, mantendo-se relativamente constante ao longo do ano, em torno de 9% ind m^{-2} , descaracterizando quaisquer picos de emergência.

5.2.1.2. Reprodução

Durante os meses de agosto, setembro e outubro de 2004 ocorreu a estação reprodutiva da população de *Z. bonariensis*, passando a ser observado em campo a presença de estruturas reprodutivas. O número de indivíduos que apresentaram estas estruturas, representadas fundamentalmente por uma inflorescência do tipo panícula com espiguetas, característica da família Poaceae, variou dentre os quadros experimentais. A ordem de aparecimento destas estruturas e o número de indivíduos que chegaram a apresentá-las variaram entre os quadros (Fig. 5.5, 5.6 e 5.7).

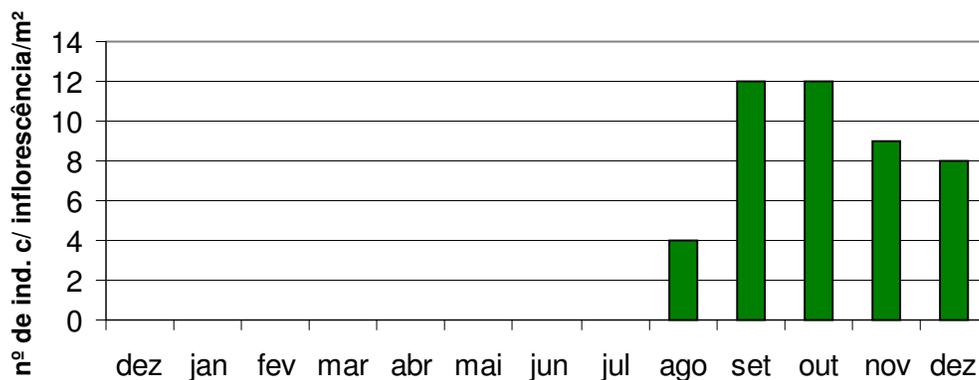


Figura 5.5. Número de indivíduos com inflorescência pertencentes ao quadro A.



Figura 5.6. Número de indivíduos com inflorescência pertencentes ao quadro B.

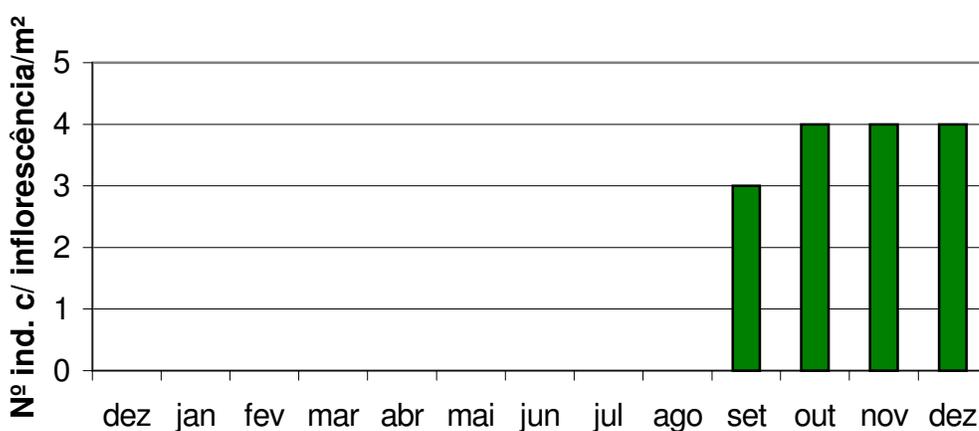


Figura 5.7. Número de indivíduos com inflorescência pertencentes ao quadro C.

No quadro A, aparecimento de indivíduos com inflorescência ocorreu inicialmente a partir de agosto, com quatro indivíduos localizados na porção oeste do estande, onde ainda havia a presença de lâmina d'água. Novos indivíduos também vieram a apresentar inflorescências até setembro, somando ao total 12 ind m⁻² para este quadro. Os quadros B e C começaram apresentando respectivamente, 1 e 3 indivíduos com inflorescência em setembro, aumentando seus números para 5 e 4 indivíduos em outubro/04.

5.2.1.3. Maturidade Sexual

O somatório do número total de indivíduos com inflorescências, equivalente a 21 para o mês de outubro, em relação ao número total de indivíduos existentes nos três quadros durante o período reprodutivo, revelou que apenas 13,5% da

população realizou reprodução sexual. Na tabela 2 estão estabelecidos os dados referentes ao mês de emergência de cada indivíduo e o mês em que o mesmo apresentou inflorescências, de forma a possibilitar a detecção do tempo necessário para cada indivíduo alcançar a maturidade sexual.

Tabela 5.2. Relação entre mês de emergência e mês de aparecimento de estruturas reprodutivas em indivíduos de *Z. bonariensis*.

| Mês de emergência | Nº de Indivíduos com Inflorescência | | | | | | | | |
|-------------------|-------------------------------------|---|---|----------|---|---|---------|---|---|
| | Agosto | | | Setembro | | | Outubro | | |
| | A | B | C | A | B | C | A | B | C |
| dez/03 | - | - | - | - | - | 2 | - | 3 | - |
| jan/04 | - | - | - | 1 | 1 | 1 | - | - | 1 |
| fev/04 | 1 | - | - | 2 | - | - | - | 1 | - |
| mar/04 | 3 | - | - | 2 | - | - | - | - | - |
| abr/04 | - | - | - | 2 | - | - | - | - | - |
| mai/04 | - | - | - | 1 | - | - | - | - | - |

Os únicos indivíduos a apresentar inflorescência no mês de agosto eram do quadro A, e tiveram sua emergência no mês de fevereiro (1 ind.) e março (3 ind.).

O mês de setembro se caracterizou pelo maior número de aparecimentos de inflorescências, 12 no total.

A leitura de dados na (Tab. 5.2), observando desenvolvimento de inflorescências em outubro oriundas de indivíduos com emergência em dezembro de 2003, assim como o desenvolvimento de uma inflorescência no mês de setembro, oriunda de um indivíduo emergente em maio, determinou um período de amadurecimento médio de sete meses.

Porém, de acordo com a disposição dos quadros, e considerando os casos extremos registrados, foi avaliada a influência de variáveis ambientais como disponibilidade hídrica, nutrientes e iluminação (ver ítem 6.3).

5.2.1.4. Investimento Reprodutivo

A porcentagem média de biomassa individual investida em estruturas reprodutivas, incluindo as hastes de sustentação das inflorescências, foi em média 41,2% do peso total da planta. Dos quais, através da pesagem do material coletado e separação das diferentes porções que compõe as inflorescências, determinou-se um investimento em sementes em torno de 8% da biomassa total.

A liberação das sementes foi também observada em campo, levantando indícios de um progresso de maturação e dispersão das sementes do ápice para a base da inflorescência, sendo dispersas continuamente por um período aproximado de sessenta dias.

5.2.1.5. Mortalidade

A mortalidade dos indivíduos somente passou a ser evidenciada após nove meses de acompanhamento, no mês de agosto, apresentando uma taxa inicial de mortalidade de 1,47% ind m⁻² (Tab. 5.1). Desse mês em diante, a taxa de mortalidade sofreu um acréscimo mensal chegando a atingir 17,6% ind m⁻², em dezembro/04. Foi possível associar as taxas de mortalidade com o evento reprodutivo, já que a biomassa dos indivíduos que apresentaram inflorescências sofreu um decaimento brusco após o período de dispersão de sementes. Afetando a planta por inteira e conseqüentemente levando-a a senescência total entre 2 a 4 meses após a dispersão das sementes (Fig. 5.8).

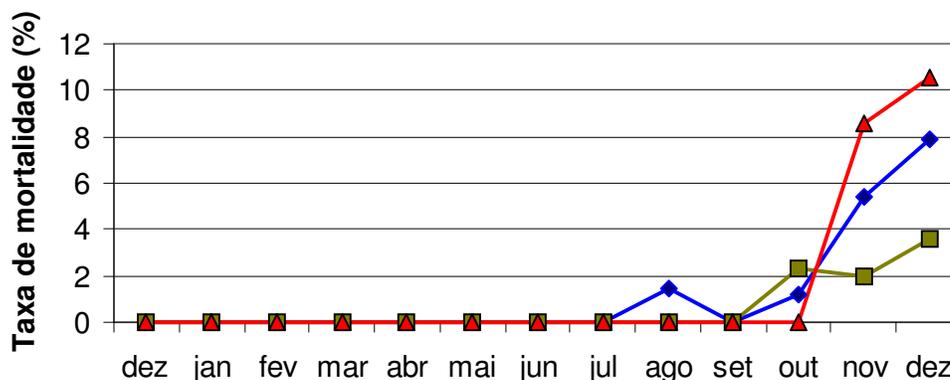


Figura 5.8. Taxas de mortalidade referentes aos quadros A(◆), quadro B (■) e

quadro C (▲).

No quadro A foram constatados os primeiros índices de mortalidade, concomitantemente ao aparecimento de inflorescências, no mês de agosto. A ocorrência de mortalidade nesse quadro poderia estar correlacionada justamente ao evento antecipado da floração, o qual preconizaria o processo de senescência em função do investimento reprodutivo.

No quadro C, a taxa de mortalidade superou as demais, totalizando 10,5 % em dezembro/04. Provavelmente este valor tenha se mostrado mais acentuado no quadro C em virtude da relação densidade de indivíduos e presença de estruturas reprodutivas, a qual ressaltou uma porcentagem maior (12,1%) de indivíduos com inflorescências neste quadro. Isto se explica pelo fato de que os indivíduos que apresentaram investimento reprodutivo tiveram um decaimento de biomassa acelerado, acompanhado do processo de senescência, e conseqüente mortalidade após a floração.

5.2.2. Variação de Biomassa Clorofilada - Quadros Experimentais (A,B,C)

O acompanhamento e monitoramento mensal cujo levantamento de medidas alométricas das folhas de cada indivíduo pertencentes aos quadros A, B e C geraram estimativas de biomassa que podem ser visualizadas na Figura 5.9. Os dados de variações de biomassa, durante o período amostral, foram estimados através das equações de regressão ajustadas para determinação de biomassa clorofilada de *Z.bonariensis* conforme anteriormente apresentadas (ver ítem 5.1).

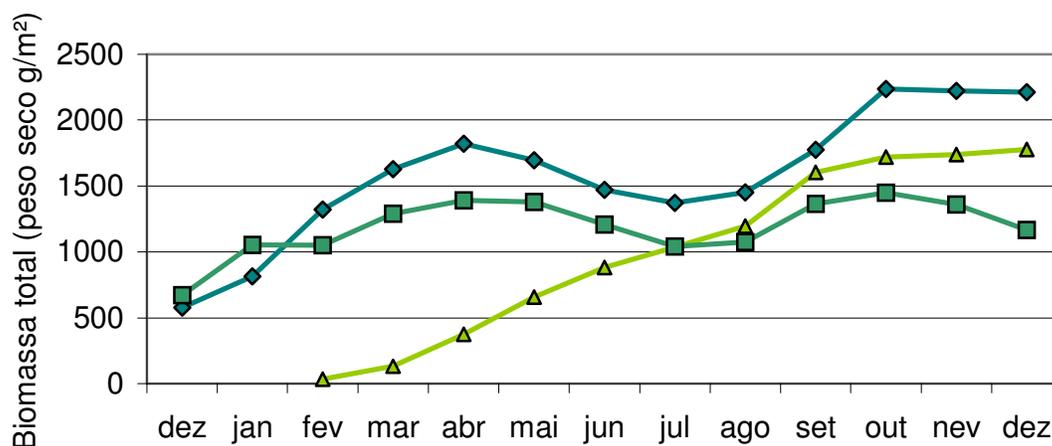


Figura 5.9. Variações na biomassa clorofilada de *Z. bonariensis* durante o experimento não destrutivo realizado *in situ*. As curvas na figura representam a biomassa pertencente ao Quadro A (▲), Quadro B (◆) e Quadro C (■). Sistema Hidrológico do Taim, dezembro de 2003 a dezembro de 2004.

O quadro A apresentou um aumento constante de biomassa vegetal clorofilada, não registrando em nenhum momento, variações negativas em relações a estimativas de meses anteriores. A biomassa inicial registrada para o quadro A em fevereiro, $34,12 \text{ gPS m}^{-2}$, foi menor em relação às biomassa iniciais dos quadros B e C, respectivamente, $579,6 \text{ gPS m}^{-2}$ e $672,8 \text{ gPS m}^{-2}$ em dezembro. Esta diferença se deve a marcação de indivíduos já em desenvolvimento nos quadros B e C, quando o experimento teve início. Já para o quadro A, foram etiquetados apenas os indivíduos recém emergentes, pois onde o mesmo estava localizado, havia apenas a presença de indivíduos jovens, ao contrário do observado nos quadros B e C.

Durante o mês de julho (Fig 5.9), a curva de biomassa referente ao quadro A interceptou a curva do quadro C, quando ambos se encontravam com valores de biomassa em torno de 1040 g/m^2 . Posteriormente, a biomassa clorofilada do quadro A apresentou valores intermediários entre os quadros B e C. Porém, mantendo incrementos constantes até atingir seu valor máximo, 1777 gPS m^{-2} , em dezembro/04. Os valores de biomassa clorofilada pertencentes aos quadros B e C apresentaram oscilações concomitantes durante o experimento, traçando o mesmo padrão anual. As biomassas nestes quadros atingiram por duas vezes valores mais elevados nos mesmos meses: em abril, 1821 gPS m^{-2} referente ao quadro B e 1392 gPS m^{-2} ao quadro C; e em outubro, 2238 gPS m^{-2} e 1448 gPS m^{-2} , respectivamente.

Ao final do experimento, o quadro B apresentou uma leve queda de biomassa clorofilada, finalizado com 2214 gPS m^{-2} . Enquanto no quadro C, este decaimento ocorreu de forma um pouco mais acentuada, finalizando com 1167 gPS m^{-2} .

5.2.3. Produção Primária Aérea Anual de *Z. bonariensis*

A seguir são apresentados os valores obtidos no Banhado do Taim para estimativa de Produção Primária Aérea Anual (PPAA) da espécie *Z. bonariensis*, analisando os incrementos de biomassa decorridos durante o ano de 2004, para os quadros experimentais A, B e C. A produção foi estimada somando-se as variações positivas no tecido vegetal das plantas, utilizando-se os dados de peso seco de cada folha obtidos a partir das equações ajustadas para variáveis alométricas.

Vale destacar, mais uma vez, que a produção avaliada através dos quadros instalados na área de estudo, compreendem todos valores de incrementos em biomassa vegetal ocorridos ao longo do período amostral. Baseando-se na biomassa das folhas dos indivíduos marcados, sem restrições às faixas etárias dos mesmos e seus respectivos meses de emergência, calculando a produção primária por metro quadrado como um todo.

5.2.3.1. Quadro A

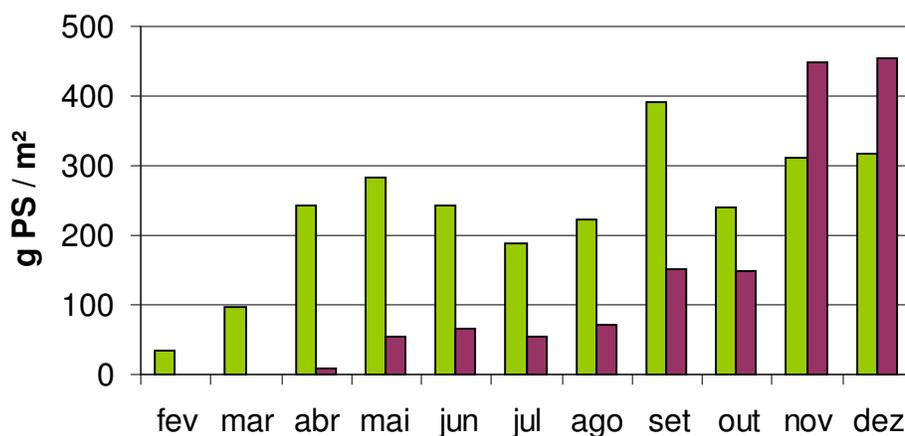


Figura 5.10. Produção mensal de biomassa clorofilada (■) e senescente (■) de *Z. bonariensis* (g PS m⁻²) no quadro A, entre fevereiro/04 a dezembro/04.

5.2.3.2. Quadro B

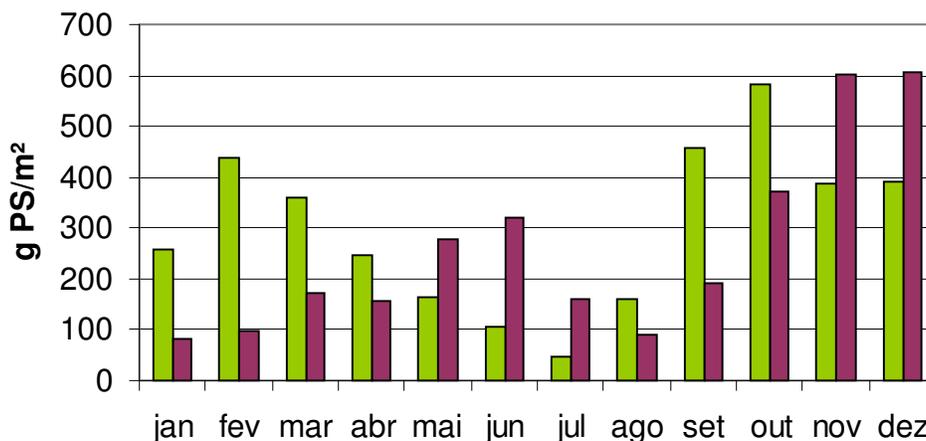


Figura 5.11. Produção mensal de biomassa clorofilada (■) e senescente(■) de *Z. bonariensis* expressas em gPS m⁻² no quadro B, entre os meses de janeiro/04 e dezembro/04.

5.2.3.3. Quadro C

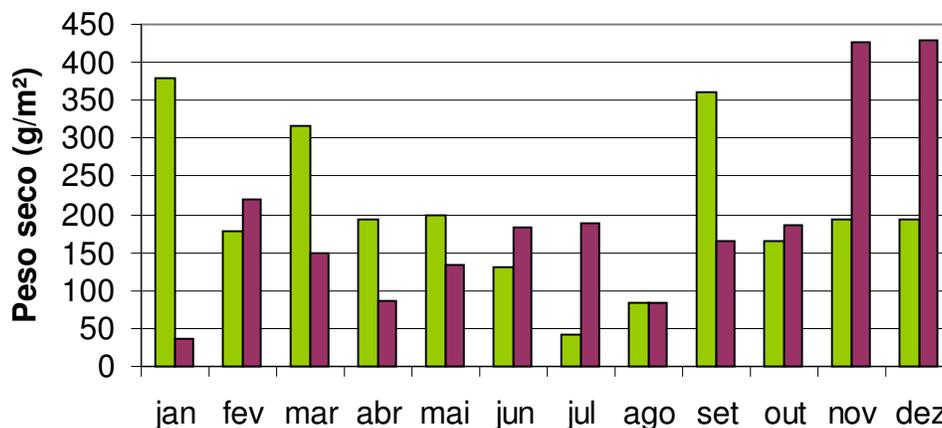


Figura 5.12. Produção mensal de biomassa clorofilada (■) e senescente(■) de *Z. bonariensis* expressas em gPS m⁻² pertencente ao quadro C, entre os meses de janeiro/04 e dezembro/04.

5.2.4. Produção de biomassa clorofilada

A análise dos valores de produção primária mensal permite identificar para os três quadros um padrão bastante similar (Fig 5.9, 5.10 e 5.11). Inicialmente

pode-se observar que os mesmos apresentam dois momentos em que ocorrem os maiores valores de produção de biomassa clorofilada, de janeiro a maio e de setembro a dezembro, sendo separados temporalmente pelos meses que compreendem o inverno: junho, julho e agosto.

No quadro A, cujo acompanhamento teve início apenas no mês de fevereiro, identifica-se um declínio na produção a partir do mês de junho. Enquanto os quadros B e C (Fig. 5.11 e 5.12) sofreram o mesmo declínio anteriormente, a partir dos meses de março e abril respectivamente. Seguindo esta tendência, a produção primária decaiu nos três quadros, alcançando os menores valores de produção de biomassa clorofilada no mês de julho, sendo registrados: 189,9 gPS m⁻², 48,44 gPS m⁻² e 42,60 gPS m⁻² para os quadros A, B e C, respectivamente.

No entanto, maiores valores de biomassa foram atingidos em meses diferentes. O quadro A e o quadro B obtiveram seus máximos de produção primária nos meses de setembro e outubro respectivamente, registrando 392,2 gPS m⁻² e 583,8 gPS m⁻². Enquanto para o quadro C foram alcançados dois picos de produção com valores aproximados. Todavia em meses diferente: em janeiro, no início do experimento, 379,1 gPS m⁻²; e em setembro, 361,1 gPS m⁻².

Após o mês de setembro, os quadros A e C tiveram novamente uma queda de produção, sendo a mesma evidenciada no mês de outubro para quadro B. Retomando somente o quadro A, a apresentar novos incrementos de produção primária.

Somando-se todas as produções mensais, foram obtidos os seguintes valores de Produções Primária Aérea Anual para os quadros A, B e C, respectivamente: 2575 gPS m⁻², 3599 gPS m⁻² e 2438 gPS m⁻². O valor médio final para a PPAA dos três quadros é de 2870 gPS m⁻² ano⁻¹ ou 28,7 tonPS ha⁻¹ ano⁻¹.

Este valor médio será usado posteriormente como valor padrão para PPAA a fim de comparar a acurácia das outras metodologias aplicadas para estimativa de produção primária.

5.2.5. Produção de biomassa senescente

A produção de biomassa senescente ocorreu inversamente à produção de biomassa clorofilada. Pois seus maiores incrementos foram justamente quando as produções de biomassa clorofilada foram reduzidas (Fig 5.10, 5.11, 5.12),

No quadro A, por este se encontrar em fase precoce de desenvolvimento em relação aos quadros B e C, como mencionado no item anterior, a produção de biomassa senescente total ao longo do ano foi menor, 1454 gPS m⁻². Enquanto os quadros B e C produziram um total de 3129 gPS m⁻² e 2293 gPS m⁻² de biomassa senescente, respectivamente.

No quadro A, a produção de biomassa se elevou apenas a partir do mês de agosto, quando até então vinha sendo expressa através de valores baixos que não ultrapassavam 100 gPS m⁻².

Nos quadros B e C, as produções de tecido senescente cresceram concomitantemente durante os meses de inverno. Sendo que para o quadro B, o pico atingido no inverno foi no mês de junho, 321 gPS m⁻² (Fig. 5.11) e para o quadro C foi no mês de julho, 189,3 gPS m⁻² (Fig. 5.12). Durante os meses de agosto e setembro estes valores decresceram no quadro B, e voltaram a aumentar substancialmente até o final do experimento, atingindo o máximo valor estimado, 605,0 gPS m⁻² no mês de dezembro. Este grande acréscimo também foi evidenciado no quadro C, sendo estimado em 428,2 gPS m⁻², também no mês de dezembro/04.

De acordo com a observação em campo e dados coletados, o grande aumento da produção senescente de diversos indivíduos durante os últimos meses do experimento, mais uma vez se associa principalmente ao processo

acelerado de senescência ocorrido após realizada a dispersão por sementes dos indivíduos que apresentaram inflorescências, assim como aos efeitos da estiagem.

5.2.6. Taxa de produção primária

Utilizando-se das médias de estimativas de produção primária dos quadros A,B,C foram calculadas as taxas de produção primária mensal da espécie durante o ano de 2004 (Fig. 5.13).

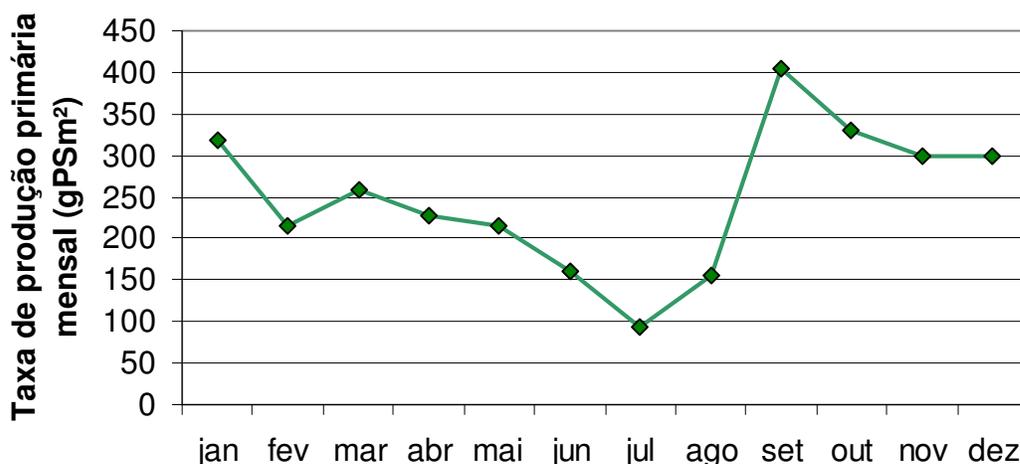


Fig. 5.13. Taxa de produção primária aérea anual de *Z. bonariensis* expressa em gPS m⁻² ao mês. Valores nas médias de produção mensal dos quadros A, B, C durante o ano de 2004, Banhado do Taim, RS.

Verificou-se um declínio progressivo acentuado nas taxas de produção primária mensais a partir do mês de março até o mês de julho, quando esta alcançou o valor mínimo de 93,62 gPS m⁻² ao mês (Fig. 5.13). Sendo que desse mês em diante as taxas subseqüentes aumentaram marcadamente por dois meses até alcançar um pico em setembro, quando foi registrado a maior taxa de produção primária anual, 403,3 gPS m⁻² ao mês. Passando então a declinar novamente até o final do monitoramento.

A taxa inicial de produção (318,2 gPS m⁻² mês⁻¹), referente ao mês de janeiro, aproxima-se da taxa final (298,2 gPS m⁻² mês⁻¹), registrada para o término da produção anual, mês de dezembro/04. Isto sugere a retomada das taxas de

produção observadas no início do experimento, evidenciando possivelmente a manutenção de um ciclo anual.

5.3. Estabelecimento de coortes nos estandes de *Z. bonariensis*

Em função da emergência contínua de indivíduos ao longo do ano foi observada a presença de diversas faixas etárias e tamanhos de plantas durante o ano, o que levou a distinção de coortes mensais. Foram estabelecidas 10 coortes ao total, uma para cada mês de 2004 iniciando em janeiro e se estendendo até outubro, de forma a compreender todos indivíduos emergentes entre amostragens pertencentes aos quadros A,B e C. Relembrando: a definição ou recrutamento de coortes é dada por todos indivíduos emergentes entre duas datas amostrais em seqüência (DICKERMAN *et al.*, 1986).

O monitoramento mensal permitiu levantar dados de cada coorte quanto a: densidade da coorte (n), Biomassa média dos indivíduos (Biomassa média) da coorte, altura média da coorte ($H_{m\acute{a}x}$), taxa de crescimento relativo da coorte (RGR), Biomassa total da coorte (Biomassa total) e a produção mensal (Produção mensal), obtida pela simples soma das variações positivas mensais dos valores de biomassa total.

5.3.1. Densidade das coortes

As densidades iniciais de todas as coortes mantiveram-se constantes até o final do inverno (Fig 5.14 e 5.15). Com exceção da coorte de julho que perdeu um indivíduo entre o mês de julho e agosto, logo após seu desenvolvimento inicial. A coorte de janeiro manteve sua integridade de indivíduos por oito meses. O início da queda de densidade para todas as coortes se deu principalmente após o período reprodutivo, intensificando-se no mês de dezembro/04. É possível observar que o decaimento na densidade das coortes foi notavelmente dependente do mês de emergência, uma vez que as coortes com surgimento mais tardio em relação à coorte de janeiro perduraram com sua densidade inicial por menos tempo (Fig 5.14 e 5.15).

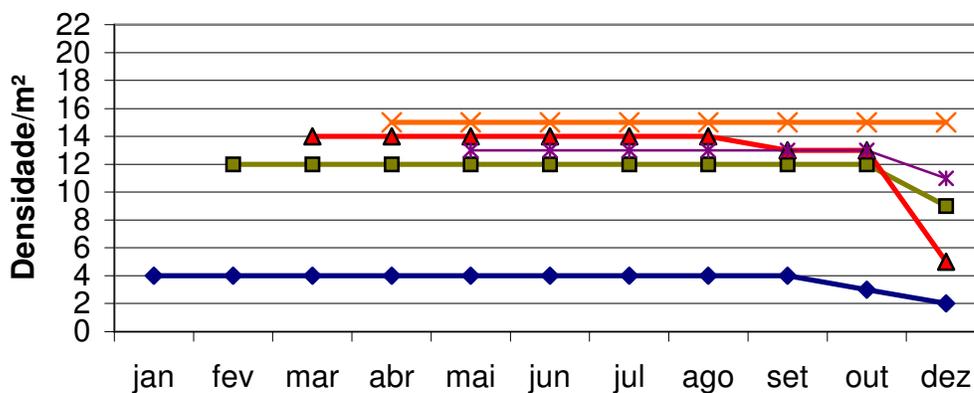


Figura 5.14. Densidade das coortes de *Z. bonariensis* de janeiro/04 a abril/04 ao longo do ano de 2004 no Banhado do Taim, RS. Coorte de janeiro (♦), coorte de fevereiro (■), coorte de março (▲) e coorte de abril (X).

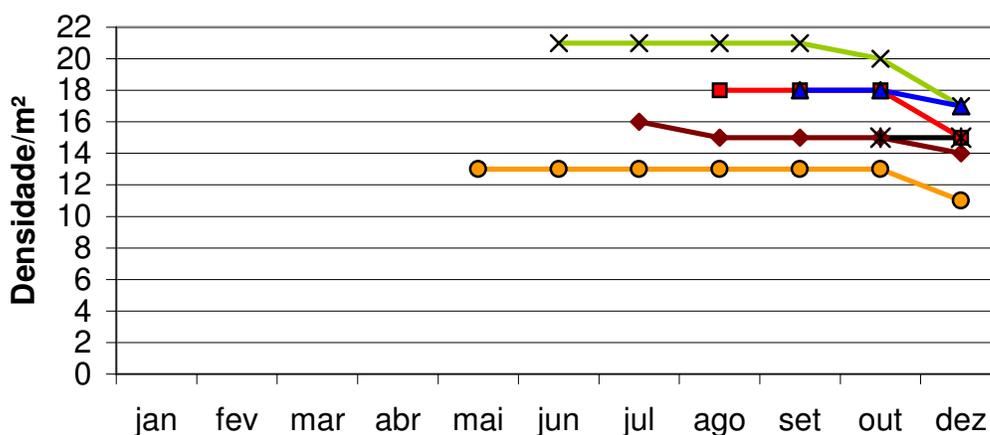


Figura 5.15. Densidade das coortes de *Z. bonariensis* de janeiro/04 a abril/04 ao longo do ano de 2004 no Banhado do Taim, RS. Coorte de maio (●), coorte de junho (X) coorte de julho (♦), coorte de agosto (■), coorte de setembro (▲) e coorte de outubro (*).

5.3.2. Biomassa das coortes

Na figura 5.16 são apresentadas as variações na biomassa total clorofilada das coortes de janeiro a outubro/04 de *Z. bonariensis*, durante o ano de 2004, decorrentes dos incrementos mensais de biomassa originados do processo de produção primária. Essas curvas de biomassa representam somatórios dos valores de biomassa dos indivíduos pertencentes a cada coorte, portanto são diretamente dependentes do número de indivíduos (densidades) das mesmas.

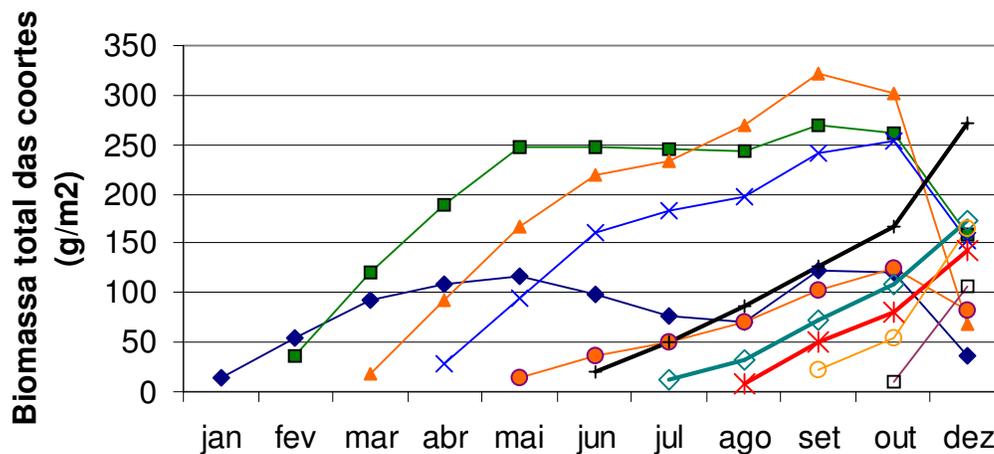


Figura 5.16. Valores de biomassa total das coortes de *Z. bonariensis*, oriundos da soma dos indivíduos pertencentes à mesma coorte. Cada curva é referente a uma coorte distinta, representada pelo seu mês de origem. Banhado do Taim, RS.

As coortes cujas curvas representam os maiores valores de biomassa total clorofilada são pertencentes aos meses fevereiro/04, março, abril/04, e junho /04. Alcançando respectivamente os seguintes picos de biomassa clorofilada total: 270,3, 321,3, 252,5 e 271 gPS m⁻² (Fig. 5.16).

No entanto, os valores médios de biomassa das coortes (Fig. 5.17), apesar de diferirem primariamente dos valores de biomassa total, uma vez que são consideradas as médias de biomassa entre os indivíduos que compõe as coortes, acompanham aproximadamente a tendência de incrementos das curvas expressas pelos valores totais.

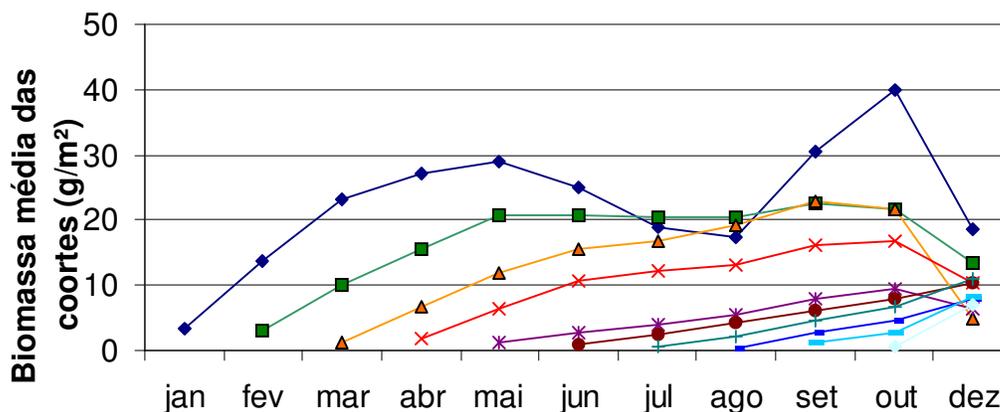


Figura 5.17. Valores de biomassa média clorofilada de *Z. bonariensis* das coortes de jan/04 a dez/04. Cada curva é referente a uma coorte distinta, representada pelo seu mês de origem. Banhado do Taim, RS.

A coorte de janeiro/04, apesar de ter apresentado valores moderados de biomassa total em função da sua densidade, registrou, por vezes, os maiores valores médios de biomassa clorofilada durante o ano. Após a ocorrência de um incremento inicial médio, é observado um grande declínio iniciado no mês de maio, alcançando seu valor mínimo de 17,47 gPS m⁻², em agosto. Em setembro ocorreu novo aumento expressivo da biomassa média, alcançando seu pico de biomassa, 39,96 gPS m⁻², o qual representa o maior valor médio de biomassa registrado entre todas as coortes.

A coorte de fevereiro/04, após o incremento médio inicial, permaneceu com valores constantes em torno de 20 gPS m⁻² durante os meses de maio, junho, julho e agosto, quando também sofreu um visível incremento de biomassa no mês de setembro, chegando a seu valor médio máximo, 22,53 gPS m⁻². Tornando também a perder biomassa após essa data. Já as coortes de março/04 e abril/04 apresentaram uma tendência similar entre si, atingindo seus valores médios máximos respectivamente, 22,95 gPS m⁻² em setembro e 16,83 gPS m⁻² em outubro.

Por fim, a coorte de maio/04, a última a ser acompanhada até poder ser evidenciada perda em seu valor médio de biomassa, registrou a menor média máxima de biomassa, 9,57 gPS m⁻², em outubro. Enquanto as outras coortes seguintes obtiveram incrementos constantes de biomassa até o final do experimento.

As coortes emergentes a partir do mês de maio mostram um crescimento atenuado quando comparadas com as curvas de incremento de biomassa relativas as coortes de janeiro, fevereiro e março, que demonstram um incremento inicial de biomassa mais acelerado (Fig. 5.17).

5.3.3. Altura média das coortes

O valor máximo individual de altura registrado em campo foi 270 cm. Comparando as médias de altura (Fig 5.18) com os valores biomassa total (Fig. 5.16) e média (Fig. 5.17), evidencia-se que a altura média acompanha relativamente os valores de biomassa das coortes.

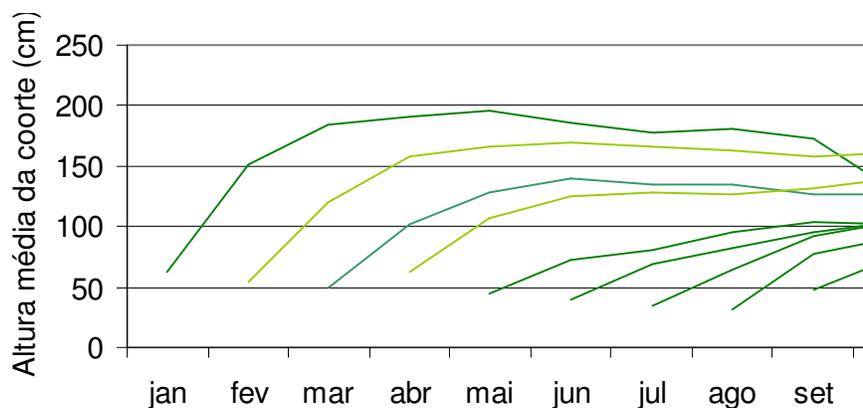


Figura 5.18. Altura média das coortes mensais de janeiro/04 a dezembro/04. Cada coorte é representada pelo mês de origem das curvas. Banhado do Taim, RS.

Verificou-se que o tempo necessário para as diferentes coortes de janeiro/04 a maio/04 atingirem o valor máximo médio de altura é de aproximadamente entre 2 a 4 meses. A coorte de janeiro atingiu a maior média de altura, e simultaneamente a maior permanência destes valores, que se estenderam até o mês de setembro, quando a coorte entrou em processo de senescência.

As coortes subseqüentes: de fevereiro e março, com exceção da coorte de abril/04, e maio puderam ser acompanhadas até serem registrados valores indicativos de processo de senescência. Estas coortes se dispuseram graficamente em seqüência, apresentando valores inferiores aos registrados para cada coorte anterior, sendo estes: 169cm, no mês de junho para coorte de fevereiro/04; 140cm, no mês de junho para a coorte de março/04; 104 cm no mês de dezembro para a coorte maio/04.

As coortes estabelecidas a partir mês de junho em diante mantiveram valores crescentes de altura média máxima até a última amostragem realizada em dezembro/04

5.3.4. Longevidade das coortes

A longevidade neste estudo foi admitida simplesmente como o tempo de vida da planta até a senescência total de seus tecidos. A senescência de tecido vegetal esteve presente durante toda experimentação. Porém, a partir do mês de setembro foi constatado um aumento deste processo nas coortes mais antigas, como de fevereiro, março, abril e maio.

Este processo de senescência aumentou assim que o indivíduo começou a se aproximar do seu máximo de assimilação de biomassa, intensificando-se bastante após este momento. As coortes de janeiro, fevereiro, março e maio, após o pico máximo de assimilação de biomassa média da coorte ser atingido, inicia-se a perda rápida de biomassa clorofilada (Fig. 5.17), acompanhada simultaneamente do decaimento em altura (Fig. 5.18).

Analisando as curvas de biomassa média das coortes do ano de 2004, verifica-se que a intensidade da senescência e mortalidade ocorrem em função do mês de emergência dos indivíduos e estação reprodutiva.

Entretanto, levando-se em consideração que o tempo necessário para atingir o valor máximo de biomassa média foi de 10 meses para a coorte de janeiro, 7 meses para a coorte de fevereiro, 6 meses para a coorte de março, 6 meses também para a coorte de abril e 5 meses para coorte de maio, o tempo médio estimado para máximo de assimilação é de 7,5 meses. Sendo que todas estas coortes alcançaram seus valores máximos de biomassa média durante a primavera, juntamente com a época reprodutiva. E, adicionalmente considerando o tempo decorrido até a senescência total do tecido da plantas, que foi em média de 3 meses, é possível estimar que a longevidade média dos indivíduos seja em torno de 10,5 meses, podendo chegar a mais de um ano.

5.3.5. Produção mensal das coortes de *Z. bonariensis*

A produção mensal das coortes (Fig.5.20, 5.21 e 5.22), foi obtida em função da simples soma dos incrementos positivos na biomassa clorofilada durante os intervalos amostrais, correspondendo ao método Milner & Hughes (método 3). Este análise contribui para o entendimento mais detalhado da produção primária registrada nos quadros A, B e C, uma vez que os indivíduos pertencentes as coortes recrutadas são os mesmos presentes nos quadros. Porém, com esta avaliação são verificadas as contribuições de cada coorte separadamente para a produção total dos quadros A, B e C.

O maior valor de produção das coortes de fevereiro e março, respectivamente, 84,2 gPS m⁻² e 74,3 gPS m⁻² (Fig.5.20), foi registrado no segundo mês de cada coorte após o surgimento da mesmas. A coorte de janeiro também apresentou um acréscimo marcante na produção no segundo mês após a emergência de 41,0 gPS m⁻². Porém, o maior valor de produção da coorte de janeiro foi verificado no mês de setembro, 52,2 gPS m⁻². As três coortes coortes apresentaram uma queda na produção a partir do início do outono, mais precisamente no mês de abril para a coorte de janeiro e fevereiro e maio para a coorte de março (Fig. 5.20). A queda na produção primária desta coortes persistiu durante os meses de inverno, chegando a ser nula para as coortes de janeiro e fevereiro. Novos incrementos na produção destas coortes voltaram a ocorrer durante a primavera.

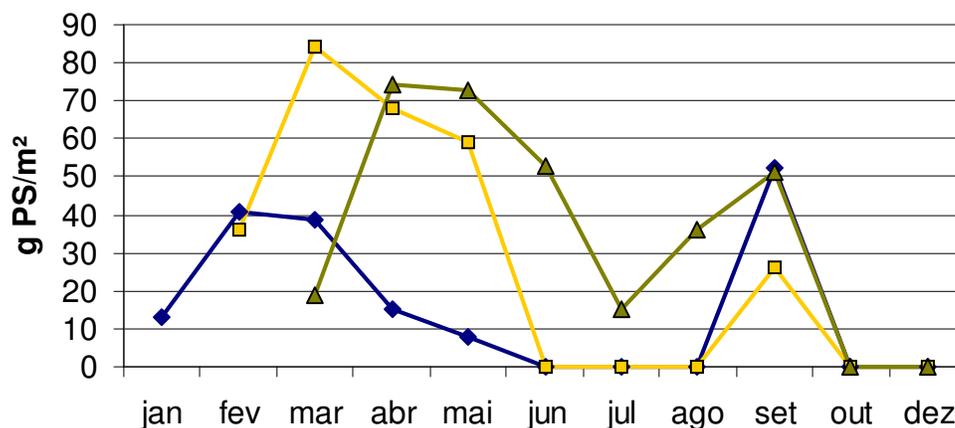


Figura 5.20. Produção mensal das coortes de *Z. bonariensis* durante 2004 no Banhado do Taim, RS. Coorte de janeiro (♦), coorte de fevereiro (■), coorte de março (▲).

A coorte de abril, assim como as coortes de fevereiro e março, registrou o maior valor de produção no segundo mês após a emergência, 66,7 gPS m⁻² (Fig. 5.21). Nas coortes de maio e junho ocorreram taxas de produção atenuadas durante os primeiros meses de desenvolvimento, durante os meses de inverno (Fig. 5.21). Foi verificado um aumento na produção das coortes de abril, maio e junho no mês de setembro, quando foi verificado o maior valor de produção para a coorte de maio, 31,6 gPS m⁻². A coorte de junho, diferentemente das demais voltou a apresentar incrementos na produção após outubro, atingindo a taxa de 105 gPS m⁻² ao mês em dezembro.

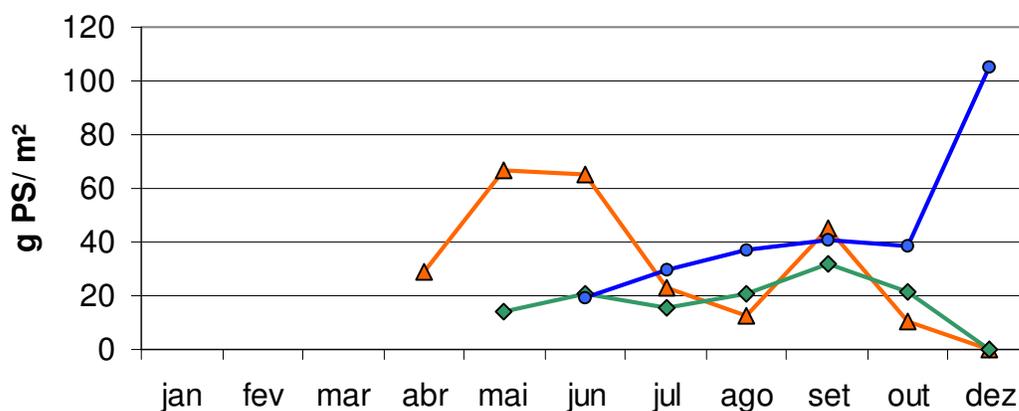


Figura 5.21. Produção mensal das coortes de *Z. bonariensis* durante 2004 no Banhado do Taim, RS. Coorte de abril (▲), coorte de maio (♦), coorte de março (●).

A produção das coortes de julho, agosto, setembro e outubro alcançaram valores máximos de produção no mês de dezembro, 64,3 gPS m⁻², 60,8 gPS m⁻², 109,9 gPS m⁻² e 106,1 gPS m⁻², respectivamente (Fig. 5.22).

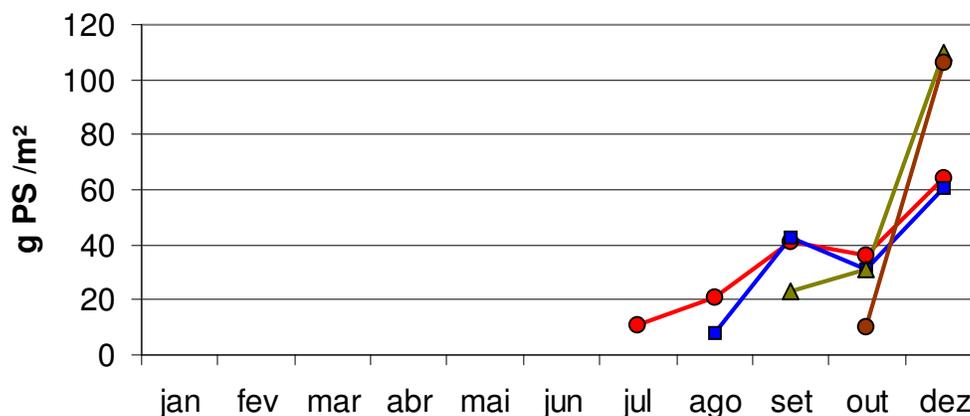


Figura 5.22. Produção mensal das coortes de *Z. bonariensis* durante 2004 no Banhado do Taim, RS. Coorte de julho (●), coorte de agosto(■), coorte de setembro(▲) e coorte outubro(◆).

5.3.6. Avaliação da PPAA a partir do estudo de coortes

Para esta análise foram utilizados os mesmos indivíduos pertencentes aos três quadros experimentais (A,B,C), porém a partir da divisão dos mesmos de acordo com o mês de sua emergência. Desta forma, todos indivíduos emergentes durante o mesmo intervalo amostral constituíram uma coorte específica. Assim sendo, são apresentadas a seguir análises de coortes mensais durante o ano de 2004 através das metodologias anteriormente descritas para estimativa de Produção Primária Aérea Anual.

5.3.6.1 Curva de Allen

Para a curva de Allen os dados referentes às coortes e seus desenvolvimentos são interpretados de maneira diferente. Os gráficos a seguir apresentados, demonstram a estimativa de PPAA obtida a partir do cálculo das áreas abaixo da curva em função da relação densidade x média do peso seco dos indivíduos integrantes da coorte durante os intervalos amostrais mensais. Através destas figuras é possível acompanhar os incrementos mensais sob outra perspectiva, observando as variações na densidade da coorte decorrentes da assimilação de biomassa individual, já que este método contabiliza cada indivíduo somente até o mesmo alcançar seu ganho máximo de biomassa.

Coorte de Janeiro/04

Tabela 5.3. Valores mensais de densidade, biomassa média de indivíduos da coorte de janeiro e sua produção através da Curva de Allen.

| | N(m ²) | Biomassa média (g) | Produção (g/m ²) |
|---------------|--------------------|--------------------|------------------------------|
| Jan/04 | 4 | 3,318 | 13,27 |
| fev/04 | 4 | 13,57 | 41,03 |
| mar/04 | 4 | 23,27 | 38,78 |
| abr/04 | 4 | 27,10 | 15,32 |
| mai/04 | 3 | 29,05 | 6,825 |
| jun/04 | 2 | 24,85 | 0 |
| jul/04 | 2 | 19,00 | 0 |
| ago/04 | 2 | 17,47 | 0 |
| set/04 | 2 | 30,53 | 26,11 |
| out/04 | 2 | 29,97 | 0 |
| dez/04 | 1 | 9,279 | 0 |
| | | 141,3 | |

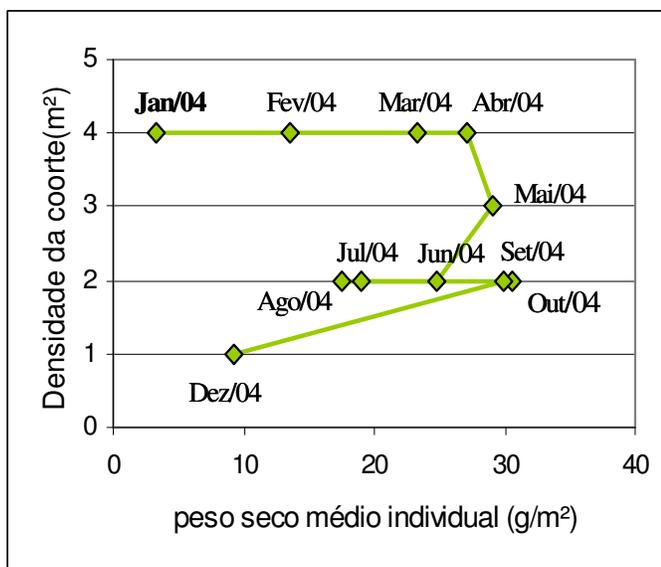


Figura 5.23. Produção primária de *Z.bonariensis* no Banhado do Taim. Curva de Allen da coorte de janeiro/04.

Coorte Fevereiro/04

Tabela 5.4. Valores mensais de densidade, biomassa média de indivíduos da coorte de fevereiro e sua produção através da Curva de Allen.

| | n | Biomassa média (g) | Produção (g/m ²) |
|---------------|-----|--------------------|------------------------------|
| Fev/04 | 12 | 2,999 | 35,98 |
| mar/04 | 12 | 10,02 | 84,28 |
| abr/04 | 12 | 15,69 | 68,06 |
| mai/04 | 12 | 20,62 | 59,16 |
| jun/04 | 11 | 20,62 | 0 |
| jul/04 | 9,0 | 20,38 | 0 |
| ago/04 | 7,0 | 20,35 | 0 |
| set/04 | 7,0 | 22,53 | 15,24 |
| out/04 | 6,0 | 21,75 | 0 |
| dez/04 | 3,0 | 13,26 | 0 |
| | | 262,7 | |

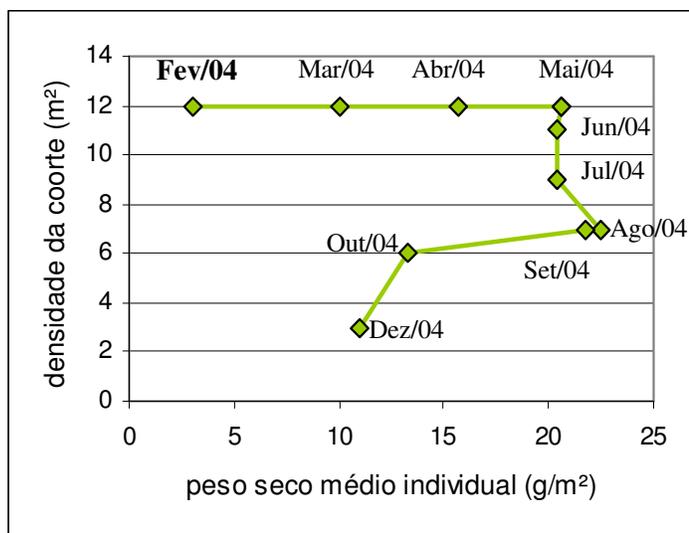


Figura 5.24. Produção primária de *Z.bonariensis* no Banhado do Taim. Curva de Allen da coorte de fevereiro/04.

Coorte de Março/04

Tabela 5.15. Valores mensais de densidade, biomassa média de indivíduos da coorte de março e sua produção através da Curva de Allen.

| | n | Biomassa média (g) | Produção (g/m ²) |
|---------------|-----|--------------------|------------------------------|
| Mar/04 | 14 | 1,350 | 18,91 |
| abr/04 | 13 | 6,658 | 71,65 |
| mai/04 | 13 | 11,86 | 67,64 |
| jun/04 | 12 | 15,63 | 47,12 |
| jul/04 | 11 | 16,73 | 12,63 |
| ago/04 | 9,0 | 19,30 | 25,72 |
| set/04 | 8,0 | 22,95 | 30,99 |
| out/04 | 7,0 | 21,62 | 0 |
| dez/04 | 2,0 | 4,869 | 0 |
| | | | 274,9 |

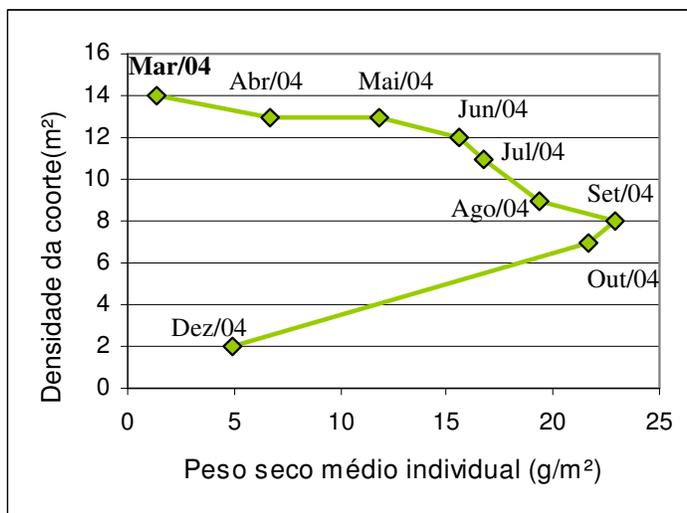


Figura 5.25. Produção primária de *Z.bonariensis* no Banhado do Taim. Curva de Allen da coorte de março/04.

Coorte de Abril/04

Tabela 5.6. Valores mensais de densidade, biomassa média indivíduos da coorte de abril e sua produção através da Curva de Allen.

| | n | Biomassa média (g) | Produção (g/m ²) |
|--------|----|--------------------|------------------------------|
| Abr/04 | 15 | 1,905 | 28,58 |
| Mai/04 | 15 | 6,354 | 66,73 |
| Jun/04 | 15 | 10,69 | 65,14 |
| Jul/04 | 15 | 12,25 | 23,29 |
| Ago/04 | 13 | 13,10 | 11,91 |
| Set/04 | 12 | 16,12 | 37,80 |
| Out/04 | 10 | 16,83 | 7,785 |
| Dez/04 | 4 | 10,21 | 0 |
| | | | 241,2 |

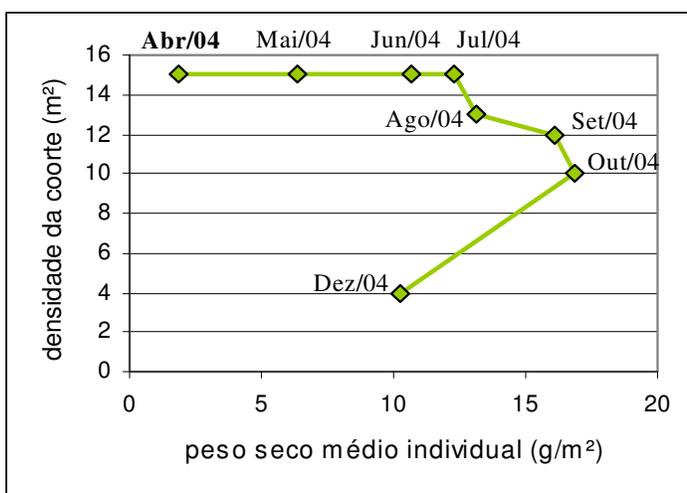


Figura 5.26. Produção primária de *Z.bonariensis* no Banhado do Taim. Curva de Allen da coorte de abril/04.

Coorte de Maio/04

Tabela 5.7. Valores mensais de densidade, biomassa média de indivíduos da coorte de maio e sua produção através da Curva de Allen.

| | n | Biomassa média (g) | Produção (g/m ²) |
|---------------|-----|--------------------|------------------------------|
| Mai/04 | 13 | 1,11 | 14,43 |
| jun/04 | 13 | 2,716 | 20,88 |
| jul/04 | 12 | 3,912 | 14,94 |
| ago/04 | 11 | 5,489 | 18,13 |
| set/04 | 10 | 7,928 | 25,61 |
| out/04 | 7,0 | 9,577 | 14,01 |
| dez/04 | 4,0 | 6,284 | 0 |
| | | | 108,2 |

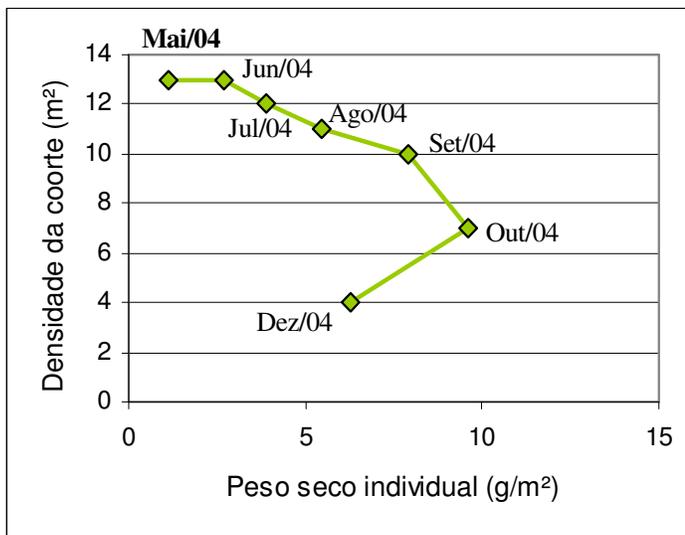


Figura 5.27. Produção primária de *Z. bonariensis* no Banhado do Taim. Curva de Allen da coorte de maio/04.

Coorte de Junho/04

Tabela 5.8. Valores mensais de densidade, biomassa média de indivíduos da coorte de junho e sua produção através da Curva de Allen.

| | n | Biomassa média (g) | Produção (g/m ²) |
|--------|----|--------------------|------------------------------|
| Jun/04 | 21 | 0,937 | 19,676 |
| Jul/04 | 21 | 2,3499 | 29,672 |
| Ago/04 | 21 | 4,1275 | 37,33 |
| Set/04 | 20 | 6,076 | 39,945 |
| Out/04 | 17 | 7,9182 | 34,08 |
| Dez/04 | 13 | 10,342 | 36,353 |
| | | | 197 |

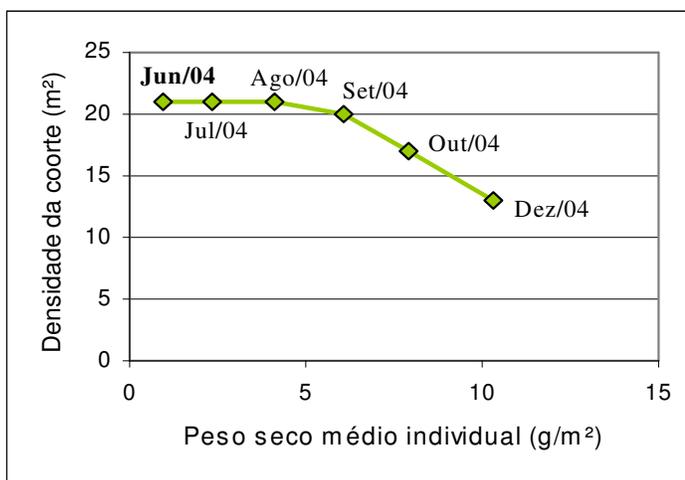


Figura 5.28. Produção primária de *Z. bonariensis* no Banhado do Taim. Curva de Allen da coorte de junho/04.

Coorte de Julho/04

Tabela 5.9. Valores mensais de densidade, biomassa média de indivíduos da coorte de julho e sua produção através da Curva de Allen.

| | n | Biomassa média (g) | Produção (g/m ²) |
|---------------|----|--------------------|------------------------------|
| Jul/04 | 16 | 0,696 | 11,13 |
| Ago/04 | 15 | 1,985 | 19,98 |
| Set/04 | 14 | 4,555 | 37,27 |
| Out/04 | 14 | 6,802 | 31,44 |
| Dez/04 | 12 | 10,84 | 52,49 |
| | | | 152,3 |

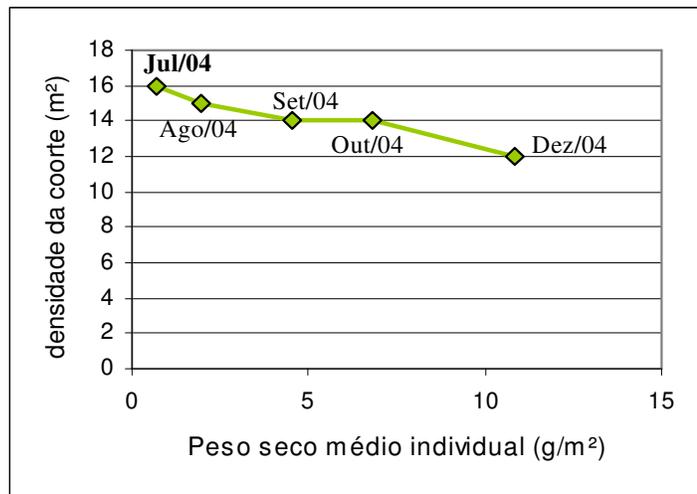


Figura 5.29. Produção primária de *Z.bonariensis* no Banhado do Taim. Curva de Allen da coorte de julho/04.

Coorte Agosto/04

Tabela 5.10. Valores mensais de densidade, biomassa média de indivíduos da coorte de agosto e sua produção através da Curva de Allen.

| | n | Biomassa média (g) | Produção (g/m ²) |
|---------------|----|--------------------|------------------------------|
| Ago/04 | 18 | 0,423 | 7,619 |
| Set/04 | 18 | 2,787 | 42,55 |
| Out/04 | 18 | 4,509 | 30,98 |
| Dez/04 | 14 | 7,891 | 54,12 |
| | | | 135,2 |

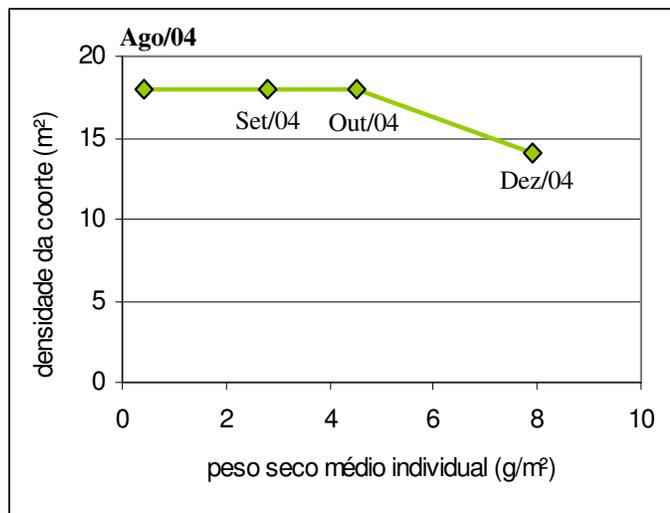


Figura. 5.30. Produção primária de *Z.bonariensis* no Banhado do Taim. Curva de Allen da coorte de agosto/04.

Coorte de Setembro/04

Tabela 5.11. Valores mensais de densidade, biomassa média de indivíduos da coorte de setembro e sua produção através da Curva de Allen.

| | n | Biomassa média (g) | Produção (g/m ²) |
|---------------|----|--------------------|------------------------------|
| Set/04 | 20 | 1,143 | 22,87 |
| Out/04 | 20 | 2,705 | 31,22 |
| Dez/04 | 16 | 8,201 | 98,92 |
| | | | 153 |

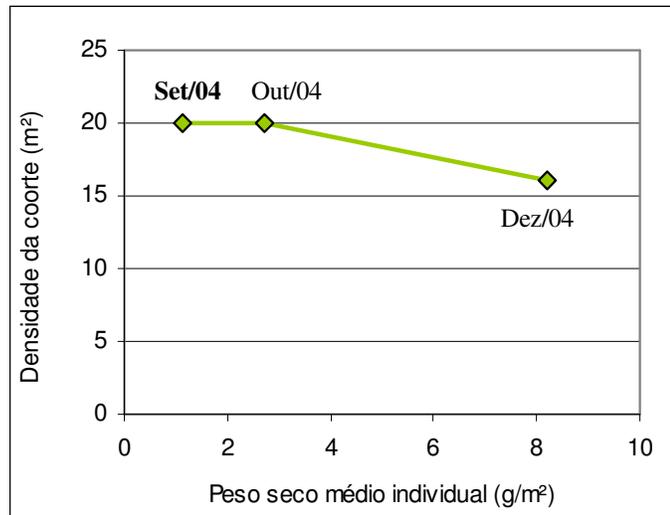


Figura 5.31. Produção primária de *Z.bonariensis* no Banhado do Taim. Curva de Allen da coorte de setembro/04.

Coorte de Outubro

Tabela 5.12. Valores mensais de densidade, biomassa média de indivíduos da coorte de outubro e sua produção através da Curva de Allen.

| | n | Biomassa média (g) | Produção (g/m ²) |
|---------------|----|--------------------|------------------------------|
| Out/04 | 15 | 0,6967 | 10,45 |
| Dez/04 | 15 | 7,0749 | 95,674 |
| | | | 106,1 |

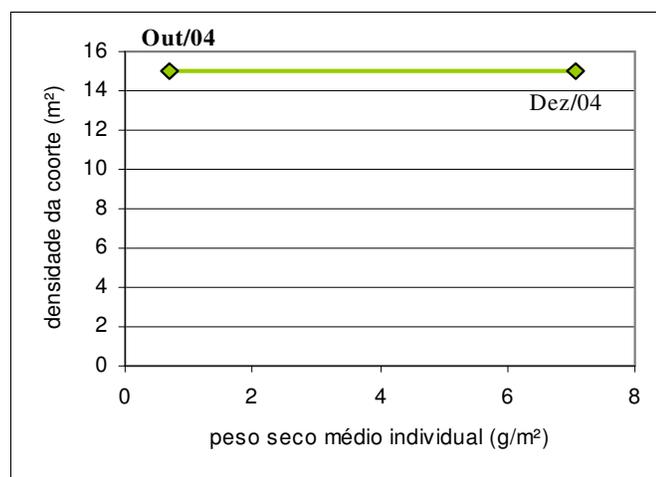


Figura 5.32. Produção primária de *Z.bonariensis* no Banhado do Taim. Curva de Allen da coorte de outubro/04.

As coortes apresentaram, na sua maioria, um grande incremento de biomassa no primeiro mês de desenvolvimento. As coortes de janeiro, fevereiro e abril destacaram-se das demais por apresentarem uma complexidade maior de incrementos em biomassa, tanto positivos quanto negativos (Fig. 5.23, 5.24 e 5.26). Primeiramente, estas coortes mantiveram sua densidade original por quatro meses. Após o quarto mês, a coorte de janeiro declinou sua produção em função da perda de um indivíduo e da redução na biomassa média da coorte, vindo a apresentar uma produção negativa a partir de maio, quando da perda de mais um indivíduo acompanhada de valores médios inferiores da biomassa da coorte, até agosto (Fig.5.23).

A coorte de fevereiro apresentou um padrão similar, porém sua queda inicial foi mais brusca do que a coorte de janeiro, em função da diminuição mais acentuada do valor médio de biomassa da coorte e da perda de 5 indivíduos durante maio a agosto (Fig.5.24). Ao invés da coorte de janeiro, que apresentou um grande aumento de biomassa média da coorte em setembro, a coorte de fevereiro declinou sua produção a partir de agosto, mantendo-se negativa até o final do experimento.

Já a coorte de março, apresentou um padrão diferente, perdendo em média 1 indivíduo a cada intervalo amostral até setembro, enquanto ainda apresentava crescimento constante na biomassa média da coorte (Fig.5.25).

Apesar da queda precoce na densidade, a coorte de março registrou o valor mais alto de produção primária anual, $274,9 \text{ gPSm}^{-2}$, sendo acompanhada de perto pelas coortes de fevereiro e abril, que atingiram os seguintes valores de produção primária, respectivamente, $262,7 \text{ gPSm}^{-2}$, e $242,2 \text{ gPSm}^{-2}$.

A coorte de maio só não teve a menor PPAA, igual a $108,0 \text{ gPSm}^{-2}$, porque a coorte de outubro devido ao pouco tempo de acompanhamento realizado para esta alcançou apenas $106,1 \text{ gPSm}^{-2}$ até o final do experimento.

Outra coorte a atingir um valor alto de produção, dado o seu mês de emergência, foi a coorte de junho (Fig. 5.28). Apesar de apresentar uma queda gradual na sua densidade, perdendo 7 indivíduos até dezembro, obteve incrementos constantes na sua biomassa média, totalizando 197,0 gPSm⁻².

A soma das produções de todas as coortes pelo método da Curva de Allen resultou em um total 1887 gPSm⁻²ano⁻¹

5.3.6.2. Métodos Soma de Incrementos e Crescimento Instantâneo

Tanto para o método da Soma de Incrementos (eq. 4.10) quanto para o método do Crescimento Instantâneo (eq. 4.12), a biomassa inicial da coorte foi adicionada a produção, pois apesar destas equações não levarem em consideração esta variável, ela representa uma quantia significativa do crescimento ocorrido antes da primeira amostragem (WETZEL & PICKARD, 1996).

Tabela 5.13. Exemplo do cálculo de produção da coorte de janeiro pelo método da soma de incrementos e método do Crescimento Instantâneo.

| Coorte | <i>Método da Soma de Incrementos</i> | | | | | <i>Método do Crescimento Instantâneo</i> | | | |
|--------|--------------------------------------|-----|--------|--------|--------------|--|-------|---------|--------------|
| | n | N | B | Δ B | P= N x ΔB | B total | Bm | RGR | P=RGRxBm |
| Jan/04 | 4 | | 3,3187 | - | 13,27 | 13,27 | - | - | 13,27 |
| fev/04 | 4 | 4,0 | 13,576 | 10,25 | 41,03 | 54,30 | 33,78 | 2,0933 | 70,72 |
| mar/04 | 4 | 4,0 | 23,272 | 9,696 | 38,78 | 93,10 | 73,70 | 0,5882 | 43,34 |
| abr/04 | 4 | 4,0 | 27,102 | 3,830 | 15,32 | 108,4 | 100,7 | 0,1296 | 13,06 |
| mai/04 | 4 | 4,0 | 29,052 | 1,950 | 7,800 | 116,2 | 112,3 | 0,0517 | 5,807 |
| jun/04 | 4 | 4,0 | 24,855 | -4,196 | 0 | 99,42 | 107,8 | -0,2280 | 0 |
| jul/04 | 4 | 4,0 | 19,006 | -5,849 | 0 | 76,02 | 87,72 | -0,2010 | 0 |
| ago/04 | 4 | 4,0 | 17,476 | -1,530 | 0 | 69,90 | 72,96 | -0,1930 | 0 |
| set/04 | 4 | 4,0 | 30,533 | 13,05 | 52,22 | 122,1 | 96,01 | 0,3909 | 37,53 |
| out/04 | 3 | 3,5 | 29,972 | -0,560 | 0 | 119,9 | 121,0 | 0,0029 | 0,354 |
| dez/04 | 2 | 2,5 | 9,2795 | -20,69 | 0 | 37,11 | 78,50 | -0,3150 | 0 |
| | | | | | 168,4 | | | | 184,0 |

5.14.Tabela. Produção das coortes mensais de *Z.bonariensis* durante o ano de 2004 no Banhado do Taim pelos métodos da Soma de Incrementos e Método do Crescimento Instantâneo.

| Coortes mensais/04 | Método da Soma de Incrementos (gPSm⁻²) | Método do Crescimento Instantâneo (gPSm⁻²) |
|---------------------------|--|--|
| Janeiro | 168,4 | 184,0 |
| Fevereiro | 273,6 | 313,9 |
| Março | 319,4 | 262,8 |
| Abril | 252,5 | 357,3 |
| Maio | 124,5 | 106,1 |
| Junho | 210,1 | 193,4 |
| Julho | 161,9 | 174,9 |
| Agosto | 136,9 | 155,5 |
| Setembro | 161,2 | 158,1 |
| Outubro | 106,1 | 161,4 |
| Total | 1914 | 2067,4 |

As variações de produção das coortes através do método da Soma de Incrementos ocorreram de forma bastante similar ao observado anteriormente para a Curva de Allen, bem como para a análise de variações na biomassa total e média das coortes. Entretanto os valores encontrados para o método da Soma dos Incrementos foram maiores do que os anteriores utilizando a Curva de Allen. A soma das produções pela Soma de Incrementos resultou em 1914 gPSm⁻²ano⁻¹ (Tab. 5.14).

Os valores de produção registrados para as coortes por este método, baseado essencialmente no RGR, mostraram outra relação entre as coortes estudadas, não corroborando com as estimativas obtidas com os outros dois métodos anteriores para as mesmas coortes.

A coorte de abril apresentou o maior valor de produção, 357,3 gPSm⁻² (Tab. 5.14). Os outros dois maiores valores foram referentes aos meses de fevereiro e março, 313,9 gPSm⁻² e 262,8 gPSm⁻², respectivamente (Tab.5.14). Ao final, a soma de todas as produções pelo método do Crescimento Instantâneo totalizou 2067 gPSm⁻²ano⁻¹.

5.3.6.3. A taxa de Crescimento relativo (RGR)

A taxa de crescimento relativo RGR foi maior em todas as coortes durante o primeiro mês de desenvolvimento, independente do mês de emergência, tendendo a diminuir nos meses seguintes até atingir o máximo de biomassa (Fig 5.33). Apenas as coortes de janeiro e fevereiro voltaram a apresentar valores positivos de RGR após atingir os máximos de biomassa. Estes novos acréscimos no RGR foram registrados para ambas coortes ao final do inverno e início do período reprodutivo.

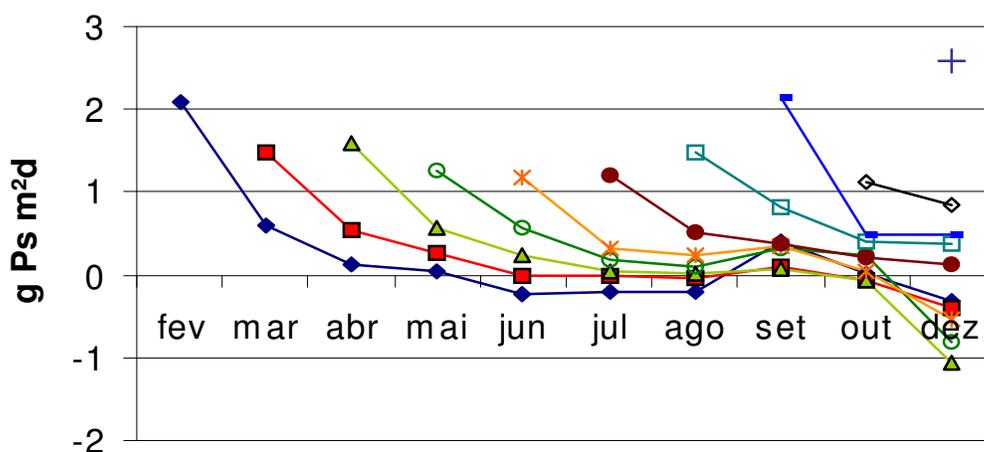


Figura 5.33. Taxa de crescimento relativo das coortes de *Z. bonariensis* durante 2004 no Banhado do Taim. Coorte de janeiro (◆), coorte de fevereiro (■), coorte de março (▲), coorte de abril (●), coorte de maio (*), coorte de junho (○), coorte de julho (□), coorte de agosto (-), coorte de setembro (◇) e coorte de outubro (+).

De modo a comparar melhor as taxas de crescimento, foi mais apropriado determinar a médias diárias das taxas de crescimento relativo, uma vez que os intervalos amostrais não puderam ser exatamente os mesmos.

Neste sentido, a coorte de agosto registrou o valor mais alto de RGR, 0,076 gPS d⁻¹ entre os meses de agosto e setembro. Este valor se multiplicado pela densidade da coorte durante o mesmo período revela uma taxa de crescimento relativo de 1,368 gPS m⁻²dia⁻¹. Já o segundo valor mais alto de RGR mensal foi registrado pela coorte de janeiro também durante o primeiro mês de desenvolvimento, 0,072 gPS d⁻¹ entre janeiro e fevereiro.

A média obtida para RGR diária durante o primeiro mês de desenvolvimento para os indivíduos pertencentes a todas as coortes foi de 0,048 gPS d⁻¹.

5.3.6.4. Métodos Soma dos Máximos de Biomassa, Pico anual de Biomassa, Milner & Hughes.

Estes métodos de estimativas de produção primária, por se basearem em cálculos mais simples, são apresentados em conjunto com os resultados obtidos para os métodos apresentados anteriormente (Tab. 5.15).

Tabela 5.15. Estimativas de Produção Primária Aérea Anual de *Z. bonariensis*, no Banhado do Taim, através da soma das produções mensais, de acordo com as diferentes metodologias aplicadas ao estudo de coortes¹.

| Métodos utilizados para estimativa de PPAA | | | | | | |
|---|--------------------|-----------------|--------------------|--------------------|-----------------|---------------------|
| Coortes | <i>Pico anual</i> | <i>Curva</i> | Σ de | <i>Crescimento</i> | Σ Máximo | <i>Milner &</i> |
| 2004 | <i>de biomassa</i> | <i>de Allen</i> | <i>Incrementos</i> | <i>Instantâneo</i> | <i>Biomassa</i> | <i>Hughes</i> |
| jan/04 | 122,3 | 141,3 | 168,4 | 184,0 | 144,7 | 162,3 |
| fev/04 | 270,3 | 262,7 | 273,6 | 313,9 | 349,9 | 273,6 |
| mar/04 | 321,3 | 274,9 | 319,4 | 262,8 | 320,0 | 321,3 |
| abr/04 | 252,5 | 241,2 | 252,5 | 357,3 | 300,9 | 252,5 |
| mai/04 | 124,5 | 108,2 | 124,5 | 106,1 | 148,7 | 124,5 |
| jun/04 | 271,1 | 197,0 | 210,1 | 193,4 | 248,6 | 271,1 |
| jul/04 | 173,4 | 152,3 | 161,9 | 174,9 | 182,7 | 173,4 |
| ago/04 | 142,0 | 135,2 | 136,9 | 155,5 | 155,1 | 142,0 |
| set/04 | 164,0 | 153,0 | 161,2 | 158,1 | 166,5 | 164 |
| out/04 | 106,1 | 106,1 | 106,1 | 161,4 | 106,1 | 106,1 |
| dez/04 | 115,4 | 115,4 | 115,4 | 115,4 | 115,4 | 115,4 |
| gPS m ⁻² | 2062 | 1887 | 2030 | 2182 | 2238 | 2106 |

¹ O valor de produção referente à coorte de dezembro foi adicionado a todas estimativas porque representa os indivíduos que brotaram durante os meses de novembro e dezembro/04. Sendo apenas acrescentadas suas biomassas às outras coortes, pois os mesmos também contabilizam para a estimativa de PPAA.

A PPAA estimada pelo método da Soma dos Máximos de Biomassa de *Z. bonariensis*, primeiramente introduzido por DICKERMAN *et al.* (1986), caracterizado por representar a soma dos maiores valores de biomassa registrados para cada indivíduo ao longo do ano dentro da mesma coorte, foi a maior entre todos os métodos utilizados para o estudo de coortes, alcançando 2238 gPSm⁻². Este método também mostrou divergências quanto à simultaneidade encontrada para valores obtidos com a Curva de Allen e Soma de Incrementos. Seu valor mais alto foi registrado no mês de fevereiro, 349,9 gPSm⁻², sendo o mais baixo registrado em outubro, 106,1 gPSm⁻².

O método do Crescimento Instantâneo, tendo como variável fundamental para a estimativa de produção a Taxa de Crescimento Relativo (RGR), apresentou o segundo maior valor para PPAA, 2182 gPSm⁻². Entretanto, registrou o maior valor de produção mensal para os coortes entre os métodos utilizados, 357,3 gPSm⁻², referente a coorte de abril.

A PPAA obtida através da Curva de Allen, 1804 gPS m⁻², foi o menor entre todas as metodologias aplicadas.

Os métodos Pico anual de Biomassa, baseado no registro do valor mais alto de biomassa estimado durante o ano para cada coorte, e o método da Soma de Incrementos, apresentaram valores de PPAA bastante próximos, 2062 gPSm⁻² e 2030 gPSm⁻², respectivamente.

Por último, o método de Milner & Hughes, baseado na simples soma dos incrementos positivos de biomassa clorofilada resultou no total de 2022 gPS m⁻².

5.4. Avaliação dos blocos de colheita (Técnica Destrutiva)

Através da técnica amostral destrutiva, baseada na colheita de cinco blocos delineados dentro do estande de *Z. bonariensis*, foram estimadas as variações mensais de biomassa clorofilada, senescente e liteira. Da mesma forma, foi realizado o levantamento da densidade total e número de indivíduos jovens, os quais equivalem a indivíduos emergentes durante os intervalos amostrais.

5.4.1. Variação mensal de biomassa nos blocos de colheita

O valor máximo de biomassa clorofilada foi registrado no início do experimento de colheitas, durante o mês de março, 3022 gPS m⁻², concomitantemente com o valor de biomassa total, representado pela soma de biomassa clorofilada, biomassa senescente e liteira, 4886 gPS m⁻² (Fig. 5.34).

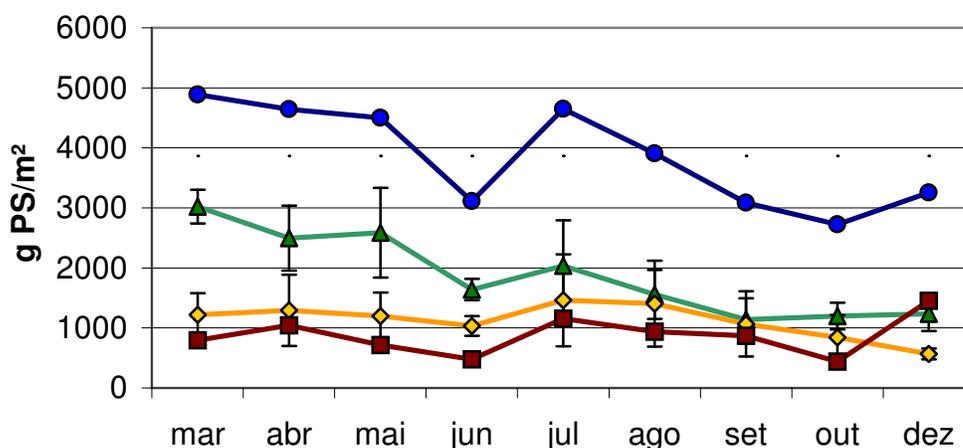


Figura 5.34. Variação mensal nos valores médios biomassa de *Z. bonariensis* oriundos dos cinco blocos de colheita (1,2,3,4,5) no Banhado do Taim, RS. Biomassa total (●) biomassa clorofilada (▲), biomassa senescente (◆) e liteira (■).

Existiu uma tendência de decaimento na biomassa clorofilada ao longo dos meses, evidenciada a partir da queda acentuada no mês de junho, 1638 gPS m⁻². No mês de julho, a biomassa clorofilada voltou ter um acréscimo, resultando em 2035 gPS m⁻² (Fig. 5.34). Porém voltou a decair progressivamente durante setembro e outubro, mantendo-se praticamente constante até final do experimento quando registrou um leve aumento: 1237 gPS m⁻².

A biomassa senescente se manteve moderadamente constante ao longo do ano, apresentando apenas uma diminuição no final do ano, quando foi detectado o menor valor de biomassa senescente, 566,3 gPS m⁻² em dezembro/04 (Fig. 5.34). Entretanto para o mesmo mês foi registrado o maior valor de liteira 1450 gPS m⁻². Este aumento na biomassa de liteira, a qual se caracteriza principalmente pela biomassa senescente em decomposição, confirma o decréscimo na biomassa senescente e acúmulo desta biomassa em

decomposição. Ao observarmos a biomassa total, fica clara a queda em todos os as variáveis de tecido vegetal analisadas a partir de outubro, havendo apenas um acréscimo no mês de dezembro, em função do aumento na produção de liteira.

Este aumento consistente por parte da liteira principalmente no mês de julho e dezembro, 1153 gPS m⁻² e 1450 gPS m⁻², respectivamente, foi bastante perceptível a olho nu em campo, quando a coloração da vegetação refletiu um tom mais amarelado.

5.4.2. Densidade anual e Emergência de Brotos

O número médio de indivíduos coletados mensalmente ao longo do ano de 2004 dos blocos de colheita variaram entre 41,6 e 77,6 ind m⁻² (Fig.5.35). Foram observados valores mais elevados nos meses de maio e julho e outubro, 72,8, 77,6, 72,8 ind m⁻², respectivamente. No mês de outubro foi registrado o maior desvio padrão entre blocos de colheita, 35,9 ind m⁻², enquanto o desvio padrão entre todas amostragens para todos blocos foi de 14,6 ind m⁻².

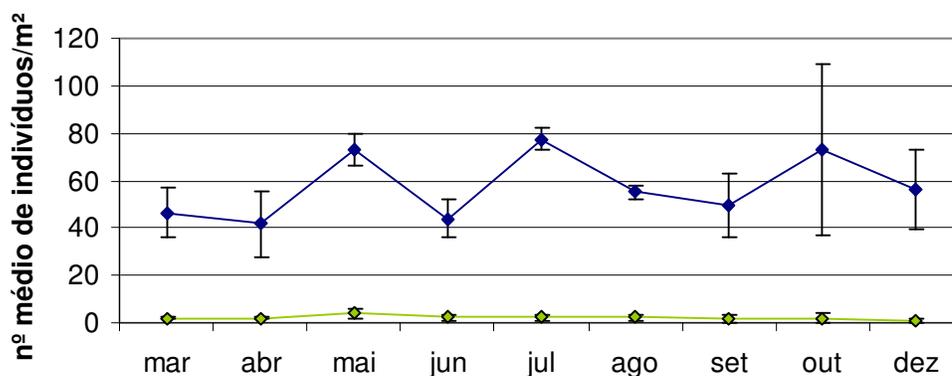


Figura 5.35. Número médio de indivíduos e número médio de brotos de *Z. bonariensis* por m² dos cinco blocos de colheita no Banhado do Taim, RS.

5.4.3. PPAA através dos métodos de estimativa de cunho destrutivo

Tabela 5.16. Resultados de PPAA obtidos pelos métodos de estimativa de produção a partir do método de colheitas (destrutivo).

| Blocos de colheita: 1,2,3,4,5 | Método utilizado para estimativa de produção aérea anual | | | | |
|----------------------------------|--|----------------------------------|----------------------|--------------------|--------------------------|
| | <i>Pico Anual de Produção</i> | <i>Pico Anual de Prod (mod.)</i> | <i>Milner-Hugues</i> | <i>Smalley (4)</i> | <i>Valiela et al.(5)</i> |
| PPAA (gPS m⁻²) | 3022 | 1881 | 583,3 | 1083 | 1477 |

Os métodos de Milner & Hughes, Smalley e Valiela *et al.* resultaram em estimativas de PPAA bastante baixas, sendo registrado para estes métodos, respectivamente, 583,3 gPS m⁻², 1083 gPS m⁻², 1477 gPS m⁻² (Tab.5.16)

Com exceção do método do Pico Anual de Biomassa e sua versão modificada, os quais denotaram valores bastante altos em relação aos outros métodos de colheita, 3022 gPS m⁻² e 1881 gPS m⁻², respectivamente.

5.5. Resumo dos resultados de Produção Primária Aérea Anual

A súmula dos resultados de PPAA obtidos com todos os métodos utilizados pode ser visualizada na Tabela 5.17.

Tabela 5.17. Resultados de PPAA obtidos de acordo com o método de estimativa utilizado e sua relação com a técnica amostral empregada para coleta de dados.

| Método utilizado | Técnica Amostral | PPAA (gPSm ⁻²) |
|-------------------------------|------------------------|----------------------------|
| Pico Anual de Biomassa | Colheita (destrutivo) | 3022 |
| | Média quadros A, B e C | 1821 |
| | Estudo de Coortes | 2062 |
| Pico Anual de Biomassa mod. | Colheita (destrutivo) | 1881 |
| | Média quadros A, B e C | 1392,2 |
| | Estudo de Coortes | 1873 |
| Milner & Hughes | Colheita (destrutivo) | 583,3 |
| | Média quadros A, B e C | 2870 |
| | Estudo de Coortes | 2106 |
| Smalley | Colheita (destrutivo) | 1083 |
| Valiela <i>et al.</i> | Colheita (destrutivo) | 1477 |
| Curva de Allen | Estudo de Coortes | 1887 |
| Soma de Máximos de Biomassa | Estudo de Coortes | 2238 |
| Soma de Incrementos | Estudo de Coortes | 2030 |
| Crescimento Instantâneo (RGR) | Estudo de Coortes | 2206 |

5.6. Variáveis Ambientais Analisadas

5.6.1. Temperatura

As temperaturas médias mensais variaram entre a máxima de 23,5 °C e 13,3°C (Fig 5.36). O valor máximo coincidiu com o final do verão, mês de março. Após esta data houve uma queda na temperatura, mantendo valores médios aproximados durante os meses de outono, passando então a baixar ainda mais, alcançando o mínimo em julho. Após agosto, os valores cresceram constantemente até chegar a 22,7°C em dez/04, praticamente se igualando a média de dezembro/03, 22,6 °C.

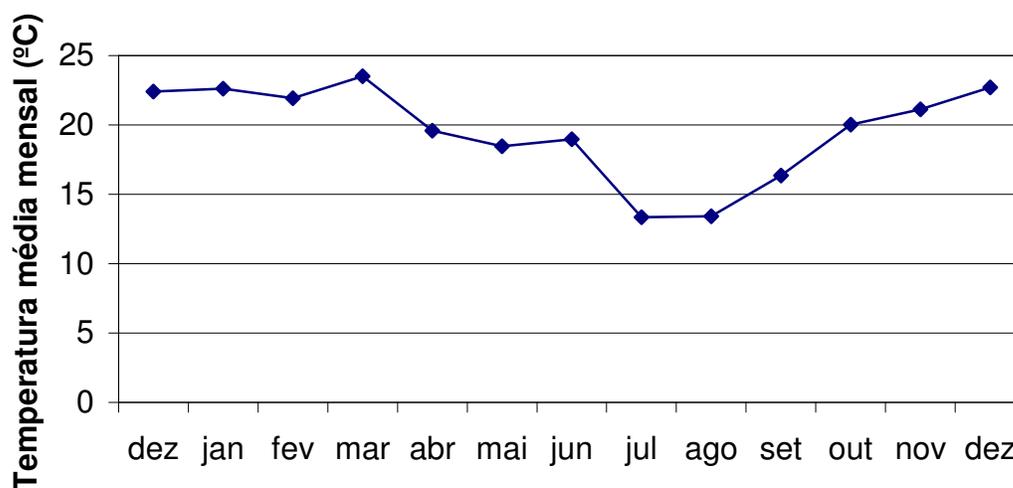


Figura 5.36. Temperaturas médias mensais durante o ano de 2004 registradas na área de estudo.

5.6.2. Análise de Sedimento

Os sedimentos analisados correspondem a amostras coletadas da área dos quadros experimentais (B e C) que se encontravam justamente na borda do estande e da área dos blocos de colheita, estabelecidos dentro do estande.

Tabela 5.18. Algumas características do sedimento oriundas dos quadros experimentais e blocos de colheita do estande de *Z. bonariensis* no Banhado do Taim referentes ao inverno e verão de 2004.

| Análise de Sedimento | Quadros (B e C) | Blocos de Colheita |
|----------------------------|-----------------|--------------------|
| Carbono Orgânico (%) | 0,9 - 3,0 | 6 - 31 |
| Fósforo Disponível (mg/Kg) | 3,6 - 18 | 26 - 32 |
| N-Nh ₄ (mg/Kg) | 8 - 31 | 10 - 330 |
| N- No ₃ (mg/Kg) | <1 - 8 | <1 - 60 |

Os valores de carbono orgânico foram substancialmente maiores nos blocos de colheita que se encontraram na área dentro do estande, tanto no inverno quanto no verão (6-31%). A concentração de fósforo disponível também foi maior nos blocos de colheita, variando de 32 e 26 mg/Kg, entre inverno e verão. A variação do carbono orgânico.

Os valores encontrados para íon amônio, assim como para nitrato devem ser considerados com cautela, pois estes parâmetros são facilmente alterados após a coleta em função da oxigenação que o sedimento sofre durante este processo e modificação dos compostos coloidais em função da sua compactação inicial. Além disso estes parâmetros são influenciados fortemente pela mínima variação de temperatura e pH.

5.6.3. Radiação Fotossinteticamente Ativa (PAR)

Foi realizado um perfil diário da radiação fotossinteticamente ativa (PAR) incidente sobre o estande de *Z. bonariensis* durante um dia de verão, relativamente sem nebulosidade. A seguir, são demonstrados: o perfil diário de radiação sobre a parcela mais alta do estande (~3 m de altura) (Fig. 5.37); perfil de radiação sobre níveis inferiores do estande (~ 30 cm de altura) (Fig. 5.38) e as médias de ambos perfis (Fig. 5.39), visando detectar o efeito de sombreamento exercido pela densa população de *Z. bonariensis*.

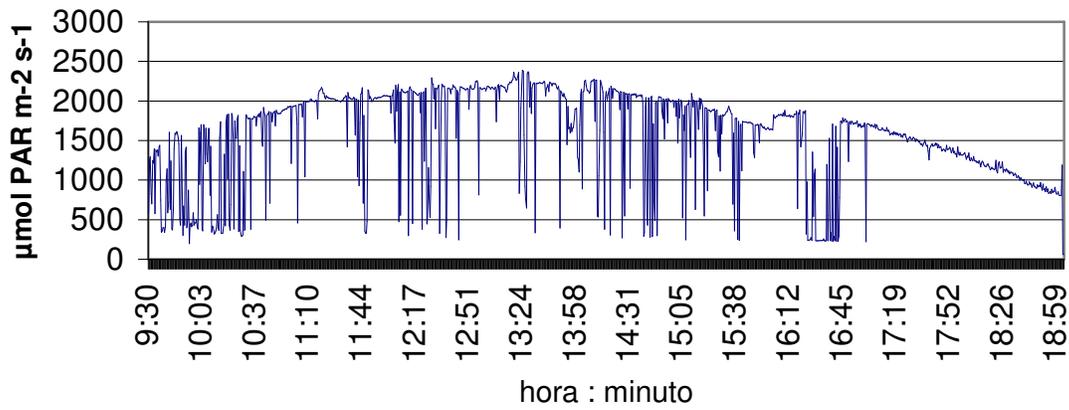


Figura 5.37. Perfil diário de PAR incidente sobre o estande, parcela mais alta da vegetação.

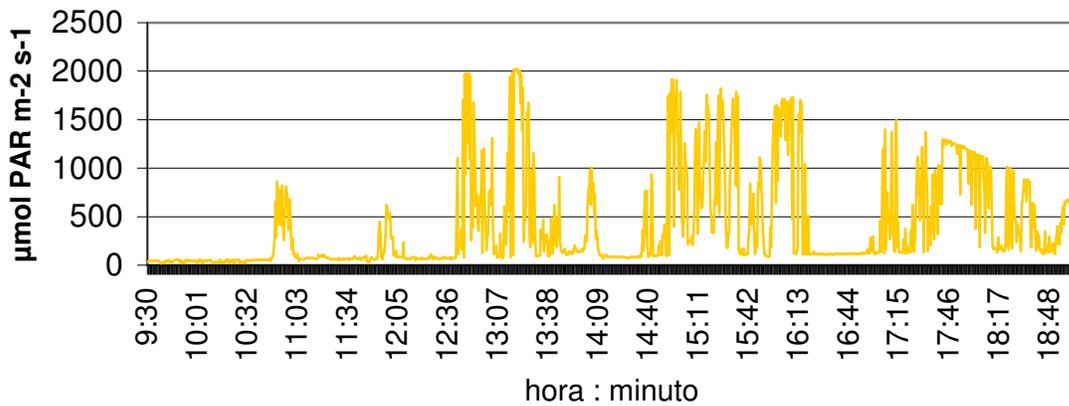


Figura 5.38. Perfil diária de PAR alcançando níveis inferiores do estande a 30 cm do substrato.

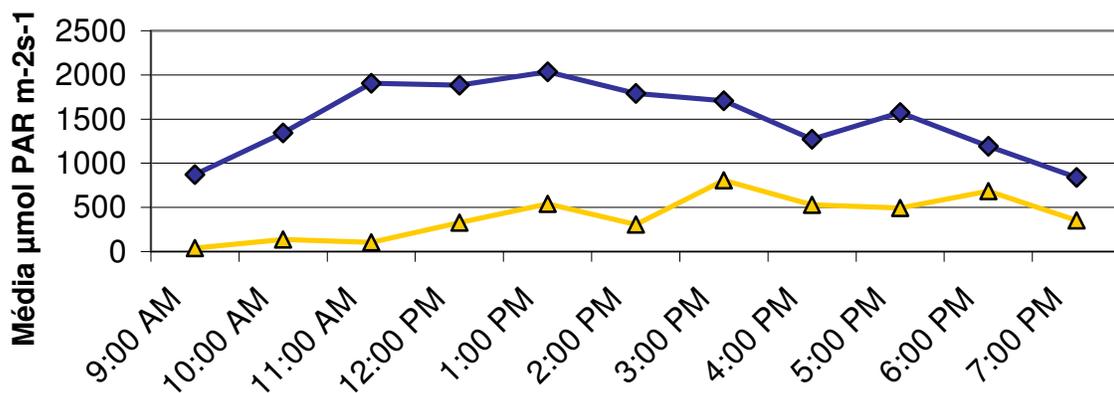


Figura 5.39. Médias dos perfis diários de PAR. Perfil da parcela superior do estande (♦) e perfil da parcela inferior do estande (▲).

Os dois perfis apresentam relativamente a mesma tendência. Porém, diferiram quanto aos momentos em que foram registrados seus picos de radiação PAR. O perfil inferior registrou o maior valor médio de radiação às 15h, provavelmente em consequência do ângulo zenital solar facilitar a penetração luminosa neste horário em função da disposição dos indivíduos no estande. Foi possível observar uma redução na radiação às 16h decorrente de uma nebulosidade passageira ocorrida neste intervalo.

O valor médio mais elevado de radiação foi registrado entre 12 e 14 h, igual $2035,4 \mu\text{mol PAR m}^{-2}\text{s}^{-1}$, sendo o mínimo registrado no final do dia às 19h $837,71$, bastante aproximado ao inicial às 9hs. O valor máximo de radiação constatado no perfil inferior foi de $806,34 \mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{s}^{-1}$, às 15hs representa apenas 39,6% da radiação máxima registrado no perfil superior às 13h. A radiação média que alcança os níveis inferiores do estande foi estimada em torno de 27,3% da radiação total. O que certamente propicia a manutenção de um microclima dentro do estande em função do sombreamento contínuo, podendo proporcionar, além de abrigo a comunidades bentônicas, padrões ecofisiológicos distintos nesta população.

5.7. Composição Química do Tecido Vegetal

As análises da composição química do tecido vegetal de diferentes frações da planta possibilitaram determinar variações referentes aos elementos carbono (C), Nitrogênio (N), Fósforo (P), Potássio (K), Cálcio (Ca) e Magnésio (Mg) durante estágios de desenvolvimento até a senescência total.

A razão estequiométrica entre os elementos constituintes do tecido vegetal se manteve relativamente constante entre os intervalos de altura (Tab. 5.18). Porém, ocorreram algumas variações sutis entre os primeiros intervalos de altura (0-150cm), os quais apresentaram razões estequiométricas maiores do que os últimos intervalos de altura, e conseqüentemente maiores do que a razão constatada para o tecido senescente, com exceção do elemento Ca. As sementes

chegaram a apresentar uma razão estequiométrica maior do que as observadas para os primeiros intervalos de altura, com exceção do elemento K.

Tabela 5.19¹. Razão estequiométrica entre os elementos constituintes do tecido vegetal de *Z. bonariensis* para diferentes intervalos altura, frações senescentes, inflorescências e sementes.

| Altura | Razão estequiométrica (C:N:P:K:Ca:Mg) | | | | | |
|-----------------|---------------------------------------|------|------|------|------|------|
| | C | N | P | K | Ca | Mg |
| 0-50cm | 41,0 | 3,23 | 0,44 | 6,39 | 0,25 | 0,28 |
| 51-100cm | 40,0 | 3,56 | 0,43 | 5,92 | 0,26 | 0,25 |
| 101-150cm | 39,7 | 3,52 | 0,42 | 6,16 | 0,28 | 0,25 |
| 151-200cm | 39,2 | 3,37 | 0,35 | 5,65 | 0,35 | 0,24 |
| 201-250cm | 38,5 | 2,78 | 0,34 | 5,19 | 0,32 | 0,20 |
| 251-300cm | 39,2 | 2,37 | 0,27 | 5,14 | 0,34 | 0,19 |
| 301-350cm | 40,3 | 2,59 | 0,28 | 4,71 | 0,40 | 0,19 |
| 351-400cm | 38,0 | 2,39 | 0,28 | 5,00 | 0,44 | 0,18 |
| Senescente | 40,0 | 1,27 | 0,16 | 2,32 | 0,58 | 0,23 |
| Inflorescências | 41,0 | 3,41 | 0,37 | 3,41 | 0,34 | 0,26 |
| Sementes | 43,0 | 3,60 | 0,55 | 2,55 | 0,55 | 0,37 |

A porcentagem de carbono (Fig. 5.40) apresentou valores em torno de 40,0%. Durante a fase inicial de desenvolvimento até 50cm, foi constatada a maior concentração de carbono, 41,0%, ocorrendo uma leve queda das concentrações nos intervalos posteriores. No intervalo de 201-250cm e 351 a 400cm foram constatados as menores concentrações respectivamente 38,5 e 38,0%. Em relação as estruturas reprodutivas, foi possível perceber um incremento na concentração de carbono, principalmente nas sementes, 43,0%. A fração senescente teve uma concentração maior do que a observada ao final do desenvolvimento, 40,0%.

¹ O cálculo da razão estequiométrica foi realizado em função da porcentagem de carbono.

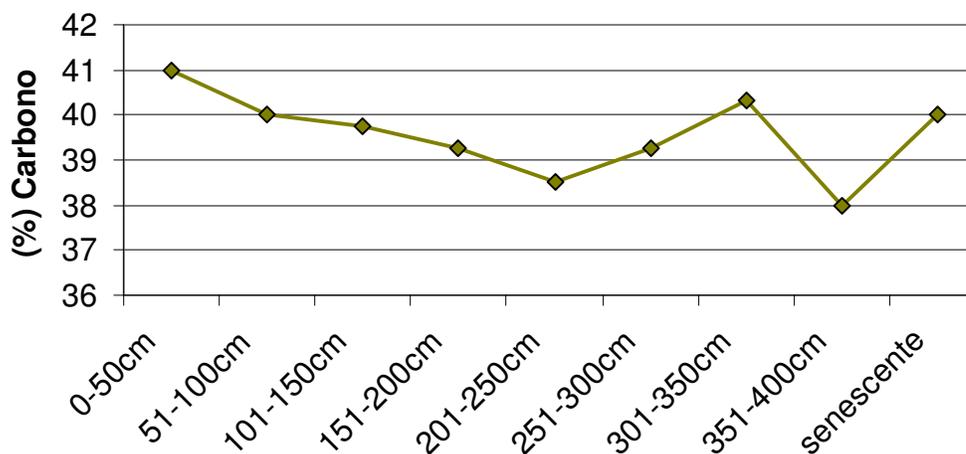


Figura 5.40. Porcentagem de carbono presente no tecido vegetal de *Z. bonariensis* em diferentes intervalos de altura. Banhado do Taim, RS.

As concentrações de potássio (K) e nitrogênio (N) estiveram presentes no tecido vegetal em maior concentração na fase inicial de desenvolvimento, respectivamente, 2,62 e 1,42% (Fig. 5.41). Passando a apresentar uma queda nítida em função do amadurecimento da planta, intensificando-se ainda mais no processo de senescência, quando estes elementos sofreram uma redução marcante de 1,52 % para K e de 1,11% para N.

Para as inflorescências e sementes (Tab. 5.18) foram registradas concentrações maiores de N, respectivamente, 1,40% e 1,55%. Ao contrário do constatado para K, 1,40% nas inflorescências e 1,10 % nas sementes.

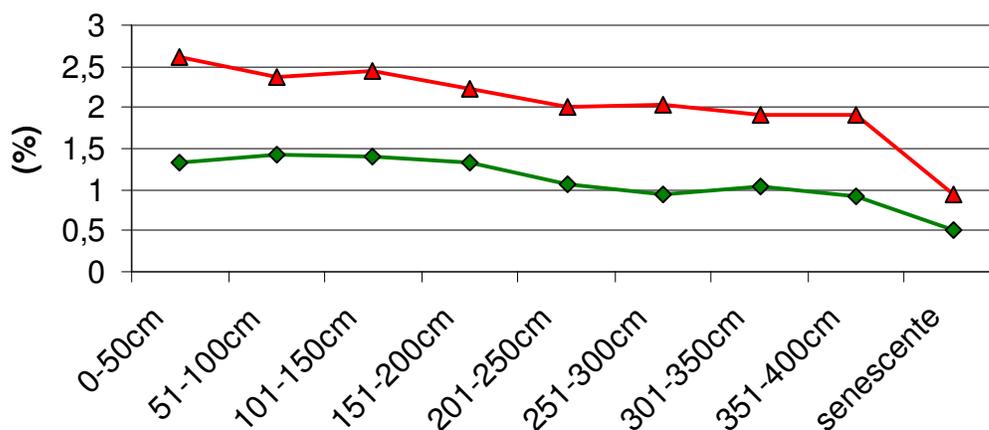


Figura 5.41. Porcentagem de potássio (▲) e nitrogênio (◆) presentes no tecido vegetal de *Z. bonariensis* em diferentes intervalos de altura. Banhado do Taim, RS.

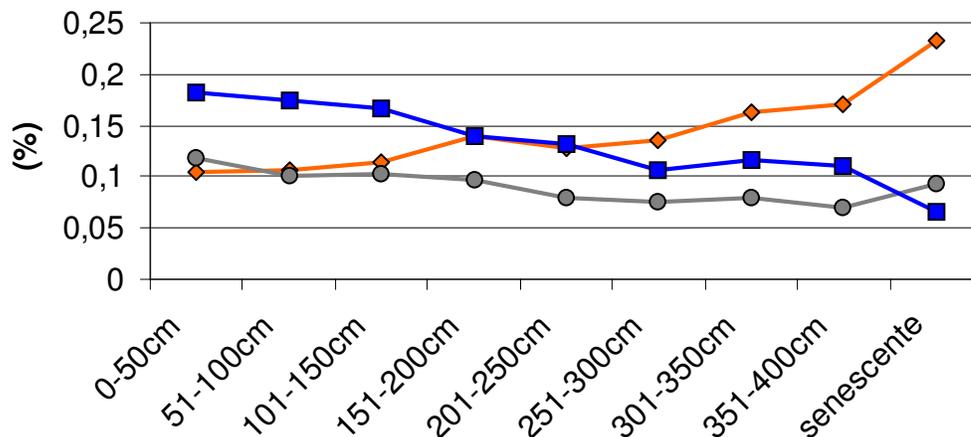


Figura 5.42. Porcentagem de cálcio (■), fósforo (◆) e magnésio (●) presente no tecido vegetal de *Z. bonariensis* em diferentes intervalos de altura. Banhado do Taim, RS.

O elemento cálcio (Ca) aumentou substancialmente a medida que os indivíduos foram amadurecendo (Fig. 5.42), atingindo 0,23% no tecido senescente e 0,24% em sementes. A concentração de fósforo (Fig. 5.42), tal como N e potássio foi reduzida acompanhando as reduções de N e K, durante o processo de amadurecimento, chegando a um mínimo de 0,06% no tecido senescente. A concentração de magnésio (Fig.5.42) se mostrou relativamente constante durante o desenvolvimento dos indivíduos, apresentando um declínio a partir de 201 a 250cm de altura, ocorrendo um leve incremento na fração senescente, quando foi registrado 0,09%.

6. DISCUSSÃO

6.1. Demografia e Dinâmica populacional de *Z. bonariensis*

6.1.1 Densidade

As mudanças observadas em biomassa, densidade, mês de emergência e senescência de *Z. bonariensis* proporcionaram o entendimento de alguns padrões importantes da dinâmica populacional e ecologia desta espécie.

A densidade de *Z. bonariensis* obtida nos quadros experimentais, quando comparada com a densidade de *Typha latifolia*, outra espécie de macrófita emergente bastante similar morfológicamente a *Z. bonariensis*, tanto na formação dos indivíduos a partir da sobreposição das folhas (*shoot*), quanto na sua fisiologia e altura, se demonstrou bastante aproximada. A densidade média constatada em setembro para *Z. bonariensis*, 44 ind m⁻², se igualou a maior densidade registrada para *Typha latifolia* ao longo de dois anos (1978 e 1979), a qual consistiu de 43,9 ind m⁻², em *Lawrence Lake*, Michigan, Estados Unidos (DICKERMAN *et al.*, 1986). Chegando a ultrapassar esses valores durante os meses seguintes, finalizando com 48 ind m⁻². HAAS (1996) estimou a densidade máxima de *Scirpus californicus*, outra espécie de macrófita aquática emergente, na Lagoa Caconde (RS), em 38 ind m⁻². Porém o mesmo autor, ressalta que maiores densidades desta espécie foram verificadas na mesma lagoa, em torno de 180 ind m⁻².

A densidade média dos quadros experimentais (A,B,C) diferiu em aproximadamente 10 ind m⁻² em relação à média obtida nos blocos de colheita. No entanto, vale ressaltar, como já observado anteriormente, o grande desvio padrão existente para esta variável. O desvio padrão entre todas amostragens nos blocos de colheita (14,6 ind m⁻²) foi inferior ao dos quadros experimentais (23,2 ind m⁻²). Porém, o desvio padrão entre os blocos de colheita para um mesmo mês como outubro, chegou a 35,9 ind m⁻², o que comprova esta alta variabilidade demográfica, acompanhada pela extrema variabilidade morfométrica destas plantas (GIOVANNINI & MOTTA MARQUES, 1999).

Quando comparada à densidade de *Z. bonariensis* com outras espécies de macrófitas emergentes, porém morfológica e estruturalmente diferentes, pode ser considerada baixa. Espécies como *Eleocharis interstincta*, registrada por SANTOS & ESTEVES (2002) na Lagoa Jurubatiba, Rio de Janeiro, apresentaram uma densidade entre 85 e 240 ind m⁻² e *Juncus effusus*, caracterizada por finos colmos de até 1,5 m, denotou densidades entre 5.000 a 20.000 ind m⁻² em um estudo realizado no Alabama, Estados Unidos (HOWE e WETZEL, 1999).

Quanto aos quadros experimentais e suas respectivas densidades, pôde-se detectar um maior valor de densidade no quadro A. Esta diferença marcante em relação aos outros quadros ($p < 0,001$) provavelmente se deve a localização do quadro em relação a maior disponibilidade hídrica, já que este se encontra ao lado do canal de escoamento do banhado. Considerando o fato de o quadro A estar inserido em um estande em fase inicial de desenvolvimento, denotando que este ainda não tenha atingido seu equilíbrio demográfico, e também por se encontrar em uma área supostamente mais instável, sujeita a fluxos contínuos de água, pode-se presumir que a população necessite expandir vegetativamente seu número de indivíduos a fim de conseguir se estabelecer rapidamente. Assim, a população tende a evitar danos decorrentes de fluxos da água e ou de herbivoria, principalmente por parte das capivaras (*Hydrochaeris hydrochaeris*).

Sabendo-se que o aumento da densidade populacional de um estande constitui um recurso físico de proteção devido à consistência observada para estandes desta espécie, pode-se de fato afirmar que sob iminência de impactos, seja natural a necessidade de rápida colonização. Processo facilmente observado nos estandes que permeiam o canal de escoamento, diferentemente dos demais, que considerados sucessionalmente em equilíbrio, habitam águas paradas, como visto nos blocos de colheita.

6.1.2. Emergência de novos indivíduos

A emergência de novos indivíduos manteve-se constante durante todo o ano. Com base nos dados de emergência dos blocos de colheita e dos quadros

experimentais, conferiu-se uma média de 11,7 brotos $\text{m}^{-2}\text{mês}^{-1}$. A taxa de crescimento se mostrou maior em todas as coortes justamente após a emergência dos novos indivíduos, durante o primeiro mês. Este crescimento acelerado evidencia um alto investimento de energia durante as primeiras semanas de desenvolvimento.

Como os sistemas radicular e de rizomas de plantas emergentes se encontram no substrato permanentemente anaeróbico, sendo que o oxigênio necessário ao desenvolvimento dos indivíduos tenha que ser obtido através de órgãos aéreos (SALE & WETZEL, 1982), as folhas novas enquanto submersas têm que possuir a capacidade de respirar no meio aquoso por um período curto até atingirem o habitat aéreo, pois o conteúdo em oxigênio da água é extremamente baixo. Logo que a folhagem emerge para o habitat aéreo, as lacunas intercelulares aumentam de tamanho, facilitando as trocas gasosas entre as células fotossintéticas na atmosfera. SINGER *et al.*, (1994) *apud* GIOVANNINI (1997) sugerem que o aerênquima em adição a outras funções é importante para prover CO_2 oriundo do sedimento e conseqüentemente realizar a fotossíntese em brotos ou colmos enquanto submersos.

Porém, BEDISCH (1967) ressalta que os novos brotos, em ambientes naturais conseguem se desenvolver mais rapidamente ao emergir do que outros indivíduos oriundos de propágulos semeados, por receberem oxigênio das plantas que lhes deram origem vegetativamente. Portanto, as condições anóxicas às quais os brotos emergentes são submetidos, enquanto não alcançam a atmosfera, servem como “fonte propulsora” para o rápido crescimento destas plantas.

Após o estabelecimento dos indivíduos, o nível da água continua a ser determinante para o desenvolvimento da planta, possuindo forte correlação com a altura e com a produção primária (GRACE, 1989, MITSCH & GOSELINK, 1993; VAN DER VALK, 1994).

Em climas temperados, geralmente a emergência de novos indivíduos pode se expressar através de pulsos sazonais. DICKERMAN & WETZEL (1985) e

HOWE e WETZEL (*op cit.*) puderam definir épocas em que se constataram pulsos distintos de emergência durante seus estudos. DICKERMAN & WETZEL (1985) evidenciaram dois pulsos principais, um bastante representativo no início da primavera, logo após o degelo e outro menos representativo durante o outono. Já, HOWE e WETZEL *op cit.* observaram a emergência contínua de *Juncus effusus* no estado do Alabama (EUA), mas com alguns pulsos significativos sazonais, no inverno e começo da primavera, variando entre 500 e 2000 m⁻².

6.1.3. Taxa de Crescimento (RGR)

A taxa de crescimento relativo (RGR) estudada por SANTOS & ESTEVES (2002) nas populações de *E. interstinca*, assim como constatado para *Z. bonariensis* (ressaltado anteriormente) também se apresentaram maiores no primeiro mês de vida de indivíduos emergentes, sendo mais proeminentes nas primeiras duas semanas. Este fato novamente confirma o rápido crescimento por parte de indivíduos emergentes ocorrida provavelmente em função da submergência inicial aos quais os mesmos são submetidos. As taxas de RGR encontradas para *E. interstinca*, cuja variação foi de 0,50 a 1,80 gPSm⁻²dia⁻¹ não estão longe das constadas para as coortes de *Z. bonariensis*, 0,0343 gPS m⁻²dia⁻¹ a 1,37 gPS m⁻²dia⁻¹. Esta diferença ressalta a variabilidade metabólica existente entre gêneros de macrófitas emergentes. No entanto, o metabolismo mais acelerado de *E. interstinca*, refletido pelos maiores valores de RGR, provavelmente influencia na longevidade da espécie, a qual variou entre 112 a 163 dias (SANTOS & ESTEVES *op cit.*), enquanto que a longevidade de indivíduos de *Z. bonariensis* foi, por vezes, maior do que 365 dias.

HOWE & WETZEL (1999) também estimaram a taxa de crescimento de *Juncus effusus*, entretanto apenas em relação ao tempo necessário para os indivíduos atingirem seu máximo de biomassa. Em seus estudos as maiores taxas de crescimento foram na primavera, sendo que o máximo de biomassa era atingido em 40 a 50 dias e a longevidade era estimada em 4,5 meses. Novamente vale comparar com os dados obtidos para de *Z. bonariensis*, ressaltando-se a

maior longevidade registrada para estes indivíduos e o maior tempo necessário para alcançar o máximo de biomassa, que foi em média entre 7 e 8 meses.

6.1.4. Reprodução

O incremento expressivo de biomassa e conseqüente aumento de produção no mês de setembro esteve nitidamente relacionado com o investimento reprodutivo (Fig.5.10, 5.11 e 5.12).

O período reprodutivo de outra espécie pertencente ao mesmo gênero, *Zizaniopsis miliacea*, mais conhecida como Grama Gigante Cortante, ocorre durante os meses de julho a setembro nos Estados Unidos, equivalente ao verão americano (FOX & HALLER, 1993). Enquanto que para sua parente, *Z. bonariensis*, endêmica do sul das Américas, este período ocorreu durante a primavera, e como observado neste estudo, iniciou-se precocemente para alguns indivíduos no final de julho e começo de agosto, estendendo-se até final de novembro, meados de dezembro, com dispersão de sementes.

Segundo FOX & HALLER (*op cit.*), dentre a população de *Z. miliaceae*, apenas 4% de seus indivíduos se dedicam à reprodução sexual, apesar de aproximadamente 20% da biomassa de planta ser investida em estruturas reprodutivas. Na avaliação reprodutiva de *Z. bonariensis*, foi detectado um investimento superior em reprodução sexual tanto da população (13,5%) apta a este tipo de reprodução, quanto do investimento em estruturas reprodutivas que foi da ordem de 41,2% da biomassa média individual.

Este alto investimento percentual de biomassa em curto espaço de tempo, representado basicamente pela biomassa das inflorescências (panícula e espiguetas) que geralmente alcançam uma altura maior em relação às outras folhas, ocorre em função da realocação de nutrientes oriundos da biomassa abaixo do solo (BOYD & HESS, 1969). Este processo, por exigir e utilizar fontes de reserva da planta, provavelmente demanda um alto custo energético.

6.1.5. Biomassa das Coortes

As diferenças nos valores de biomassa total das coortes estiveram essencialmente relacionadas ao número mensal de indivíduos emergentes, bem como possivelmente quando do estabelecimento destas coortes. Portanto, tornou-se importante avaliar os valores médios de biomassa dos indivíduos da coorte entre outras variáveis que possibilitassem o melhor entendimento da variabilidade populacional e sua relação com a produção primária de acordo com a sazonalidade. Tais padrões decorrentes da sazonalidade também puderam ser evidenciados por HOWE & WETZEL (1999), que ao estudar a dinâmica populacional de *Juncus effusus* detectaram diferenças marcantes entre a longevidade registrada para cada coorte mensal, apesar do crescimento contínuo. No mesmo estudo, foi observado um declínio acentuado da biomassa durante as estações mais frias. No entanto, foi denotado por estes autores que a biomassa coletiva da população se manteve relativamente constante devido a um estranho aumento significativo das densidades no inverno.

Os incrementos iniciais de biomassa das coortes de maio, junho, julho se mostraram atenuados durante o inverno, sendo acompanhados por uma queda visível na biomassa da coorte de janeiro nos mesmos meses (Fig.5.17). Este crescimento atenuado e a queda de biomassa observada na coorte de janeiro, assim como visto nos quadros A, B e C se mostraram correlacionados com as quedas das médias de temperatura durante o inverno ($p < 0,05$ $r^2 = 0,868$). Este evento corrobora com a tendência de que temperaturas baixas exercem grande influência sobre o metabolismo fotossintético, sendo considerada a temperatura fotossintética ótima entre 30-40°C para plantas C₄ (WETZEL & HOUGH, 1973).

6.1.6. Senescência e Mortalidade

A avaliação do processo de senescência foi determinante para avaliar períodos de baixa produção, mortalidade e conseqüente depleção populacional. A senescência foi observada durante todo experimento. Porém, foram assinalados dois momentos principais em que este processo se intensificou, tanto para os

quadros experimentais quanto para os blocos de colheita: durante o inverno, em virtude da diminuição das médias de temperatura e após o período reprodutivo, quando o processo intensificou-se em virtude da estiagem (Fig. 5.10, 5.11, 5.12 e 5.34).

O primeiro momento de senescência poderia ser explicado pelo abaixamento da temperatura que desencadearia o processo de acúmulo de reservas nutricionais que se dá durante o outono para o inverno (NIEVA, 1996), aliado à redução na intensidade luminosa que também afetaria as taxas metabólicas. O outro momento, posterior ao período reprodutivo, que se mostrou ainda mais intenso, poderia ser explicado pelo amplo investimento energético exigido das plantas em função da realocação de nutrientes e ainda perda dos mesmos através da dispersão de sementes.

Ademais, a exposição precoce do sedimento onde estavam instalados os quadros experimentais e blocos de colheita em função da estiagem, terminou por afetar substancialmente o metabolismo fotossintético, acelerando ainda mais a senescência. Níveis mínimos de coluna da água são necessários tanto para o estabelecimento de propágulos desta espécie (GIOVANNINI & MOTTA MARQUES, 1998) quanto para a manutenção dos estandes de vegetação (MOTTA MARQUES *et al.*, 1997).

As alterações no nível d'água no estande (onde estavam inseridos os blocos de colheita) promoveram alterações no aspecto da vegetação. No início do monitoramento, durante dezembro/03, quando o nível da água no estande se encontrava alto, a coloração geral do estande era verde escura. Em julho, a coloração do estande, em função das variações climáticas, se tornou levemente amarelada. Porém, a vegetação retomou parcialmente sua coloração esverdeada durante o período reprodutivo. Finalizado este período, o estande de *Z. bonariensis* passou a se mostrar completamente amarelado, passando a se tornar mais suscetível à ação do vento no de dezembro/04 justamente nas áreas onde a disponibilidade hídrica já se encontrava bastante escassa.

6.2. Concentração de nutrientes no tecido vegetal

Muitas interações existem entre as concentrações e taxas de assimilação de íons do meio ambiente pelas plantas (BOYD & HESS, 1969). De acordo com ESTEVES (1998), as maiores concentrações de nutrientes em macrófitas aquáticas são encontradas nas partes onde as taxas metabólicas são mais elevadas, como nas folhas e flores. BARBIERI *et al.* (1984) relata que a concentração de fósforo na flor de *Nymphoides indica*, superou em três vezes o valor encontrado nas raízes. HAAS (1996), corroborando com estas informações, encontrou maiores concentrações de nutrientes, tais como N, P, nas inflorescências de *Scirpus californicus*.

BARBIERI *et al.* (1984), estudando também a composição química do tecido vegetal da espécie *Pontederia cordata*, detectou valores constantes de N, P, K, Ca e Mg ao longo de um ano para ambas espécies. Contrastando com estas informações, foram observados em *Z. bonariensis* valores relativamente constantes em todas faixas etárias somente para C, Mg e Ca, sendo que este último também apresentou variações, sendo encontrado em maior concentração nas sementes e no tecido senescente. A variação entre a composição química das várias estruturas de macrófitas aquáticas evidencia grandes diferenças nas concentrações de nutrientes (ESTEVES, 1998). Entretanto, além da variabilidade nutricional existente entre macrófitas em função de diferentes metabolismos e disponibilidade de nutrientes tanto da água quanto do substrato, ocorre também a influência do tipo de análise, que pode ser baseada na averiguação de variações sazonais na concentração de nutrientes independente da faixa etária dos indivíduos, como realizado por BARBIERI *et al.* (1984).

A porcentagem média de carbono (39,5) para todas faixas etárias encontrada no tecido de *Z. bonariensis*, não está longe da faixa de 43 a 48% de carbono admitida para a maioria das macrófitas aquáticas (WESTLAKE, 1963).

A concentração média de carbono encontrada em *Typha latifolia* e *Scirpus americanus* foi em torno de 45% para ambas espécies (BOYD, 1969). No mesmo

estudo, BOYD detectou um aumento na concentração de carbono em ambas espécies simultâneo ao declínio na concentração de cinzas. Da mesma forma foi observado um acréscimo na concentração de carbono no tecido senescente de *Z. bonariensis* em relação às concentrações nas últimas faixas etárias (Fig. 5.40), levando-se a crer que este processo esteja relacionado com o declínio na concentração de cinzas. Por conseguinte, o elevado teor de carbono registrado para o tecido senescente, na ordem de 40%, demonstra que, apesar das perdas de carbono do tecido da planta, que ocorrem tanto através da excreção contínua de COD enquanto vivas, quanto através da lixiviação em função da lise celular durante os primeiros dias de decomposição, o conteúdo de carbono se manteve relativamente constante, chegando até a se elevar sutilmente no tecido senescente provavelmente em função do decaimento de cinzas.

O conteúdo de carbono encontrado nas sementes de *Z. bonariensis* se mostrou superior às concentrações verificadas para todas faixas etárias, em torno de 43%. Logo, reforça mais uma vez o investimento da planta na reprodução sexual, como forma de propagação e garantia do estabelecimento de novos indivíduos da sua espécie, baseando-se essencialmente da realocação de recursos da biomassa das folhas e abaixo do solo para estruturas reprodutivas. Além do acréscimo de carbono, foram também observados incrementos nos teores de nitrogênio, fósforo e cálcio nas sementes. A explicação para o maior valor de nitrogênio encontrado no início do desenvolvimento reside no surgimento de folhas e pecíolos dos propágulos em fase inicial de desenvolvimento, ricos em compostos nitrogenados (ESTEVES, 1998). Da mesma forma, os outros nutrientes se fazem presente em maior concentração nas sementes e faixas etárias iniciais com o propósito de subsidiar o desenvolvimento dos propágulos na fase embrionária (LARCHER, 1976).

A concentração média de fósforo (0,12%), incluindo inflorescências, sementes, partes clorofiladas e senescentes de *Zizaniopsis bonariensis* superou em duas vezes a concentração média de fósforo observada em *Scirpus californicus* (0,05%), obtida a partir da análise das mesmas frações vegetais

(HAAS, 1996). Similarmente foi observado quanto à concentração de nitrogênio, a qual apresentou uma concentração média de 0,63% no tecido de *S. californicus* (HAAS *op cit.*), e 1,07% em *Z. bonariensis*.

O conteúdo nutricional em plantas aquáticas tende a decrescer linearmente conforme a planta envelhece (BOYD, *op cit.*) Iguamente ao retratado por este autor em relação às espécies *T. latifolia* e *S. americanus*, o amadurecimento dos indivíduos de *Z. bonariensis* também se caracterizou pelo decaimento nas concentrações dos elementos N, P, K, Mg, com exceção do elemento Ca. A concentração de cálcio foi a única a apresentar acréscimos graduais em função do envelhecimento, chegando ao valor máximo no tecido senescente, 0,23%. Este mesmo fenômeno foi observado por BOYD (*op cit.*), retratando da mesma forma o acréscimo deste elemento em função da presença de oxalatos de cálcio, que se intensifica com a idade, propiciando juntamente com a sílica, uma constituição mais rígida das folhas, que tende a persistir por mais tempo nos tecidos lignificados.

WESTLAKE (1963) indicou evidências de variações mínimas na concentração de carbono em função da sazonalidade. Corroborando com esta afirmação, as variações nos teores de carbono verificadas para *Z. bonariensis* para mesmas faixas etárias ao longo do ano foram relativamente pequenas (Tab. 5.18). Entretanto, ao avaliar as maiores concentrações de nutrientes registradas nas estruturas reprodutivas, decorrentes do investimento nutricional durante a primavera, assume-se um aumento marcante no conteúdo nutritivo das plantas sexualmente maduras como um todo. Considerando, valores similares registrados por HAAS (1996), que também constatou maiores concentrações de N e P durante a primavera no tecido vegetal de *Scirpus californicus*, pode se inferir sobre a existência de uma variação na composição química do tecido vegetal destas espécies em função de uma sazonalidade associada à variação metabólica oriunda do evento reprodutivo.

6.3. Produção primária, variáveis ambientais e aspectos ecofisiológicos

A produção primária estimada para *Z. bonariensis* foi realizada de modo conservativo. Existem perdas mínimas não contabilizadas de biomassa vegetal em função da lixiviação de compostos de matéria orgânica oriundos tanto do tecido vegetal clorofilado quanto senescente (MANN & WETZEL, 1996). Outras perdas de matéria são decorrentes da herbivoria macroinvertebrados e por capivaras. No entanto, a observação visual ao longo de todas amostragens *in situ* indicam que os valores de herbivoria tenham sido baixos para esta estimativa (<3%). A mortalidade decorrente da herbivoria entre plantas aquáticas emergentes e de folhas flutuantes é geralmente menor do que 5% da produção aérea, e consideravelmente ainda menor em relação à produção abaixo do solo e aérea juntas (SCULTHORPE, 1967).

As amostragens em replicatas utilizando tanto técnicas destrutivas quanto não destrutivas para coleta de dados permitiram uma análise acurada da produção primária aérea anual desta planta utilizando diferentes cálculos. Neste sentido, a técnica de colheita aliada à técnica não destrutiva proporcionou a compreensão mais adequada das variações na produção primária e em consequência dos processos metabólicos de *Z. bonariensis* sob condições sutilmente diferentes. Foi notado que a população presente no interior do estande, onde se encontravam os blocos de colheita, possuía um ritmo metabólico levemente diferenciado, visto que durante o período reprodutivo, esta população do estande floresceu em conjunto na mesma época, enquanto aqueles estabelecidos ao lado do canal de drenagem e próximos a borda do estande iniciaram o florescimento aproximadamente um mês antes, em agosto/04 (Tab. 5.1, 5.2).

A princípio, é fundamental considerar um “equilíbrio microclimático” existente dentro do estande, já que esse possui cerca de 1800 ha, compreendidos sob as mesmas condições de temperatura, aproximada disponibilidade hídrica e estrutura de rizosfera, a qual é composta basicamente por um emaranhado de raízes fasciculadas e estolões vegetativos. Esta composição torna o substrato basicamente orgânico (~30%) com alta disponibilidade de fósforo (~30mg/Kg),

formando um imenso tapete flutuante, sobre o qual o estande se insere e realiza a ciclagem de nutrientes, retro-alimentando a sua estrutura de sustentação através da constante emissão de estolões decorrentes da propagação vegetativa. Mecanismos reprodutivos, tais como, produção de rizoma, produção caulinar caule e raízes adventícias de indivíduos florescentes são os principais responsáveis pelas rápidas taxas de expansão de estandes de plantas aquáticas emergentes (FOX & HALLER, 1993).

Retomando as características do estande de *Z. bonariensis*, a população estabelecida no entorno, onde não há a mesma estrutura física disponível, se encontra mais exposta às variações ambientais, tais como luminosidade e acesso de ventos. A associação destes fatores pode levar esta população a apresentar algumas variações na eficiência fotossintética, comprovando assim o efeito de borda sobre esta população.

Corroborando com essa idéia, podemos assumir que eficiência fotossintética de *Z. bonariensis* tende a ser maior na bordas do estande, onde não há efeito de sombreamento, o qual foi verificado ser de aproximadamente 72% dentro do estande. Considerando o valor de radiação PAR média incidente registrado no verão entre 13 e 14 h, equivalente $2035 \text{ PAR m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, sendo que a intensidade da radiação PAR máxima do sol é em torno de $2250 \mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, a radiação que chega aos níveis inferiores é bastante atenuada, não ultrapassando $1000 \mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

Esta informação reforça a associação entre o fator luminosidade e a sutil variação temporal do período reprodutivo da população existente na borda do estande, reforçado pelo fato da espécie realizar fotossíntese através da rota C4 β -carboxilase, que se caracteriza por maximizar o aproveitamento da radiação solar (WETZEL & HOUGH, 1973).

Entretanto, a biomassa clorofilada, como foi observada ao longo do ano, nos quadros A, B e C, não chegou a atingir valores iguais aos registrados na população dentro do estande através do método de colheita, tais como 3022

gPSm⁻² de biomassa clorofilada, registrado em março/04. Uma das explicações plausíveis seria a falta de recursos relativos a composição nutricional do sedimento na borda, que se diferenciou da composição do estande, apresentando valores menores tanto para carbono orgânico (0,9 a 3%), fósforo disponível (3,6 a 18mg/kg), além da estiagem que ocasionou a queda no nível da água expondo o sedimento precocemente nesta área. O valor de 3022 gPSm⁻² registrado apenas em março de 2004, retrata a produção quando as plantas ainda não se encontravam sob estresse hídrico e reflete também o resultado de um período de produção anterior ao início do monitoramento (2003), o qual não é representativo da produção para o ano de 2004.

Quanto aos valores de produção primária apresentados pelos quadros A, B e C, é importante destacar, que o alto valor de produção clorofilada no mês de janeiro/04 no quadro C, exprime, na realidade, os incrementos de biomassa que vinham sendo obtidos por indivíduos já presentes dentro quadro quando este foi instalado. Partindo do pressuposto que estes indivíduos que emergiram anteriormente ao início do experimento, tiveram parte do seu desenvolvimento em solo inundado por lâmina d'água (≈50cm), como foi registrado antes do início do monitoramento em dezembro de 2003, permite-se inferir que o maior valor de produção para este quadro, reflete o incremento ocorrido sob condições mais favoráveis de disponibilidade hídrica. Isto sugere que as taxas de produção primária sejam maiores durante os meses de verão, uma vez que as médias de temperatura e radiação fotossinteticamente ativa se intensificam. Porém, naturalmente, sem que haja a ocorrência de estresse hídrico. Esta idéia é reforçada pelas altas taxas de renovação foliar em gramíneas no verão, servindo como estratégia competitiva e auxiliando na manutenção dos estandes monoespecíficos (NIEVA, 1996).

Apesar das variações ambientais, como variação de intensidade luminosa, hídrica e temperatura que acarretam em alterações da cadeia fotossintética e fotorrespiratória (WETZEL & HOUGH, 1973), ocorridas durante o ano, a eficiência metabólica de *Z. bonariensis* expressa em produção de biomassa clorofilada e

senescente foi bastante alta, deflagrando-se medidas compensatórias por parte dos indivíduos de *Z. bonariensis* para estas variáveis ambientais. O resultado do crescimento contínuo e sustentação da fotossíntese sob condições adversas, combinado com as variações nas taxas entre o total de biomassa e densidade de indivíduos, expressou valores de produção primária típicos de plantas emergentes para estes tipos de ambiente (WESTLAKE, 1963; LIKENS, 1975; WETZEL, 1983; DICKERMAN & WETZEL, 1985).

6.4. Valor referencial para Produção Primária Aérea Anual *Z. bonariensis*

Assumiu-se como valor padrão de PPAA para o ano de 2004 a média obtida entre os três quadros experimentais, A, B e C, (2870) gPSm⁻². A escolha deste valor se deu pelo fato de o mesmo caracterizar a média dos resultados de PPAA obtidos a partir da avaliação de incrementos em biomassa clorofilada, Método de Milner & Hugues baseado nos dados não destrutivos. Esta análise detalhada somente se mostrou possível em função da etiquetagem e monitoramento mensal de todas as folhas da cada indivíduo, capaz de permitir detectar de modo mais acurado as alterações na biomassa desta espécie.

6.5. Valores comparativos de produção primária e eficiência dos métodos para estimativa de PPAA

Os primeiros levantamentos de produção primária através da Curva de Allen foram feitos por MATHWES & WESTLAKE (1969) para *Prunus pérsica*, *Gliceria máxima* e *Coniza canadensis*, sendo estes estudos desenvolvidos em estufas, num campo experimental e numa população natural. Estes autores obtiveram para estas espécies as seguintes produções anuais, respectivamente: 1775, 293 e 813 gPSm⁻²ano⁻¹.

HOWE & WETZEL (1999) encontraram valores altos de PPAA *Juncus effusus*, os quais variaram entre 2865 a 10298 gPSm⁻²ano⁻¹. Todavia, esta espécie, apesar de ser muito menor em relação a *Z. bonariensis*, apresenta uma

densidade muito superior de colmos por m², como relatado anteriormente (ver item 6.1).

A produção anual da espécie *Typha latifolia*, constatada por DICKERMAN *et al.* (1986) utilizando método da Soma dos Máximos e Biomassa foi estimada entre 747 e 1318 gPSm⁻²ano⁻¹.

SANTOS & ESTEVES (2002) calcularam a produção primária anual de *Eleocharis interstincta* em 10,5 a 70 gPSm⁻²ano⁻¹ utilizando o método da Soma dos Máximos de Biomassa.

A espécie *Scirpus californicus*, outra macrófita emergente encontrada no SHT, formando também imensos estandes de vegetação emergente densa, teve sua produção estimada pelo método do Pico Anual de Biomassa em 439 a 11587 gPSm⁻² ano⁻¹ em Tramandaí, RS (ARAÚJO DE OLIVEIRA *et al.*, 1994); também estimada em 805 a 1037 gPSm⁻² ano⁻¹ na Lagoa Caconde, Osório, RS (HAAS, 1996); e por último em 2290 gPSm⁻² ano⁻¹ pelo método de Smalley, Itapuã, RS (PEIXOTO, 2003).

Por fim, vale comparar, fundamentalmente, a estimativa padrão de PPAA com outro levantamento de produção realizado para a mesma espécie: PEIXOTO (2003), baseando-se em colheitas periódicas estimou a produção primária de *Z. bonariensis* no Parque estadual de Itapuã, RS. Da mesma maneira, como neste estudo, este autor se utilizou do método de Smalley, Milner & Hughes (também denominado como IBP) e Valiela *et al.* (1975). Com estes métodos estimou a produção primária anual em: 1633 gPSm⁻² ano⁻¹, 597,9 gPSm⁻² ano⁻¹, 1635 gPSm⁻² ano⁻¹, respectivamente. Estes valores, a princípio, coincidem aproximadamente com os resultados encontrados para o SHT, 583,3 gPSm⁻² ano⁻¹ com o método de Milner & Hughes e 1477 gPSm⁻² ano⁻¹ com o método de Valiela *et al.*, com exceção do método de Smalley, que estimou a produção em 1083 gPSm⁻² ano⁻¹

Comparando estes dados de produção primária com os dados não-destrutivos presentes neste trabalho, verifica-se que os valores obtidos com os métodos de cunho destrutivo indicam sub-estimativas da produção de *Z. bonariensis*. Principalmente, quando analisados os valores obtidos pelo método de Milner & Hughes baseado nos dados destrutivos, que por refletir apenas as variações em biomassa clorofilada, demonstrou valores muito aproximados em ambos estudos. MILNER & HUGHES (1968) sugerem que seu método subestima a produção, pois não considera a morte de tecido vivo entre colheitas. Ademais, como foram verificados apenas baixos incrementos em biomassa clorofilada de *Z. bonariensis* no Banhado do Taim com este método baseado nos dados destrutivos, evidencia-se uma manutenção relativa anual destes índices, uma vez que foram registrados, durante todo o ano de 2004, valores superiores a 1100 gPSm⁻² de biomassa clorofilada de *Z. bonariensis*.

A análise dos métodos de cunho destrutivo utilizados neste estudo, quando aplicados a uma população com crescimento contínuo como *Z. bonariensis*, que não apresenta épocas distintas de emergência e mortalidade coletiva, demonstrou ineficiência amostral para o cálculo de PPAA, limitando-se apenas a registrar variações na biomassa ao longo do período de monitoramento. Portanto, estes métodos se mostram úteis somente quando aplicados à áreas onde não há perdas por carregamento de material morto e onde os dados de toda uma estação de crescimento podem ser obtidos (LINTHURST & REIMOLD, 1978).

Já para climas temperados, para os quais estes métodos de estimativas foram desenvolvidos inicialmente, onde há ocorrência de mortalidade acentuada das populações de macrófitas aquáticas emergentes em função da sazonalidade, caracterizada por invernos rigorosos e estações de crescimento bem definidas, podem ser realizados estudos mais precisos de PPAA através de técnicas amostrais destrutivas.

DICKERMAN *et al.* (1986) estudando a eficiência e precisão de métodos de estimativa, tanto destrutivos quanto não destrutivos, avaliaram a PPAA da espécie *Typha latifolia*. Para seu estudo, foi assumido que o resultado de produção obtido

pelo método da Soma dos Máximos de Biomassa, desenvolvido durante o estudo, seria o ideal para a comparar a eficiência dos outros métodos. Calculando a PPAA através da Curva de Allen, DICKERMAN *et al.* (*op cit*) estimaram a produção de *Typha latifolia* com variadas frequências amostrais e os valores com este método foram os que mais se aproximaram das estimativas obtidas pelo Método da Soma dos Máximos de Biomassa, subestimando a produção em apenas 8 a 10%.

Contudo, sob a mesma perspectiva, os resultados obtidos com os mesmos métodos para *Z. bonariensis*, não foram tão próximos, 1887 gPSm⁻²ano⁻¹ com a Curva de Allen e 2238 gPSm⁻²ano⁻¹ com a Soma dos Máximos de Biomassa, revelando também uma subestimativa por parte da Curva de Allen de 15%. Ambos métodos representaram subestimativas em relação a PPAA padrão média deste estudo, 2870 gPSm⁻²ano, em 34,25 e 22,1% para Curva de Allen e Soma dos Máximos de Biomassa, respectivamente.

O método de Soma de Incrementos, assim como já denotado aproximadamente por WETZEL e PICKARD (1996) apresentou um resultado subestimado em 29,6%. O valor de PPAA encontrado com este método foi bastante próximo a produção obtida pelo método do Pico Anual de Biomassa, 2062 gPSm⁻²ano⁻¹, baseando-se apenas na soma do maior valor de biomassa total de cada coorte ao longo do ano.

Quanto à aplicação do método do Pico Anual de Biomassa a dados de colheita, não se pode definir que tenha realmente superestimado a produção. Visto que o valor obtido com este método (3022 gPSm⁻²ano⁻¹) compreende a variabilidade existente de biomassa por m², também registrada pela avaliação não destrutiva no quadro experimental B (3599 gPSm⁻²ano⁻¹). Este método é, portanto, bastante confiável para a estimativa de produção, se tratando de espécies com crescimento contínuo ao longo do ano. Porém, para o uso de coortes, este método resultou numa estimativa inferior, assim como a maioria dos demais baseados no estudo de coorte. Para espécies de clima de temperado, com estações de crescimentos bem definidos, este método mesmo método pode levar a

subestimativas de produção. DICKERMAN *et al.* (1986) avaliou que este método, assim como o de Milner & Hughes, quando utilizando dados de colheita, subestimaram a produção em torno de 50%. A subestimativa foi atribuída a falta de correções destes métodos para as produções de tecido senescente.

Em relação à versão modificada do Pico de Biomassa Anual, não se pode concluir do mesmo modo, pois apresentou um valor aproximado ao obtido pela Curva de Allen, totalizando 1881 gPSm⁻²ano, o que subestima a produção da mesma forma. Entretanto, vale ressaltar, que este método chegou a esse resultado através de meios completamente diferentes, fazendo uma correção única para senescência de tecidos ao longo do ano através da subtração do menor valor de biomassa total anual do Pico de Biomassa Anual registrado. Desta forma, os valores de PPAA observados com este método devem ser considerados pouco precisos para avaliação de PPAA. Além disso, o método não considera mortalidade, desaparecimento de material morto, ou crescimento após os picos entre colheitas, subestimando a primária aérea anual (LINTHURST & REIMOLD, 1978).

Os métodos de Smalley e de Valiela *et al.*, ambos por considerarem alterações no tecido senescente tiveram resultados próximos (Tab. 5.15). Sendo que o método de Valiela *et al.*, é baseado principalmente nos valores de senescência, utilizando os valores de biomassa clorofilada somente quando a produção de tecido senescente é negativa ou quando a produção clorofilada é negativa e a produção senescente positiva. Todavia, ambos se mostraram inexpressivos para avaliar a produção desta espécie de macrófita emergente, subestimando a produção em mais de 40%.

Todos os métodos que se utilizaram do estudo de coortes apresentaram valores de PPAA relativamente próximos, variando de 1887 gPSm⁻²ano e 2238 gPSm⁻²ano. Apesar destes resultados consistirem em subestimativas da produção real, estes métodos proporcionaram uma avaliação da PPAA mais concisa do que a revelada pelos métodos de cunho destrutivo.

Dentre os métodos baseados no estudo de coortes, o método da Soma dos Máximos e Biomassa, como já anteriormente constatado por DICKERMAN *et al.* (1986), e empregado por HOWE e WETZEL (1999) e SANTOS & ESTEVES (2002) se mostrou o mais adequado para calcular a PPAA, embora o mesmo também tenha apresentado um resultado subestimado.

Em muitos estudos envolvendo a variação temporal de características biométricas de macrófitas, a relação altura x peso dos caules é quase sempre negligenciada, pois a relação, na maioria dos estudos, é obtida apenas com uma amostragem ou com um longo intervalo entre amostragens que leva a uma estimativa não precisa da biomassa (SANTOS & ESTEVES, 2002).

Conseqüentemente, somente estudos que empregam freqüentes e detalhadas observações podem revelar relações plausíveis entre dinâmica populacional e produção primária (BENARD & MCDONALD, 1974; TOMLINSON, 1974; BERNARD, 1975; BERNARD & SOLSY, 1977).

Assim, a avaliação da produção pelo método de Milner & Hughes, através dos incrementos registrados para os quadros, A, B e C, sem distinção de coortes e categorias, baseado na soma das variações de biomassa clorofilada de cada indivíduo se mostrou o mais preciso e adequado para estimativa de PPAA. Como já ressaltado anteriormente, esta avaliação, apesar de muito trabalhosa, proporcionou determinações específicas das alterações na biomassa de cada folha, diferentemente dos outros métodos utilizados para avaliação de PPAA neste estudo.

6.6. Estudo de coortes

A avaliação da PPAA a partir do estudo de coortes tais como Curva de Allen, inicialmente aplicada ao estudo de coortes de peixes (ALLEN, 1951), Método da Soma dos Incrementos e Método do Crescimento Instantâneo, primeiramente utilizados para estimativa de produção de invertebrados bentônicos (BENKE 1979, 1984; WATERS & CRAWFORD, 1973; HAMILTON 1969; HYNES

& COLEMAN, 1969), sendo todos posteriormente modificados e aplicados ao estudo de macrófitas aquáticas, compilam uma série de variáveis.

Estas variáveis necessárias para estimativa de PPAA, se não analisadas corretamente, podem acarretar em sérias variações do resultado final. Portanto quando de posse de um tamanho banco de dados, é necessário paciência e cautela. Por exemplo, para calcular a PPAA através dos métodos da Curva de Allen, método da Soma de Incrementos e Método do Crescimento Instantâneo foi necessário organizar e analisar os dados de uma forma congruente para estes métodos. Para esses cálculos foram utilizadas basicamente as mesmas variáveis pertencentes aos indivíduos componentes de cada coorte, tais como, densidade, valor de biomassa de cada indivíduo, sua respectiva taxa de crescimento relativo (RGR), valores médios de biomassa total e biomassa média da coorte.

Para o método da Curva de Allen e para o método da Soma dos Máximos de Biomassa, o valor da biomassa de cada indivíduo deve ser computado até o mesmo atingir o máximo de sua biomassa. O descarte dos indivíduos em virtude de já terem alcançado seu valor máximo de biomassa, resulta na variação da densidade da coorte, a qual é necessária para a estimativa de produção, ou seja, quanto maior o tempo de vida do indivíduo, maior a produção, de acordo com o incremento de biomassa. Além disso, ambos métodos, por desprezar o valor médio de biomassa da coorte após atingirem o máximo de biomassa, descartando os indivíduos ainda vivos, só que em declínio de biomassa, desprezam fundamentalmente os fortuitos incrementos posteriores que ainda ocorrem até o momento real de sua morte.

Portanto, a principal diferença entre Curva de Allen e o Método da Soma de Incrementos está na manipulação dos dados em relação à densidade. Já que os dois métodos avaliam o incremento na biomassa média da coorte sobre intervalo de tempo.

MATHEWS & WESTLAKE (1969) avaliaram que há uma tendência do número de indivíduos mortos serem menores do que os sobreviventes. Desta

maneira, o método da Curva de Allen assume o mesmo valor para ambos, uma vez que estes são descartados. Enquanto, na realidade, comparando o biomassa média destes indivíduos antes da morte com os sobreviventes, estes autores verificaram que o valor verdadeiro era apenas 60% do valor assumido para a espécie *Glyceria maxima*.

DICKERMAN *et al.* (*op cit.*) ressalta que a Curva de Allen funciona muito bem para estimativas de PPAA em populações de macrófitas aquáticas emergentes nas quais mudanças distintas na biomassa das coortes podem ser observadas. Os resultados encontrados com a Curva de Allen foram menores em todos as coortes quando comparados com os outros dois métodos baseados no aumento individual de biomassa: Método da Soma dos Incrementos e Método do Crescimento Instantâneo. Isto Corrobora com os resultados encontrados através dos mesmos métodos para *Typha latifolia* e *Carex rostrata* por WETZEL & PICKARD (1986).

Para WETZEL & PICKARD (*op cit.*), o método da Soma dos incrementos e o método do Crescimento Instantâneo, chegaram a resultados mais próximos com a espécie *C. rostrata* do que os observados para *Z. bonariensis*. Porém, vale ressaltar que a análise de dados destes autores para estas espécies foi realizada a partir de uma freqüência amostral semanal, ao passo que os dados apresentados neste trabalho foram coletados mensalmente. Portanto, é natural concluir que os métodos utilizados podem ser influenciados pela freqüência amostral, assim como de acordo com o fenótipo e metabolismo da espécie. Isto sugere uma certa restrição ao uso generalizado dos métodos, uma vez evidenciada a discrepância de resultados entre diferentes espécies, ainda que todas dentro da mesma categoria (emergentes).

A mortalidade dos indivíduos dentro da mesma coorte é outro fator que influencia a estimativa final através destes métodos, aliada às variações nas taxas de crescimentos (RGRs) e valor médio de biomassa dos indivíduos. Quando há ocorrência concomitante de taxas de crescimento crescentes ao longo dos intervalos amostrais e mortalidade acentuada, os valores estimados pelo método

da Soma dos Incrementos tende a ser menor do que os estimados pelo método do Crescimento Instantâneo.

As divergências nas estimativas utilizando o método do Crescimento Instantâneo em relação aos métodos da Curva de Allen e Soma de Incrementos, cujas tendências foram similares, conferindo valores relativamente mais aproximados, deve-se ao uso da variável biomassa total da coorte ao invés dos valores médios de biomassa e a taxa de crescimento relativo ser estimada justamente em função dos valores médios de biomassa da coorte.

6.7. Produção Clorofilada x Produção Senescente

A interpretação dos dados de produção de biomassa clorofilada e senescente supostamente leva a crer que deveriam ser somadas estas produções para se estimar a produção primária. Porém esta questão não é tão simples, pois levando em consideração a produção senescente, estaria-se, na maior parte do tempo, contabilizando novamente o material clorofilado já antes mensurado, porém agora senescente.

Seguindo este raciocínio, caso fosse considerada a produção senescente, estaria se superestimando a produção. Contudo, cabe salientar que há uma parcela da produção que realmente não é contabilizada e é perdida entre amostragens, seja pela secreção de matéria orgânica dissolvida, pela lixiviação de nutrientes e compostos orgânicos decorrente da senescência ou por herbivoria. Todavia, é muito difícil determinar qual a porcentagem da produção de tecido senescente que deveria ser acrescentada à produção clorofilada a fim de obter a produção total. Sendo assim, para evitar a superestimação, é desejável que se contabilize apenas a produção de tecido clorofilado, como regra, para este tipo de análise, quando houver o acompanhamento total da produção primária. Ou seja, quando cada incremento possa ser estimado precisamente, da forma como foi realizado neste experimento, registrando as variáveis foliares de todas as folhas de cada do indivíduo mensalmente. Somente através deste empreendimento foi possível analisar comparativamente todos os métodos de estimativa de PPAA aqui

descritos. Geralmente, outros estudos, em que também há o acompanhamento de coortes, são registrados apenas o número de indivíduos e número de folhas presentes (DICKERMAN, 1985; DICKERMAN *et al.* 1986), o que acaba exigindo uma série de correções em função de variáveis como taxas de *turnover* das plantas, a qual representa a taxa de renovação foliar obtida a partir da divisão da produção total de folhas dos indivíduos pelo número médio de folhas individual (DICKERMAN *op cit*). Para este estudo a produção foi calculada pela soma dos pesos de cada folha e suas variações, sendo que as mesmas constituem o indivíduo por inteiro.

Quanto aos métodos destrutivos, estes se mostraram relativamente restritos a ambientes com sazonalidade acentuada, onde haja épocas de crescimento distintos (*Spring Season*), diferentemente do ecossistema do Taim, onde a emergência de indivíduos é contínua durante todo o ano, independente da estação. No entanto, sob certa perspectiva, a técnica destrutiva poderia ser empregada onde há emergência contínua, desde que fosse efetuado o corte raso da vegetação onde seriam estabelecidos os blocos de colheita. Isto permitiria acompanhar todos os incrementos graduais em biomassa, uma vez que a população na área do experimento estaria partindo do zero e todo incremento em biomassa representaria a produção. Porém, realizar o corte raso na vegetação pode ser interpretado como uma alteração do ambiente natural, que possivelmente propiciaria um crescimento alterado em função da maior luminosidade (HOWE & WETZEL *op cit.*) e da própria ação destrutiva, a qual possivelmente estimularia o restabelecimento da população, afetando a estimativa real de produção primária.

7. CONCLUSÕES E RECOMENDAÇÕES

7.1. Conclusões

- Os valores de biomassa por metro quadrado evidenciaram a manutenção relativa da vegetação ao longo o ano, reforçando seu caráter perene (Fig. 5.34). Principalmente para as populações que já tenham atingido certo equilíbrio sucessional.
- Há efeito de borda pronunciado nos estandes de *Z. bonariensis*, expresso através da altura inferior e densidade dos indivíduos presentes na borda e dos ritmos metabólicos sutilmente diferenciados dos mesmos representados pelo processo de maturação sexual mais acelerado.
- Em função da altura dos indivíduos de *Z. bonariensis* e sua densidade, há uma elevada redução da radiação fotossinteticamente ativa nas camadas inferiores dos estandes.
- Houve influência da sazonalidade sobre as taxas de produção primária, quando durante os três meses de inverno, as mesmas foram reduzidas em função da queda das médias de temperatura, contabilizando apenas 13,8% da produção anual durante este período. Por outro lado, a taxa de produção primária *Z. bonariensis* se mostrou mais elevada durante o início da primavera em função do período reprodutivo.
- A redução da produção no inverno corrobora com a teoria de que a redução da exportação de matéria orgânica do Banhado do Taim, que se dá durante o mesmo período, seja em consequência da queda da taxa produção primária.

- Os dados apontam para a existência de uma relação entre o mês de emergência dos indivíduos e sua longevidade, assim como com o período reprodutivo da espécie.
- A composição química do tecido vegetal de *Z. bonariensis* apresentou maior concentração de nutrientes N, P, e Mg durante o período reprodutivo em função do investimento energético em estruturas reprodutivas por unidade de biomassa, a partir da provável realocação de recursos oriundos da biomassa abaixo do solo.
- Os altos níveis de produção primária desta espécie, associada à manutenção da biomassa vegetal ao longo do ano pode disponibilizar cargas elevadas de matéria orgânica particulada e dissolvida para o sistema após a rápida degradação do material polimérico celular.
- A avaliação da produção de biomassa senescente serviu essencialmente como subsídio para determinação de taxas de mortalidade e senescência, visando averiguar variáveis ambientais, bióticas ou metabólicas responsáveis por estes eventos. Portanto, a avaliação da produção primária a partir de técnicas não-destrutivas pode considerar apenas as variações em tecido clorofilado.
- Quase todos os métodos de estimativa de cunho destrutivo (colheitas) resultaram nos valores mais subestimados de produção primária aérea anual, indicando a ineficiência dos mesmos diante de uma população com crescimento contínuo típica de ecossistemas tropicais. Sua aplicação estaria restrita a retratar variações mensais de biomassa sob dadas circunstâncias. Portanto, quando baseado em técnicas amostrais de colheita em climas tropicais, é recomendável que se o aplique o Método de Pico Anual de Biomassa, já que este constatará o maior valor de biomassa

ao longo do ano, retratando de forma simples a capacidade de assimilação de biomassa por unidade de área.

- Os métodos não destrutivos para estimativa de PPAA utilizando dados das coortes revelaram valores subestimados. No entanto, o emprego destes métodos se mostrou bastante eficiente para observar o ciclo de vida/dinâmica populacional de *Z. bonariensis* e conseqüentemente apropriado para outras espécies de macrófitas aquáticas emergentes.
- A aplicação do estudo de coortes é possível em populações com crescimento contínuo, desde que sejam feitas as devidas adaptações para o recrutamento das coortes. Neste caso, devem ser levados em consideração características no fenótipo da espécie, assim como no metabolismo da espécie estudada.
- O acompanhamento não destrutivo de indivíduos demanda um enorme trabalho em campo. Sendo gradativamente maior a cada amostragem devido ao recrutamento de novos indivíduos, marcação de novas folhas, assim como mensuração dos indivíduos antigos. Porém, proporciona um amplo banco de dados capaz de estabelecer comparações entre métodos de estimativas e suas eficiências.
- A estimativa de PPAA pelo método de Milner & Hughes, obtida a partir dos quadros experimentais (A, B e C), através do acompanhamento detalhado das alterações sofridas pelos indivíduos presentes em campo revelou estimativas mais precisas de produção e portanto pode ser definida como a mais apropriada entre os métodos utilizados.
- A espécie *Z. bonariensis* apresenta dominância no Sistema Hidrológico do Taim com alto sucesso competitivo, reproduzindo-se tanto vegetativa quanto sexuadamente. Utilizando-se das condições redutoras do ambiente,

que possibilitam o acúmulo de seus tecidos lignificados, a espécie cria um suporte físico que proporciona a manutenção e expansão continuada de seus estandes dentro deste ecossistema.

- O grande, porém lento metabolismo dos detritos de *Z. bonariensis* fornece ao ecossistema um “equilíbrio” próprio, que energeticamente amortece as flutuações efêmeras, voláteis no metabolismo de níveis tróficos superiores. Propiciando assim, através da interface água-terra-ar, estabilidade ao sistema em virtude das descargas orgânicas provenientes da sua produção primária.

➤ 7.2. Recomendações

- Recomenda-se para o estudo de coortes que o acompanhamento e recrutamento se estenda por no mínimo dois anos, visando obter dados palpáveis para determinação do ciclo de vida da espécie estudada a partir de informações completas de todas as coortes até sua senescência. Assim, seria possível estimar, com mais precisão, a longevidade e o mês de emergência de indivíduos em relação à variáveis ambientais.
- É fundamental a realização de mais estudos sobre ecologia e dinâmica de outras espécies de macrófitas aquáticas emergentes em climas tropicais a fim de ampliar o banco de dados e possibilitar comparações de traços ecológicos destes ambientes e suas relações com comunidades macrófitas, uma vez que estas são determinantes para a manutenção tanto dos ciclos biogeoquímicos quanto para diversidade florística e faunística.
- Estudos de inter-relações entre comunidades macrofíticas e epifíticas também seriam interessantes no sentido de avaliar a utilização dos

compostos secretados por macrófitas e sintetizados pela microflora fotossintetizante e heterotrófica.

- Informações sobre fontes de nutrientes em ecossistemas aquáticos e composição química de populações de macrófitas aquáticas emergentes seriam bastante úteis para o entendimento dos processos biogeoquímicos, estabelecendo equações baseadas na biomassa vegetal destas plantas e os nutrientes contidos em seu tecido vegetal.

- Mais estudos associados à liberação de matéria orgânica tanto a partir da decomposição quanto do processo de secreção e sua dispersão em ecossistemas aquáticos tropicais e variações em função da hidrologia do corpo hídrico estudado, bem como variações climáticas.

8.REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALLEN, K.R. The Horowiki Stream: a study of a trout population. Fisheries Bulletin of Wellington, New Zealand 10:1-238. 1951.
- ALLEN, H.L. Primary productivity, chemorganotrophy, and nutritional interactions of epiphytic algae and bacteria on macrophytes in the littoral of a lake. Ecol. Monogr. 41: 97-127. 1971
- ALMEIDA, L.E.S.B. Estudo do Clima de Ventos e sua Influência na Dinâmica e Morfologia Local. In: Sistema Hidrológico do Taim Site 7 – Relatório PELD/CNPq Outubro 2001/ Setembro 2002. Instituto de Pesquisas Hidráulicas, Porto Alegre, 35-50p. 2002.
- ARAUJO DE OLIVEIRA, M.E., VERDADE, M.A.L & CARVALHO, B.A. Effects of salinity and sediment features on two emergent macrophytes in a coastal environment of Southern Brazil. International Journal of Ecology and Environmental Sciences. 20: 73-82.1994.
- ARECHA VALETA, J. Las gramíneas uruguayas. Montevideo: Oriental, 1984. 552p.
- BARBIERI, R., ESTEVES, F.A. & REID, J.W. Contribution of two aquatic macrophytes to the nutrient budget of Lobo Reservoir. São Paulo, Brazil. Verh. Int. Verein. Limnol., 22: 1631-1635. 1984.
- BARKER, J. R., BAUMGARDNER, G. A., TURNER, D. P., LEE, J. J. Carbon dynamics of the conservation and wetland reserve programs. Journal of Soil and Water Conservation, 51 (4): 340-346. 1996.
- BARKO, J.W. & SMART, R.M. Effects of organic matter additions to sediment on the growth of aquatic plants. J. Ecol., 71: 161-175. 1983.
- BARKO, J.W. & SMART, R.M. Sediment-related mechanisms of growth limitation in submersed macrophytes. Ecology, 67: 1328-1340. 1986.

- BARTLETT, R. J. & JAMES, B. R. Redox chemistry of soils. *Advances in Agronomy*, v. 50, p. 151 - 209. 1993.
- BEDISCH, J.W. Cattail moisture requirements and their significance to marsh management. *American Midland Naturalist*, 78: 288-300. 1967.
- BENKE, A. C. A modification of the Hynes method for estimating secondary production with particular significance for multivoline populations *Limnol. Oceanogr.*, 24: 168-171. 1979.
- BENKE, A. C. Secondary production of aquatic insects. In: V.H. Resh and D.M. Rosenberg (Editors), *The Ecology of Aquatic insects*. Praeger, Nova Iorque, 289-322. 1984.
- BENNER, R.; MORAN, M.A. & HODSON, R.E. Effects of pH and plant source on lignocelulose biodegradation rates in two wetland ecosystems, Okefenokee swamp and Georgia salt marsh. *Limnol. Oceanogr.*, 30(3): 489-499. 1985.
- BERNARD, J. M. Seasonal changes in standing crop and primary production in a sedge wetland and an adjacent dry old-field in central Minnesota. *Ecology*, 55: 350-359. 1974.
- BERNARD, J.M. The life history of shoots of *Carex lacustris*. *Canadian Journal of Botany*, 53: 256-260. 1975.
- BERNARD, J.M. & SOLSKY, nutrient cycling in *Carex lacustris* wetland. *Canadian Journal of Botany*, 55: 117-123. 1977.
- BENARD, J.M, & MCDONALD, J.G. Primary production and life history of *Carex lacustris*. *Canadian Journal of Botany*, 52: 117-123. 1974.
- BICUDO, C. E. M. & BICUDO, D.C. (Org.). *Amostragem em Limnologia*. São Carlos: RiMa.2004. 351p.

- BINI, L. M. Influência do pulso de inundação nos valores de fitomassa de três espécies de macrófitas aquáticas na planície de inundação do alto rio Paraná. *Arq. Biol. Tecnol.*, v. 39, n. 3, p. 715- 721. 1996.
- BJORKMAN, O. Comparative photosynthetic CO₂ exchange in higher plants. In: M.D. HATCH, C.B. OSMOND, R.D. Slatyer (Ed) *Photosynthesis and Photorespiration*. 18-32, Nova Iorque, J. WILLEY. 1971.
- BOON, J.J.; WETZEL, R.G. & GODSHALK, G.L. Pyrolysis mass spectrometry of some *Scirpus* species and their decomposition products. *Limnol. Oceanogr.*, 27: 839-848. 1982.
- BOYD, C.E. Production, mineral accumulation and pigment concentrations in *Typha latifolia* and *Scirpus americanus*. *Ecology*, 51(2): 285-290. 1969.
- BOYD, C.E. & GOODYEAR, C.P. Nutritive quality of food in ecological systems. *Arch. Hydrobiol.*, 69 (2) : 256-270. 1971.
- BOYD, E. C. & HESS, L.W. Factors influencing shoot and mineral nutrient levels in *Typha latifolia*. *Ecology*, 51: 296-300. 1969.
- BRASIL. Ministério da Agricultura. Departamento nacional de Pesquisa Agropecuária. Divisão de Pesquisa Pedológica. Levantamento de reconhecimento dos solos do Estado do Rio Grande do Sul. Recife. 1972. 431p. (Boletim Técnico, 30).
- BRINSON, M.M.; LUGO, A.E.. & BROWN, S. Primary productivity, decomposition and consumer activity in freshwater. *Ann. Ver. Ecol. Syst.*, 12:123-161. 1981.
- BRIX, H. Do Macrophytes play a role in constructed treatment wetlands? In: *Water Science Technology*. Oxford: Elsevier Vol. 35 n.5, 1997. p. 71- 78.
- BROWN, S.L. A comparison of the structure, primary productivity, and transpiration of cypress ecosystems in Florida. *Ecol. Monogr.*, 51: 403-427. 1981.

- CHAMBERS, P.A., PREPAS, E.E., HAMILTON, H.R. & BOTHWELL. Current velocity and its effect on aquatic macrophytes in flowing waters. *Ecol. Manage.*, 2: 143-156. 1991.
- CARPENTER, S.R. Estimating net shoot production by hierarchical cohort method of herbaceous plants subject to high mortality. *Am. Midl. Nat.*, 104: 163-175. 1980.
- COOK, R.E. Clonal plant populations. *American Scientist*, 71: 244-253. 1983.
- CRAFT, C.B. & CASEY, W.P. Sediment and nutrient accumulation in floodplain and depressional freshwater wetlands of Georgia. *Wetlands*, 20(2) 323- 332. 2000.
- CUMMINS, K.W., KLUG J.J. WETZEL, R.G. PETERSEN, R.C., SUBERKROPP, K.F., MANNY, B.A., WUYCHECK, J.C. & HOWARD, F.O. Organic enrichment with leaf leachate in experimental lotic ecosystems, *BioScience*, 22: 719-722. 1972
- DAÍ, T. & WIEGART, R. G. Ramet population dynamics and net aerial primary productivity of *Spartina alterniflora*. *Ecology*, 77: 276-288. 1996.
- DICKERMAN, J. A. & WETZEL, R.G. Clonal Growth in *Typha latifolia* Population dynamics and demography of the ramets. *J. Ecology*, 73: 535-552. 1985.
- DICKERMAN, J. A. & STEWART, A .J. & WETZEL, R.G. Estimates of net annual aboveground production sensitivity to sampling frequency. *Ecology*, 67(3): 650-659.1986.
- DOLAN, T.J.; DRAKE, B.G.; LEADLEY, W. A. & Hermann, A. Phosphorous dynamics of a Florida freshwater marsh receiving treated wastewater. *J. Appl. Ecol.*, 18: 205-219. 1981.
- ELWOOD, J.W., NEWBALD, J.D., TRIMBLE, A.F., STARK, R.W. The limiting role of phosphorous in a woodland stream ecosystem: effects of phosphorous

- enrichment on leaf decomposition and primary producers. *Ecology* 62, 146-158. 1981.
- ESTEVEZ, F.A. Fundamentos de Limnologia. 2ªed. -Rio de Janeiro: Interciência/FINEP, Rio de Janeiro, 1998. 602p.
- EWEL, K.C. Effects of fire and wastewater on understorey vegetation in cypress domes. In: K.C Ewel and H.T. Odum (eds.), *Cypress Swamps*. University Presses of Florida, Gainesville, 1984.119-126p.
- FEIJOÓ, C. S. Factors influencing biomass and nutrient content of the submersed macrophyte *Egeria densa* Planch. in a pampasic stream. *Hydrobiologia*, v. 341, p. 21 - 26.1996.
- FENESSY, M.S., CRONK, J.K. & MITSCH, W.J. Macrophyte productivity and community development in created freshwater wetlands under experimental hydrological conditions. *Ecological Engineering* 3: 469-484. 1994.
- FINDLAY, S., CARLOUGH, L., CROCKER, M.T., GIL, H.K. MEYER, J.L. & SMITH, P.J. Bacterial Growth on macrophyte leachate and fate of bacterial production. *Limnol. Oceanogr.*, 89: 147-153. 1986.
- FERREIRA, T.F; MOTTA MARQUES, D.M.L & VILANUEVA, A. O Hidroperíodo de Banhado e a Carga de Matéria Orgânica Dissolvida de *Scirpus Californicus* (C.A.May) Steud. Anais do Congresso Brasileiro de Limnologia. UFJF. Minas Gerais. 2003.
- FOGG, G.E. Extracellular products of algae in freshwater. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 5: 0-25. 1971.
- FOX, A.M. & HALLER, W.T. Seed production and germination by giant cutgrass (*Zizaniopsis miliaceae*). Semi –Annual Report USDA/ARS – IFAS/University of Florida. 1993.

- GAZULHA, V.P. Comunidade Zôoplanctônica associada a banhado e lagoa interna no Sistema Hidrológico do Taim, Litoral do Rio Grande do Sul, Brasil. Porto Alegre, Universidade Federal do Rio Grande do sul. Programa de Pós-Graduação em Ecologia. 2004. 115p. Dissertação de Mestrado em Ecologia).
- GIBBS, M. Photorespiration, Warburg effect, and glycolate. Ann. N. Y. Acad. Sci., 168: 356-368. 1970
- GIOVANNINI, S.G.T. Estabelecimento e desenvolvimento das macrófitas aquáticas *Scirpus californicus*, *Typha subulata* e *Zizaniopsis bonariensis* sob condições experimentais de regimes hídricos diferenciados. Porto Alegre, Universidade Federal do Rio Grande do Sul - Instituto de Pesquisas Hidráulicas, 1997. 153p. (Dissertação de Mestrado em Engenharia de Recursos Hídricos e Saneamento Ambiental).
- GIOVANNINI, S. G.T. & MOTTA MARQUES, D.L.. Establishment of three macrophytes under different water regimes. Water Science & Technology, 40: 233-240. 1998.
- GODSHALK, G.L. & WETZEL, R.G. Decomposition of aquatic angiosperms. I- Dissolved components. Aquatic Botany, 5:281-300. 1978 a.
- GODSHALK, G.L. & Wetzel, R.G. Decomposition of aquatic angiosperms. II- Particulate components. Aquatic Botany, 5:301-327. 1978b.
- GOLDSWORTHY, A. Photorespiration. Bot. Rev., 36: 321-340. 1970.
- GOMES, A., TRICART, J. L.F. & TRAUTMANN, J. Estudo Ecodinâmico da Estação ecológica do Taim e seus arredores: planície costeira do sul do Rio Grande do Sul. Ed. Da Universidade, UFRGS. 1987. 84p.
- GOSSELINK, J.G & TURNER, R.G. The role of hidrology in freshwater wetland ecosystems. In: R.E. Good, D.F. Whingham & R.L. Simpson (Eds.), Freshwater wetlands: Ecological Processes and Management Potential. Academic Press, New York, NY, pp. 63-78. 1978.

- GRABOWSKY, A. The biomass, organic matter contents and caloric values of macrophytes in the lakes of the Szeszupa drainage area. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 20(2):269-282.1973.
- GRACE, J.B. Effects of water depth on *Typha latifolia* and *Typha dominguensis*. *Am. J. Bot.*, 76: 762-768. 1989.
- GRACE, J.B. & WETZEL, R.G. Niche differentiation between two rhizomatous plant species: *Typha latifolia* and *Typha angustifolia*. *Can. J. Bot.*, 60: 46-57. 1982.
- HAAS, S. Variação sazonal da biomassa, composição química e aspectos da dinâmica populacional de *Scirpus californicus* (C.A.Meyer) Steud. Na margem nordeste da Lagoa Caconde, Osório, RS. Porto Alegre. Universidade Federal do rio Grande do Sul -Departamento de Ecologia. 1996. 126p. (Dissertação de mestrado em Ecologia).
- HAKANSON, L. & BOULION, V.V. Empirical and dynamical models to predict the cover, biomass and production of macrophytes in lakes. *Ecological Modeling* 151: 213-243. 2002.
- HATCH, M. D; OSMOND, C. B. & SLATYER, R. D. Photosynthesis and photorespiration. Nova Iorque, J. WILLET. 1971.
- HAMILTON, A. L. On estimating annual production. *Limnol. Oceanogr.*14: 771-784
- HYNES, H.B.N & COLEMAN. A simple method of assessing annual production of stream benthos. *Limnol. Oceanogr.*13: 559-573.
- HITTETT, H. B. & HURRELL, J. A. Plantas Hidrófilas de la Isla MartínGarcía. Ministerio de la Producción Provincia de Buenos Aires. 1996. 236p.
- HONMANN, J., NEELY, R. K. Decomposition of *Sparganium eurycarpum* Engelm. Under controlled pH and nitrogen regimes. *Aquat. Bot.* 46, 17-33. 1993.

HOUGH, R. A. & WETZEL, R. G. The release of dissolved organic carbon from submersed aquatic macrophytes: Diel, seasonal, and community relationships. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 19: 939-948. 1975.

HOWE, M.J. & WETZEL, R.J. High perennial plant achieved by continuous growth and synchronized population dynamics. *Aquatic Botany*, 64: 111-129. 1999.

<http://www.peld.ufrgs.br> - Sistema Hidrológico do Taim.

IRGANG, B.E., C. PEDRALLI e J.L.WAECHTER. Macrófitos aquáticos da Estação Ecológica do Taim, Rio Grande do Sul, Brasil. *Roessleria*, 6:395-404. 1984.

IRGANG, B. E. e GASTAL JR., C.S. *Macrófitas aquáticas da Planície Costeira do RS*. Porto Alegre. 1996. 290p.

JACKSON, W. A. & VOLK, R.J. Photorrespiration. *A. Rev. Pl. Physiol.*, 21: 385-432. 1970.

JUNK, W. J.; PIEDADE, M. T. F. Biomass and primary production of herbaceous plant communities in the Amazon floodplain. *Hydrobiologia*, v. 263, p. 155 – 162. 1993.

KADLEC, R.H. & KNIGHT, R.L. *Treatment wetlands*. Nova Iorque: Lewis, 1996. 893p.

KEEFE, C.W. Marsh production: a summary of the literature. *Contributions to Marine Science*, 16: 163-181. 1972.

KIRBY, C. J., JR. The annual net primary production and decomposition of salt marsh grass *Spartina alterniflora* Loisei. in the Barataria Bay of Louisiana. Ph.D. thesis, Louisiana State University, Baton Rouge. 1971.

KIRBY, C. & GOSSELINK, J.G. Primary production in Louisiana gulf coast *Spartina alterniflora* marsh. *Ecology*, 57: 1052-1059. 1976.

LARCHER, W. *Ökologie der Pflanzen* Ulmer. Stuttgart, Verlag. 1978. 320p.

- LIKENS, G.E. Primary production of inland aquatic ecosystems, In; LIETH, H., WHITTAKER, R.W.(Eds), The Primary Productivity of the Biosphere. Springer, Nova Iorque, 185-202. 1975.
- LIPKIN, Y., BEER, S., BEST, E.P.H, KAIREVALO, T. & SALONEN, K. Primary production of macrophytes: terminology, approaches and comparisons of methods. *Aquatic Botany*, 26: 129-142. 1986.
- LIEFFERS, V.J. & SHAY, S. The effects of water level on the growth and reproduction of *Scirpus maritimus var paludosus*. *Can. J. Bot.*, 59: 118-121. 1981.
- LIETH, H. Historical survey of primary productivity research, In: H. LIETH & R.H. WHITTAKER (Editors), Primary Productivity of the Biosphere. SPRINGER-VERLAG, Nova Iorque, p 7-16. 1975.
- LINTHURST, R.A. & REIMOLD, R.J. An evaluation of methods for estimating the net aerial primary productivity of estuarine angiosperms. *Journal of Applied Ecology*, 15: 919-931. 1978.
- LOMBARDO, A. Flora montevideensis – tomo III monocotiledóneas. Montevideo: Independencia Municipal de Montevideo, 1984. 465p.
- LOVETT DOUST, L. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. *J. Ecol.* 69: 743-755. 1981.
- LOVLEY, D.R. Organic matter mineralization with the reduction of ferric iron: a review. *Geomicrobiological Journal*, 5: 375-399. 1987.
- LOVLEY, D.R & GODWIN, S. Hydrogen concentration as an indicator of the predominant terminal electron-accepting reactions in aquatic sediments. *Geochimica and Cosmochimica Acta*, 52: 2993-3003, 1988.

- MADSEN, T.V. & SONDERGAARD, M. The effect of current velocity on the photosynthesis of *Callitrich stagnalis* Scop. *Aquat. Bot.*, 15: 187-193. 1983.
- MARGALEF, R. 1983. *Limnologia*. Barcelona: Omega, 1010p.
- MANN, C.J. & WETZEL, R.G. Loading and utilization of organic carbon from emergent macrophytes. *Aquatic Botany*, 53: 61-72. 1996.
- MATHEWS, C.P. & WESTLAKE, D.F. Estimation of production by populations of higher plants subject to high mortality. *Oikos* 20:156-160. 1969.
- MENEZES, C.F.S. Biomassa e produção primária de três espécies de macrófitas aquáticas na Represa do Lobo (Broa), SP. São Carlos, UFSCar/DCB. 1984. 253p. Dissertação de Mestrado.
- MILNER, C. & HUGHES, R.E. Methods for measurement of the primary production of Grasslands. IBP Handbook Nº 6. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 1968.
- MITSCH, W.J.; GOSELINK, J.G. *Wetlands*. Van Nostrand Reinhold Co. New York. 1986. 539p.
- MITSCH, W.J.; GOSELINK, J.G. *Wetlands*. Van Nostrand Reinhold Co. New York. 1993. 722p.
- MORENO, J. A. Clima do Rio Grande do Sul. *Boletim Geográfico do Estado do Rio Grande do Sul*, Porto Alegre 6 (11): 49-54.1961.
- MOTTA MARQUES, D. M. L.; IRGANG, B.; GIOVANNINI, S. G. T. A importância do hidroperíodo no gerenciamento de água em terras úmidas (wetlands) com uso múltiplo o caso da Estação Ecológica do Taim, pp. 1-8 em *XII Simpósio Brasileiro de Recursos Hídricos*, Vitória, Espírito Santo. 1997.
- MOTTA MARQUES, D. M. L. (coord.). Sistema Hidrológico do Taim Site 7 - Relatório PELD/CNPq Outubro 2000/Outubro 2001. Instituto de Pesquisas

Hidráulicas, Porto Alegre, 176p. 2001.

MOTTA MARQUES, D.M.L., TUCCI, C.E.M., CALAZANS, D., CALLEGARO, V.L.M. & Villanueva, A. O Sistema Hidrológico do Taim – Site 7. *In*: Seeliger, U.; Cordazzo, C. & barbosa, F. (ed.). Os Sites e o Programa Brasileiro de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração. Belo Horizonte. 184 p.il.2002.

MOTTA MARQUES, D.M.L. Influência de Macrófitas aquáticas na retenção e liberação de matéria particulada e nutrientes na Lagoa Mangueira- Banhado do Taim (com. Pessoal). 2003.

NEELY, R.K. & DAVIS, C.B. Nitrogen and phosphorous fertilization of *Sparganium eurycarpum* and *Typha glauca* stands. I. Emergent plant production. *Aquat.Bot.*22: 347-361. 1985.

NEIL, C. Effects of nutrients and water levels on emergent macrophyte biomass in a prairie marsh. *Can. J. Bot.*, 68: 1007-1014. 1990.

NEUE, H. U.; GAUNT, J.L., WANG, Z.P., BECKER-HEIDMANN, P. & QUIJANO, C. Carbon in tropical wetlands. *Geoderma*, 79: 163-185. 1997.

NEWELL, S.J., SOLBRIG, O.T., KINCAID, D.T. Studies on the population biology of the genus *Viola* III. The demography of *Viola blanda* and *Viola pallens*. *J. Ecol.* 69: 997-1016. 1981.

NICORA, E.G. & AGRASAR, R. D. Los géneros de Gramíneas de America Austral. Hemisferio Sur, Nuenos Aires. 1987. 611p.

NIEVA, F. J. J. Aspectos ecológicos en *Spartina densiflora* Brong. Universidad de Sevilla. Sevilla. Dissertação de Doutorado. 1996. 241p.

NOBLE, J. C.; BELL, A. D. & HARPER, J. L. The population biology of plants with clonal growth I. The morphology and structural demography of *Carex arenaria*. *J. Ecol.*, 67: 983-1008. 1979.

- ODUM, E.P. *Fundamentals of Ecology*, ed. 3. Philadelphia, W.B. Saunders Co. 1971. 574p.
- OTSUKI, A. & WETZEL, R.G. Release of dissolved organic matter by autolysis of submersed macrophyte *Scirpus subterminalis*, *Limnol. Oceanogr.*, 19, 842 - 845. 1974.
- OVINGTON, J. D., HEITKAMP, D. & LAWRENCE, D.B. Plant biomass and productivity of prairie, savana, oakwood, and maizefield ecosystems in Central Minnesota. *Ecology*, 44: 52-63. 1963.
- PATRICK, W. H. & MAHAPRATA, I. C. Transformation and availability to rice of nitrogen and phosphorus in water logged soils. *Advances in Agronomy*, v. 20, p. 323 - 359. 1968.
- PEIXOTO, A. R. *Ecologia de Macrófitas Aquáticas do Parque Estadual de Itapuã, Rio Grande do Sul, Brasil*. Porto Alegre, Departamento de Botânica, Universidade Federal do rio Grande do Sul. 2004. 103p. (Tese de doutorado em Botânica).
- PIP, E. Ecogeographical tolerance range variation in aquatic macrophytes. *Hydrobiologia*, 108: 37-48. 1984.
- POKROVSAKAJA, T.N., MINOROVA, N. JÀ., SHILKROT, G.S. *Macrophyte lakes and their eutophication*. Moscow, Nauka, 153 p. 1983.
- POLSINI, J.M. & BOYD, C.E. Relationships between cell-wall fractions, nitrogen, and standing crop in aquatic macrophytes. *Ecology*, 53(3): 494-488. 1972.
- POLUNIN, N.V.C. The decomposition of emergent macrophytes in freshwater. *Adv. Ecol. Res.* 14, 115-166. 1984.
- PONNAMPERUMA, F. N. The biochemistry of submerged soils. *Advances in Agronomy*, v. 24, p. 29 - 96. 1972

- RAMSAR. The Ramsar Library. Information Sheet on Ramsar wetlands. Gland: The Ramsar Convention Bureau, 1971.
- SALE, P.M. J. & WETZEL, R.G. Growth and metabolism of *Typha* species in relation to cutting treatments. *Aquatic botany*, 15: 321-334. 1983.
- SAUNDERS, G.W. Interrelations and photorespiration. In: Hatch, *et al.*(eds.), *Photosynthesis and Photorespiration*, 458-471. John Wiley and Sons, Inc., N.Y 1957.
- SCHWARZBOLD, A. & SCHÄFER, A. Gênese e morfologia das lagoas costeiras do Rio Grande do Sul. *Amazoniana*, 9(1):87-104. 1984.
- SCHÜTZ, A.R., & MOTTA MARQUES, D. Exportação de Seston e MOD do Sistema Hidrológico do Taim. In: MOTTA MARQUES, D. da (Coord.). *Sistema hidrológico do Taim: projeto integrado UFRGS, FURG, FZB*. Porto Alegre. 2 f. (CNPq. Pesquisas Ecológicas de Longa Duração. Sítio 7). 2003.
- SCULTHORPE, C.D. *The Biology of Aquatic Vascular Plants*. St. Martin's Press, Nova Iorque. 1967. 610p.
- SHEW, D. M., LINTHURST, R. A. & SENESCA, E.D. Comparison of production computation methods in a southeastern North Carolina *Spartina alterniflora* salt marsh. *Estuaries* 4: 97-109. 1981.
- SEBURTH, J.M. Studies on algal substances in the sea. III. The production of extra cellular organic matter by littoral marine algae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 3: 20-309. 1969.
- SILVA, N.L.A. 1992. Estudo da decomposição de *Scirpus californicus* (Meyer) Steud. Na Lagoa Emboaba, Osório-RS, com ênfase na perda de biomassa e variação da composição química do detrito. Porto Alegre, UFRGS/PPG Ecologia. 112p. Dissertação de Mestrado.

- SINGER, A., ESHEL, A., AGAMI, M. & BEER, S. The contribution of aerenchymal CO₂ to the photosynthesis of emergent and submerged culms of *Scirpus lacustris* and *Cyperus papyrus*. *Aquatic Botany*, 49: 103-116. 1994.
- SINGH, J. S. & YADAVA, P.S. Biomass structure and net primary productivity in the grassland ecosystem at Kurukshetra. Papers from a Symposium on Tropical Ecology with Emphasis on Organic Productivity (Ed. by P.M. Golley and F.B. Golley), pp. 59-74. University of Georgia Press, Athens. 1972.
- SLATYER, R. O. relationships between plant growth and leaf photosynthesis in C₃ and C₄ species of *Atriplex*. In: M.D. HATCH, C. B. OSMOND, R. D.SLATYER (Ed) Photosynthesis and photorespiration. 76-81, Nova Iorque. J. WILEY. 1971.
- SMALLEY, A. E. The role of two invertebrate populations, *Littorina irroata* and *Orchelimum fidicinium* in the energy flow of a salt marsh ecosystem. University of Georgia, Athens, Georgia, USA. 1959. (Dissertation).
- SOLBRIG, O.T., NEWELL, S.J., KINCAIS, D.T. The population biology of the genus *Viola* I. The demography of *Viola sororia*. *J. Ecol.* 68: 521-546. 1980.
- SPENCE, D.H.N. The zonation of plants in freshwater lakes. *Adv. Ecol. Res.*, 12: 37-125. 1982.
- STRAHLER, A. N. & STRAHLER, A. H. 1997. *Geografia Física*. Omega, Barcelona. 550p
- TEDESCO, M. J., GIANELLO, C., BISSANI, C. A., BOHNEN, H. & VOLKWEISS, S. J. Análise de solo, plantas e outros materiais. 2 ed. ver. e ampl. Porto Alegre: Departamento de Solos, UFRGS. 1995. 174p.
- TILTON, D.L. & KADKLEC, R.H. The utilization of fresh water wetland for nutrient removal from secondarily treated wastewater effluent. *J. Environ. Qual.*, 8: 328-334. 1979.

- TOLBERT, N. E. Glycolate pathway. In: Photosynthesis mechanisms in green plants, 1145: 648-662, (NSF-NRC). 1965.
- TOLEDO, A.P.P. Contribuição ao estudo físico-químico de ácido húmico extraído do sedimento. São Paulo, USP/Instituto de Química.1973. 122p. (Dissertação de Mestrado).
- TOMLINSON, P.B. Vegetative morphology and meristem dependence – the foundation of productivity in seagrasses. *Aquaculture*, 4: 107-130. 1974.
- TUCCI, C.E.M. (org.). Comportamento Hidrológico do Taim. IPH/UFRGS e IBAMA. Porto Alegre. 1996. Vol. 1 e 2.
- VALIELA, I., TEAL, J.M. & SASS, W.J. Production and dynamics of salt marsh vegetation and the effect of experimental treatment with sewage sludge. *Journal of Applied Ecology*, 12: 973-81. 1975.
- VAN DER VALK, A.G. & DAVIS, C.B. Vegetation dynamics of freshwater wetlands: a selective review of the literature. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, 27: 27-39. 1976.
- VAN DER VALK, A.G. Succession in wetlands: A Geasonian approach. *Ecology*, 62: 688-696. 1981.
- VAN DER VALK, A. G. Effects of prolonged flooding on the distribution and biomass of emergent species along a freshwater wetland coenocline. *Vegetation*, 110: 185-195. 1994.
- VILLANUEVA, A.; MENDIONDO, E.M.; TUCCI, C. & LOUZADA, J. Simulação do Sistema Taim. In , C.E.M. Tucci (org.). 1996. Comportamento Hidrológico do Taim. IPH/UFRGS e IBAMA. Porto Alegre. 1996.Vol. 1.pp125-150.
- VOLLENWEIDER, R. A.Objectives: In: R. A. Vollenweider (Editor), *A manual on Methods for Measuring Primary Production in Aquatic Enviroments*. IBP Handbook nº 12, Blackwell Scientific Publishers, Oxford: 1-3. 1969.

- WATERS, T.F. & CRAWFORD, G.W. Annual production of stream mayfly population: a comparison of methods, *Limnol. Oceanogr.*, 18:286-296. 1973.
- WEBSTER, J.R., BENFIELD, E.F. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Annu.Ver. Ecol. Systemat.* 17, 567-594. 1986.
- WESTLAKE, D.F. Some effects of low velocity currents on the metabolism of aquatic macrophytes. *J.Exp. Bot.*, 18: 187-205. 1967.
- WESTLAKE, D.F. Comparisons of plant productivity. *Biol. Rev.*, 38: 385-452. 1963.
- WESTLAKE, D.F.; KVET, J.; SZCZEPANSKI, A. The Production Ecology of Wetlands. The IBP Synthesis. Cambridge University Press, 1998. 568 p.
- WETZEL, R.G. Dissolved organic matter and phytoplankton productivity in marl lakes. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.*, 14: 261-270. 1968.
- WETZEL, R.G. Factors influencing photosynthesis and excretion of dissolved organic matter by aquatic macrophytes in hard water lakes. *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 17: 72-85. 1969.
- WETZEL, R.G. The role of carbon in hard water marl lakes. In: G. E. Likens (Ed.) *Nutrients and eutrophication. Am. Soc. Limnol. Oceanogr. Symp. Ser.*, 1: 84-97. 1971.
- WETZEL, R.G. & ALLEN, H.L. Functions and interactions of dissolved organic matter and the littoral zone in lake metabolism and eutrophication. In: Z. Kajak and A. Hillbricht-Ilkowska, eds. *Productivity problems of freshwaters.* Warsaw, PWN Polish Scientific Publishers, 333-347. 1970.
- WETZEL, R.G. & MANNY, B. A. Secretion of dissolved organic carbon and nitrogen by aquatic macrophytes. *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 18: 162-170. 1972a.
- WETZEL, R. G. & MANNY, B. A. Decomposition of dissolved organic carbon and

- nitrogen compounds from leaves in an experimental hard-water stream. *Limnol. Oceanogr.* 17; 927-931. 1972b.
- WETZEL, R. G.; RICH, P. H. MILLER, M. C. & ALLEN, H. L. Metabolism of dissolved and particulate detrital carbon in a temperate hard water lake. On: MELCHIORRI-SANTOLINI, U. & J.W. HOPTON (ed). *Detritus and its ecological role in aquatic ecosystems. Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 29: 185-243. 1972
- WETZEL, R.G. & HOUGH, R. A. 1973. Productivity and role of aquatic macrophytes in lakes. An assessment. *Pol. Arch. Hydrobiol.*;1, 20: 9-19p.
- WETZEL, R. G. *Limnology*. 2nd.ed. Saunders, Coll.Publ., Fort Worth. 1993.
- WETZEL, R.G & PICKARD, D. Application of secondary production methods to estimates of net aboveground primary production of emergent macrophytes, *Aquatic Botany*, 53: 109-120. 1996.
- WHITTAKER, R.H., LIKENS, G.E. *Limnological Analyses*. W.B Saunders, Philadelphia. 1979. 357p.
- WILDING, L. P.; REHAGE, J. A. 1984. Pedogenesis of soils with aquatic moisture regimes. In: *WETLANDS SOILS: CHARACTERIZATION, CLASSIFICATION AND UTILIZATION*, Baños, *Proceedings...*Los Baños, IRRI: 139 - 157. 1985.
- ZELITCH, I. Organic acids and respiration in photosynthetic tissues. *A. Rev. Pl. Physiol.*, 15: 121-142. 1964.