

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ
CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE
AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS

**Fatores determinantes da distribuição de plantas
submersas e da estrutura das assembléias de
macrófitas aquáticas no Reservatório de Rosana**

Sandra Andréa Pierini

Maringá-Paraná 2005

Sandra Andréa Pierini

Fatores determinantes da distribuição de plantas submersas e da estrutura das assembléias de macrófitas aquáticas no Reservatório de Rosana

Tese apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ciências Ambientais.

Orientador: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz

Maringá, 2005

"Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)"
(Biblioteca Setorial - UEM, Nupélia, Maringá, PR, Brasil)

- P618f Pierini, Sandra Andréa, 1975-
Fatores determinantes da distribuição de plantas submersas e dos atributos das
assembléias de macrófitas aquáticas no reservatório de Rosana / Sandra Andréa Pierini. -
Maringá, 2005.
84 f. : il.
- Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais) - Departamento de
Biologia, Universidade Estadual de Maringá, 2005.
Orientador: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz.
1. Macrófitas aquáticas submersas, Assembléia de - Reservatório de Rosana - Brasil.
2. Plantas aquáticas - Ecologia - Reservatório de Rosana - Brasil. 3. Vegetação aquática -
Ecologia - Reservatório de Rosana - Brasil. I. Universidade Estadual de Maringá.
Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em "Ecologia de Ambientes
Aquáticos Continentais".

CDD 22. ed. -581.76309816
NBR/CIP - 12899 AACR

À minha mãe e ao meu marido, dedico

AGRADECIMENTOS

Este é um momento que fica registrado toda a emoção de uma etapa muito importante de minha vida.

Primeiramente, gostaria de agradecer a minha mãe, meu marido e aos meus irmãos. Em especial, minha mãe que com muito esforço encaminhou meus passos em busca da ciência. Pelo seu amor e dedicação para que eu pudesse realizar os meus sonhos. Também tenho muitas razões para agradecer ao meu marido, o seu apoio e companheirismo são algumas delas.

Gostaria de agradecer ao Nei, meu orientador e amigo que confiou em mim desde a primeira vez que entrei em seu laboratório. Ao Nei agradeço pela atenção, paciência e, principalmente, pela oportunidade de participar junto a sua equipe do Laboratório. É um privilégio muito grande. Obrigada por compartilhar comigo sua experiência e sabedoria.

Aos meus amigos, Raul, Thomaz e Dú pessoas que muito me ajudaram durante as coletas de campo e análises de laboratório. Sou sinceramente grata pela dedicação e auxílio neste trabalho.

Ao pessoal do laboratório de Limnologia e macrófitas aquáticas, André, André Nakamura, Paula, Adenise, Taka, Solana, Mônica, Fernanda, Josi, pela amizade e convívio.

À Dani Peretti, Aninha, Milza, Gorda minhas grandes amigas e companheiras das excelentes “reuniões” nos barzinhos. Além dos nossos encontros pelos corredores do Nupélia, era nos barzinhos que conversávamos sobre nossas dificuldades, alegrias e conquistas.

Aos amigos Dinho e Débora, pela amizade.

Ao Pitágoras e Fernando pela ajuda na realização dos experimentos em campo.

À Renata, minha amiga que sempre me encorajou e confiou em mim.

Eu sou também profundamente agradecida ao Prof. Beto, Rodrigo “mala”, Janete, Prof. Luiz e Prof. Bini, pelas sugestões e empréstimo de material.

Agradeço também à Kazue, que auxiliou na identificação de plantas aquáticas.

Ao longo do meu doutorado estive cercada por pessoas maravilhosas. Além das pessoas mencionadas, contei com várias outras pessoas que me ensinaram, me encorajaram e ajudaram a construir este trabalho. A Luzia, Suzi, Claudinha, Deise, Alessandra Valério, Grazi, Josimeire, são exemplos delas.

Ao Nupélia e ao Curso de Pós-Graduação pela oportunidade e pelos recursos disponibilizados para a execução da tese, e em especial à Cláudia e Aldenir, do PEA, que sempre, gentilmente, auxiliaram no que foi preciso. Agradeço também à Maria

Salete Ribellato Arita, ao João Fábio Hildebrant e à Marcia que sempre atenderam gentilmente aos pedidos bibliográficos.

Ao Jaime pela confecção dos mapas.

À CAPES pela concessão da bolsa de Doutorado.

SUMÁRIO

1.1. INTRODUÇÃO GERAL.....	7
1.2. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	9
2. CAPÍTULO 1: EFEITOS DA RADIAÇÃO SUBAQUÁTICA E DOS BANCOS FORMADOS POR <i>EGERIA NAJAS</i> E <i>EGERIA Densa</i> (PLANCHON) SOBRE O CRESCIMENTO DESTAS ESPÉCIES.....	10
2.1. RESUMO.....	11
2.2. ABSTRACT.....	12
2.3. INTRODUÇÃO.....	13
2.4. ÁREA DE ESTUDO.....	14
2.5. MATERIAIS E MÉTODOS.....	15
2.5.1. Coleta do material e procedimento experimental “in situ”.....	16
2.5.2. Análise dos dados.....	18
2.6. RESULTADOS.....	20
2.6.1. Diferenças limnológicas entre os braços.....	20
2.6.2. Efeito da radiação subaquática sobre <i>E. najas</i> e <i>E. densa</i>	22
2.6.3. Efeito dos bancos sobre os atributos de <i>E. densa</i> e <i>E. najas</i>	26
2.7. DISCUSSÃO.....	30
2.8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	34
3. CAPÍTULO 2: INFLUÊNCIA DE ALGUNS FATORES SOBRE Z_{MIN}, Z_{MAX} E A LARGURA DOS ESTANDES DE <i>EGERIA</i> NO RESERVATÓRIO DE ROSANA (BRASIL).....	38
3.1. RESUMO.....	39
3.2. ABSTRACT.....	40
3.3. INTRODUÇÃO.....	41
3.4. ÁREA DE ESTUDO.....	42
3.5. MATERIAIS E MÉTODOS.....	43

3.5.1. Análise dos dados.....	44
3.6. RESULTADOS.....	45
3.7. DISCUSSÃO.....	51
3.8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	58
4. CAPÍTULO 3: EFEITO DE ALGUMAS VARIÁVEIS MORFOMÉTRICAS E LIMNOLÓGICAS SOBRE A ESTRUTURA DAS ASSEMBLÉIAS DE MACRÓFITAS AQUÁTICAS NO RESERVATÓRIO DE ROSANA.....	61
4.1. RESUMO.....	62
4.2. ABSTRACT.....	63
4.3. INTRODUÇÃO.....	64
4.4. ÁREA DE ESTUDO.....	65
4.5. MATERIAIS E MÉTODOS.....	66
4.5.1. Análise dos dados.....	68
4.6. RESULTADOS.....	69
4.6.1. Variáveis morfométricas e limnológicas.....	69
4.6.1. Abundância média e frequência de ocorrência das espécies registradas.....	71
4.6.2. Fatores determinantes dos atributos das assembléias de macrófitas aquáticas.....	73
4.7. DISCUSSÃO.....	77
4.8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	81

Introdução Geral

A construção de um reservatório provoca várias alterações nas características químicas e físicas dos ecossistemas aquáticos que favorecem o crescimento de macrófitas aquáticas (Thomaz & Bini, 1999). Além disso, o conseqüente desenvolvimento de margens, decorrente da formação de reservatórios, aumenta a disponibilidade de habitats para a colonização desta vegetação.

O posicionamento de reservatórios em série faz com que os primeiros funcionem como bancos ativos de propágulos de macrófitas aquáticas para os últimos. Além disso, o fato de alguns reservatórios serem o último de uma série e, por esta razão, apresentarem uma elevada transparência da água, facilita a instalação de macrófitas aquáticas submersas enraizadas, para as quais a radiação subaquática constitui-se em um dos principais fatores limitantes (Thomaz & Bini, 1999).

A proliferação de reservatórios observada a partir da década de 60 criou condições ambientais propícias para o desenvolvimento de certos grupos ecológicos de macrófitas aquáticas submersas enraizadas. Apesar da importância ecológica destas espécies (Pelicice et al., 2005), o crescimento excessivo de *E. najas* e *E. densa* vem sendo detectado em diversos reservatórios brasileiros dos sistemas Paraná, Tietê e Paranapanema. Problemas operacionais têm sido relatados na usina de Jupiá (rio Paraná), devido à acumulação de *Egeria* nas suas turbinas (Marcondes et al., 2003) e o mesmo foi observado no ano de 2003 no reservatório de Rosana, no rio Paranapanema.

Os problemas ocasionados pelo crescimento excessivo destas espécies no reservatório de Rosana motivaram o desenvolvimento deste projeto. Levantamentos realizados desde 2001 neste reservatório identificaram 37 táxons de macrófitas aquáticas pertencentes a diferentes grupos ecológicos (Thomaz et al., no prelo). Destaca-se que *E. najas* e *E. densa* são as espécies submersas mais freqüentes. Entretanto, estas não se limitam aos braços do reservatório mas foram encontradas nas margens do corpo central, ocupando extensas faixas das regiões litorâneas. Embora motivado pelos problemas operacionais causados pelas macrófitas, o projeto possibilitou avaliar algumas questões ecológicas sobre a importância de fatores determinantes da distribuição de plantas submersas e da estrutura das assembléias de macrófitas aquáticas neste reservatório.

Esta tese está dividida em três capítulos abordando a ecologia de macrófitas aquáticas no reservatório de Rosana. A mesma abordou diferentes níveis de organização (estudos populacionais – capítulos 1 e 2 e de comunidades – capítulo 3).

No primeiro capítulo, são abordados os efeitos da radiação subaquática, representados por diferentes profundidades (0,5 e 1,0 m), e os efeitos dos bancos formados por *E. najas* e *E. densa* sobre o crescimento das mesmas “in situ”. Rosana é um reservatório raso, com amplas áreas marginais com profundidade menor do que 5 metros e com pequenas flutuações dos níveis de água (< 1 m). Tais características facilitam a realização dos experimentos “in situ”. Além disso, sob tais condições, os experimentos devem refletir melhor os processos naturais.

Neste capítulo, verificou-se que a radiação subaquática não afetou os atributos de ambas as espécies. Apesar deste resultado, *E. najas* apresentou valores das taxas de crescimento mais elevados que *E. densa*. De maneira diferente, os bancos afetaram o desempenho destas espécies de forma distinta. *E. najas* também apresentou taxas de crescimento comparativamente maiores que *E. densa*, principalmente quando se desenvolvia no interior de bancos formados por sua espécie. Com base nestes resultados, pressupõem-se que *E. najas* seja uma espécie competitivamente superior quando ambas colonizam simultaneamente o mesmo local.

No capítulo 2, são abordadas as influências da declividade, exposição potencial das margens para a ação das ondas (doravante, "fetch") e profundidade do disco de Secchi sobre a largura, Z_{\min} e Z_{\max} dos bancos de *Egeria*. Tais atributos podem expressar o grau de ocupação de macrófitas aquáticas nos ecossistemas. A largura foi somente explicada pela declividade das margens enquanto Z_{\min} foi determinada pelo "fetch". Já os efeitos destas variáveis sobre Z_{\max} foi dependente dos valores de "fetch". Em valores de "fetchs" mais baixos, obtidos nos braços deste reservatório, a profundidade do disco de Secchi foi a única variável que explicou uma porção significativa da variabilidade de Z_{\max} . Por outro lado, em valores mais altos, obtidos no corpo central, o “fetch” foi a única variável significativamente correlacionada com a Z_{\max} dos estandes de *Egeria*.

O último capítulo trata da influência de algumas variáveis morfométricas e limnológicas sobre os atributos das assembléias da vegetação aquática no reservatório de Rosana. Este capítulo enfatiza a influência do "fetch" sobre a estrutura das assembléias de macrófitas aquáticas neste reservatório. Entretanto, esta variável afetou de maneira diferenciada a riqueza, diversidade e a equitabilidade de macrófitas aquáticas. Verificou-se que a diversidade tende a ser maior em condições intermediárias

de exposição às ondas. A riqueza tende a diminuir com o aumento do “fetch” enquanto a equitabilidade tende a ser maior em condições mais expostas à ação das ondas. No último caso, os efeitos do “fetch” devem impedir o domínio de uma ou poucas espécies de macrófitas aquáticas.

Referências bibliográficas

- Marcondes, D. A. S., Mustafá, A. L., Tanaka, R. H. 2003. Estudos para manejo integrado de plantas aquáticas no reservatório de Jupia. In: Thomaz, S. M., e Bini, L. M (Eds). *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas*. Maringá: EDUEM, cap. 15, p. 299-317.
- Pelicice, F.M., Agostinho, A.A., Thomaz, S.M. 2005. Fish assemblages associated with *Egeria* in a tropical reservoir: investigating the effects of plant biomass and diel period. *Acta Oecologica*, **27**: 9-16.
- Thomaz, S.M., Bini, L.M. 1999. A expansão das macrófitas aquáticas e implicações para o manejo de reservatórios: um estudo na represa de Itaipu. In: Henry, R. (Ed.), *Ecologia de reservatórios: estrutura, função e aspectos sociais*. Botucatu: FAPESP/FUNDIBIO, p. 599-626.

Capítulo 1

Efeitos da radiação subaquática e dos bancos formados por *Egeria najas* e *Egeria densa* (Planchon) sobre o crescimento destas espécies.

Resumo

Os efeitos da radiação subaquática, representada por diferentes profundidades (0,5 e 1,0 m), e os efeitos dos bancos formados por *E. najas* e *E. densa* sobre as taxas de crescimento dos ramos e das raízes, número dos ramos e comprimento dos caules e da razão biomassa raízes:ramos dessas espécies foram avaliados em experimentos no reservatório de Rosana (rio Paranapanema). Os resultados não diferiram significativamente quando as espécies se desenvolveram em 0,5m e 1,0m de profundidade, indicando que os dois níveis de radiação subaquática considerados não afetaram os atributos considerados. Porém, *E. najas* apresentou os maiores valores médios desses atributos, comparativamente à *E. densa*. Resultados das ANOVAs avaliando os efeitos dos bancos revelaram que houve diferenças significativas entre a razão biomassa raízes:ramos, das taxas de crescimento das raízes e do número de ramos. A interação entre o número de ramos das espécies e os efeitos dos bancos também foi significativa. *E. najas* apresentou menores valores da razão quando presente no interior de bancos de *E. densa*, provavelmente para maximizar a obtenção de radiação subaquática. Por outro lado, *E. densa* aumentou a alocação de biomassa para as raízes, provavelmente para maximizar a obtenção de nutrientes no sedimento. Apesar das estratégias diferentes, *E. najas* apresentou os valores de seus atributos comparativamente maiores que *E. densa*, principalmente quando no interior dos bancos formados por sua espécie. Com base nesses resultados, pressupõe-se que *E. najas* seja uma competidora mais eficiente que *E. densa* quando ambas colonizam o mesmo local simultaneamente.

Abstract

The effects of underwater radiation, represented by different depths (0.5 and 1.0m) and the effects of stands colonized by *E. najas* and *E. densa* upon the growth rates of shoots and roots, stem number and length and ratio root:shoots of these species were assessed in field experiments in the Rosana Reservoir. Differences in the measurements were not significant when species grew at 0.5 and 1.0m, indicating that these two underwater radiation levels did not affect the measured attributes. Nevertheless, there were significant differences between species and the results for all attributes were higher for *E. najas* than *E. densa*. The effect of stands showed significant differences for shoot:root ratios, root growth rates and number of branches. The interaction between species branches number and stands were also significant. *E. najas* showed lower value of the shoot:root ratios when growing inside stands of *E. densa*. It is probably a response to maximize the use of underwater radiation. On the other hand, *E. densa* increased allocation of biomass to roots, probably to maximize nutrient uptake. Despite different strategies, the values of all attributes were greater in *E. najas* than *E. densa*, mainly when the first species grew inside stands of its own species. Based upon these results, we suppose that *E. najas* is a more efficient competitor when both colonize simultaneously the same habitat.

Introdução

A quantificação de diferentes fatores ambientais abióticos e bióticos que determinam a abundância e a distribuição de macrófitas aquáticas tem sido o objetivo de várias pesquisas. Dentre estes, a eficiência de utilização de nutrientes e radiação subaquática é considerada importante para a estruturação e composição de assembléias de macrófitas aquáticas submersas (Titus & Adams, 1979; Chambers & Kalff 1987ab; Moen & Cohen, 1989; Hofstra et al., 1999; Van et al., 1999).

De acordo com Barko & Smart (1981), a radiação subaquática pode ser totalmente exaurida em alguns centímetros abaixo da superfície da água. Neste sentido, as espécies que concentram os tecidos fotossintéticos logo abaixo da superfície da água podem maximizar a obtenção da radiação subaquática e interferir na sua disponibilidade para outras espécies de plantas submersas. Isto deve conferir à espécie vantagem competitiva influenciando na composição de espécies de macrófitas aquáticas submersas (Titus & Adams, 1979; Hofstra et al., 1999; Van et al., 1999; Strand & Weisner, 2001).

Em espécies com arquiteturas similares e com potencial de formar dossel, a vantagem na obtenção da radiação subaquática está associada com a velocidade e o grau do desenvolvimento do dossel (Hofstra et al., 1999; Doyle et al., 2003). Além disso, vários estudos têm enfatizado a importância dos atributos morfológicos, mudança da alocação de biomassa para raízes e/ou ramos, por exemplo, para avaliar o desempenho da planta sob diferentes condições ambientais (Barko & Smart, 1981; Dennison & Alberte, 1986; Goldsborough & Kemp, 1988; Strand & Weisner, 2001; Pilon & Santamaría, 2002; Fritz et al., 2004).

As espécies submersas *Egeria najas* e *Egeria densa*, pertencentes à família Hydrocharitaceae, são classificadas como submersas enraizadas, formadoras de dosséis e podem ser encontradas em diferentes tipos de ecossistemas de água doce. Nativas da América do Sul (Cook & Urmi-König, 1984), estas espécies têm causado problemas aos usos múltiplos de ecossistemas aquáticos, especialmente de reservatórios. *E. densa* é um exemplo de espécie submersa que pode ser considerada daninha independente da região de origem (Bini, 2001). Problemas ocasionados particularmente por esta espécie foram registrados em diversos ambientes na Nova Zelândia (Hofstra et al., 1999), França (Dutartre et al., 1996) e Japão (Haramoto & Ikusima, 1988). Adicionalmente, problemas decorrentes do crescimento excessivo de *E. najas* e *E. densa* em reservatórios brasileiros já foram registrados (Marcondes et al., 2003).

E. najas é a espécie submersa comum em vários reservatórios brasileiros alcançando maior frequência em reservatórios com águas turbidas, como é o caso de Itaipu (Bini, 2001). Entretanto, *E. najas* e *E. densa* podem ainda ocorrer em simpatria. Este é o caso do reservatório de Rosana onde estas espécies ocorrem formando extensos bancos mistos ou monoespecíficos. Este reservatório, por ser o último de uma cadeia, apresenta elevados valores da transparência da água que permitem a instalação e desenvolvimento acentuado principalmente de macrófitas aquáticas submersas.

De acordo com Hofstra et al. (1999), espécies que formam dossel mais rapidamente devem, quando presentes em um mesmo local, interferir na disponibilidade de radiação subaquática para o estabelecimento e desenvolvimento de outras espécies de plantas, tornando-se competidoras mais eficientes. Dentro deste contexto, o presente trabalho apresentou como objetivo responder as seguintes questões: i) Qual o efeito da radiação subaquática sobre o estabelecimento de *E. najas* e *E. densa* ? ii) Qual o efeito de *E. najas* sobre o crescimento de *E. densa* e vice versa, quando ambas se desenvolvem “in situ” ?

Área de Estudo

O presente experimento foi desenvolvido no reservatório de Rosana (Fig. 1). O reservatório foi construído em 1986 no rio Paranapanema, um dos principais afluentes da margem esquerda do Rio Paraná, na divisa dos estados do Paraná e São Paulo (22° 36'S 52°52'W). Apresenta uma área inundada de 27.600 ha e um tempo de residência teórico de 18,6 dias (CESP, 1998).

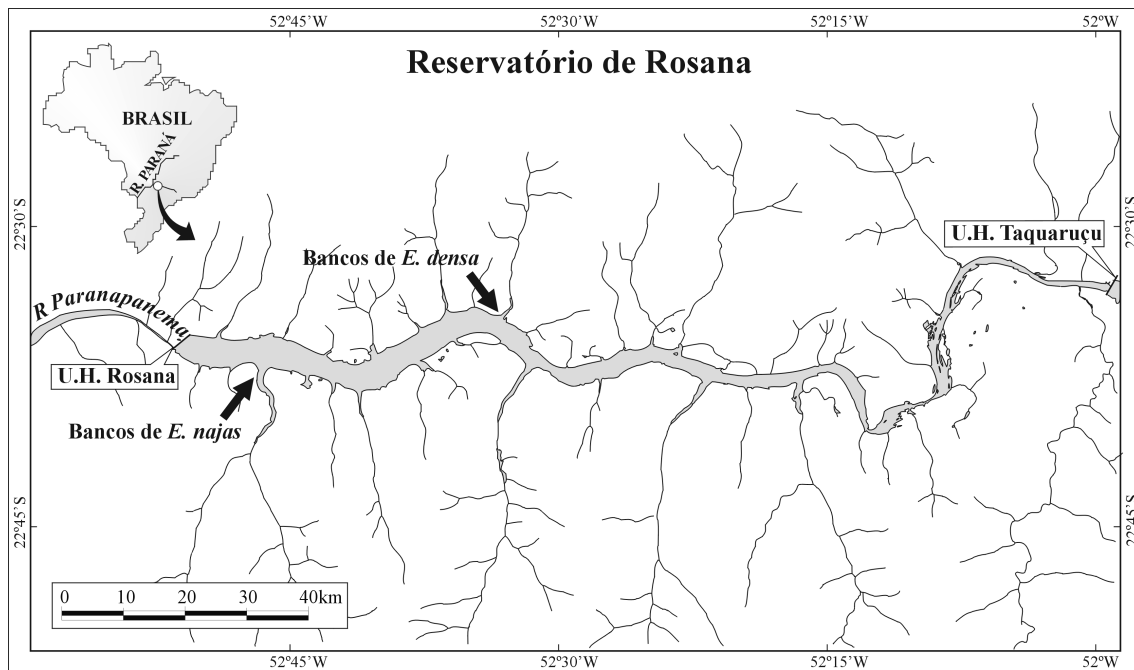


Figura 1- Mapa do reservatório de Rosana. As setas indicam os braços onde os experimentos foram realizados.

Particularmente importante para o estudo de macrófitas aquáticas, destaca-se que é um reservatório raso, com amplas áreas marginais com profundidade menor do que 5 metros e do tipo fio d'água. Em estudos preliminares realizados no reservatório de Rosana foram identificados 37 táxons de macrófitas aquáticas pertencentes a diferentes grupos ecológicos (Thomaz et al., no pelo). Destaca-se que *Egeria najas* e *Egeria densa* são as espécies submersas mais frequentes e abundantes no reservatório de Rosana. Formando bancos mistos ou monoespecíficos, estas espécies ocupam extensas áreas das regiões litorâneas e ao longo das margens do eixo central. Exemplos de ambas as espécies foram encontrados em regiões com até 6,0 metros de profundidade.

Material e Métodos

Os experimentos foram realizados entre 15 de janeiro e 16 de março de 2003 em dois braços do Reservatório de Rosana. Um dos braços localizando-se na margem direita do reservatório, no município de Euclides da Cunha Paulista, estado de São Paulo (22° 34'07''S e 52° 33'33''W) e o outro, na margem esquerda, no rio do Corvo, próximo ao Município de Diamante do Norte, no estado do Paraná (22°38'29''S e 52°47'16''W). A escolha dos braços levou em consideração a presença de bancos monoespecíficos constituídos por *E. najas*, encontrados em Euclides da Cunha, e de *E. densa* em

Diamante do Norte. Em cada um dos braços, os bancos selecionados para a realização dos experimentos encontravam-se em áreas protegidas da ação dos ventos e eram formados por exemplares que ainda não formavam dosséis. Em ambos os locais, constatou-se a presença incipiente de exemplares de *E. najas* e *E. densa* em bancos de *E. densa* e *E. najas*, respectivamente. Como estes exemplares representaram menos de 2% da composição total dos bancos, estes foram considerados monoespecíficos.

Coleta do material e procedimento experimental “in situ”

Amostras de sedimento foram coletadas (Petersen modificado) em locais próximos aos bancos de *Egeria* em Euclides da Cunha Paulista e misturado com areia na proporção de 1:1, sendo o mesmo utilizado para a realização dos experimentos em ambos os braços. Copos plásticos de 180 ml foram preenchidos com o sedimento e dispostos em filas equidistantes em bandejas de plástico (47 x 52 cm). Posteriormente, cada bandeja foi preenchida com areia para a manutenção de sua posição sobre o sedimento na profundidade desejada. Barbantes e bóias foram colocados em cada bandeja para facilitar sua posterior recuperação do campo.

Exemplares de *E. najas* e *E. densa* foram coletados em vários locais do Reservatório para maximizar a variação das populações. Foram selecionados ramos que aparentemente encontravam-se pouco colonizados por perifiton. Secções apicais de cada espécie com 10 cm de comprimento foram plantadas individualmente nos copos plásticos contendo o sedimento em uma densidade de dezesseis exemplares de cada espécie por bandeja.

Com o objetivo de evitar possíveis efeitos de sombreamento sobre o desenvolvimento inicial dos ramos, em cada banco, todo o material vegetal contido no interior de um quadrado (1,0 m x 1,0 m) foi removido, com o auxílio de um rastelo. As bandejas foram colocadas ao longo de duas transecções (paralelas à margem) nas profundidades 0,5 e 1,0 m para representar diferentes intensidades de radiação subaquática. Posteriormente, as bandejas contendo os exemplares de *E. najas* e *E. densa* foram dispostas de maneira aleatória no interior destas áreas. O experimento foi replicado quatro vezes. No entanto, problemas técnicos fizeram com que o efeito da radiação subaquática fosse avaliado somente no interior de bancos de *E. najas*.

No início (sete primeiros dias) durante (07/02/2003) e no final (16/03/2003) do experimento algumas variáveis limnológicas foram mensuradas nas imediações dos experimentos. A disponibilidade de radiação subaquática foi avaliada através da

turbidez (turbidímetro portátil marca LaMotte-2008[®]) e da radiação fotossinteticamente ativa-RFA (aparelho quanta meter marca LiCor[®]). Os dados de RFA foram obtidos em pelo menos duas profundidades e posteriormente utilizados para o cálculo do coeficiente de atenuação luminosa (K), obtido pela equação: $K = [\log(I_0) - \log(I_z)]/z$, onde I_0 e I_z é a radiação logo abaixo da superfície e aquela obtida em z metros, respectivamente (Kirk, 1996). A porcentagem da radiação (%RFA) em relação à subsuperfície, representada pela equação $\%RFA = (100)e^{-Kz}$ foi calculada para estimar a porcentagem de radiação que atingiu a profundidade onde *E. najas* e *E. densa* foram inicialmente instaladas. Neste caso, as profundidades consideradas foram as estabelecidas no início dos experimentos (0,5 e 1,0 m).

Outras variáveis ambientais como o pH, condutividade elétrica (potenciômetros digitais), alcalinidade (Método Gran, Carmouze, 1994), e temperatura (aparelho de campo marca YSI – 55[®]) também foram mensuradas. Amostras de água foram congeladas para a determinação, em laboratório, de concentrações de nitrogênio total (N-total) e fósforo total (P-total). O nitrogênio foi determinado através de métodos espectrofotométricos em um sistema de injeção de fluxo (FIA) (Stewart & Růžička, 1976). A concentração do fósforo total (P-total) foi quantificada após digestão, na presença de um catalisador (Persulfato de potássio), em autoclave e posterior reação com adição de um reagente misto (molibdato de amônia, tartarato de antimônio e potássio, ácido ascórbico e ácido sulfúrico) e leitura em espectrofotômetro a 882 nm (Mackereth et al., 1978).

Amostras do sedimento também foram coletadas no início e final dos experimentos e congeladas. A determinação das concentrações de PO_4^{3-} trocável foi feita após agitação de uma alíquota (0,25g) do sedimento com uma solução de NaOH-NaCl (0,1 N) por aproximadamente 16 horas e leitura no espectrofotômetro a 885 nm (Stainton et al., 1977). A concentração de N-NH₄ da água intersticial do sedimento também foi avaliada através da agitação de uma alíquota do sedimento (20 g) por 1 hora com uma solução KCL 2M e leitura no espectrofotômetro a 640 nm (Bremner, 1965).

Após sessenta dias, as bandejas foram removidas do interior dos bancos e três exemplares de cada bandeja tiveram os seguintes atributos morfológicos medidos: (i) número de ramos; (ii) comprimento dos caules; (iii) biomassa total acima do sedimento (doravante considerada como biomassa total) e (iv) biomassa das raízes. Ressalta-se que, exemplares de ambas as espécies cujo tamanho final foi comparativamente menor que o tamanho inicial, não foram incluídos nas análises. Para a estimativa da biomassa

de raízes e ramos de *Egeria najas* e *Egeria densa*, o material vegetal foi separado primeiramente em espécie e lavado em água corrente com o objetivo de remover o sedimento e o material aderido. Posteriormente, o material foi separado em ramos e raízes e secos em estufas (80°C) até atingir massa constante.

A biomassa inicial dos bancos de *E. najas* e *E. densa* foi obtida no início do experimento removendo-se a biomassa contida numa caixa (1,0 m x 1,0 m) sendo a mesma submetida a processo de secagem em estufa (60°C por aproximadamente 7 dias). Algumas características desses bancos estão sumarizadas na tabela 1. A reduzida biomassa e o pequeno tamanho dos exemplares demonstram que os bancos escolhidos encontravam-se no início do estabelecimento.

Tabela 1: Valores médios (\pm desvio padrão) do comprimento dos caules ($n = 15$) e da biomassa dos bancos formados por *E. najas* e *E. densa* no início do experimento ($n = 3$).

Profundidade (m)	Biomassa (gPSm ⁻²)		Comprimento (cm)
	0,5	1,0	
Bancos de <i>E. densa</i>	55,76 \pm (7,65)	82,99 \pm (28,55)	24,85 \pm (7,5)
<i>E. najas</i>	31,20 \pm (19,05)	34,08 \pm (17,96)	19,44 \pm (1,0)

Análise dos dados

A hipótese nula de igualdade das variáveis limnológicas entre os braços onde os experimentos foram realizados foi testada utilizando o teste t para amostras dependentes.

As taxas de crescimento relativas (TCR) dos ramos e das raízes de *E. najas* e *E. densa* foram calculadas através da seguinte equação: $TCR = (\ln M_2 - \ln M_1) / (t_2 - t_1)$, onde: M_2 e M_1 representam a massa seca das espécies em questão no tempo $t_2 - t_1$, respectivamente. Considerando a ausência de dados da massa seca inicial dos ramos utilizados nos experimentos, vinte e dois ramos adicionais de ambas as espécies com 10 cm de comprimento foram coletados e a massa fresca e seca determinadas. Posteriormente, uma relação massa fresca:massa seca foi utilizada para estimar a massa seca inicial dos ramos.

Análises de variância (ANOVA) bifatorial foram empregadas com diferentes objetivos: testar os efeitos da profundidade, 0,5 e 1,0 m, representando diferentes intensidades de radiação aquática, sobre os atributos de *E. najas* e *E. densa* e das

espécies. O efeito das espécies deve testar a hipótese nula de igualdade dos atributos de ambas as espécies nas profundidades onde se desenvolveram. Entretanto, estes efeitos foram somente avaliados quando ambas as espécies foram estabelecidas no interior de bancos de *E. najas*, tendo em vista que os dados em 0,5 m no interior de bancos de *E. densa* não foram obtidos.

Outro objetivo foi testar os efeitos dos bancos formados por *E. densa* sobre os atributos de *E. najas* e vice versa, e das espécies. Neste caso, o efeito das espécies deve testar a hipótese nula de igualdade dos atributos de ambas as espécies nos bancos onde se desenvolveram. A interação não significativa entre os efeitos dos bancos e das espécies significa que o desempenho de *E. najas* e *E. densa* é o mesmo em ambos os bancos onde elas se desenvolveram. Análises considerando estes efeitos foram somente aplicados em profundidades de 1,0 m, representando condições de radiação subaquática mais baixas. As variáveis foram transformados ($\log_{10}(x + 1)$) para minimizar problemas de homocedasticidade e de normalidade dos dados.

Resultados

Diferenças limnológicas entre os braços

Os resultados evidenciaram que os braços onde os experimentos foram realizados, de modo geral, apresentam características limnológicas similares. Os valores de turbidez e coeficiente de extinção não diferiram significativamente entre os braços onde os experimentos foram realizados ($t = -2,5589$; $P = 0,6271$; $n = 5$, $t =$; $P = n = 5$, respectivamente) (Fig. 2a,b).

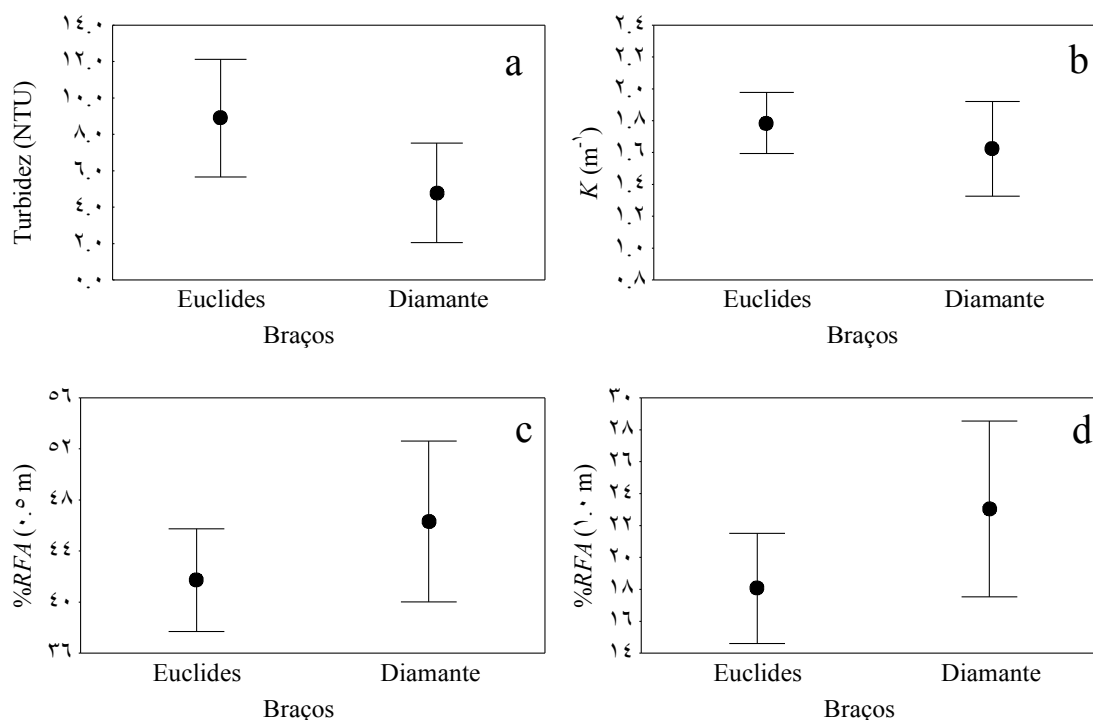


Figura 2: Valores médios de turbidez (a), coeficiente de extinção (b), de percentagem de radiação fotossinteticamente ativa em 0,5 m (c) em 1,0m (d) dos braços onde os experimentos foram realizados. As barras verticais indicam o erro padrão ($n = 5$).

A percentagem média de radiação fotossinteticamente ativa (%RFA) que atingiu 0,5 e 1,0 m foi de 413,55 e 179,02 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ em Euclides da Cunha e 300,00 e 148,65 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ em Diamante do Norte. Esses valores correspondem a 41,72 e 18,06 % e 46,32 e 23,04 % da RFA incidente na subsuperfície para Euclides da Cunha e Diamante do Norte, respectivamente. O test t para amostras pareadas indica que não houve diferenças significativas entre os braços em ambas as intensidades de radiação subaquática ($t = 1,0150$; $P = 0,3672$; $n = 5$ para 0,5 m e $t = 0,2838$; $P = 1,2368$; $n = 5$ para 1,0 m) (Fig. 2c, d).

Dentre os nutrientes considerados, apenas as concentrações de fósforo total na água diferiram significativamente entre os braços ($t = -15,0916$; $P = 0,0043$; $n = 5$). Os maiores valores médios foram encontrados nos braços localizados em Euclides da Cunha (Fig. 4). Para os valores médios do nitrogênio total da água ($t = -1,4337$; $P = 0,2881$; $n = 3$), da alcalinidade ($t = -2,0574$; $P = 0,1088$; $n = 5$), pH ($t = 0,5280$; $P = 0,6254$; $n = 5$), condutividade elétrica ($t = 0,6505$; $P = 0,5508$; $n = 5$) e temperatura ($t = 1,2058$; $P = 0,2943$; $n = 5$) não houve diferenças significativas (Fig. 3).

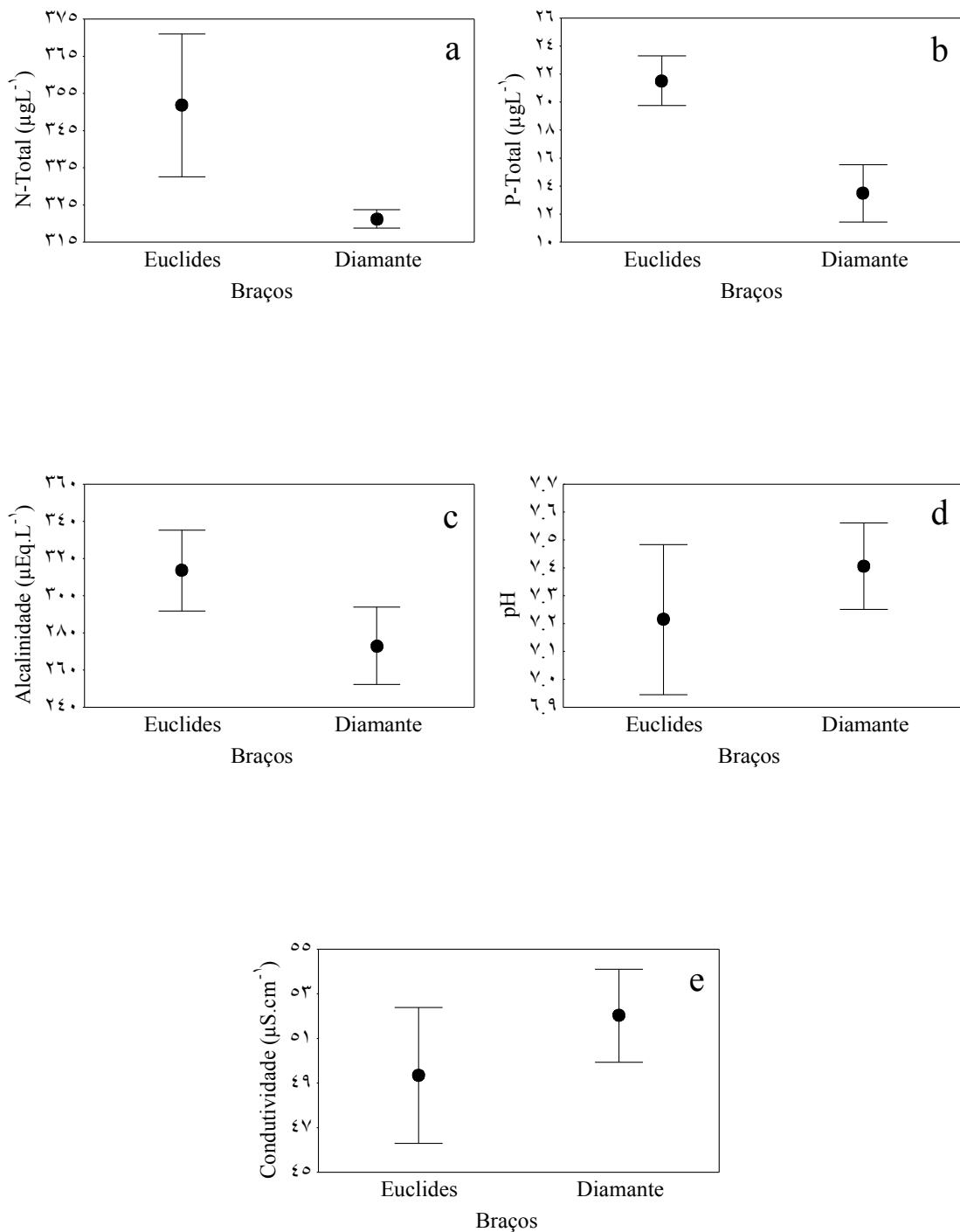


Figura 3: Valores médios das concentrações de N-total (a), e P-total na água (b), alcalinidade total (c), pH (d) e condutividade elétrica (e) dos braços onde os experimentos foram realizados. As barras verticais indicam o erro padrão ($n = 5$).

Efeito da radiação subaquática sobre E. najas e E. densa

Os resultados obtidos através da aplicação da ANOVA bifatorial evidenciaram que a radiação subaquática não afetou significativamente os diferentes atributos de ambas as espécies (Tab. 2). Entretanto, houve diferenças significativas entre os valores médios dos atributos de *E. najas* e *E. densa* no interior de bancos de *E. najas* (Tab. 2). A interação entre tais efeitos não foi significativa (Tab. 2).

Quando os atributos de *E. najas* e *E. densa* presentes no interior de bancos de *E. najas* foram comparados em ambas as profundidades, *E. najas* apresentou valores médios significativamente maiores das taxas de crescimento dos ramos e raízes, comprimento dos caules e número dos ramos (Tab. 2 , Fig. 4).

Não foram constatadas diferenças significativas da razão biomassa das raízes: ramos entre *E. najas* e *E. densa* nas duas profundidades consideradas (Tab. 2). No entanto, *E. najas* apresentou valores médios desta razão comparativamente maiores que *E. densa* em ambas as profundidades (Fig. 4).

Tabela 2: Resultados das ANOVAS avaliando os efeitos da radiação subaquática e das espécies sobre os atributos de *E. najas* e *E. densa*. TCR = taxas de crescimento relativas dos ramos; TCR-R = taxas de crescimento relativas das raízes; razão biomassa raízes:ramos; comprimento dos caules (cm) e número de ramos. FV = fonte de variação; GL = grau de liberdade.

FV	GL	Log TCR		Log TCR-R		Log razão		Log comprimento dos caules		Log núm. ramos	
		QM	P	QM	P	QM	P	QM	P	QM	P
Radiação (R)	1	0,000047	0,1749	0,00000053	0,3284	0,001568	0,1077	0,07414	0,3417	0,01673	0,6688
Espécie (E)	1	0,000789	0,0000	0,00000101	0,0000	0,001320	0,1391	12,1647	0,0000	4,61164	0,0000
R x E	1	0,000038	0,2725	0,00000014	0,6112	0,0002720	0,4975	0,00961	0,7309	0,27519	0,0878
Erro	43							0,0584			

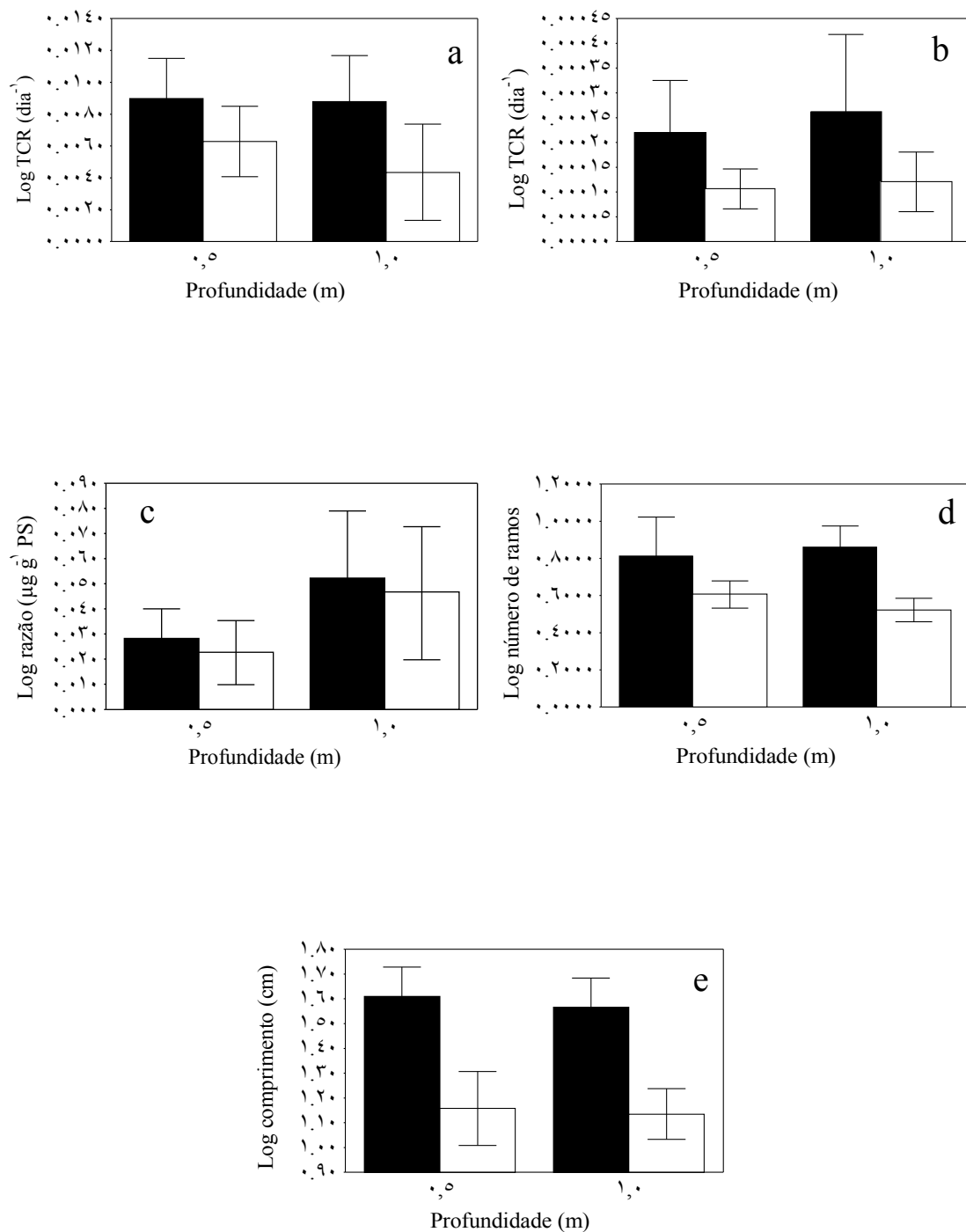


Figura 4: Valores médios (\pm DP) das taxas de crescimento relativas dos ramos (a), das raízes (b), da razão da biomassa das raízes:ramos (c), número de ramos (d) e comprimento dos caules (e) em diferentes intensidades de radiação subaquática (0,5 = alta; 1,0 = baixa). As colunas cheias representam os exemplares de *Egeria najas* e vazias de *Egeria densa* no interior de bancos de *E. najas*.

Efeito dos bancos sobre os atributos de *E. densa* e *E. najas*

Os resultados das ANOVAs evidenciaram que os bancos afetaram significativamente as taxas de crescimento relativas das raízes, razão biomassa raízes:ramos e o número dos ramos de *E. najas* e *E. densa* (Tab. 3). Os maiores valores médios das taxas de crescimento relativas das raízes e da razão biomassa raízes:ramos de ambas as espécies foram encontrados em bancos de *E. najas* enquanto que o maior número de ramos foi encontrado quando *E. najas* e *E. densa* foram instaladas em bancos constituídos por exemplares de suas espécies.

Alguns atributos das espécies também diferiram significativamente independentemente dos bancos onde se desenvolveram (Tab. 3). *E. najas* apresentou valores médios das taxas de crescimento relativas dos ramos e das raízes, número e comprimento dos caules significativamente maiores do que *E. densa*, principalmente quando presentes no interior de bancos formados por sua espécie (Fig. 5). Não foram constatadas diferenças significativas da razão biomassa raízes: ramos entre as espécies em questão.

A interação dos efeitos banco e espécie somente foi significativa para o número de ramos. Isto indica que o número de ramos produzidos por cada espécie depende do banco onde elas se desenvolveram (Tab. 3).

Tabela 3: Resultados das ANOVAS avaliando os efeitos dos bancos e das espécies sobre os atributos de *E. najas* e *E. densa*. TCR = taxas de crescimento relativas dos ramos; TCR-R = taxas de crescimento relativas das raízes; razão biomassa raízes:ramos; comprimento dos caules (cm) e número de ramos. FV = fonte de variação; GL = grau de liberdade.

FV	GL	Log TCR		Log TCR-R		Log razão		GL	Log comprimento dos caules		Log núm. ramos	
		QM	P	QM	P	QM	P		QM	P	QM	P
Banco (B)	1	0,000114	0,0740	0,00000072	0,0003	0,005910	0,0008	1	0,1781	0,0883	0,4196	0,0052
Espécie (E)	1	0,000529	0,0003	0,00000048	0,0022	0,000340	0,3885	1	10,3267	0,0000	2,3215	0,0000
B x E	1	0,000099	0,0953	0,00000014	0,0909	0,000000	0,98950	1	0,0093	0,6924	1,1781	0,0000
Erro	39	0,000034		0,00000005		0,000447		41	0,0584		0,0481	

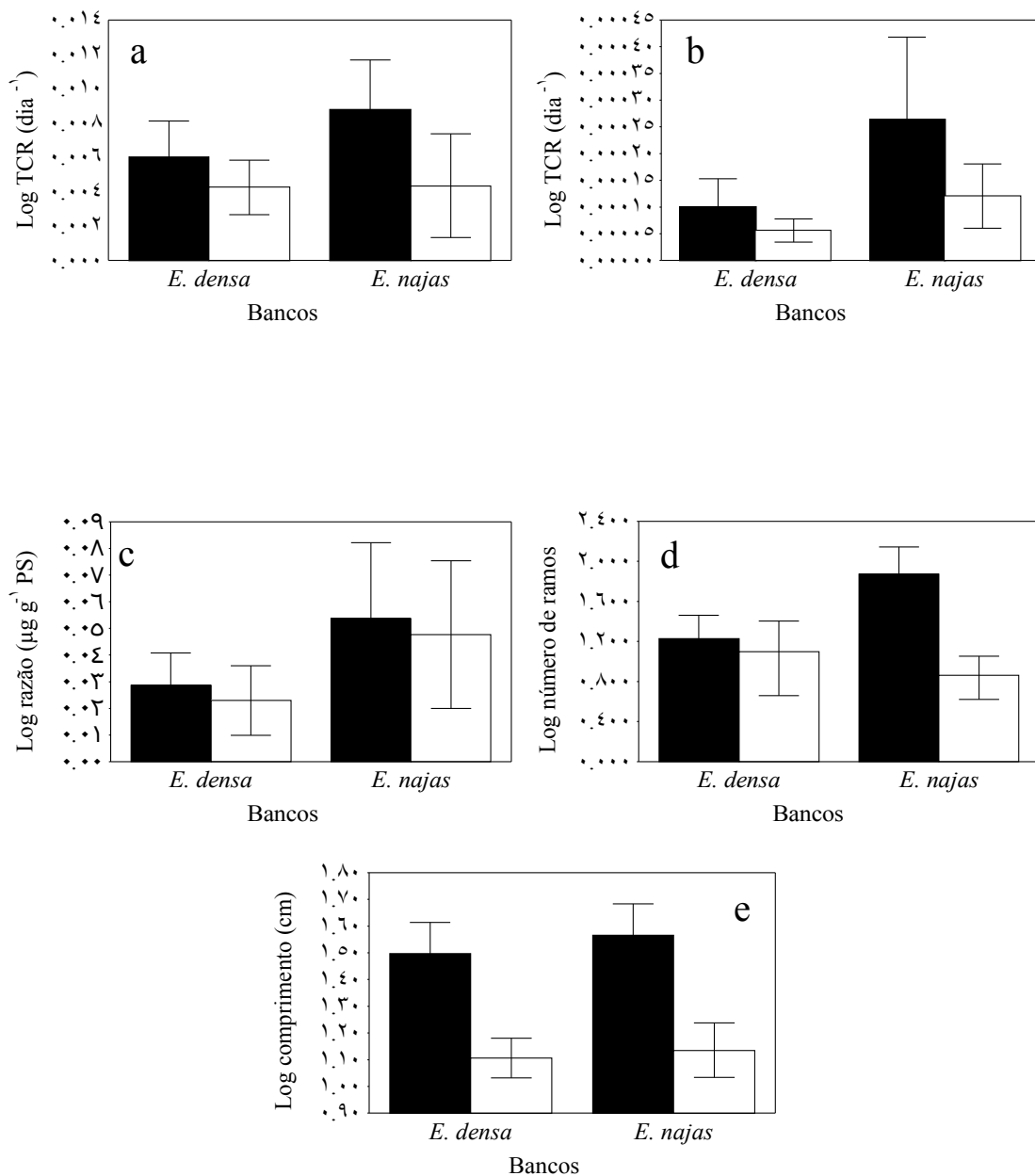


Figura 6: Valores médios (\pm SD) das taxas de crescimento relativas dos ramos (a) das raízes (b) e da razão da biomassa raízes: ramos (c) número de ramos (d) e tamanho máximo dos ramos (e). As colunas cheias representam os exemplares de *Egeria najas* e as vazias de *Egeria densa*. No eixo x são representados os bancos nos quais os experimentos foram executados.

Avaliação das concentrações de fósforo e nitrogênio da água intersticial do sedimento no início e após o experimento.

Os valores médios das concentrações de fósforo e nitrogênio trocáveis do sedimento após sessenta dias de experimento variaram entre 23,90 e 30,25 $\mu\text{g g}^{-1}$ PS e 4,80 e 7,87 $\mu\text{g g}^{-1}$ PS, respectivamente. De forma geral, os valores das concentrações de fósforo e nitrogênio trocáveis contidos na água intersticial do sedimento foram mais baixos na presença de exemplares de *E. najas* quando instalados no interior de ambos os bancos (Tab. 4).

Tabela 4: Valores médios (\pm SD) das concentrações de fósforo e nitrogênio trocável ($\mu\text{g g}^{-1}$ PS) da água intersticial do sedimento após os experimentos ($n = 3$). Os valores médios da concentração inicial e desvio padrão foram, 28,70 $\mu\text{g g}^{-1}$ PS \pm (1,90) e 7,94 $\mu\text{g g}^{-1}$ PS (2,47), respectivamente.

	<i>Egeria najas</i>				<i>Egeria densa</i>			
	NH_4^+		PO_4^{3-}		NH_4^+		PO_4^{3-}	
Profundidade (m)	0,5	1,0	0,5	1,0	0,5	1,0	0,5	1,0
<i>Bancos E. najas</i>	-	5,12	-	23,90	-	7,73	-	24,22
		$\pm 0,90$		$\pm 3,78$		$\pm 1,93$		$\pm 4,28$
<i>Bancos E. densa</i>	4,80	5,26	25,92	27,85	6,85	7,87	24,23	30,25
	$\pm 0,67$	$\pm 0,96$	$\pm 5,54$	$\pm 6,31$	$\pm 0,99$	$\pm 2,59$	$\pm 16,92$	$\pm 4,16$

Discussão

No presente estudo, a despeito da ausência dos efeitos da radiação sobre o estabelecimento de *E. najas* e *E. densa*, foram constatadas diferenças significativas entre o desempenho de ambas as espécies. *E. najas* apresentou os valores mais elevados de todos os atributos, em ambas as profundidades.

De acordo com vários trabalhos (Barko & Smart, 1981; Tanner et al., 1993; Bini & Thomaz, *in press*; 2001; Pezzato & Camargo, 2004), *E. najas* e *E. densa* podem se desenvolver mesmo em condições de baixas intensidades de radiação subaquática. No entanto, embora essas espécies apresentem morfologia similar, *E. najas* apresentou maior alongamento dos caules e taxas de crescimento dos ramos em ambas as profundidades. Estes resultados indicam que a primeira espécie pode crescer e formar dossel comparativamente mais rápido.

O alongamento dos caules para formar um dossel alguns centímetros abaixo da superfície da água tem sido descrito como a estratégia morfológica mais comum para aumentar a eficiência de utilização da radiação subaquática (Barko & Smart, 1981; Scheffer et al., 1992; Tanner et al., 1993; Hofstra et al., 1999; Cenzato & Ganf, 2001; Pilon & Santamaría, 2002). De acordo com estes autores, esta estratégia permite que as plantas submersas escapem dos efeitos adversos da turbidez da água (Scheffer et al., 1992). Considerando-se que os experimentos foram executados em duas intensidades de radiação subaquática, representadas pelas profundidades de 0,5 e 1,0 m, pode-se supor que *E. najas* é uma espécie competitivamente superior que *E. densa* sob diferentes regimes de radiação subaquática. Nossos resultados para *E. najas* corroboraram os encontrados em laboratório por Tavechio & Thomaz (2003) que afirmam que esta espécie é tolerante às baixas condições de radiação subaquática. Adicionalmente, resultados obtidos “in situ” no reservatório de Itaipu também indicam que *E. najas* apresenta maior tolerância em relação à radiação subaquática que *E. densa* (Bini & Thomaz, *in press*).

Estudos em laboratório e em condições ambientais têm demonstrado que a eficiência da obtenção da radiação subaquática por plantas formadoras de dossel é determinada pela concentração de nutrientes no sedimento (Chambers & Kalff, 1987ab; Van et al., 1999). De acordo com Whigham (1978), a superioridade da obtenção da radiação subaquática, através do maior alongamento, seria primeiro obtida pela maior eficiência de utilização de nutrientes no sedimento devido a um considerável desenvolvimento das

raízes. No presente estudo, ao final dos experimentos, *E. najas* apresentou maior biomassa das raízes e emitiu raízes comparativamente mais longas e finas (dados não apresentados) que *E. densa*, permitindo que a primeira espécie maximizasse a área de superfície de contato com o estoque de nutrientes contidos no sedimento. Por outro lado, as raízes emitidas por *E. densa* eram mais curtas porém, mais grossas. Isto deve explicar a similaridade da razão raízes:ramos entre *E. najas* e *E. densa* em ambas as profundidades. De fato, experimentos realizados por Pereira (2002) demonstraram que *E. najas* não é limitada pelas concentrações de fósforo e nitrogênio trocáveis do sedimento em vários ambientes de sua área nativa de ocorrência, na bacia do rio Paraná. No presente estudo, considerando que as concentrações de nutrientes no início dos experimentos foram idênticas, pôde-se inferir que os valores mais elevados dos atributos de *E. najas* poderiam ser assim explicados pela maior eficiência da utilização de nutrientes do sedimento.

Quando os experimentos são realizados “in situ”, as respostas morfológicas e fisiológicas de plantas aquáticas são freqüentemente interpretadas somente com relação ao fator de interesse, não considerando outros fatores naturais que potencialmente poderiam afetar o desenvolvimento das plantas aquáticas. A acumulação de detritos sobre a superfície das folhas e/ou a colonização por organismos perifíticos têm sido consideradas alguns dos principais fatores que podem dificultar uma avaliação mais precisa dos resultados dos experimentos “in situ” (Tanner et al., 1993). No último dia do experimento, foi observada uma grande quantidade de algas filamentosas aderidas aos exemplares de ambas as espécies, quando essas se desenvolviam nos bancos de *E. densa*. Embora não foi possível identificar quando as algas colonizaram as macrófitas, quando presentes, estas podem reduzir a absorção da radiação subaquática, nutrientes e carbono inorgânico dissolvido da água (Ozimek et al., 1991; Weisner et al., 1997; Strand & Weisner, 2001; Roberts et al., 2003). Apesar desta observação, *E. najas* apresentou menores valores da razão biomassa raízes:ramos e das taxas de crescimento das raízes quando presente no interior de bancos de *E. densa*. Os exemplares de *E. najas* mantiveram elevado o crescimento em comprimento dos caules comparativamente à *E. densa*. Provavelmente isto ocorreu devido à alocação de energia das raízes e dos ramos laterais, para o alongamento dos caules.

Ao final do experimento, os exemplares de *E. najas* que constituíam os bancos atingiam a superfície da água, formando um denso dossel. Este fato não foi constatado no banco de *E. densa*. Desta maneira, pode-se sugerir que o crescimento mais rápido

dos exemplares que formavam os bancos de *E. najas* afetou a disponibilidade de radiação subaquática e a alocação de biomassa para os ramos e raízes de *E. densa*. Uma provável resposta de *E. densa* à redução da radiação subaquática foi um desenvolvimento mais acentuado das raízes, resultando em maiores valores médios da razão biomassa raízes:ramos e das taxas de crescimento das raízes, quando se desenvolviam no interior de bancos de *E. najas*. Uma comparação entre os valores dos diferentes atributos sugere que a maior alocação de biomassa para as raízes ocorreu às custas da alocação de biomassa para a formação de novos ramos, já que nenhuma mudança no comprimento dos caules ocorreu.

Maiores valores da razão podem ser considerados um mecanismo de resposta para sobreviver às condições de estresse luminoso, mesmo se ocasionado por outras espécies de plantas. Um exemplo foi relatado por Blanch et al. (1998) que inferiram, através de estudos experimentais, que sob condições de altos valores de turbidez, *Vallisneria americana* aloca biomassa para as raízes fornecendo, assim, uma reserva energética para uma rápida produção de folhas quando os valores da turbidez entram em declínio. Tal resposta depende do tempo que a biomassa dos ramos pode sustentar a manutenção e produção das raízes. Além disso, mudanças fisiológicas, da composição e concentração das enzimas e pigmentos, devem co-ocorrer para permitir uma maior aclimatização sob condições de baixos níveis de radiação subaquática (Goldsborough & Kemp, 1988).

Outros estudos reportam ainda que o aumento da razão biomassa raízes:ramos é uma resposta morfológica para aumentar a absorção de nutrientes do sedimento (Middelboe & Markager, 1997; Sand-Jensen & Madsen, 1991). Mudanças da disponibilidade de radiação subaquática devem afetar a demanda da concentração de nutrientes do sedimento refletindo na alocação de biomassa e nas taxas de crescimento de plantas submersas (Madsen & Cedergreen, 2002). De acordo com Sand-Jensen & Madsen (1991), em uma fase inicial de estabelecimento, maiores concentrações de nutrientes no sedimento devem assegurar o desenvolvimento das porções vegetativas sob condições de reduzida disponibilidade de radiação subaquática. Assim, poder-se-ia inferir que *E. densa*, sob tais condições de radiação subaquática, apresenta maior requerimento de nutrientes no sedimento para desenvolver dossel do que *E. najas*.

Os resultados obtidos neste estudo evidenciaram que *E. najas* e *E. densa* apresentaram diferentes respostas morfológicas quando se desenvolviam em ambos os bancos. Enquanto *E. najas* no interior de bancos de *E. densa* alocou, aparentemente,

maior proporção da biomassa das raízes e ramos para a manutenção do comprimento dos caules, *E. densa*, quando presente no interior de bancos de *E. najas*, aumentou as taxas de crescimento das raízes, provavelmente para maximizar a obtenção de nutrientes no sedimento. Além disso, é possível assumir que diferenças nas taxas de alocação de biomassa estiveram principalmente associadas com a redução do número de brotos, dada a interação significativa entre este atributo e o efeito dos bancos. Adicionalmente, os padrões de alocação de biomassa para as estruturas acima e abaixo do sedimento têm sido utilizados para descrever o recurso para o qual a espécie apresenta maior habilidade competitiva (Grime 1979, Gaudet & Keddy, 1988; Doyle et al., 2003; Tanaka et al., 2004).

A radiação subaquática tem sido considerada um dos principais fatores que potencialmente regula o crescimento de macrófitas aquáticas. Além disso, sua maior eficiência de utilização atribui à espécie uma superioridade competitiva (Titus & Adams, 1979; Moen & Cohen, 1989; Hofstra et al., 1999; Doyle et al., 2003; Barrat-Segretain & Arnaud, 2004). No presente estudo, *E. najas* dispensou maior energia à manutenção e alongamento dos caules, provavelmente, para maximizar a obtenção da radiação subaquática. Com base nos resultados apresentados nesse estudo, foi possível inferir que quando ambas colonizam o mesmo local simultaneamente, *E. najas*, em função das maiores taxas de crescimento, deve formar dossel mais rapidamente do que *E. densa*. Pressupõe-se, assim, que *E. najas* é uma espécie competitivamente superior à *E. densa*.

Infere-se ainda que, as concentrações de nutrientes no sedimento e o tempo para acumular nutrientes nas raízes para a formação de dossel, antes que a competidora potencial se estabeleça, podem afetar os resultados entre as espécies formadoras de dossel (Hofstra et al., 1999; Van et al., 1999; Tanaka et al., 2004). Assim, tais efeitos devem ser considerados em experimentos futuros que visem entender as relações competitivas entre *E. najas* e *E. densa*.

Referências Bibliográficas

- Barko, J. W., Smart, R. M. 1981. Comparative influence of light and temperature on the growth and metabolism of selected submersed freshwater macrophytes. *Ecological Monographs*. **51** (2), 219-235.
- Barrat-Segretain, M.H., Arnaud, E. 2004. Experiments on growth interactions between two invasive macrophyte species. *Journal of vegetation Science*, **15**: 109-114.
- Bini, L.M. 2001. *Dinâmica populacional de Egeria najas Planchon (Hydrocharitaceae): sobrevivência de uma espécie submersa subtropical com elevada turbidez (reservatório de Itaipu Binacional, Brasil-Paraguai)*. s. 131. Tese. (Doutorado em ecologia de ambientes aquáticos continentais)-Departamento de Biologia, Universidade Estadual de Maringá, UEM.
- Bini, L.M., Thomaz, S.M. Production of *Egeria najas* e *Egeria densa* occurrence in a large subtropical reservoir (Itaipu Reservoir, Brazil-Paraguay). *Aquatic Botany*.
- Blanch, S. J., Ganf, G. G., Walker, K. F. 1998. Growth and recruitment in *Vallisneria americana* as related to average irradiance in the water column. *Aquatic Botany* **61**, 181-205.
- Bremner, J.M., 1965. Inorganic forms of nitrogen. In: *Methods of soils analysis*, Ed. Black, C.A. American Society of Agronomy, Wisconsin, 1179-1237.
- Carmouze, J.P. 1994. *O metabolismo dos ecossistemas aquáticos: fundamentos teóricos, métodos de estudo e análises químicas*. São Paulo: Edgard Blücher: FAPESP. 253 p.
- Cenzato, D., Ganf, G. 2001. A comparison of growth responses between two species of *Potamogeton* with contrasting canopy architecture. *Aquatic Botany* **70**, 53-66.
- CESP. 1998. Conservação e manejo nos reservatórios: limnologia, ictiologia e pesca. São Paulo: Série Divulgação e Informação 220, 166p.
- Chambers, P. A., Kalff, J. 1987a. Light and nutrients in the control of aquatic plant community structure. I. *In situ* experiments. *Journal of Ecology* **75**, 611-619.
- Chambers, P. A., Kalff, J. 1987b. Light and nutrients in the control of aquatic plant community structure. II. *In situ* experiments. *Journal of Ecology* **75**, 611-619.
- Cook, C.D.K.; Urmi-König, K., 1984. A revision of genus *Egeria* (Hydrocharitaceae). *Aquatic Botany*. **19**: 73-96.
- Dennison, W. C., Alberte, R. S. 1986. Photoadaptation and growth of *Zostera marina* L. (eelgrass) transplants along a depth gradient. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **98**, 265-282.
- Doyle, R. D., Francis, M. D., Smart, R. M. 2003. Interference competition between *Ludwigia repens* and *Hygrophila polysperma*: two morphologically similar aquatic plant species. *Aquatic Botany* **77**, 223-234.

- Dutartre, A., Haury, J., Jigorel, A. 1999. Sucession of *Egeria densa* in a drinking water reservoir in Morbihan (France). *Hydrobiologia* **415**, 243-247.
- Fritz, K.M., Evans, M.A., Feminella, J.W. 2004. Factors affecting biomass allocation in the riverine macrophyte *Justicia americana*. *Aquatic Botany*, **78**: 279-288.
- Gaudet, C.L., Keddy, P.A. 1988. A comparative approach to predicting competitive ability from plant traits. *Nature* **334** (21), 242-243.
- Goldsborough, W. J., Kemp, W. M. 1988. Light responses of a submersed macrophyte: implications for survival in turbid tidal waters. *Ecology* **69** (6), 1775-1786.
- Grime, J.P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley & Sons, Ltda. 222 p.
- Haramoto, T., Ikusima, I. 1988. Life cycle of *Egeria densa* Planch., an aquatic plant naturalized Japan. *Aquatic Botany* **30**, 389-403.
- Hofstra, D.E., Clayton, J. Green, J.D., Auger, M. 1999. Competitive performance of *Hydrilla verticillata* in New Zealand. *Aquatic Botany*, **63**, 305-324.
- Kirk, J.T.O. 1996. Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge.
- Mackereth, F.Y.H., Heron, J.G., Talling, J., 1978. Water analysis: some revised methods for limnologists. Ambleside, Freshwater Biological Association. Scientific Publication, 36, 120 p.
- Madsen, T.V., Cerdergreen, N. 2002. Sources of nutrients to rooted submerged macrophytes growing in a nutrient-rich stream. *Freshwater Biology* **47**, 283-291.
- Marcondes, D. A. S., Mustafá, A. L., Tanaka, R. H. 2003. Estudos para manejo integrado de plantas aquáticas no reservatório de Jupiá. In: Thomaz, S. M., e Bini, L. M (Eds). *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas*. Maringá: EDUEM, cap. 15, p. 299-317.
- Middelboe, A.L., Markager, S. 1997. Depth limits and minimum light requirements of freshwater macrophytes. *Freshwater Biology* **37**, 553-568.
- Moen, R.A., Cohen, Y. 1989. Growth and competition between *Potamogeton pectinatus* L. and *Myriophyllum exalbescens* Fern. In experimental ecosystems. *Aquatic Botany* **33**, 257-270.
- Ozimek, T., Pieczyńska, E., Hankiewicz, A. 1991. Effects of filamentous algae on submerged macrophyte growth: a laboratory experiment. *Aquatic Botany*, **41**, 309-315.
- Pereira, G., 2002. *Efeitos da adição de P e N sobre o crescimento de Egeria najas Planchon (Hydrocharitaceae)*. Dissertação (Mestrado em ecologia de ambientes

aquáticos continentais)-Departamento de Biologia, Universidade Estadual de Maringá, UEM.

- Pezzato, M.M., Camargo, A.F.M. 2004. Photosynthetic rate of the aquatic macrophyte *Egeria densa* Planch. (Hydrocharitaceae) in two rivers from the itanhaém river basin in São Paulo state, Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology* **47**(1), 153-162.
- Pilon, J., Santamaría, Luis. 2002. Clonal variation in morphological and physiological responses to irradiance and photoperiod for the aquatic angiosperm *Potamogeton pectinatus*. *Journal of Ecology* **90**, 859-870.
- Roberts, E., Kroker, J., Körner, S., Nicklisch, A. 2003. The role of periphyton during the re-colonization of a shallow lake with submerged macrophytes. *Hydrobiologia* **506-509**, 525-530.
- Sand-Jensen, K., Madsen, T.V. 1991. Minimum light requirements of submerged freshwater macrophytes laboratory growth experiments.). *Journal of Ecology* **79**, 749-764.
- Scheffer, M., Deredelijkheid, M. R., Noppert, F. 1992. Distribution and dynamics of submerged vegetation in a chain of shallow eutrophic lakes. *Aquatic Botany* **42**, 199-216.
- Staiton, M.P., Capel, M.J. Armstrong, E.A.J. 1977. The chemical analysis of freshwater. Canadian Fisheries and Marine Service Miscellaneous Special Publication.
- Stewart, J.W., Růžička, J. 1976. Flow injection analysis. Part V. Simultaneous determination of nitrogen and phosphorus in acid digests of plant material with a single spectrophotometer. *Analitica Chimica Acta* **82**, 137-144.
- Strand, J. A., Weisner, S. E. B. 2001. Morphological plastic response to water depth and wave exposure in an aquatic plant (*Myriophyllum spicatum*). *Journal of Ecology* **89**, 166-175.
- Tanaka, N., Asaeda, T., Hasegawa, A., Tanimoto, K. 2004. Modelling of the long-term between *Typha angustifolia* and *Typha latifolia* in shallow water – effects of eutrophication, latitude and initial advantage of belowground organs. *Aquatic Botany* **79**, 295-310.
- Tanner, C. C., Clayton, J. S., Wells, R. D. S. 1993. Effects of suspended solids on the establishment and growth of *Egeria densa*. *Aquatic Botany* **45**, 299-310.
- Tavechio, W.L.G., Thomaz, S.M. 2003. Effects of light on the growth and photosynthesis of *Egeria najas* Planchon. *Brazilian Archives of Biology and Technology* **46** (2), 203-209.
- Thomaz, S.M., Pagioro, T.A., Bini, L.M., Roberto, M. do C. Macrófitas aquáticas em reservatórios dos estados do Paraná e São Paulo: Uma abordagem em diferentes escalas espaciais. (no prelo).

- Thomaz, S. M., Bini, L. M. 1999. A expansão das macrófitas aquáticas e implicações para o manejo de reservatórios: um estudo na represa de Itaipu. In: Raoul, H. (Ed.). *Ecologia de reservatórios: estrutura, função e aspectos sociais*. Botucatu: FUNDIBIO; São Paulo: FAPESP, cap. 20, p. 597-625.
- Titus, J.E., Adams, M.S. 1979. Coexistence and the Comparative Light Relations of the Submersed Macrophytes *Myriophyllum spicatum* L. and *Vallisneria americana* Michx. **40**, 273-286.
- Van, T.K., Wheeler, G.S., Center, T.D. 1999. Competition between *Hydrilla verticillata* and *Vallisneria americana* as influenced by soil fertility. *Aquatic Botany* **62**, 225-233.
- Weisner, S. E. B., Strand, J. A., Sandsten, H. 1997. Mechanisms regulating abundance of submerged vegetation in shallow eutrophic lakes. *Oecologia* **109**, 592-599.
- Whigham, D. F. 1978. The relationship between aboveground and belowground biomass of freshwater tidal wetlands macrophytes. *Aquatic Botany* **5**, 355-364.

Capítulo 2

Influência de alguns fatores sobre Z_{\min} , Z_{\max} e a largura dos estandes de *Egeria* no reservatório de Rosana (Brasil).

Resumo

Regressões múltiplas foram utilizadas com o objetivo de testar quais variáveis ambientais (fetch, declividade e profundidade do disco de Secchi) poderiam prever a largura e os limites de colonização inferior (Z_{\min}) e superior (Z_{\max}) de bancos de *Egeria*. no reservatório de Rosana. A declividade do litoral foi a única variável correlacionada com a largura dos estandes, que foi maior em locais com menor declividade. Os valores máximos da largura (260 m) foram registrados em locais com declividade inferior à $1,0 \text{ m.m}^{-1}$. A Z_{\min} e Z_{\max} dos estandes de *Egeria*. foram correlacionadas positivamente com a área potencial de ação das ondas, “fetch”. Isto indica que os limites de ocorrência dessas espécies no reservatório de Rosana são determinados pelos efeitos diretos e/ou indiretos desta variável. Entretanto, para Z_{\max} , diferentes relações devem existir quando os valores do “fetch” são baixos (obtidos nos braços do reservatório) ou altos (obtidos no corpo central do reservatório). Em valores de “fetch” mais baixos, a profundidade de disco de Secchi foi a principal variável que explicou Z_{\max} dos estandes de *Egeria*. Considerando-se o conjunto de dados obtidos, os níveis de radiação fotossinteticamente ativa (RFA) que alcançam a Z_{\max} foram, em média, de 6,9% da RFA obtida na sub-superfície. Este valor é próximo aos limites superiores do ponto de compensação de outras espécies de plantas aquáticas submersas. Por outro lado, em valores de “fetch” mais elevados, obtidos no corpo central do reservatório, o “fetch” foi a única variável significativamente correlacionada com a Z_{\max} . Isto indica que a Z_{\max} dos estandes de *Egeria*. deve ocorrer em zonas mais profundas do reservatório, nos locais onde os valores de fetch são mais elevados.

Abstract

Multiple regression tests were performed to test the effects of fetch, littoral slope and Secchi disk upon the stand width and maximum (Z_{\max}) and minimum (Z_{\min}) colonization depths of *Egeria* spp in the Rosana Reservoir. Littoral slope was the only variable correlated with stand width that was larger in locations with lower slopes. The higher width values (up to 260m) were found in locations where slope were lower than 1.0 m.m^{-1} . Z_{\min} and Z_{\max} were correlated positively with fetch. It indicates that direct and/or indirect effects of this variable determine the depth limits of this genus in the Rosana Reservoir. Nevertheless, different relations were found at low or higher values of fetch, observed in the arms and in the main body of the reservoir, respectively. In lower values, Secchi disk depth was the main variable explaining Z_{\max} of *Egeria* stands. Considering the full data set, the underwater radiation that reaches Z_{\max} was, in average, 6.9% of the surface radiation. This value approaches the highest values of the compensation point of other submerged species. On the other hand, in locations where fetch is longer (i.e., in the reservoir main axis), this was the only variable that explained significantly Z_{\max} . It indicates that *Egeria* Z_{\max} occurs in deeper zones of the reservoir where fetch values are longer.

Introdução

A importância ecológica das macrófitas aquáticas no aumento da heterogeneidade espacial, que propicia a criação de habitats para macroinvertebrados (Bailey, 1988; Sand-Jensen, 1998) e peixes (Pelicice et al., 2005) tem sido bastante enfatizada. Estudos recentes em reservatórios brasileiros demonstraram haver uma relação positiva entre a diversidade de peixes e a cobertura e diversidade de macrófitas aquáticas (Agostinho et al., 2003). Além disso, a importância das macrófitas em ecologia de lagos e rios está relacionada com o aumento da estabilização do sedimento na região litorânea (Sand-Jensen, 1998).

A importância quantitativa das macrófitas submersas sobre os processos e padrões das comunidades biológicas depende do grau de colonização destes vegetais (Bini, 2001). No ambiente aquático, as macrófitas submersas geralmente formam estandes mistos ou monoespecíficos que variam na distribuição e em sua área total de ocupação (Sand-Jensen, 1998). A profundidade máxima ($Z_{\text{máx}}$) e mínima ($Z_{\text{mín}}$) de colonização de macrófitas submersas são atributos freqüentemente mensurados que podem expressar o grau de ocupação das macrófitas aquáticas nos ecossistemas.

Embora ainda não exista um consenso sobre os fatores que, em diferentes escalas espaciais, determinam os atributos de macrófitas aquáticas submersas (Duarte & Kalff, 1986; 1988; 1990; Chambers & Kalff, 1985; Hudon et al., 2000; Riss & Hawes, 2003), a declividade do litoral, “fetch” e a profundidade do disco de Secchi têm sido freqüentemente utilizados em estudos que objetivam prever a ocorrência e ocupação desta vegetação. A $Z_{\text{mín}}$ tem sido freqüentemente relacionada com o grau de exposição às ondas ocasionado pelo vento “fetch”, velocidade e duração dos ventos (Spence, 1982; Chambers, 1987; Canfield & Hoyer, 1988; Riss & Hawes, 2003). Por outro lado, a $Z_{\text{máx}}$ tem sido freqüentemente relacionada à profundidade do disco de Secchi (Spence, 1982; Chambers & Kalff, 1985; Scheffer et al., 1992; Middelboe & Markager, 1997; Hudon et al., 2000, Bini, 2001). Assim, a abordagem preditiva pode identificar a importância relativa de cada variável para prever a ocorrência e extensão dos bancos de macrófitas aquáticas e ainda proporciona a implementação de estratégias de monitoramento e manejo nos ecossistemas.

O objetivo deste estudo é elaborar modelos preditivos que permitam determinar os efeitos do “fetch”, declividade das margens e profundidade do disco de Secchi sobre a largura, $Z_{\text{mín}}$ e $Z_{\text{máx}}$ de estandes formados por *Egeria*.

Área de Estudo

O presente experimento foi desenvolvido no reservatório de Rosana (Fig. 1). O reservatório foi construído em 1986 no rio Paranapanema, um dos principais afluentes da margem esquerda do Rio Paraná, na divisa dos estados do Paraná e São Paulo (22° 36'S 52°52'W). Apresenta uma área inundada de 27.600 ha e um tempo de residência teórico de 18,6 dias (CESP, 1998). Este reservatório, por ser o último de uma cadeia, apresenta maiores valores de transparência da água, alcalinidade e reduzidas concentrações de P-total e N-total permitindo, assim, classificá-lo como oligotrófico (Roberto et al., 2003; Pagioro et al., 2003).

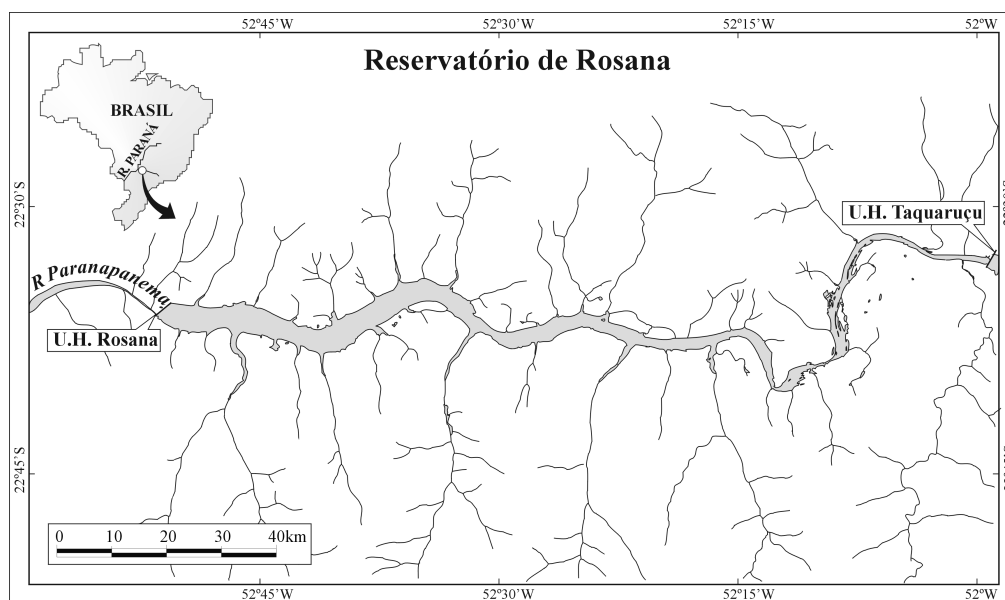


Figura 1 – Mapa do reservatório de Rosana.

Particularmente importante para o estudo de macrófitas aquáticas, destaca-se, dentre outros fatores, que é um reservatório raso e do tipo fio d'água. Em estudos preliminares realizados no reservatório de Rosana foram identificados 37 táxons de macrófitas aquáticas pertencentes a diferentes grupos ecológicos (Thomaz et al., no prelo). Destaca-se que *Egeria najas* e *Egeria densa* são as espécies submersas mais freqüentes e abundantes neste reservatório. Formando bancos mistos ou monoespecíficos, estas espécies ocupam extensas áreas das regiões litorâneas e ao longo das margens do eixo central do reservatório.

Material e Métodos

Este estudo foi realizado em setembro de 2003 e fevereiro de 2004 ao longo das margens do corpo central e em cinco braços do reservatório de Rosana. Foram selecionados 176 locais com o objetivo de contemplar ambientes com diferentes características ambientais. Ao longo do corpo central, transecções transversais às margens direita e esquerda foram distribuídas a intervalos regulares que variaram entre 1,0 e 1,5 km. Em cada transecção, Z_{\min} e Z_{\max} de cada estande de *Egeria* foram anotadas e demarcadas com GPS para avaliar a largura dos estandes através do programa nave. Para Z_{\min} e Z_{\max} em profundidades que as espécies de *Egeria* não formava dossel ou que não era possível visualizar o estande, foram realizadas prospecções de fundo, auxiliadas por um garfo com cabo graduado (a cada 10 cm). Os valores foram, posteriormente, conferidos através de inspeções repetidas e as profundidades anotadas. O mesmo procedimento foi adotado para os braços do reservatório.

A distância entre os valores de Z_{\min} e Z_{\max} de cada estande foi ainda utilizada para calcular a declividade do litoral colonizada por ambas as espécies. A declividade do litoral foi então expressa como coeficiente angular de uma regressão linear entre Z_{\min} e Z_{\max} de estandes de *Egeria* (Bini, 2001).

A profundidade do disco de Secchi e a percentagem da radiação (%RFA), em relação à subsuperfície, foram as variáveis utilizadas para representar a disponibilidade da radiação subaquática na profundidade máxima de colonização. A equação %RFA = $(100)e^{-kZ_{\max}}$ foi calculada para estimar a percentagem de radiação que atingiu a Z_{\max} de estandes de *Egeria*. sendo $K = [\log(I_0) - \log(I_z)]/z$, onde I_0 e I_z é a radiação logo abaixo da superfície e aquela obtida em z metros, respectivamente (Kirk, 1996). O "fetch" efetivo também foi calculado a partir da seguinte equação:

$$F = \left(\frac{\sum xi * \cos yi}{\sum \cos yi} \right) * S',$$

onde xi é a distância entre o ponto i e a margem ou ilha, yi é o ângulo utilizado para medir a distância. Os ângulos utilizados para calcular o "fetch" variaram em intervalos de 10° finalizando em 180 °. S' é a escala do mapa para transformação do F em km. A distância entre cada ponto, dentro dos braços e no corpo central do reservatório foi calculada utilizando mapas com escala de 1: 20.000. Assim, os valores do "fetch"

efetivo, estimados desta forma não foram corrigidos pela direção do vento e apenas refletem o efeito potencial das ondas sobre as margens dos locais amostrados (doravante, "fetch").

Análise dos dados

Correlações entre as variáveis dependentes e as variáveis ambientais foram estimadas. Análises de regressão múltipla "stepwise" com o procedimento de seleção de variáveis "forward" ou "standard" foram aplicadas com o objetivo de avaliar quais as variáveis ambientais, declividade, "fetch" e profundidade do disco de Secchi (variáveis explanatórias) poderiam explicar a largura, Z_{\min} e Z_{\max} de estandes de *Egeria* (variáveis dependentes) no reservatório de Rosana. Preferência foi dada ao procedimento de seleção de variáveis que forneceram os maiores valores do coeficiente de determinação. Os pressupostos destas análises foram verificados através da análise de resíduos. Quando necessário, os dados foram transformados utilizando-se $\log_{10}(x + 1)$ ou raiz quadrada para atingir os pressupostos das análises. As análises de regressão múltipla foram realizadas utilizando o programa Estatística versão 5.5.

Os diagramas de dispersão entre as variáveis dependentes, Z_{\max} e largura dos estandes de *Egeria* e a variável independente, declividade, não seguiram um padrão linear. Os pontos ficaram concentrados no interior de triângulos ou "envelopes". A probabilidade de ocorrer uma concentração destes pontos tão grande quanto a observada no interior dos triângulos simplesmente ao acaso foi testada de acordo com o método de Montecarlo com 10000 simulações utilizando a rotina "Macroecology" do programa ECOSIM, versão 7.22 (Gotelli & Entsminger, 2000).

Resultados

A tabela 1 sumariza algumas estatísticas descritivas das variáveis estudadas. De modo geral, todas as variáveis apresentaram variações bastante acentuadas. Os valores da largura dos bancos ao longo do eixo longitudinal do reservatório variaram entre 1 e 261 m, Z_{\min} entre 0,20 e 4,00 m e Z_{\max} entre 1,40 e 6,00 m.

Tabela 1 – Estatística descritiva das variáveis consideradas neste estudo. (D.P. = desvio padrão).

Variáveis	<i>N</i>	Média	Min.	Max.	D.P.
Largura (m)	157	32,66	1,00	261,30	39,94
Z_{\min} (m)	129	1,52	0,20	4,00	0,74
Z_{\max} (m)	104	3,31	1,40	6,00	0,78
Declividade (m.m^{-1})	87	0,09	0,008	0,52	0,088
“Fetch” (km)	169	3,58	0,36	5,98	1,71
Prof. disco de Secchi (m)	163	2,26	0,65	3,45	0,64

A largura dos estandes de *Egeria* foi negativamente correlacionada com a declividade do litoral (Fig. 2a). Embora tenha havido uma grande dispersão dos pontos essa relação foi significativa ($p < 0,001$). Porém, esta variável não foi afetada pelo “fetch” e pela profundidade do disco de Secchi (Figs. 2b, c).

A despeito da inexistência de outras variáveis significativas, inspeções gráficas sugerem que a largura dos estandes de *Egeria* e a declividade do litoral apresentam uma relação do tipo triangular (Figura 2a). A variabilidade de Z_{\max} foi comparativamente maior em valores mais baixos de declividade. Quando a declividade foi maior que $0,15 \text{ m.m}^{-1}$ a largura dos estandes foi sempre inferior à 3 metros. Este tipo de relação assume que o emprego de métodos analíticos lineares geralmente utilizados em processos contínuos não é adequado. A probabilidade de ocorrer a concentração de pontos tão grande quanto a observada no interior do triângulo, simplesmente ao acaso, entre a largura dos estandes e a declividade do litoral, foi igual a 0,042. Desta forma, pode-se assumir que, a relação triangular entre a largura dos estandes e a declividade do litoral foi significativa.

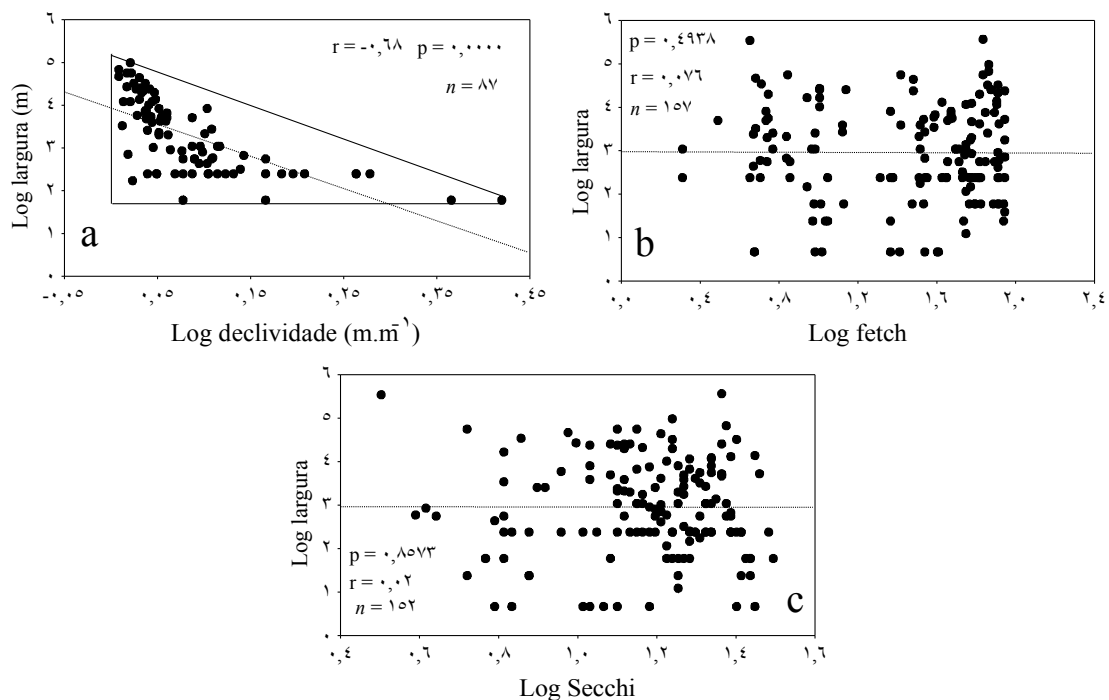


Figura 2: Correlação da largura dos estandes de *Egeria* com a declividade do litoral (a) com o fetch (b) e com a profundidade do disco de Secchi (c). O triângulo, indicando o “envelope” foi ajustado visualmente (a).

Os valores de Z_{\min} foram correlacionados significativamente, e de forma positiva, com o “fetch” (Fig. 3a). Esta variável não foi correlacionada significativamente com a declividade do litoral e com a profundidade do disco de Secchi (Figs. 3b,c). O “fetch”, declividade do litoral e a profundidade do disco de Secchi foram significativamente correlacionados com a Z_{\max} (Fig. 4). No entanto, através dos valores de p pôde-se observar que a correlação entre Z_{\min} e “fetch” foi comparativamente mais forte do que com Z_{\max} (Figs. 3b e 4b).

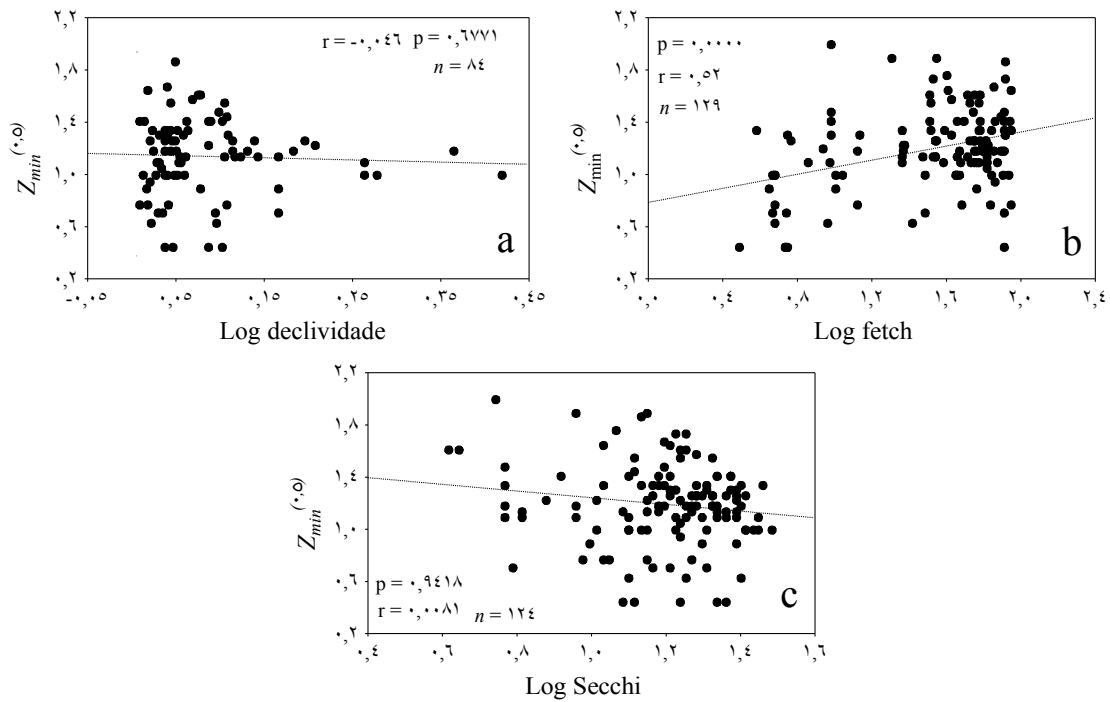


Figura 3: Correlação de Z_{min} dos estandes de *Egeria* com a declividade do litoral (a) com o “fetch” (b) e com a profundidade do disco de Secchi (c).

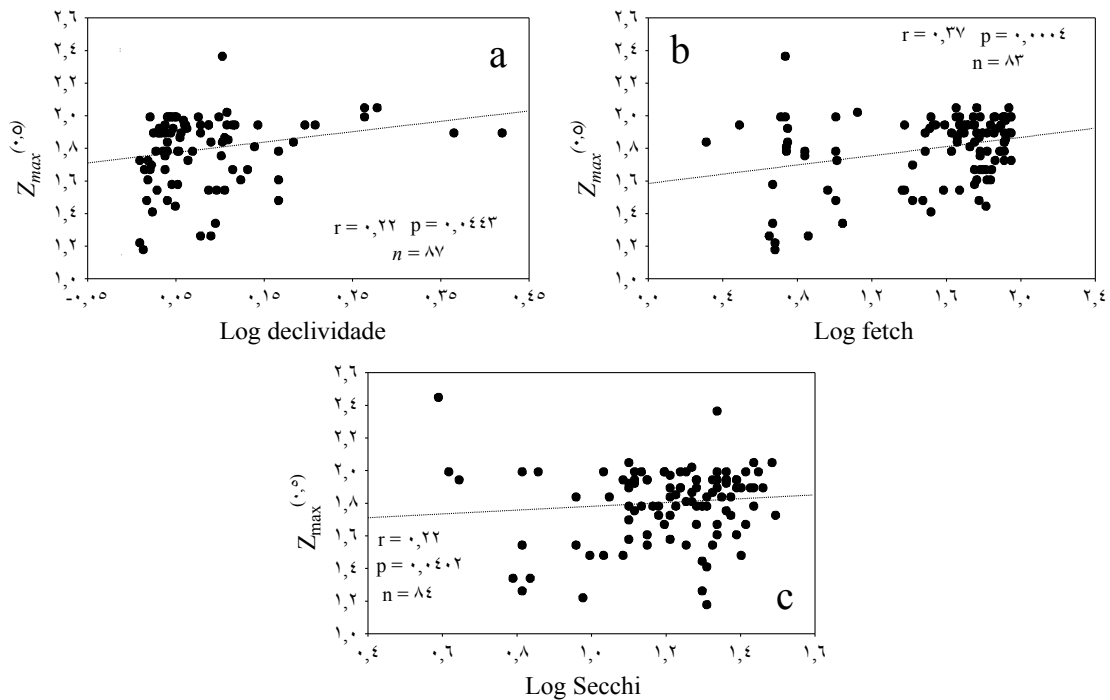


Figura 4: Correlação de $Z_{máx}$ dos estandes de *Egeria* com a declividade do litoral (a) com o “fetch” (b) e com a profundidade do disco de Secchi (c).

A análise de regressão múltipla corrobora o resultado para a largura dos estandes de *Egeria* (Tab. 2). A declividade do litoral explicou 51 % da variabilidade da largura dos estandes ($N = 84$; $F_{1,80} = 27,77$; $P < 0,0001$). A distribuição dos resíduos foi normal ($W = 0,98$; $P = 0,3372$) com 95% dos valores entre -1 e $+1$. Dois valores discrepantes (>2) foram observados na distribuição de resíduos. Entretanto, inspeções gráficas dos resíduos estudentizados demonstraram que a dispersão dos valores observados e estimados não apresentaram tendências.

Tabela 2 - Resultados da análise de regressão múltipla avaliando os efeitos do “fetch”, da declividade do litoral, da profundidade do disco de Secchi sobre a largura dos estandes de *Egeria*. Beta = coeficientes padronizados; E.P = erro padrão dos coeficientes; t = teste t para avaliar a significância dos coeficientes

	Beta padronizados	Coeficientes	E.P.	t	P
Intercepto		3,37	0,47	7,21	0.00000
Log declividade	-0,72	-7,92	0,87	-9,08	0.00000
Log fetch	-0,05	-0,10	0,16	-0,56	0,5769
Log Secchi	0,13	0,63	0,39	1,61	0,1121

Os resultados da análise de regressão evidenciaram que 51 % da soma de quadrados total de Z_{\min} dos estandes de *Egeria* foi explicada somente pela variável explanatória “fetch” ($N = 77$; $F_{3,73} = 25,41$; $P = 0,00000$). Os coeficientes demonstram que a Z_{\min} aumenta com o aumento do “fetch”. A distribuição dos resíduos foi normal ($W = 0,99$; $P = 0,8870$). Além disso, cinco valores discrepantes (>2) foram observados na distribuição de resíduos. Pode-se assumir que o modelo é adequado para descrever a variação da Z_{\min} no reservatório de Rosana (Tab. 3).

Tabela 3 - Resultados da análise de regressão múltipla avaliando os efeitos do “fetch”, da declividade, da profundidade do disco de Secchi sobre Z_{\min} . Beta = coeficientes padronizados; E.P = erro padrão dos coeficientes; t = teste t para avaliar a significância dos coeficientes

	Beta padronizados	Coeficientes	E.P.	t	P
Intercepto		0,71	0,17	4,10	0,00010
Log fetch	0,73	0,52	0,060	8,66	0,00000
Log declividade	-0,14	-0,50	0,29	-1,71	0,09197
Log Secchi	-0,16	-0,26	0,14	-1,90	0,060793

De maneira diferente aos resultados obtidos na correlação, os resultados da análise de regressão múltipla sugerem que somente o “fetch” pode explicar porções significativas da variabilidade de $Z_{\text{máx}}$ ($N = 86$; $F_{3,82} = 6,29$; $P = 0,0007$) (Tab. 4). Entretanto, o coeficiente de determinação foi baixo, com uma percentagem de explicação de apenas 19 %. Além disso, a distribuição dos resíduos não foi normal ($W = 0,96$; $P = 0,0111$).

Tabela 4 - Resultados da análise de regressão múltipla avaliando os efeitos do “fetch”, da declividade no interior dos estandes de *Egeria* e da profundidade do disco de Secchi sobre $Z_{\text{máx}}$ de *Egeria*. Beta = coeficientes padronizados; E.P = erro padrão dos coeficientes; t = teste t para avaliar a significância dos coeficientes.

	beta padronizados	Coefficientes	E.P.	t	p
Intercepto		1,30	0,16	8,03	0,00000
Log fetch	0,33	0,18	0,055	3,22	0,0018
Log declividade	0,18	0,52	0,29	1,77	0,0803
Log Secchi	0,12	0,15	0,13	1,12	0,2662

Inspeção mais detalhada do diagrama de dispersão entre os valores preditos e os resíduos estudentizados obtidos da relação entre $Z_{\text{máx}}$ e “fetch” mostrou que, de modo geral, valores discrepantes de resíduo, negativos e positivos, foram encontrados em valores de “fetchs” mais baixos (< 2 km) sendo correspondentes aos pontos localizados nos braços do reservatório de Rosana. Isto poderia indicar que a relação de $Z_{\text{máx}}$ é diferente em locais protegidos e expostos à ação do vento. Desta forma, com o objetivo de explorar tal relação, realizou-se análises de regressões múltiplas em separado dividindo o conjunto de dados em pontos de coleta do corpo central ($n = 85$) e braços do reservatório ($n = 19$). Quando os dois conjuntos de dados foram analisados em separado, os resultados da análise de regressão múltipla demonstraram diferenças 4significativas.

A despeito da elevada dispersão ($R^2 = 21,8\%$), o “fetch” explicou uma porção significativa da soma de quadrados total de $Z_{\text{máx}}$ ao longo das margens do eixo central do reservatório ($N = 69$; $F_{3,65} = 6,0242$; $P = 0,0011$). Entretanto, houve dois pontos discrepantes na distribuição dos resíduos (> 2) e a dispersão dos valores observados e estimados pelo modelo não mostraram nenhuma tendência (Tab. 5).

Tabela 5 - Resultados da análise de regressão múltipla avaliando os efeitos de mais altos valores de “fetch”, da declividade do litoral e da profundidade do disco de Secchi sobre $Z_{\text{máx}}$ de estandes de *Egeria* ao longo das margens do eixo central do reservatório. Beta = coeficientes padronizados; E.P = erro padrão dos coeficientes; t = teste t para avaliar a significância dos coeficientes.

	beta padronizados	Coefficientes	E.P.	t	p
Intercepto		1,19	0,20	6,05	0,0000
Log fetch	0,44	0,35	0,089	3,96	0,0002
Log declividade	0,17	0,35	0,23	1,54	0,1290
Log Secchi	0,006	0,006	0,11	0,05	0,9602

Por outro lado, a profundidade de disco de Secchi explicou uma porção significativa da variabilidade de $Z_{\text{máx}}$ nos braços do reservatório ($N = 14$; $F_{3,10} = 5,55$; $P = 0,0166$) (Fig. 5). Neste caso, o coeficiente de determinação foi alto ($R^2 = 62\%$) e a distribuição dos resíduos normal ($W = 0,9509$; $P = 0,5756$). Entretanto, o intercepto da relação não foi estatisticamente diferente de zero (Tab. 6). Os resultados da relação entre $Z_{\text{máx}}$ e as variáveis independentes estão sumarizados na tabela 6.

Tabela 6 - Resultados da análise de regressão múltipla avaliando os efeitos de baixos valores do “fetch”, da declividade do litoral e da profundidade do disco de Secchi sobre $Z_{\text{máx}}$ de estandes *Egeria* em alguns braços do reservatório. Beta = coeficientes padronizados; E.P = erro padrão dos coeficientes; t = teste t para avaliar a significância dos coeficientes.

	beta padronizados	Coefficientes	E.P.	t	p
Intercepto		0,34	0,45	0,76	0,4663
Log fetch	-0,16	-0,30	0,37	-0,81	0,4355
Log declividade	0,11	0,86	1,51	0,5676	0,5828
Log Secchi	0,77	1,38	0,37	3,71	0,0040

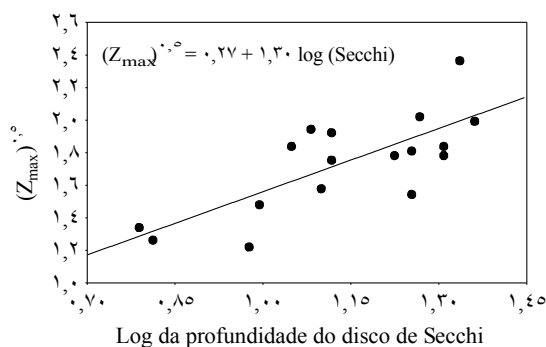


Figura 5: Relação entre os limites superiores da profundidade máxima ($Z_{\text{máx}}$) de colonização dos estandes de *Egeria* e a profundidade do disco de Secchi.

Discussão

A declividade do litoral tem sido considerada um dos principais fatores que influencia os limites de ocorrência de macrófitas aquáticas submersas em ambientes de região temperadas (Duarte & Kalff 1986; 1990). De maneira similar, as análises de regressão demonstraram que a largura dos estandes de *Egeria* foi significativamente relacionada à declividade do litoral, indicando sua importância para prever sua extensão de ocupação em ambientes tropicais. Os resultados deste estudo evidenciaram que os estandes de *Egeria* tendem a ocupar áreas com baixos valores de declividade do litoral.

A influência da declividade sobre as macrófitas está associada com características físicas e químicas do sedimento. De acordo com vários autores (Duarte & Kalff 1986; 1988; Cyr, 1998), a declividade do litoral afeta a composição e estabilidade do sedimento e a dissipação da energia das ondas. Locais íngremes apresentam menor estabilidade do sedimento e menor taxa de deposição de partículas menores, mais ricas em nutrientes, devido à maior probabilidade de deslizamentos (Duarte & Kalff, 1986; 1988; 1990). Adicionalmente, em locais com maiores declividades, a profundidade do ponto de compensação da radiação seria mais próxima das margens do lago, influenciando a largura de estandes de macrófitas aquáticas submersas (Duarte & Kalff, 1988).

A despeito da relação significativa entre a largura dos estandes e a declividade, inspeções gráficas sugeriram que o emprego de modelos tradicionais de regressão, que assumem um processo contínuo e gradual (Duarte & Kalff, 1990), não foi adequado. De acordo com Bini (2001), as relações tipo “envelope” apresentam menor poder de predição, porém, como demonstrado por este autor, tais relações permitem identificar os limites de ocorrência, neste caso dos estandes de *Egeria*. Utilizando somente os maiores valores da largura do banco, pode-se inferir que em locais com declividade inferior a 1.0 m.m^{-1} a largura dos estandes de *Egeria* pode alcançar valores máximos de 260 m. Assim, nossos resultados corroboraram os encontrados por Duarte & Kalff (1986;1990) que inferiram, através de estudos realizados em condições ambientais, que locais com menores declividades ($< 15\%$) tendem a ser mais colonizados por macrófitas aquáticas submersas.

A Z_{\min} dos estandes de *Egeria* foi positivamente relacionada com o fetch. Assim, a profundidade do limite mínimo de colonização dos estandes de *Egeria* deve aumentar

em valores de “fetchs” mais elevados. Alguns mecanismos indiretos e diretos têm sido freqüentemente aventados em estudos ecológicos para explicar tal relação. De modo geral, os mecanismos indiretos estão associados com as taxas de deposição de partículas finamente selecionadas, mais ricas em nutrientes. De acordo com vários estudos (Keddy, 1982; Chambers, 1987; Cyr, 1998; Riis & Hawes, 2003), a maior energia das ondas geradas pelo vento poderiam ocasionar a ressuspensão do sedimento com partículas finamente selecionadas. Nestes casos, em condições de “fetchs” elevados, ao longo de um gradiente de profundidade, os sedimentos mais finos, mais ricos em nutrientes, seriam depositados em regiões mais profundas do lago. Assim, os sedimentos retidos nas margens da região litorânea seriam caracteristicamente menos produtivos, em termos nutricionais, devido ao transporte provocado pela ação das ondas. Isto resultaria em um aumento na Z_{\min} de macrófitas aquáticas. De fato, Duarte & Kalff (1988) inferiram, através de experimentos em campo, que a maior energia das ondas em locais mais rasos, através do transporte de partículas menores com altos teores de nutrientes, deve regular as taxas de crescimento de espécies de macrófitas aquáticas submersas.

Outro mecanismo está associado com os danos diretos provocados pela ação física das ondas sobre as macrófitas aquáticas. O gênero *Egeria* é composto por plantas formadoras de dossel com caules longos que atingem a superfície da água. Tal estratégia permite que estas plantas concentrem os tecidos fotossintéticos próximos à superfície da água para maximizar suas taxas fotossintéticas. De acordo com Scheffer et al. (1992) tal estratégia permite que as plantas escapem dos efeitos adversos da turbidez da água. Entretanto, tais atributos morfológicos podem torná-las mais susceptíveis, que plantas rasteiras, aos danos provocados pela ação das ondas (Wilson & Keddy, 1986).

Keddy (1983), através de estudos realizados em campo, relatou que as plantas aquáticas podem deslocar os valores de Z_{\min} dependendo das condições de exposição ocasionadas pela ação física das ondas. Hudon et al. (2000), em estudos realizados em condições ambientais, também demonstraram que as plantas formadoras de dossel tendem a apresentar comparativamente maior biomassa em locais mais profundos, ou seja, em locais mais protegidos da ação do vento. *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton praelongus* e *P. robinsii* também são macrófitas que apresentaram valores de biomassa comparativamente mais elevados em maiores profundidades (2,5 m) quando os efeitos de exposição das ondas aumentaram (Duarte e Kalff, 1988). Resultados semelhantes foram encontrados por Riis & Hawes (2003). Os nossos resultados corroboram as

expectativas descritas na literatura. Assim, espera-se que em locais com valores de “fetchs” mais elevados, a Z_{\min} dos estandes de *Egeria* seja também maior. De fato, deve haver dissipação da energia das ondas com o aumento da profundidade (Duarte & Kalff, 1990). Duarte & Kalff (1990) relataram que as plantas submersas podem ser mais influenciadas por eventos extremos que ocorrem com baixa frequência. Além disso, os efeitos das ondas podem diferir dependendo do estágio de desenvolvimento da planta.

Os efeitos físicos de ondas não foram somente inferidos a partir de dados obtidos “in situ”, mas demonstrados também em experimentos. Doyle (2001) demonstrou que os atributos morfológicos e as taxas de crescimento de *Vallisneria americana* são afetados quando expostos à ação de ondas, mesmo com intensidades moderadas. Além disso, a ação das ondas pode afetar a colonização de plantas aquáticas impedindo o estabelecimento dos propágulos vegetativos e facilitando seu desprendimento do sedimento (Rea et al., 1998; Hudon et al., 2000; Riis & Hawes, 2003). Dentro deste contexto, o “fetch” é considerado por vários estudos (Spencer, 1982; Keddy, 1983; Wilson & Keddy, 1986; Chambers, 1987; Riis & Hawes, 2003) como uma medida associada com o estresse e/ou distúrbio. Embora o presente estudo não permita evidenciar o mecanismo direto (distúrbio) ou indireto (limitação de nutrientes), pode-se inferir que a área potencial para ação das ondas é o principal fator que controla a Z_{\min} dos estandes de *Egeria*. Entretanto, experimentos específicos devem elucidar a importância do distúrbio sobre os atributos morfológicos de ambas as espécies.

Diferentemente do que foi encontrado no presente trabalho e naqueles referidos acima, alguns trabalhos demonstram haver uma relação positiva entre o grau de exposição da região litorânea e a abundância de macrófitas (Scheffer et al., 1992). Nestes casos, valores de “fetch” moderadamente elevados podem ocasionar a remoção de parte do perifiton aderido à biomassa de plantas submersas. Isto pode aumentar a disponibilidade de luz afetando positivamente as taxas de crescimento de várias espécies de macrófitas aquáticas submersas.

A relação entre Z_{\max} dos estandes de *Egeria* no reservatório de Rosana foi significativamente diferente em locais protegidos e expostos à ação dos ventos. De fato, as linhas de regressão entre os modelos com altos e baixos valores de “fetch” diferiram significativamente ($p < 0,05$). Nossos resultados sugerem, desta maneira, que diferentes fatores podem influenciar a Z_{\max} dos estandes de *Egeria*. Z_{\max} é determinada, principalmente, pelo “fetch” no corpo central do reservatório. A correlação positiva entre Z_{\max} e o “fetch” indica que as macrófitas colonizam zonas mais profundas em

valores mais elevados de “fetch”. De acordo com vários autores (Duarte & Kalff, 1988; Hudon et al., 2000), isto pode ser uma estratégia para escapar dos efeitos físicos causados pela ação das ondas geradas pelo vento. Embora valores de $Z_{\text{máx}}$ tenham sido registrados em valores próximos a 6 m, a maioria dos valores de $Z_{\text{máx}}$ esteve concentrado entre 3,6 e 4,0 m. Deve-se ressaltar que esta profundidade é maior do que a encontrada em reservatórios com maiores valores de turbidez. Este é caso do reservatório de Itaipu que, de modo geral, apresenta valores médios de $Z_{\text{máx}}$ de 1,5 m (Bini, 2001). Além disso, a ausência da relação entre $Z_{\text{máx}}$ e a profundidade do disco de Secchi no corpo central do reservatório indica que a radiação subaquática exerce um efeito secundário sobre os estandes de *Egeria*, neste compartimento. De fato, Rosana é o último de uma série de reservatórios apresentando baixos valores de turbidez, o que deve favorecer a ocorrência de macrófitas aquáticas em profundidades mais elevadas.

O coeficiente da correlação da relação entre $Z_{\text{máx}}$ e “fetch” no corpo central do reservatório foi baixo ($r = 0,37$), indicando que vários fatores devem interagir para explicar grande parte da variabilidade de $Z_{\text{máx}}$. Isto deve refletir a complexidade deste compartimento onde diferentes fatores ambientais e requerimentos fisiológicos das espécies devem determinar a $Z_{\text{máx}}$ e a extensão dos estandes de *Egeria*. Diferenças na morfometria, características químicas da água e sedimento, transparência da água, velocidade de corrente, entre outros, ao longo das margens do reservatório são alguns fatores que podem ser considerados relevantes (Canfield & Hoyer, 1988; Chambers et al., 1991; Hudon et al., 2000).

Resultados da análise de regressão utilizando somente os dados obtidos nos braços do reservatório evidenciaram que a profundidade do disco de Secchi foi o principal fator que explicou a variabilidade de $Z_{\text{máx}}$. Muitos estudos têm utilizado a relação entre $Z_{\text{máx}}$ e profundidade do disco de Secchi para prever o limite de colonização e biomassa máximos de macrófitas aquáticas submersas (Chambers & Kalff, 1985; Scheffer et al., 1992; Bini, 2001). Através desta relação, pode-se inferir a área do lago que pode ser potencialmente ocupada pelos estandes de macrófitas aquáticas submersas. De modo geral, em tais estudos, a linha da regressão apresenta um intercepto estatisticamente diferente de zero (Scheffer et al., 1992; Bini, 2001). Um intercepto diferente de zero significa que o alongamento do caule ocorre mesmo em condições de baixa intensidade de radiação. De acordo com vários autores (Scheffer et al., 1992; Middelboe & Markager, 1997; Bini, 2001), isto é possível devido à presença de níveis consideráveis de carboidratos estocados em módulos subterrâneos ou nos caules de plantas aquáticas

submersas. Bini (2001) inferiu, através de estudos realizados no reservatório de Itaipu, que o gênero *Egeria* estoca carboidratos principalmente nos caules. Desta forma, o crescimento somente aconteceria, independentemente da disponibilidade de radiação subaquática, se numa fase anterior, tais condições de radiação tivessem sido favoráveis. Assim, condições de baixa disponibilidade de luz poderiam afetar o desenvolvimento da planta, em menor ou maior grau, dependendo de seu estágio de desenvolvimento.

Diferentemente de tais estudos, a relação entre $Z_{\text{máx}}$ e os pontos localizados nos braços do reservatório obtidos neste estudo, indicou, através da aplicação das análises de regressão múltipla, um intercepto não estatisticamente diferente de zero (Tab. 4). Isto significa que a $Z_{\text{máx}}$ dos estandes de *Egeria* no reservatório de Rosana, em locais protegidos, não ocorre em locais com baixos valores de profundidade do disco de Secchi (< 1,0 m). Entretanto, este resultado não era esperado tendo em vista a vantagem da obtenção da radiação subaquática proporcionada pela capacidade de formação de dossel. No presente estudo, os valores de $Z_{\text{máx}}$ de estandes de *Egeria* nos braços do reservatório de Rosana foram inferiores aos obtidos por outros estudos mas, próximos aos obtidos em outros reservatórios brasileiros (Tab. 8).

Tabela 8 - Comparação entre várias equações e profundidade máxima de colonização de angiospermas em valores de profundidade de Secchi de 2,5 m. 1 – Chambers & Kalff (1985); 2 - Chambers & Prepas (1988); 3 – Middelboe & Markager (1997); 4 – Hudon et al. (2000); 5 – Bini (2001); 6 - Este estudo.

Ambientes	Equação	$Z_{\text{máx}}$ na prof. de Secchi de 2,5 m
Lagos	$(Z_{\text{máx}})^{0,5}=1,33 \log (\text{Secchi}) + 1,40$ (1)	1,93
Lagos escuros	$Z_{\text{máx}}=1,22 \log (\text{Secchi}) + 1,10$ (2)	1,59
Lagos claros	$Z_{\text{máx}}=0,69 \log (\text{Secchi}) + 1,76$ (2)	2,04
Lagos	$Z_{\text{máx}}=0,95 (\text{Secchi}) + 0,37$ (3)	2,75
Rios	$Z_{\text{máx}}=1,12 (\text{Secchi}) + 1,15$ (4)	3,95
Reservatório	$(Z_{\text{máx}})^{0,5}=0,56 \log (\text{Secchi}) + 1,23$ (5)	1,45
Reservatório	$(Z_{\text{máx}})^{0,5}=0,34 \log (\text{Secchi}) + 1,38$ (6)	1,51

Em locais protegidos, a ação de ondas (valores de “fetchs” reduzidos) pode não apresentar energia o suficiente para remover grande parte do perifiton aderido à biomassa de plantas aquáticas. A presença destes organismos pode reduzir a disponibilidade de luz para as macrófitas aquáticas submersas. Ainda, os valores de “fetch”, mesmo não muito elevados, podem promover o acúmulo de organismos fitoplanctônicos e/ou plantas flutuantes que formam uma capa sobre a superfície da

água que também afeta a disponibilidade da radiação subaquática (Scheffer et al., 1992; Weisner et al., 1997). Estes mecanismos podem anular a capacidade destas espécies de escapar dos efeitos adversos da turbidez. Assim, pôde-se inferir que a $Z_{\text{máx}}$ dos estandes de *Egeria* deve ser, diferentemente de Z_{min} , pelo menos em parte, controlada pela competição entre estes organismos autótrofos da comunidade aquática. De fato, os maiores valores de $Z_{\text{máx}}$ mensurados em rios foram atribuídos à maior velocidade de corrente que pode minimizar os efeitos de sombreamento causados pelo fitoplâncton e perifiton (Hudon et al., 2000).

A intensidade luminosa estimada na $Z_{\text{máx}}$ nos braços do reservatório foi, em média, 6,9 % da RFA incidente na superfície da água. Estes valores são mais baixos do que os estimados na $Z_{\text{máx}}$ de angiospermas (21 % da RFA) (Chambers & Kalff, 1985) e para *E. najas* no reservatório de Itaipu (12%) (Bini 2001). A radiação que atinge a $Z_{\text{máx}}$ pode variar em função das alterações dos níveis da água. Entretanto, grandes amplitudes de oscilações no reservatório de Rosana (>1 m) são raras. De acordo com Sculthorpe (1967), a radiação que atinge o ponto de compensação de várias espécies submersas variam entre 1 e 4%. Assim, poder-se-ia assumir que os valores de radiação que atinge a $Z_{\text{máx}}$ dos estandes de *Egeria* nos braços deste reservatório encontram-se próximos aos limites superiores da radiação que atinge o ponto de compensação de várias espécies submersas. Em outras palavras, pôde-se inferir que a $Z_{\text{máx}}$ dos estandes de *Egeria* é controlada, em parte, pela RFA e pelo requerimento luminoso de cada espécie que compõe os estandes mistos. Estudos realizados em laboratório demonstraram que o ponto de compensação de *E. najas* ocorre em radiação próxima a 1,5 % da incidente na subsuperfície (Tavechio & Thomaz, 2003) enquanto *E. densa* em valores próximos a 5,0 % (Butoon, dados inéditos). Dentro deste contexto, pôde-se inferir que a variabilidade da radiação que atinge a $Z_{\text{máx}}$ dos estandes deve ser atribuída, dentre outros fatores, à composição de espécies dos estandes de *Egeria*. Entretanto, o estudo não permitiu identificar a abundância relativa das espécies presentes no interior de cada estande.

Mesmo com pequeno número de observações ($n = 17$), através dos valores de R^2 obtidos de nossos estudos, pode-se assumir que a $Z_{\text{máx}}$ de *Egeria* nos braços do reservatório de Rosana é fortemente relacionado à profundidade do disco de Secchi. O valor do coeficiente de correlação obtido neste estudo ($r = 0,76$; $p = 0,00044$; $n = 17$) foi comparativamente maior que o obtido por Chambers & Kalff (1985) ($r = 0,71$; $p < 0,05$). De modo geral, diferenças entre os valores de coeficientes de correlação são

atribuídas a diferenças no método de obtenção dos valores de $Z_{\text{máx}}$ no campo e a diferenças regionais na qualidade espectral da água (Chambers & Prepas, 1988; Duarte & Kalff, 1990). De acordo com Middelboe & Markager (1997), os desvios obtidos de uma relação linear, neste caso entre $Z_{\text{máx}}$ e a profundidade do disco de Secchi, indicam que outros fatores, bióticos e abióticos, e erros metodológicos devem estar interferindo na mensuração de $Z_{\text{máx}}$. A heterogeneidade do sedimento e interações bióticas, que atuam em micro-escala espacial, ou seja, no interior dos estandes, são fatores considerados de relevante importância. Adicionalmente, a profundidade do disco de Secchi deve representar uma medida dinâmica refletindo condições imediatas, mas que se alteram rapidamente diante de mudanças no regime de ventos, chuvas e fluxo de água. Desta forma, nem sempre se encontra relações fortes entre esta variável e atributos de plantas submersas. Dentro deste contexto, os valores da profundidade do disco de Secchi devem refletir, ao longo do tempo, o regime da radiação subaquática sob o qual os estandes de *Egeria* estão submetidos com maior frequência (Bini, 2001). De fato, os valores de K , obtidos ao longo do tempo, foram 1,13 com valores de desvio padrão de 0,35. Pode-se assumir que os valores de radiação são limitantes para a $Z_{\text{máx}}$ dos estandes de *Egeria*. De acordo com Duarte & Kalff (1988), o ambiente aquático é um ambiente bastante complexo onde fatores físicos e químicos podem interagir para produzir diferentes respostas ao mesmo tipo de distúrbio.

Sumariamente, através dos resultados obtidos deste estudo pôde-se estabelecer alguns limites ambientais para a extensão de ocupação dos estandes de *Egeria* no reservatório de Rosana. Nossos resultados evidenciaram que a declividade é uma variável importante para prever a largura dos estandes de *Egeria*. O limite da largura dos estandes é atribuível a instabilidade e dinâmica do sedimento associadas com locais onde a declividade é mais elevada. A Z_{min} dos estandes é determinada, pelo menos em grande parte, pelos efeitos diretos e/ou indiretos ocasionados pela ação das ondas. Além disso, diferentes valores de “fetch” devem ser considerados um fator chave para indicar a variável que pode limitar a extensão dos estandes de *Egeria* para zonas mais profundas do reservatório. Em valores de “fetchs” reduzidos, a profundidade do disco de Secchi deve ser considerada a principal variável que limita a $Z_{\text{máx}}$ dos estandes de *Egeria* enquanto que em porções mais abertas do reservatório, a $Z_{\text{máx}}$ deve ser determinada, em parte, pelos mais altos valores de “fetch”. Assim, $Z_{\text{máx}}$ dos estandes tendem a ocupar zonas mais profundas do reservatório em condições de “fetchs” elevados. Pode-se concluir que a variabilidade dos atributos das plantas submersas

dentro do ecossistema é, em grande parte, determinada pelo “fetch” e declividade das margens. O regime de radiação subaquática deve ser considerada uma variável chave no controle da expansão dos estandes de *Egeria*, especialmente, em braços do reservatório de Rosana.

Referências bibliográficas

- Agostinho, A.A., Gomes, L.C., Julio Junior, H.F. 2003. Relações entre macrófitas aquáticas e fauna de peixes. In: Thomaz, S.M., Bini, L.M. (Eds.). Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas. Maringá, Eduem. p. 261-279.
- Bailey, R. C. 1988. Correlations between species richness and exposure: Freshwater molluscs and macrophytes. *Hydrobiologia* **162**, 183-191.
- Bini, L.M. 2001. *Dinâmica populacional de Egeria najas Planchon (Hydrocharitaceae): sobrevivência de uma espécie submersa subtropical com elevada turbidez (reservatório de Itaipu Binacional, Brasil-Paraguai)*. s. 131. Tese. (Doutorado em ecologia de ambientes aquáticos continentais)-Departamento de Biologia, Universidade Estadual de Maringá, UEM.
- Canfield, D.E., Hoyer, M.V. 1988. Influence of nutrient enrichment and light availability on the abundance of aquatic macrophytes in Florida streams. *Canadian Journal Fisheries Aquatic Science* **45**, 1467-1472.
- CESP. 1998. Conservação e manejo nos reservatórios: limnologia, ictiologia e pesca. São Paulo: Série Divulgação e Informação 220, 166p.
- Chambers, P.A. 1987. Nearshore occurrence of submersed aquatic macrophytes in relation to wave action. *Canadian Journal Fisheries Aquatic Science* **44**, 1666-1669.
- Chambers, P.A., Kalff, J. 1985. Depth distribution and biomass of submersed macrophyte communities in relation to Secchi depth. *Canadian Journal Fisheries Aquatic Science* **42**, 701-709.
- Chambers, P.A., Prepas, E.E. 1988. Underwater spectral attenuation and its effect on the maximum depth of angiosperm colonization. *Canadian Journal Fisheries Aquatic Science* **45**, 1010-1017.
- Chambers, P.A., Prepas, E.E., Hamilton, H.R., Bothwell, M.L. 1991. Current velocity and its effect on aquatic macrophytes in flowing waters. *Ecological Applications* **1** (3), 249-257.
- Cyr, H. 1998. Effects of wave disturbance and substrate slope on sediment characteristics in the littoral zone of small lakes. *Canadian Journal Fisheries Aquatic Science* **55**, 967-976.

- Doyle, R.D. 2001. Effects of waves on the early growth of *Vallisneria americana*. *Freshwater Biology* **46**, 389-397.
- Duarte, C.M., Kalff, J. 1986. Littoral slope as a predictor of the maximum biomass of submerged macrophyte communities. *Limnol. Oceanogr.* **31** (5), 1072-1080.
- Duarte, C.M., Kalff, J. 1988. Influence of lake morphometry on the response of submerged macrophytes to sediment fertilization. *Canadian Journal Fisheries Aquatic Science* **45**, 216-221.
- Duarte, C.M., Kalff, J. 1990. Patterns in the submerged macrophyte biomass of lakes and the importance of the scale of analysis in the interpretation. *Canadian Journal Fisheries Aquatic Science* **47**, 357-363.
- Gotelli, N.J., Entsminger, G.L. 2000. EcoSim: Null models software for ecology.
- Hudon, C., Lalonde, S., Gagnon, P. 2000. Ranking the effects of site exposure, plant growth form, water depth, and transparency on aquatic plant biomass. *Canadian Journal Fisheries Aquatic Science* **57** (Suppl. 1), 31-42.
- Keddy, P.A. 1982. Quantifying within-lake gradients of wave energy: interrelationships of wave energy, substrate particle size and shoreline plants in Axe lake, Ontario. *Aquatic Botany* **14**, 41-58.
- Keddy, P.A. 1983. Shoreline vegetation in Axe Lake, Ontario: Effects of exposure on zonation patterns. *Ecology* **64** (2), 331-344.
- Kirk, J.T.O. 1996. Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge.
- Middelboe, A.L., Markager, S. 1997. Depth limits and minimum light requirements of freshwater macrophytes. *Freshwater Biology* **37**, 553-568.
- Rea, T.E., Karapatakis, D.J., Guy, K.K., Pinder III, J.E., Mackey Jr. H.E. 1998. The relative effects of water depth, fetch and other physical factors on the development of macrophytes in a small southeastern US pond. *Aquatic Botany* **61**, 289-299.
- Riis, T., Hawes, I. 2003. Effect of wave exposure on vegetation abundance, richness and depth distribution of shallow water plants in a New Zealand lake. *Freshwater Biology* **48**, 75-87.
- Roberto, M. do C., Thomaz, S.M. Pagioro, T.A. 2003. Variáveis limnológicas abióticas: caracterização dos reservatórios. In: Rodrigues, L., Agostinho, A.A. Gomes., Thomaz, S.M. Produtividade em Reservatórios e Bioindicadores. Anais do Workshop. Maringá, PR.
- Pagioro, T.A., Roberto, M. do C., Thomaz, S.M., Pierini, S.A., Taka, M. 2003. Variáveis limnológicas abióticas: zonação longitudinal em reservatórios. In: Rodrigues, L., Agostinho, A.A. Gomes., Thomaz, S.M. Produtividade em Reservatórios e Bioindicadores. Anais do Workshop. Maringá, PR.

- Pelicice, F.M., Agostinho, A.A., Thomaz, S.M. 2005. Fish assemblages associated with *Egeria* in a tropical reservoir: investigating the effects of plant biomass and diel period. *Acta Oecologica*, **27**: 9-16.
- Rooney, N., Kalff, J. 2000. Inter-annual variation in submerged macrophyte community biomass and distribution: the influence of temperature and lake morphometry. *Aquatic Botany* **68**, 321-335.
- Sand-Jensen, K. 1998. Influence of submerged macrophytes on sediment composition and near-bed flow in lowland streams. *Freshwater Biology* **39**, 663-679.
- Scheffer, M., Redelijkheid, M.R. de., Noppert, F. 1992. Distribution and dynamics of submerged vegetation in a chain of shallow eutrophic lakes. *Aquatic Botany* **42**, 199-216.
- Spence, D.H.N. 1982. The zonation of plants in freshwater lakes. *Advances in Ecological Research* **12**, 37-125.
- Sculthorpe, C.D., 1967. The biology of aquatic vascular plants. Edward Arnold, London.
- Tavechio, W.L.G., Thomaz, S.M. 2003. Effects of light on the growth and photosynthesis of *Egeria najas* Planchon. *Brazilian Archives of Biology and Technology* **46** (2), 203-209.
- Thomaz, S.M., Pagioro, T.A., Bini, L.M., Roberto, M. do C. Macrófitas aquáticas em reservatórios dos estados do Paraná e São Paulo: Uma abordagem em diferentes escalas espaciais. (no prelo).
- Weisner, S.E.B., Strand, J.A., Sandsten, H. 1997. Mechanisms regulating abundance of submerged vegetation in shallow eutrophic lakes. *Oecologia* **109**, 592-599.
- Wilson, S.D., Keddy, P. A. 1986. Species competitive ability and position along a natural stress/disturbance gradient. *Ecology* **67** (5), 1236-1242.

Capítulo 3

Efeito de variáveis morfométricas e limnológicas sobre a estrutura das assembléias de macrófitas aquáticas no reservatório de Rosana.

Resumo

O presente trabalho teve como objetivo avaliar os efeitos de algumas variáveis morfométricas e limnológicas sobre a estrutura das assembléias de macrófitas aquáticas no reservatório de Rosana. Em agosto de 2003, foram selecionados 36 locais distribuídos ao longo deste reservatório com o objetivo de contemplar a maior variabilidade possível de algumas variáveis ambientais. Os resultados obtidos deste estudo demonstraram que o "fetch" foi a principal variável que afetou a riqueza, o índice de diversidade de Shannon e a equitabilidade das assembléias de macrófitas aquáticas. Entretanto, tais atributos foram afetados de maneira diferenciada. O "fetch" afetou negativamente a riqueza de espécies e positivamente a equitabilidade. Como resultado, os maiores índices de diversidade de Shannon foram obtidos em valores intermediários de "fetch", sendo que a relação entre essas duas variáveis foi descrita através de um modelo polinomial de 2ª ordem. O "fetch" também afetou algumas variáveis físicas e químicas, estando negativamente correlacionado com a declividade das margens, o conteúdo de matéria orgânica e P-trocável do sedimento. Essas variáveis também foram importantes determinantes da equitabilidade de macrófitas aquáticas. Assim, além dos efeitos diretos da maior exposição às ondas, o "fetch" parece exercer também um efeito indireto, por intermédio destas variáveis, sobre a equitabilidade. Devido à grande importância do "fetch" na determinação de todos os atributos aqui investigados, sugere-se ser fundamental a inclusão desta variável morfométrica em modelos que visam prever a estrutura da vegetação aquática em reservatórios.

Abstract

In this paper the effects of morphometric and limnological variables upon aquatic macrophyte assemblages of the Rosana Reservoir were assessed. In August 2003, 36 sites located in this reservoir were chosen in such a way to increase the environmental variability. The results showed that fetch was the main variable that affected species richness, Shannon index and equitability. Nevertheless, these attributes were affected differently. The fetch affected negatively the species richness and positively the equitability. As a result, the Shannon index peaked at intermediate values of fetch and a second order polynomial model better described the relationship between these two variables. Fetch also affected some physical and chemical variables, being negatively related with littoral slope, sediment organic matter and exchangeable phosphorus. These variables were also important determinants of macrophytes equitability. Thus, in addition to the direct effects exerted by wind exposition, fetch seems to affect the equitability indirectly through the effects of these physical and chemical variables. In view of its great importance as a determinant of all community attributes investigated, we suggest that fetch should be included in models that aim at predicting the aquatic vegetation structure in reservoirs.

Introdução

A importância ecológica das espécies de macrófitas está diretamente associada com o aumento da heterogeneidade ambiental que afeta a diversidade biológica dos ecossistemas aquáticos. A composição e abundância da vegetação aquática presente nos diferentes ambientes, no entanto, são fortemente influenciadas por múltiplos fatores, ambientais e biológicos, sendo uma complexa questão a ser avaliada (Vesterggard & Sand-Jensen, 2000). Dentro deste contexto, a escala do estudo deve ocupar um papel central na ecologia para o sucesso da identificação dos processos que controlam os padrões de composição e estrutura de espécies de macrófitas aquáticas (Duarte & Kalff, 1990).

De acordo com Duarte & Kalff (1990) a variabilidade espacial dos atributos populacionais de macrófitas aquáticas é controlada, dentro de cada um dos ecossistemas e em pequenas escalas espaciais, pelas características locais. De forma geral, a declividade das margens (Riis & Hawes, 2003), "fetch" (Bailey, 1988; Rea et al., 1998; Thomaz et al., 2003; Van den Berg et al., 2003) e as características químicas do sedimento (Weisner et al., 1997; Baattrup-Pedersen & Riis, 1999; Van den Berg et al., 2003) têm sido considerados os principais fatores locais que exercem forte influência sobre a distribuição e a composição das assembléias de macrófitas aquáticas. Entretanto, a maioria destes trabalhos atribui pouca ênfase a uma combinação de fatores morfométricos e de fatores físicos e químicos da água e sedimento para explicar a variabilidade espacial dos atributos da população e das assembléias de macrófitas aquáticas.

Os reservatórios tornaram-se importantes sistemas que compõem a paisagem brasileira, especialmente após a década de 70. Por serem ecossistemas lênticos, os reservatórios exibem um processo de ontogenia similar aos lagos naturais e, portanto, em algum estágio de seu desenvolvimento, usualmente são colonizados em menor ou maior grau por macrófitas aquáticas (Thomaz & Bini, 1999). Embora considerada daninha quando seu crescimento excessivo interfere nos usos múltiplos dos reservatórios (produção de energia elétrica, recreação, entre outros), a presença desta vegetação é muito importante para o funcionamento e conservação da biodiversidade destes ecossistemas (Pellicice et al., 2005). Considerando que o entendimento dos padrões relacionados à biodiversidade e mecanismos que explicam tais padrões está entre os maiores desafios da ecologia teórica e aplicada, o objetivo do presente trabalho

foi avaliar os efeitos de variáveis morfométricas e limnológicas sobre a estrutura da vegetação aquática no reservatório de Rosana.

Área de Estudo

As coletas foram realizadas no reservatório de Rosana (Fig. 1). O reservatório foi construído em 1986 no rio Paranapanema, um dos principais afluentes da margem esquerda do Rio Paraná, na divisa dos estados do Paraná e São Paulo (22° 36'S 52°52'W). Apresenta uma área inundada de 27.600 ha e um tempo de residência teórico de 18,6 dias (CESP, 1998). Este reservatório, por ser o último de uma cadeia, apresenta maiores valores de transparência da água, alcalinidade e reduzidas concentrações de P-total e N-total, permitindo, assim, classificá-lo como oligotrófico (Roberto et al., 2003; Pagioro et al., 2003).

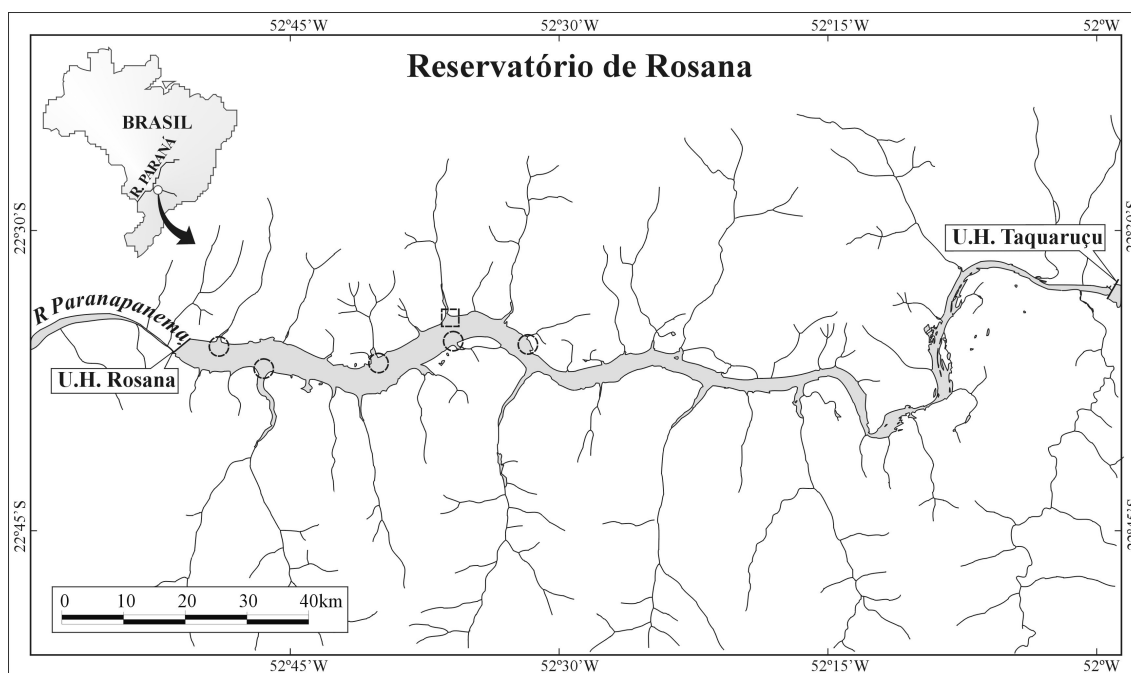


Figura 1 – Mapa do reservatório de Rosana. Os 36 locais de coleta estão distribuídos nos círculos indicados no mapa.

Particularmente importante para o estudo de macrófitas aquáticas, destaca-se, dentre outros fatores, que é um reservatório raso e do tipo fio d'água (CESP, 1998). Em estudos preliminares realizados neste reservatório foram identificados 37 táxons de macrófitas aquáticas pertencentes a diferentes grupos ecológicos (Thomaz et al., no prelo).

Material e Métodos

Em agosto de 2003, foram realizadas amostragens em 36 locais ao longo do reservatório de Rosana (Fig. 1). Estes locais foram previamente selecionados, com o auxílio do mapa deste reservatório, com o objetivo de maximizar a variabilidade das variáveis limnológicas. Em cada local de coleta, um quadrado de 100 m² foi delimitado. No interior destas áreas, a abundância de cada espécie e/ou gênero presente foi visualmente estimada como a porcentagem de cobertura. Em locais onde a presença das espécies submersas foi de difícil visualização, a abundância foi avaliada através de dez lançamentos de dragas de Petersen modificado (área de 0,12 x 0,30 cm). Quando necessário, o material vegetal foi coletado e identificado com o auxílio de bibliografia especializada (Hoehne, 1979; Cook & Urmi-König, 1984; Cook, 1990). Deve-se ressaltar que neste estudo somente foram avaliadas as espécies consideradas euhidrófitas. De acordo com Murphy et al. (2003) as plantas euhidrófitas são aquelas que permanecem submersas ou dependem da lâmina de água ao menos 50% do tempo para completar seu ciclo de vida.

Variáveis limnológicas foram mensuradas nas adjacências destas áreas com o objetivo de minimizar os efeitos das macrófitas sobre as características limnológicas (Duarte & Kalff, 1990). A disponibilidade de radiação subaquática foi avaliada através da turbidez (turbidímetro portátil marca LaMotte-2008[®]), da radiação fotossinteticamente ativa-RFA (aparelho quanta meter marca LiCor[®]) e da transparência da água, sendo esta estimada através da profundidade do disco de Secchi. Os dados de RFA foram obtidos em pelo menos duas profundidades e posteriormente utilizados para o cálculo do coeficiente de atenuação luminosa (K), obtido pela seguinte equação: $K = [\log(I_0) - \log(I_z)]/z$, onde I_0 e I_z é a radiação logo abaixo da superfície e aquela obtida em z metros, respectivamente (Kirk, 1996). O pH, com auxílio de um potenciômetro digital, também foi mensurado.

Amostras de água, obtidas na subsuperfície foram congeladas para a determinação, em laboratório, de concentrações de nitrogênio total (N-total) e fósforo total (P-total). A concentração de N-total foi determinada através de métodos espectrofotométricos em um sistema de injeção de fluxo (FIA) (Stewart & Růžička, 1976). A concentração do fósforo total (P-total) foi quantificada após digestão, na presença de um catalisador (Persulfato de potássio), em autoclave e posterior reação com adição de um reagente

misto (molibdato de amônia, tartarato de antimônio e potássio, ácido ascórbico e ácido sulfúrico) e leitura em espectrofotômetro a 882 nm (Mackereth et al., 1978).

Uma amostra do sedimento foi coletada no interior de cada quadrado (Petersen modificado) e congelada para a determinação das concentrações de PO_4^{-3} trocável na água intersticial do sedimento, após a agitação de uma alíquota do sedimento (0,25 g) com uma solução de NaOH-NaCl (0,1 N) por aproximadamente 16 horas e leitura no espectrofotômetro a 885 nm (Staiton et al., 1977). A concentração de N-NH_4^+ trocável da água intersticial do sedimento também foi avaliada após a agitação de uma alíquota do sedimento (20 g) após agitação com uma solução KCl 2M por 90 minutos e leitura no espectrofotômetro a 640 nm (Bremner, 1965). O conteúdo de matéria orgânica foi estimado por gravimetria após incineração de 10 g de amostra de sedimento seco em mufla a 550° durante 5 horas e, posteriormente, calculado subtraindo-se o peso do sedimento (após a incineração) do peso inicial.

A declividade da região litorânea foi estimada através de transecções de 6 m situadas perpendicularmente à margem, passando no interior de cada quadrado. A profundidade foi registrada no início e final de cada transecção. Posteriormente, a declividade foi então expressa como o coeficiente angular de uma regressão linear entre a profundidade mínima e máxima (Bini, 2001).

A posição geográfica de cada um dos 36 locais de coleta foi obtida utilizando um aparelho Global Position System (GPS) marca Garmin[®]. Cada posição geográfica foi indicada no mapa (escala 1:38.000) para realizar o cálculo do "fetch" efetivo, utilizando a seguinte equação:

$$F = \left(\frac{\sum xi * \cos yi}{\sum \cos yi} \right) * S',$$

onde xi é a distância entre o ponto i e a margem ou ilha, yi é o ângulo utilizado para medir a distância. Os ângulos utilizados para calcular o "fetch" variaram em intervalos de 10° finalizando em 180 °. S' é a escala do mapa para transformação do F em Km. Assim, os valores do "fetch", estimados desta forma não foram corrigidos pela direção do vento e apenas refletem o efeito potencial das ondas sobre as margens dos locais amostrados.

Análise dos dados

A frequência de ocorrência das espécies de macrófitas aquáticas foi avaliada dividindo-se o número de quadrados onde a espécie foi encontrada pelo número total de quadrados amostrados. Os dados ainda foram multiplicados por 100 para expressar a frequência de ocorrência de macrófitas aquáticas em porcentagem (%). A abundância média foi obtida somando-se os valores da abundância relativa da espécie e dividindo-se pelo número de quadrados onde a espécie foi encontrada.

A estrutura das assembléias de macrófitas aquáticas foi avaliada através dos seguintes atributos: riqueza de espécies de macrófitas aquáticas (número de espécie = S), índice de diversidade de Shannon (H'), definido como $H' = -\sum (ni/N) \cdot \log(ni/N)$, onde ni = abundância da espécie i , N = abundância total das espécies e da equitabilidade (E), sendo $E = H'/\log(S)$, onde H' = índice de diversidade de Shannon e S = riqueza (Krebs, 1985).

Correlações de Spearman entre as variáveis ambientais e os atributos das assembléias de macrófitas aquáticas foram estimadas. Análises de regressão simples e múltipla foram realizadas para avaliar a influência das variáveis morfométricas e limnológicas sobre os atributos das assembléias de macrófitas aquáticas. Os pressupostos desta análise foram verificados através da análise de resíduos. As variáveis foram transformadas utilizando-se $\log_{10}(x + 1)$ quando a análise de resíduo detectou problemas de homocedasticidade e linearidade.

A relação entre a equitabilidade e a concentração de $P-PO_4^{-3}$ trocável do sedimento foi avaliada através da rotina "Macroecology" do programa ECOSIM, versão 7.22 (Gotelli & Entsminger, 2000). Esta rotina é aplicável quando se observa a formação de "envelopes" de pontos para os quais as relações lineares não são indicadas. Esta rotina avalia a probabilidade da distribuição dos pontos ser aleatória ou não, através da estatística de Montecarlo

Optou-se em fazer modelos polinomiais de 2ª ordem para estimar a diversidade de macrófitas aquáticas utilizando o "fetch" como a variável descritora. Tais modelos são aplicados quando a resposta das variáveis dependentes às variações de fatores abióticos não é linear (Jongman et al., 1997). Diferenças significativa implicaram em $p < 0,05$. As análises de regressão lineares e de modelos polinomiais foram realizadas utilizando o programa Estatística versão 5.5.

Resultados

Variáveis morfométricas e limnológicas

Uma inspeção dos dados demonstra que o conteúdo de matéria orgânica, P-PO₄³⁻ e N- NH₄⁺ do sedimento, N total da água, "fetch" e turbidez apresentaram as maiores amplitudes de variação (Tab. 1).

Tabela 1 – Estatísticas descritivas das variáveis ambientais obtidas nos 36 locais de coleta ao longo do reservatório de Rosana. (D.P. = desvio padrão).

Variáveis	Média	Mínimo	Máximo	D.P.
pH	7,46	6,26	8,32	0,45
Matéria orgânica (%)	32,22	0,050	135,61	33,74
P- PO ₄ ³⁻ do sedimento (µg.g ⁻¹ .PS)	31,43	4,58	189,39	42,51
N- NH ₄ do sedimento (µg.g ⁻¹ .PS)	30,69	3,81	116,74	26,60
Fósforo total da água (µg.g ⁻¹)	9,16	3,68	16,04	2,27
Nitrogênio total da água (µg.g ⁻¹)	311,44	189,32	416,28	56,72
Declividade (m.m ⁻¹)	0,07	0,00	0,20	0,04
"fetch" (km)	2,01	0,10	4,92	1,30
K (m ⁻¹)	0,61	0,35	0,97	0,15
Turbidez (NTU)	7,22	1,52	16,60	2,80
Secchi (m)	1,53	0,50	2,45	0,40

A tabela 2 mostra a correlação de Pearson entre as variáveis explanatórias consideradas neste estudo. As variáveis que indicam as características químicas do sedimento (conteúdo de matéria orgânica, P- PO_4^{-3} trocável e NH_4^+ trocável) foram positivamente correlacionadas entre si. Estas variáveis, assim com a declividade das margens, também foram significativamente e de forma negativa correlacionadas com o "fetch" (Tab. 2).

Tabela 2- Correlações de Pearson entre as variáveis morfométricas e limnológicas obtidas em 36 locais ao longo do reservatório de Rosana. Os números em negrito correspondem a correlações significativas ($P < 0,05$). PO_4^{-3} sed. = PO_4^{-3} do sedimento, NH_4^+ sed. = NH_4^+ do sedimento, P total água = fósforo total da água, N tot. água = Nitrogênio total da água, Decliv. = declividade das margens. (Ver unidade Tab. 1).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
pH (1)	-									
CMO (2)	-0,60	-								
PO_4^{-3} sed. (3)	-0,55	0,60	-							
NH_4^+ sed. (4)	-0,20	0,36	0,43	-						
P total água (5)	0,25	-0,33	-0,26	0,00	-					
N tot. água (6)	0,33	-0,35	-0,22	-0,10	-0,02	-				
Decliv. (7)	-0,32	0,24	0,33	-0,21	-0,30	-0,21	-			
"fetch" (8)	0,59	-0,39	-0,37	-0,18	0,13	0,22	-0,35	-		
K (9)	-0,26	0,27	0,15	0,04	0,05	-0,33	-0,14	-0,32		
Turbidez (10)	-0,31	0,24	0,04	-0,21	-0,18	0,29	-0,27	-0,04	-0,01	-
Secchi (11)	0,08	0,10	0,20	-0,31	-0,16	0,15	0,43	0,00	-0,32	-0,30

Abundância média e frequência de ocorrência das espécies registradas

Foram registradas 32 espécies de macrófitas aquáticas. Dentre estas, 5 são flutuantes livres, 14 emergentes, 12 submersas enraizadas e 1 com folha flutuante. As espécies registradas com maior frequência de ocorrência foram, em ordem decrescente, *E. azurea*, *E. densa*, *E. najas* e *E. crassipes*. Excetuando-se *E. crassipes*, estas espécies também apresentaram valores médios de abundância comparativamente elevados. As emergentes *Commelina* sp. *Eleocharis* sp., *Pontederia cordata*, *Thalia* sp e *Cyperus giganteus*, foram as espécies menos frequentes, embora esta última espécie tenha tido, dentre estas, os maiores valores de abundância média (Tab. 3).

Tabela 3 – Valores médios (\pm D.P.) de abundância e frequência de ocorrência (%) de espécies de macrófitas aquáticas registradas em 36 locais distribuídos no reservatório de Rosana.

Espécies	Abundância (%)	Frequência de ocorrência (%)
<i>Flutuantes Livres</i>		
<i>Azolla</i> sp.	4	3
<i>Eichhornia crassipes</i>	7,78 (\pm 11,8)	64
<i>Salvinia</i> spp *		42
<i>Emergentes</i>		
<i>Bulbostylis</i> sp,	5	6
<i>Commelina</i> sp.	5	3
<i>Cyperus giganteus</i>	20	3
<i>Cyperus</i> sp.	13 (\pm 20,7)	14
<i>Eichhornia azurea</i>	28,3 (\pm 27,2)	69
<i>Eleocharis</i> sp.	5	3
<i>Oxycaryum cubense</i>	6,36 (\pm 3,35)	31
<i>Polygonum ferrugineum</i>	2 (\pm 1)	8
<i>Pontederia cordata</i>	5	3
<i>Potamogeton</i> cf. <i>pusillus</i>	11,8 (\pm 18,7)	17
<i>Sagittaria montevidensis</i>	2,5 (\pm 1)	11
<i>Thalia</i> sp	2	3
<i>Typha</i> sp,	6,14 (\pm 4,5)	19
<i>Urochloa plantaginea</i>	6,8 (\pm 5,8)	25
<i>Submersas Enraizadas</i>		
<i>Bacopa</i> sp.	16	6
<i>Ceratophyllum demersum</i>	34 (\pm 53,4)	8
<i>Chara</i> spp *	12 (\pm 9,4)	17
<i>Egeria densa</i>	37 (\pm 31,8)	56
<i>Egeria najas</i>	28,3 (\pm 27,2)	64
<i>Echinodorus tenellus</i>	45 (\pm 21,21)	6
<i>Ludwigia</i> sp.	3	6
<i>Myriophyllum aquaticum</i>	10 (\pm 8,46)	14
<i>Najas</i> cf. <i>conferta</i>	3,5 (\pm 2,12)	6
<i>Nitella</i> spp *	9,43 (\pm 13,8)	19
<i>Enraizada com folhas flutuantes</i>		
<i>Nymphaea amazonum</i>	4,4 (\pm 5,2)	28

Diferentes espécies de *Chara* spp. (*C. guaerensis* e *C. cf. braunii*), *Nitella* spp. (*N. furcata* e *N. cf. acuminata*) e *Salvinia* spp. (*S. auriculata*, *S. minima* e *S. herzogii*) foram encontradas na área de estudo. Entretanto, não foram diferenciadas em espécies para avaliar a abundância nos locais amostrados.

Fatores determinantes dos atributos das assembléias de macrófitas aquáticas

Os resultados das correlações de Spearman demonstraram que a riqueza e H' de macrófitas aquáticas foram correlacionadas de forma negativa com o "fetch" (Tab. 4 e Fig. 2).

Tabela 4 – Correlações de Spearman entre riqueza (S), índice de diversidade de Shannon (H') e equitabilidade (E) de macrófitas aquáticas e variáveis morfométricas e limnológicas. Os asteriscos denotam correlações significativas ** (P< 0,01) * (P<0,05).

	S	H'	E
P-total da água	0,02	0,03	0,09
N-total da água	0,06	0,05	0,00
K	0,22	0,18	-0,08
Turbidez	0,03	0,17	0,05
Prof. de Secchi	-0,03	-0,20	-0,33
"fetch"	-0,53*	-0,38**	0,38*
Declividade	0,10	-0,06	-0,38*
Matéria orgânica	-0,03	-0,12	-0,37*
P-PO ₄ ³ sedimento	0,28	0,17	-0,43*
N-NH ₄ sedimento	0,26	0,19	-0,13

Nenhuma das variáveis indicadoras da composição química do sedimento e da água afetou significativamente a riqueza e a diversidade de espécies de macrófitas aquáticas. De forma similar, estas variáveis também não foram correlacionadas significativamente com o coeficiente de atenuação luminosa (K), profundidade do disco de Secchi, turbidez e a declividade das margens (Tab. 4).

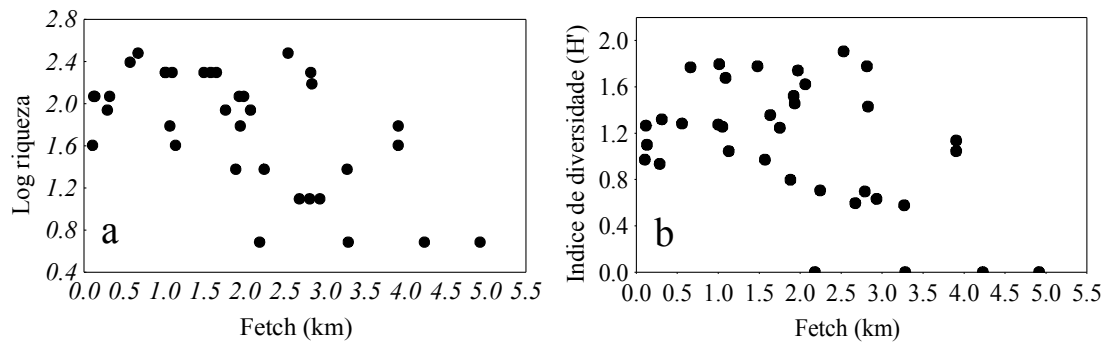


Figura 2: Correlação entre riqueza de espécies de macrófitas aquáticas e "fetch" (a), diversidade de espécies de macrófitas aquáticas e "fetch" (b)

Diferentemente dos outros atributos, a equitabilidade foi correlacionada de forma positiva com o "fetch" (Tab. 4; Fig. 3a). Esta variável ainda correlacionou-se de forma negativa com a declividade (Fig. 3b), conteúdo de matéria orgânica do sedimento (Fig. 3c) e com a concentração de $P-PO_4^{-3}$ trocável do sedimento (Tab. 4; Fig. 3d). Entretanto, inspeção gráfica da relação entre a equitabilidade e a concentração de $P-PO_4^{-3}$ trocável do sedimento mostrou que a dispersão dos pontos formou um triângulo na porção esquerda do gráfico (Fig. 3d). Este padrão, que caracteriza a formação de "envelopes", tem sido reconhecido em vários trabalhos ecológicos (Duarte & Kalff, 1990; Thomaz et al., 2003). A probabilidade de ocorrer a concentração de pontos tão grande quanto a observada no interior do triângulo, simplesmente ao acaso, entre esta relação, foi igual a 0,707.

O "fetch" também afetou o CMO, a concentração de $P-PO_4^{-3}$ do sedimento e a declividade das margens, ou seja, as mesmas variáveis correlacionadas com a equitabilidade (Tab. 2). Isto indica que o "fetch", por intermédio destas variáveis, afetou de forma indireta a equitabilidade de macrófitas aquáticas.

Os resultados da correlação de Spearman ainda demonstraram que a equitabilidade não foi correlacionada com as variáveis indicadoras do regime de radiação subaquática e com as concentrações de fósforo total da água e nitrogênio da água e sedimento (Tab. 4).

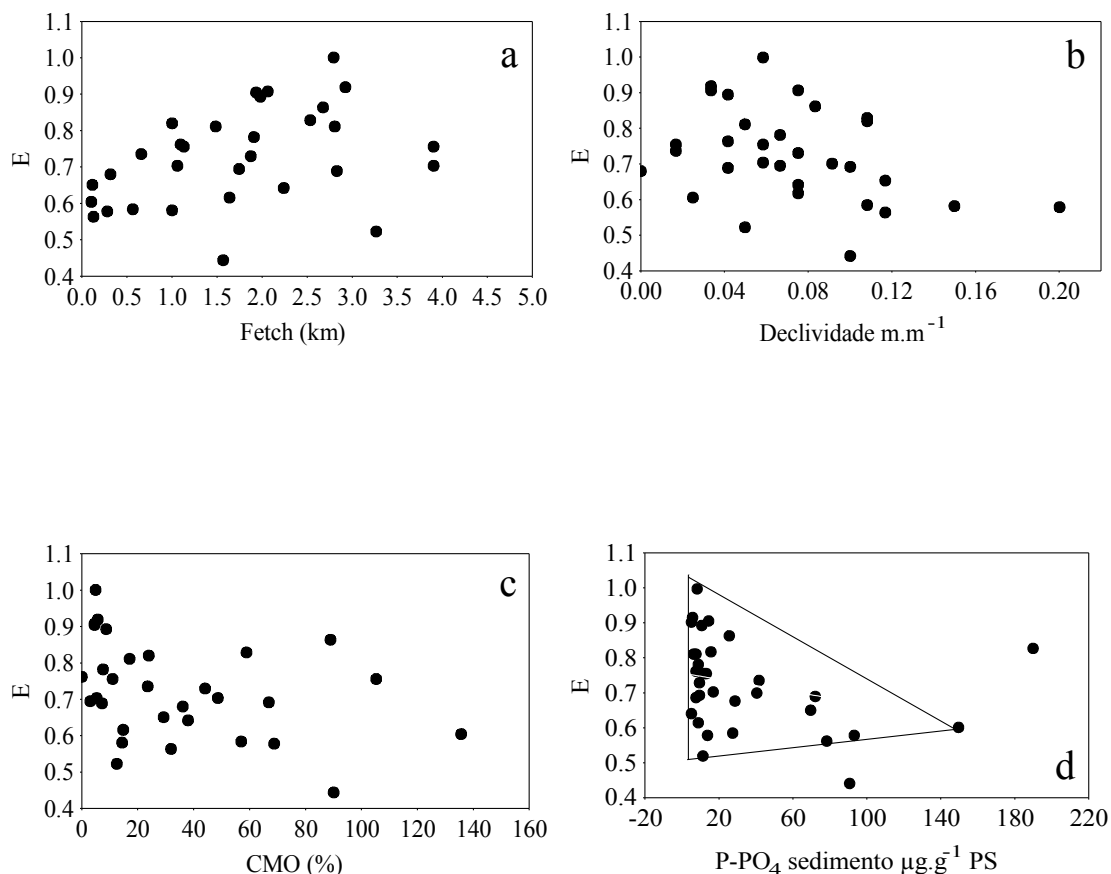


Figura 3: Correlação entre a equitabilidade (E) de macrófitas aquáticas com o "fetch" (a) com a declividade das margens (b), com o conteúdo de matéria orgânica do sedimento (c) e com o P-PO₄⁻³ do sedimento (d). A figura geométrica foi ajustada visualmente.

Considerando que a inclusão de qualquer outra variável ambiental em análises de regressão múltipla, mencionada acima, não contribuiu significativamente para a explicação dos dados, análises de regressão simples entre o "fetch" com a riqueza e com a equitabilidade de espécies de macrófitas foram realizadas.

As análises de regressão e a distribuição do conjunto de dados evidenciaram uma relação linear entre o log da riqueza com o "fetch" ($F_{1,31} = 23,21$; $p < 0,0001$) e com a equitabilidade ($F_{1,27} = 11.221$; $p = 0,00240$) de macrófitas aquáticas. Os resultados das análises de regressão simples indicaram que o "fetch" explicou 43% da variabilidade total do log da riqueza de espécies de macrófitas aquáticas. Somente dois valores do resíduo estudentizado discrepantes (> 2) foram encontrados (Tab. 5). Porém, a dispersão dos valores preditos e do resíduo estudentizado não demonstrou nenhuma tendência.

Tabela 5 - Resultados da análise de regressão simples avaliando os efeitos do "fetch" sobre a a equitabilidade espécies de macrófitas aquáticas. Beta = coeficientes padronizados; E.P = erro padrão dos coeficientes; t = teste t para avaliar a significância dos coeficientes.

	Beta padronizados	Coefficientes	E.P.	t	P
Intercepto		2,32	0,13	17,92	0,00000
"fetch"	-0.65	-0,27	0,06	-4,81	0,00004

Embora com uma elevada dispersão, o "fetch" também explicou uma porção significativa da variabilidade da equitabilidade de macrófitas aquáticas. Neste caso, o "fetch" explicou 29% da variabilidade total da equitabilidade. O coeficiente demonstra que deve haver um aumento da equitabilidade com o aumento do "fetch". Dois valores discrepantes (> 2) do resíduo estudentizado foram encontrados. Resultados das análises de regressão linear simples entre o "fetch" e a equitabilidade de macrófitas aquáticas estão sumarizados na tabela 6:

Tabela 6 - Resultados da análise de regressão simples avaliando os efeitos do "fetch" sobre a log da riqueza de espécies de macrófitas aquáticas. Beta = coeficientes padronizados; E.P = erro padrão dos coeficientes; t = teste t para avaliar a significância dos coeficientes.

	Beta padronizados	Coefficientes	E.P.	t	P
Intercepto		0,64	0,035	18,51	0,0000
"fetch"	0,54	0,059	0,018	3,35	0,0024

A aplicação de modelos polinomiais de 2ª ordem demonstrou que a adição de um termo quadrático para o "fetch" melhorou significativamente a explicação da variabilidade do índice de diversidade de Shannon (Tab. 7). Empregando-se esse modelo, o "fetch" explicou 39 % (valor do R^2) da variabilidade desse índice. Pode-se assumir que a distribuição do conjunto de dados da relação entre o "fetch" e o índice de diversidade de Shannon de macrófitas aproxima-se de uma parábola ($F_{2,29} = 11.11$; $p < 0,0003$). Os valores de H' tendem a ser maiores em valores intermediários do "fetch" (Tab. 7; Fig. 2).

Tabela 7 - Resultados da análise polinomial avaliando os efeitos do "fetch" sobre os valores de H'. Beta = coeficientes padronizados; E.P = erro padrão dos coeficientes; t = teste t para avaliar a significância dos coeficientes.

	Beta padronizados	Coeficientes	E.P.	t	P
Intercepto		1,17	0,17	7,01	0,0000
Fetch	0,73	0,28	0,17	1,63	0,1118
Fetch ²	-1,32	-0,11	0,04	-2,92	0,0065

Discussão

No presente estudo foram registradas 32 espécies de euhidrófitas, sendo 5 flutuantes livres, 14 emergentes, 12 submersas enraizadas e 1 com folha flutuante. Esta amostragem pode ser considerada representativa pois, estudos intensivos anteriores registraram a presença de 37 táxons de euhidrófitas neste reservatório (Thomaz et al., no prelo).

Os resultados obtidos neste estudo evidenciaram que, dentre as variáveis consideradas, o "fetch" exerceu um efeito primário sobre a estrutura das assembléias de macrófitas aquáticas. Assim, os resultados desse estudo refutam os encontrados por outros que relatam que as características químicas do sedimento (Baatrup-Pedersen & Riis, 1999) e da água (Thiébaud et al., 2002) são os principais fatores que regulam a composição das assembléias de macrófitas aquáticas. Entretanto, o "fetch" afetou de maneira diferenciada a riqueza, diversidade e a equitabilidade de macrófitas aquáticas.

A riqueza de espécies foi negativamente relacionada com o "fetch". Isto indica que o número de espécies decresce com o aumento da exposição às ondas. Efeitos negativos do "fetch" sobre a riqueza de espécies de macrófitas aquáticas também foram evidenciados por vários outros estudos realizados em diferentes ambientes de regiões temperadas e tropicais (Bailey, 1988; Rea et al., 1998; Riis & Hawes, 2003; Thomaz et al., 2003).

A importância dos efeitos indiretos e diretos do "fetch" sobre a estrutura das assembléias de macrófitas aquáticas tem sido o objetivo de várias pesquisas (Keddy, 1983; Bailey, 1988; Chambers, 1987; Riis & Hawes, 2003; Thomaz et al., 2003). Os efeitos indiretos têm sido associados às alterações provocadas nas variáveis físico-químicas da água e, principalmente, do sedimento. Ao longo de um gradiente de

exposição às ondas provocadas pelo vento, locais mais expostos tendem a apresentar menor deposição de partículas menores, e deste modo, os sedimentos próximos às margens dos lagos apresentariam as menores concentrações de nutrientes. Neste caso, o "fetch" deve estar correlacionado com as características químicas do sedimento (Keddy, 1982).

O efeito negativo também está relacionado com os efeitos diretos da ação física das ondas sobre os atributos de macrófitas aquáticas (Keddy, 1983; Wilson & Keddy, 1986; Bailey, 1988; Hudon et al., 2000). Além disso, a ação das ondas pode afetar a colonização de plantas aquáticas impedindo o estabelecimento, propiciando o rompimento dos tecidos das plantas e ainda facilitando seu desprendimento do sedimento (Riis & Hawes, 2003; Hudon et al., 2000).

Considerando tais efeitos, pode-se supor que locais mais protegidos tenderiam a apresentar maior desenvolvimento e crescimento de espécies de macrófitas aquáticas. Entretanto, nem sempre relações positivas são encontradas. Estudos têm demonstrado que algumas plantas apresentam menor desenvolvimento em locais mais protegidos da ação dos ventos ("fetchs" reduzidos) (Strand & Weisner, 1996), o que contribui com a redução dos valores da riqueza de espécies. Interações competitivas entre macrófitas aquáticas e herbivoria têm sido consideradas as explicações mais prováveis (Weisner et al., 1997; Scheffer et al., 1992).

Embora alguns autores (e.g. Wilson & Keddy, 1988) reportem que os atributos de plantas aquáticas não podem ser associados exclusivamente a um dos efeitos, o presente estudo sugere que a riqueza de macrófitas aquáticas esteja principalmente associada com os efeitos diretos, ou seja, com os danos físicos provocados pela ação das ondas. Isto foi indicado pela ausência da correlação entre a riqueza de espécies e as variáveis que expressam a composição química do sedimento (Tab. 4).

Os resultados obtidos também demonstraram que a equitabilidade de macrófitas aumenta com o aumento do "fetch". Assim, locais com maior grau de exposição às ondas tendem a apresentar menor dominância. Verificou-se ainda que os maiores valores da equitabilidade foram encontrados em locais com menores concentrações de matéria orgânica no sedimento (CMO), menores concentrações de $P-PO_4^{3-}$ trocável no sedimento e menor declividade. Pôde-se ainda constatar que o "fetch" também afetou estas mesmas variáveis físicas e químicas com as quais encontra-se negativamente correlacionado. Isto sugere que o fetch, por intermédio destas variáveis, afetou de maneira indireta a equitabilidade de macrófitas aquáticas. De fato, estudos têm

demonstrado que as menores concentrações de nutrientes, provocadas pelos efeitos das ondas, regulam o crescimento de espécies de macrófitas aquáticas submersas em ambientes rasos (Duarte & Kalff, 1988). Além disso, menores concentrações de nutrientes no sedimento devem reduzir o crescimento de macrófitas enraizadas impedindo que estas acumulem biomassa o suficiente para deslocar outras espécies de macrófitas aquáticas (Grime, 1979; Duarte & Kalff, 1986). Como resultado desse processo, espera-se uma redução da dominância nesses locais.

Correlações significativas entre o "fetch" e a declividade das margens têm sido reportadas por alguns estudos (Duarte & Kalff, 1986; Riis & Hawes, 2003). A declividade do litoral afeta a composição e estabilidade do sedimento e a dissipação da energia das ondas. Assim, deve haver uma maior dissipação da energia das ondas com o aumento da declividade das margens. Os resultados obtidos neste estudo sugerem que locais menos íngremes apresentariam maior estabilidade do sedimento, criando condições propícias para o estabelecimento de plantas aquáticas. Entretanto, sob tais condições, o "fetch", seja pela maior ação física direta das ondas ou pela menor taxa de deposição de partículas ricas em nutrientes provocadas pelo transporte das ondas, afeta o desenvolvimento e crescimento impedindo o domínio de uma ou poucas espécies de macrófitas aquáticas. Isto foi confirmado pela correlação negativa entre o "fetch" e a declividade e ambas com a equitabilidade de macrófitas aquáticas (Tab. 1 e Fig. 3). Dentro deste contexto, é possível inferir que a equitabilidade pode estar, além dos efeitos diretos, sendo também determinada pelos efeitos indiretos de exposição às ondas. Resultados semelhantes foram encontrados por Riis & Hawes (2003).

A relação polinomial observada entre H' e o "fetch" mostrou que os valores deste índice tendem a ser maiores em valores intermediários do "fetch". Uma avaliação dos atributos das assembléias de macrófitas aquáticas mostrou que o índice de diversidade foi menor em locais com maiores valores de "fetch", devido à reduzida riqueza de espécies e, em menores valores de "fetch", devido à reduzida equitabilidade. Com base nestes resultados, é possível assumir que os maiores índices de diversidade de Shannon refletiram os efeitos do "fetch" sobre a riqueza e a equitabilidade das assembléias de macrófitas aquáticas.

A forma da relação entre a diversidade e condições de exposição às ondas pode estar associada à habilidade competitiva das espécies mais afetadas pelos movimentos das ondas (Wilson & Keddy, 1986). De acordo com tais autores, sob condições intermediárias de exposição às ondas, deve haver um aumento da diversidade se as

espécies com maior habilidade competitiva forem as mais afetadas pelos danos provocados pelas ondas. Espécies formadoras de dossel concentram seus tecidos fotossintéticos logo abaixo da superfície da água reduzindo a disponibilidade de radiação para as espécies de menor tamanho. Esta característica confere maior capacidade competitiva, no entanto, tais estratégias podem torná-las mais suscetíveis que plantas rasteiras aos danos provocados pela ação de ondas (Wilson & Keddy, 1986).

No presente estudo, as espécies submersas que colonizaram os locais com "fetchs" intermediários (entre 1,0 e 3 km) foram *Echinodorus tenellus*, *Bacopa* sp, *Nitella* spp. e *Chara* spp., ou seja, espécies com reduzida altura, consideradas frequentemente em estudos ecológicos como rasteiras. De acordo com Wilson & Keddy (1986), o tamanho reduzido é considerado um dos principais fatores que as tornam mais tolerantes aos movimentos causados pelas ondas (Chambers, 1987; Blindow, 1992ab; Van den Berg et al., 2003). Além disso, algumas espécies da família Characeae apresentam comparativamente menores requerimentos nutricionais que muitas espécies formadoras de dosséis (Blindow, 1992a). Isto deve capacitar a ocorrência em locais com menores concentrações de nutrientes ocasionadas pela ação de transporte das ondas (Bailey 1988).

Durante o estudo de campo constatou-se que, de modo geral, ao longo de um gradiente perpendicular à margem, estas espécies estiveram presentes com *Egeria*. Entretanto, quando presentes, estas se encontraram distribuídas separadamente no interior dos quadrados, sendo que as espécies rasteiras encontraram-se restritas às porções mais rasas, próximas das margens, enquanto *Egeria* nas regiões mais profundas. De fato, espera-se que em condições de "fetchs" mais elevados, Z_{\min} se desloque para regiões mais profundas, possibilitando à *Egeria* escapar dos efeitos adversos das ondas (vide capítulo 2). Provavelmente, tal mudança na profundidade mínima de colonização resultou em regiões mais rasas livres para o estabelecimento e desenvolvimento de espécies mais tolerantes aos movimentos das ondas. Neste sentido, pode-se sugerir que os níveis intermediários de "fetch" tenham minimizado a relação de competição aumentando a diversidade de espécies de macrófitas aquáticas. Esta expectativa pôde ser confirmada utilizando os valores de "fetchs" superiores a 1 km, onde esse padrão de distribuição foi encontrado, para os quais constatou-se uma relação negativa (r de Spearman -0, 51; $p = 0,0345$) entre a abundância de *Egeria densa* e a equitabilidade de macrófitas aquáticas. Constatou-se, também, que *E. densa* foi mais freqüente em valores de "fetchs" mais elevados.

Adicionalmente, condições não extremas de exposição às ondas favorecem a colonização ou sobrevivência de espécies com diferentes tipos de estratégias adaptativas (ruderais, competidoras e tolerantes ao estresse) e ainda deve regular a percentagem de cobertura das diferentes espécies (Keddy, 1983). Este fato também contribui para o aumento no índice de diversidade de macrófitas aquáticas.

De forma geral, os resultados obtidos neste estudo evidenciaram que locais menos expostos à ação das ondas tendem a apresentar maior riqueza de espécies de macrófitas aquáticas. Por outro lado, o "fetch" afetou de forma positiva a equitabilidade de macrófitas aquáticas. Provavelmente isto foi devido aos efeitos diretos e indiretos provocados pelas ondas, que não permitem o domínio de uma ou poucas espécies de macrófitas aquáticas. Como resultado, os maiores índices de diversidade de Shannon foram obtidos em valores intermediários de "fetch", sendo que a relação entre essas duas variáveis foi descrita através de um modelo polinomial de 2ª ordem. Devido à grande importância do "fetch" na determinação de todos os atributos aqui investigados, seja pela ação física das ondas ou pela ação do "fetch" sobre as características químicas do sedimento, sugere-se ser fundamental a inclusão desta variável morfométrica em modelos que visam prever a estrutura da vegetação aquática em reservatórios.

Referências bibliográficas

- Baatrup-Pedersen, A., Riis, T. 1999. Macrophyte diversity and composition in relation to substratum characteristics in regulated and unregulated Danish streams. *Freshwater Biology* **42**, 375-385.
- Bailey, R. C. 1988. Correlations between species richness and exposure: Freshwater molluscs and macrophytes. *Hydrobiologia* **162**, 183-191.
- Bini, L.M. 2001. *Dinâmica populacional de Egeria najas Planchon (Hydrocharitaceae): sobrevivência de uma espécie submersa subtropical com elevada turbidez (reservatório de Itaipu Binacional, Brasil-Paraguai)*. s. 131. Tese. (Doutorado em ecologia de ambientes aquáticos continentais)-Departamento de Biologia, Universidade Estadual de Maringá, UEM.
- Blindow, I. 1992a. Long- and short-term dynamics of submerged macrophytes in two shallow eutrophic lakes. *Freshwater Biology* **28**, 15-27.
- Blindow, I. 1992b. Decline of charophytes during eutrophication: comparison with angiosperms. *Freshwater Biology* **28**, 9-14.

- Bremner, J.M., 1965. Inorganic forms of nitrogen. In: *Methods of soils analysis*, Ed. Black, C.A. American Society of Agronomy, Wisconsin, 1179-1237.
- CESP. 1998. Conservação e manejo nos reservatórios: limnologia, ictiologia e pesca. São Paulo: Série Divulgação e Informação 220, 166p.
- Chambers, P.A. 1987. Nearshore occurrence of submersed aquatic macrophytes in relation to wave action. *Canadian Journal Fisheries Aquatic Science* **44**, 1666-1669.
- Cook, C.D.K. 1990. Aquatic Plant Book. _ SPB Academic, The Hague, The Netherlands, 228 pp.
- Cook, C.D.K.; Urmi-König, K., 1984. A revision of genus *Egeria* (Hydrocharitaceae). *Aquatic Botany*. **19**: 73-96.
- Duarte, C.M., Kalff, J. 1986. Littoral slope as a predictor of the maximum biomass of submersed macrophyte communities. *Limnol. Oceanogr.* **31** (5), 1072-1080.
- Duarte, C.M., Kalff, J. 1988. Influence of lake morphometry on the response of submersed macrophytes to sediment fertilization. *Canadian Journal Fisheries Aquatic Science* **45**, 216-221.
- Duarte, C.M., Kalff, J. 1990. Patterns in the submersed macrophyte biomass of lakes and the importance of the scale of analysis in the interpretation. *Canadian Journal Fisheries Aquatic Science* **47**, 357-363.
- Gotelli, N.J., Entsminger, G.L. 2000. EcoSim: Null models software for ecology.
- Grime, J.P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley & Sons, Ltda. 222 p.
- Hoehne, F.C. 1979. Plantas aquáticas. _ Instituto de Botânica Série D, São Paulo, 168 pp.
- Hudon, C., Lalonde, S., Gagnon, P. 2000. Ranking the effects of site exposure, plant growth form, water depth, and transparency on aquatic plant biomass. *Canadian Journal Fisheries Aquatic Science* **57** (Suppl. 1), 31-42.
- Jongman, R.H.G., Ter Braak, C.J.F., Togerren, O.F.R. 1997. Data analysis in community and landscape ecology. New York.
- Keddy, P.A. 1982. Quantifying within-lake gradients of wave energy: interrelationships of wave energy, substrate particle size and shoreline plants in Axe lake, Ontario. *Aquatic Botany* **14**, 41-58.
- Keddy, P.A. 1983. Shoreline vegetation in Axe Lake, Ontario: Effects of exposure on zonation patterns. *Ecology* **64** (2), 331-344.
- Kirk, J.T.O. 1996. Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge.

- Krebs, C.J., 1985. Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance. Harper Collins , Inc., New York.
- Mackereth, F.Y.H., Heron, J.G., Talling, J., 1978. Water analysis: some revised methods for limnologists. Ambleside, Freshwater Biological Association. Scientific Publication, 36, 120 p.
- Murphy, K.J., Dickinson, G., Thomaz, S.M., Bini, L.M., Dick, K., Greaves, K., Kennedy, M.P., Livingstone, S., McFerran, H., Milne, J.M., Oldroyd, J., Wingfield, R.A. 2003. Aquatic plant communities and predictors of diversity in a sub-tropical river floodplain: the upper Rio Paraná, Brazil. *Aquatic Botany*
- Rea, T.E., Karapatakis, D.J., Guy, K.K., Pinder III, J.E., Mackey Jr. H.E. 1998. The relative effects of water depth , fetch and other physical factors on the development of macrophytes in a small southeastern US pond. *Aquatic Botany* **61**, 289-299.
- Riis, T., Hawes, I. 2003. Effect of wave exposure on vegetation abundance, richness and depth distribution of shallow water plants in a New Zealand lake. *Freshwater Biology* **48**, 75-87.
- Roberto, M. do C., Thomaz, S.M. Pagioro, T.A. 2003. Variáveis limnológicas abióticas: caracterização dos reservatórios. In: Rodrigues, L., Agostinho, A.A. Gomes., Thomaz, S.M. Produtividade em Reservatórios e Bioindicadores. Anais do Workshop. Maringá, PR.
- Pagioro, T.A., Roberto, M. do C., Thomaz, S.M., Pierini, S.A., Taka, M. 2003. Variáveis limnológicas abióticas: zonação longitudinal em reservatórios. In: Rodrigues, L., Agostinho, A.A. Gomes., Thomaz, S.M. Produtividade em Reservatórios e Bioindicadores. Anais do Workshop. Maringá, PR.
- Scheffer, M., Redelijkheid, M.R. de., Noppert, F. 1992. Distribution and dynamics of submerged vegetation in a chain of shallow eutrophic lakes. *Aquatic Botany* **42**, 199-216.
- Spence, D.H.N. 1982. The zonation of plants in freshwater lakes. *Advances in Ecological Research* **12**, 37-125.
- Staiton, M.P., Capel, M.J. Armstrong, E.A.J. 1977. The chemical analysis of freshwater. Canadian Fisheries and Marine Service Miscellaneous Special Publication.
- Stewart, J.W., Růžička, J. 1976. Flow injection analysis. Part V. Simultaneous determination of nitrogen and phosphorus in acid digests of plant material with a single spectrophotometer. *Analitica Chimica Acta* **82**, 137-144.
- Strand, J.A., Weisner, S.E.B. 1996. Wave exposure related growth of epiphyton: implications for the distribution of submerged macrophytes in eutrophic lakes. *Hydrobiologia* **325**: 113-119.

- Thiébaud G., Guérol, F., Muller, S. 2002. Are trophic and diversity indices based on macrophyte communities pertinent to monitor water quality?. *Water Research*
- Thomaz, S.M., Bini, L.M. 1999. A expansão das macrófitas aquáticas e implicações para o manejo de reservatórios: um estudo na represa de Itaipu. In: Henry, R. (Ed.), *Ecologia de reservatórios: estrutura, função e aspectos sociais*. Botucatu: FAPESP/FUNDIBIO, p. 599-626.
- Thomaz, S.M., Souza, D.C., Bini, L.M. 2003. Species richness and beta diversity of aquatic macrophytes in a large subtropical reservoir (Itaipu Reservoir, Brazil): the influence of limnology and morphometry. *Hydrobiologia* **505**: 119-128.
- Thomaz, S.M., Pagioro, T.A., Bini, L.M., Roberto, M. do C. Macrófitas aquáticas em reservatórios dos estados do Paraná e São Paulo: Uma abordagem em diferentes escalas espaciais. (no prelo).
- Van den Berg, M.S., Joosse, W., Coops, H. 2003. A statistical model predicting the occurrence and dynamics of submerged macrophytes in shallow lakes in the Netherlands. *Hydrobiologia* **506-509**: 611-623.
- Vestergaard & Sand-Jensen, 2000. Alkalinity and trophic state regulate aquatic plant distribution in Danish lakes. *Aquatic Botany* **67**, 85-107.
- Weisner, S.E.B. Strand, J.A., Sandsten, H. 1997. Mechanisms regulating abundance of submerged vegetation in shallow eutrophic lakes. *Oecologia* **109**: 592-599.
- Wilson, S.D., Keddy, P. A. 1988. Species richness, survivorship, and biomass accumulation along environmental gradient. *Oikos* **53**, 375-380.
- Wilson, S.D., Keddy, P. A. 1986. Species competitive ability and position along a natural stress/disturbance gradient. *Ecology* **67** (5), 1236-1242.