

BIOLOGIA E ECOLOGIA DE *Echinochloa polystachya* (H.B.K.) Hitchcock (GRAMINEAE = POACEAE), CAPIM SEMI-AQUÁTICO DA VÁRZEA AMAZÔNICA

PIEDADE, M.T.F.

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA
Departamento de Biologia Aquática - DBA
Caixa Postal nº 478
69011 - MANAUS, AMAZONAS

RESUMO: *Biologia e ecologia de Echinochloa polystachya (H.B.K.) Hitchcock (Gramineae = Poaceae), capim-aquático da varzea amazônica. Echinochloa polystachya é uma gramínea C₄, perene, fixa ao substrato, que forma grandes grupamentos monoespecíficos em rios férteis (rios de águas brancas) e lagos marginais na região Amazônica. Plantas individuais foram acompanhadas semanalmente, sendo registrados o comprimento, número de entrenós e de folhas e presença de inflorescências. O ciclo de vida de E. polystachya é fortemente influenciado pela oscilação anual de nível da água, dividindo-se nas fases terrestre e aquática. A fase terrestre tem início com a exposição dos sedimentos, durante as águas baixas (outubro/novembro), quando, a partir dos talos da velha geração, formam-se brotos que enraizam no substrato e crescem verticalmente de forma exuberante. Quando os jovens apresentam de 1 a 2m de altura, a alagação tem início e o crescimento se intensifica. Uma só folha é formada em cada nó, sendo o número destas acima da água sempre de 7 a 9. Após a submersão, as folhas rapidamente apodrecem, enquanto que no mesmo nó, raízes adventícias são formadas. Na fase aquática, quando as plantas apresentam de 6 a 7 meses, tem início a floração (março a setembro), após a qual, o crescimento se mantém numa taxa menor. Nesse período, a coluna de água sofre redução e as plantas vão se acomodando na superfície da água. No final da fase seca, esse processo leva ao secamento das raízes adventícias da porção superior da planta. Simultaneamente a porção basal apodrece, em virtude das condições anóxicas da água. No período de vida (do estabelecimento ao declínio), uma planta individual pode medir até 15m. Face a sua elevada densidade, vigoroso crescimento e alta produtividade, E. polystachya é uma planta chave dos grandes rios férteis amazônicos. Além da contribuição local da espécie ao sistema, seja pela ciclagem de nutrientes ou pelo seu consumo (peixes, peixe-boi, etc.), a planta contribui com outros ambientes aquáticos, quando removida pelos ventos e correntes e carregada pelos rios.*

ABSTRACT: *Biology and ecology of Echinochloa polystachya (H.B.K.) Hitchcock (Gramineae = Poaceae) a semi-aquatic grass of the amazonian varzea. Echinochloa polystachya is a perennial C₄ grass, anchored in the substrate, which forms large monospecific stands in lakes and on fertile river shores of the Amazon region. Individual plants were monitored weekly and data such as lengths and numbers of internodes and leaves, and presence of inflorescence were recorded. The life cycle of E. polystachya is strongly influenced by the annual fluctuations in water level and can be divided into terrestrial and aquatic phases. The terrestrial phase starts when the water level drops, exposing the sediments (October/November). As this point, new shoots form from the decaying old stems and root in*

the sediment, growing vigorously. When the young plants are 1 - 2m tall the water rises and growth rates increase. In each plant only one leaf is formed per node and the total number of leaves is 7 - 9. After submersion the leaves rot quickly and adventitious roots form at the nodes. During the aquatic phase, when the plants are 6 - 7 months old, the flowering period starts (March to September). After September growth rates are reduced, when the water level falls and the roots along the stem become dry. Simultaneously the base of the plant rots due to anoxic conditions in the water. In a complete life cycle (from establishment to decline), one individual plant may grow 15m. Due to its vigorous growing pattern, high density and productivity, *E. polystachya* is a key species in the várzea floodplain. Besides contributing to the local ecosystem for the nutrient cycle and being consumed by manatees, cattle, etc, the plant plays an important role in other aquatic environments when it is moved by water currents or wind and through the river system.

INTRODUÇÃO

Echinochloa polystachya é uma gramínea C_4 (Hedges et al., 1986), perene, longa e fixa ao substrato, que forma extensos grupamentos monotípicos em rios férteis de águas brancas (Sioli, 1967) e lagos marginais da Bacia Amazônica (Black, 1950). Segundo Hitchcock (1936), a espécie ocorre desde o México até a Argentina, incluindo as Índias Ocidentais.

Sendo uma das espécies mais frequentes nas regiões inundáveis sujeitas a grandes flutuações na amplitude do nível da água, *E. polystachya* tem sua ocorrência preferencial em praias e baixios argilosos e lamacentos dos canais dos rios e lagos das áreas inundáveis com altos teores de nutrientes (Black, 1950). Por esse motivo, ela é mais frequente nas áreas inundáveis dos rios de águas barrentas (várzeas - Prance, 1980), pouco frequente nas áreas inundáveis dos rios de águas claras e ausente nos rios de águas pretas (igapós - Prance, 1980). Em sua área de ocorrência *E. polystachya* substitui comunidades pioneiras de plantas anuais, dado o seu denso crescimento. Numa etapa posterior, ela é substituída por árvores tolerantes à inundaç o (esp cies de várzea) que, invadindo seus grupamentos, podem elimin -la por sombreamento (Junk, 1989; 1990).

A reprodu o de *E. polystachya*   predominantemente vegetativa, apesar da produ o anual de semente ser bastante elevada (Junk, 1970). Isto ocorre principalmente em fun o do ataque das sementes por pragas, especialmente larvas de Cecidomyidae, que podem eliminar mais de 90% da produ o.

O crescimento da esp cie   sincronizado com o n vel do rio que na Amaz nia Central pode oscilar at  10m em m dia ao longo do ano (Schmidt, 1973). Em virtude dessa estrat gia, a esp cie apresenta um vigoroso crescimento e uma elevada produtividade (Piedade, 1988; Piedade et al., s/d a), podendo ser considerada uma das esp cies mais importantes da Amaz nia Central, especialmente pelo seu consumo, tanto por herb voros naturais (peixe-boi, capivara, peixes), quanto por animais introduzidos como o boi e o b falo (Ohly, 1987).

O objetivo deste estudo   verificar o estabelecimento, a din mica de crescimento e a fenologia de *E. polystachya* em rela o a fatores ambientais, especialmente o n vel do rio.

 REA DE ESTUDO

O trabalho foi realizado entre julho de 1985 e dezembro de 1986, no lago Camale o, ilha de Marchantaria (03  15' S, 60  00' W), rio Solim es, Amaz nia Central (fig. 1a).

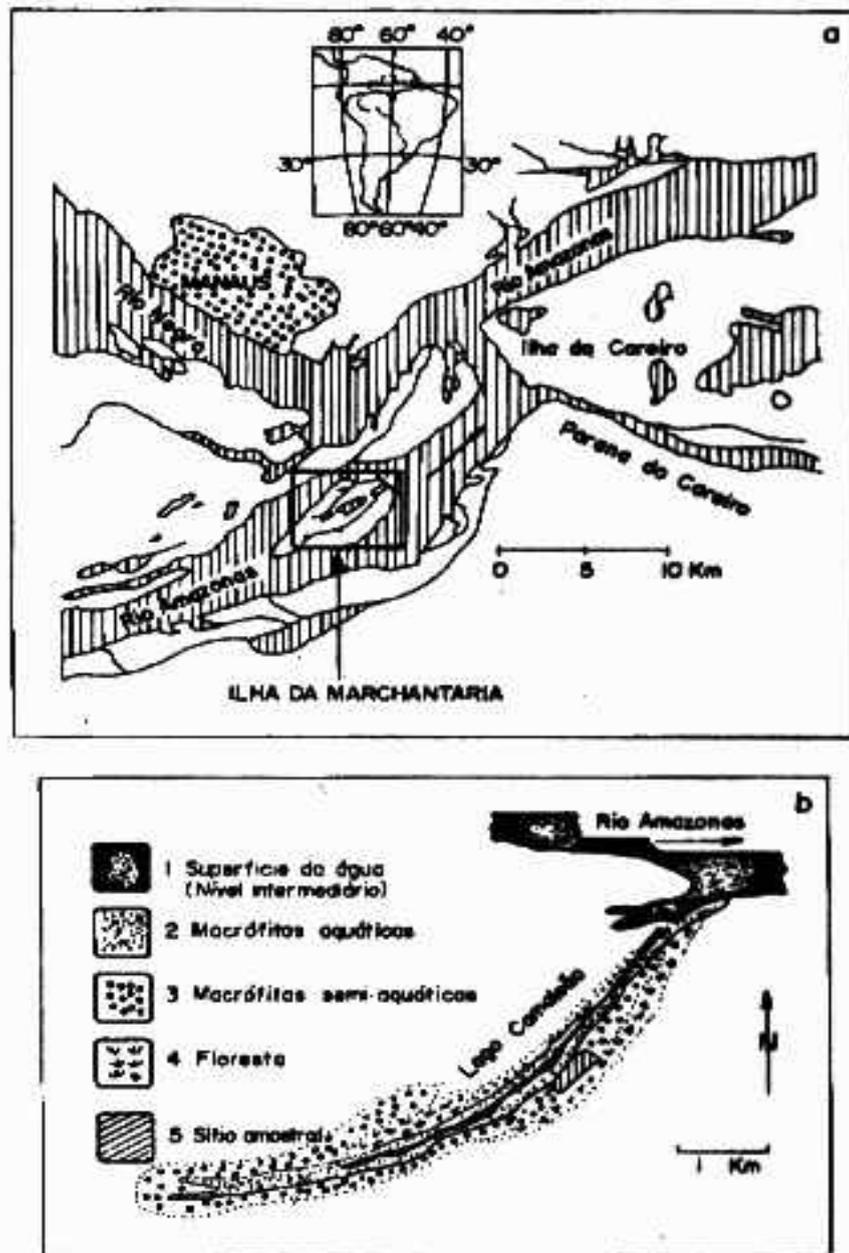


Figura 1 - Localização da ilha da Marchantaria (a) com detalhe do lago Camaleão e sítio amostral (b), (adaptado de Hardy *et al.*, 1984).

A região é caracterizada por um clima tropical úmido. A análise de 70 anos de dados climáticos para a região, segundo Ribeiro & Adis (1984), mostra valores de temperatura com máximas entre 32.0 e 33.2°C e mínimas entre 22.9 e 23.8°C. A umidade relativa está na faixa entre 75.6 e 86.7% e a evapotranspiração entre 38.5 e 85.9mm. A precipitação média anual para a área em 25 anos é de 1771mm (Kell & Prance, 1979), com 75% das chuvas localizadas no chamado inverno (de dezembro a maio). O padrão de alagação do rio é bastante regular, descrevendo uma curva senoidal que, no entanto, pode sofrer variações em sua amplitude conforme o ano considerado. No período deste estudo (1985 e 1986), segundo a Capitania dos Portos de Manaus (PORTOBRÁS), os valores máximos obtidos (sobre o nível do mar) foram de 26.27 e 28.14m respectivamente e os mínimos de 19.74 e 21.40m respectivamente. Embora os desníveis tenham se mantido próximos (6.53m em 1985 e 6.74m em 1986), o nível mínimo em 1986 permaneceu 1.66m acima do obtido em 1985.

O lago Camaleão é um lago alongado, com 300 a 500m de largura, 7km de comprimento e 6m de profundidade, durante o nível médio das águas (Soares et al., 1986). O lago apresenta-se em desnível da cabeceira para a foz, que está em comunicação direta com o rio Solimões, recebendo água desse rio, quando da enchente. No pico das cheias, o lago pode atingir profundidades superiores a 8m, invadindo as porções florestadas marginais. Quando porém nas águas baixas, ele pode secar, compondo-se então por pequenas poças nas regiões de maior profundidade. A hidroquímica de suas águas é bastante complexa, variando ao longo do ano de acordo com o nível da inundação (Furch et al., 1983; Furch, 1984a; Furch, 1984b). Quando da descida das águas, condições hipóxicas ou até mesmo anóxicas são obtidas a poucos centímetros abaixo da superfície (Junk, 1973). Essas condições, bem como a formação de ácido sulfídrico e metano, como resultado do apodrecimento de grandes massas de macrófitas, promovem a decomposição, de baixo para cima, daquelas espécies vegetais com *E. polystachya*, fixas ao substrato.

As porções marginais da bacia do lago são cobertas por florestas adaptadas à inundação. Dessas áreas mais elevadas em direção ao centro do lago, observa-se uma nítida zonação de macrófitas aquáticas (fig. 2), desde espécies fixas ao substrato nas regiões próximas à floresta, até espécies flutuantes, nas áreas mais abertas. Soares et al. (1986) estimam que, durante a fase aquática, 50 a 70% da superfície do lago pode ficar recoberta por macrófitas aquáticas.

O sítio amostral constituiu-se numa faixa de 100x 35m dentro de um grupamento monoespecífico de *E. polystachya*, situado na margem sul do lago Camaleão (fig. 1b).

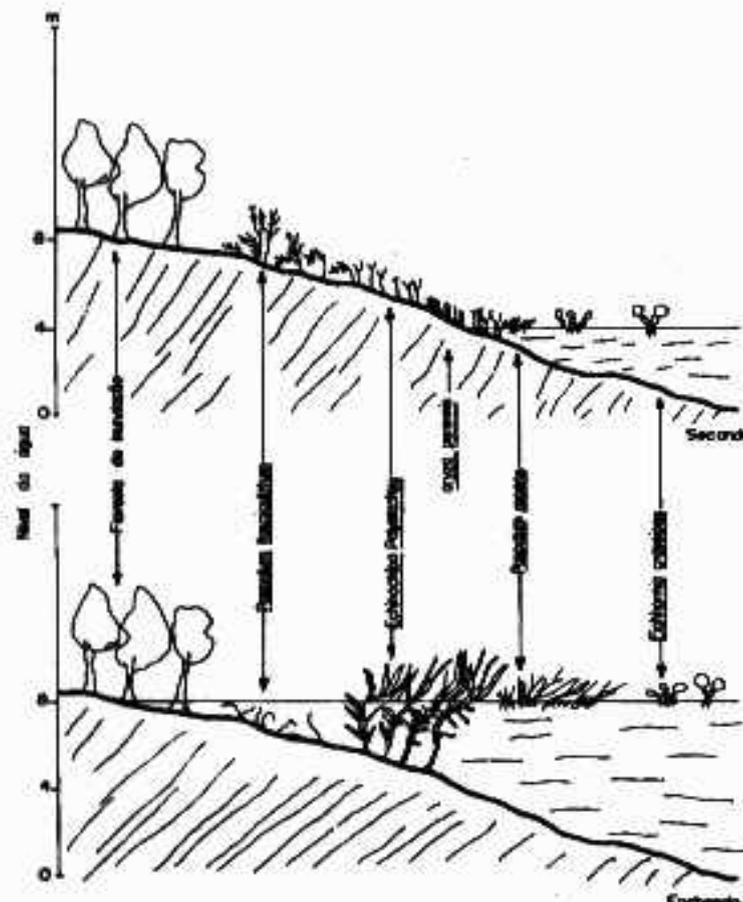


Figura 2 - Esquema da zonação de macrófitas aquáticas no lago Camaleão, Ilha da Marchantaria, Amazônia Central.

MATERIAL E MÉTODOS

Em julho de 1985, durante a fase de águas altas, iniciou-se a coleta de dados gerais sobre as populações de *E. polystachya* do lago Camaleão. À medida que o nível da água descia, acompanharam-se o declínio das populações, bem como a rebrota, a partir dos talos da velha geração, a qual ocorreu em outubro de 1985. A partir de dezembro de 1985, logo após o estabelecimento, vinte plantas jovens individuais rebrotantes foram selecionadas ao acaso dentro do sítio amostral, tendo sido cada indivíduo marcado com fitas coloridas. À medida que a água se aproximava da marca, esta era deslocada para cima, tendo sido medidas as distâncias dos deslocamentos. A partir do estabelecimento e pelo período de 13 meses, perfazendo um ciclo de cheia e vazante, as plantas foram acompanhadas semanalmente, através do registro do número de folhas vivas, de entrenós, bem como o comprimento, presença de inflorescências e o seu estado de integridade. Registraram-se ainda outras observações, como a presença de folhas atacadas por herbívoros e nós com raízes adventícias. Paralelamente, 15 plantas individuais foram arrancadas mensalmente, tendo sido efetuadas as mesmas observações e medidas. Quando a porção basal das plantas arrancadas começou a apodrecer, em virtude das condições anóxicas do meio, o comprimento total das plantas foi corrigido, através dos dados obtidos nas plantas individuais, semanalmente acompanhadas. No mesmo período com intervalos mensais, a densidade de plantas foi avaliada por m^2 ($n = 10$).

RESULTADOS

O ciclo de vida de *E. polystachya* (fig. 3) é fortemente regulado pelo ciclo anual do nível da água, podendo ser dividido nas fases terrestre e aquática. A fase terrestre tem início quando o nível da água diminui (outubro e novembro), expondo os sedimentos.

Nesse momento, os talos da velha geração que vinham secando e amarelando começam a apodrecer, formando-se brotos em seus nós. Estes rapidamente enraizam-se nos sedimentos, através de raízes fasciculadas relativamente curtas porém vigorosas, que irão alcançar aproximadamente 50cm, no máximo de seu desenvolvimento. As plantas jovens crescem verticalmente, de forma exuberante, ao mesmo tempo que o talo da planta mãe apodrece gradativamente. Possivelmente os nutrientes dos talos velhos são translocados para a planta jovem durante esse processo. Embora mais de um broto possa ser formado em cada nó, geralmente, apenas um se desenvolve, enquanto que os demais são eliminados, por competição, nas primeiras etapas do estabelecimento. Dessa forma, cada nova planta é normalmente constituída por um caule individual, não ramificado, oriundo de propagação vegetativa a partir de um pedaço da planta mãe. Assim, a cada ano, durante os meses de outubro e novembro (águas baixas), um novo grupo de plantas individuais é formado com pequena sobreposição com as plantas do ano anterior, já que estas, em geral, secam. A essa fase, que coincide com a ausência de água, seguem-se os meses de intensa precipitação (dezembro a março) e que desempenham um importante papel no estabelecimento das plantas jovens.

Dada a adaptação do ciclo de vida das plantas às fases terrestre e aquática, diferenças de morfologia externa podem ser relacionadas às duas condições. Assim, enquanto uma folha de uma planta adulta totalmente expandida mede cerca de 80cm de comprimento e 5cm de largura em sua porção mediana, as folhas das plantas jovens têm metade dessas dimensões. Em

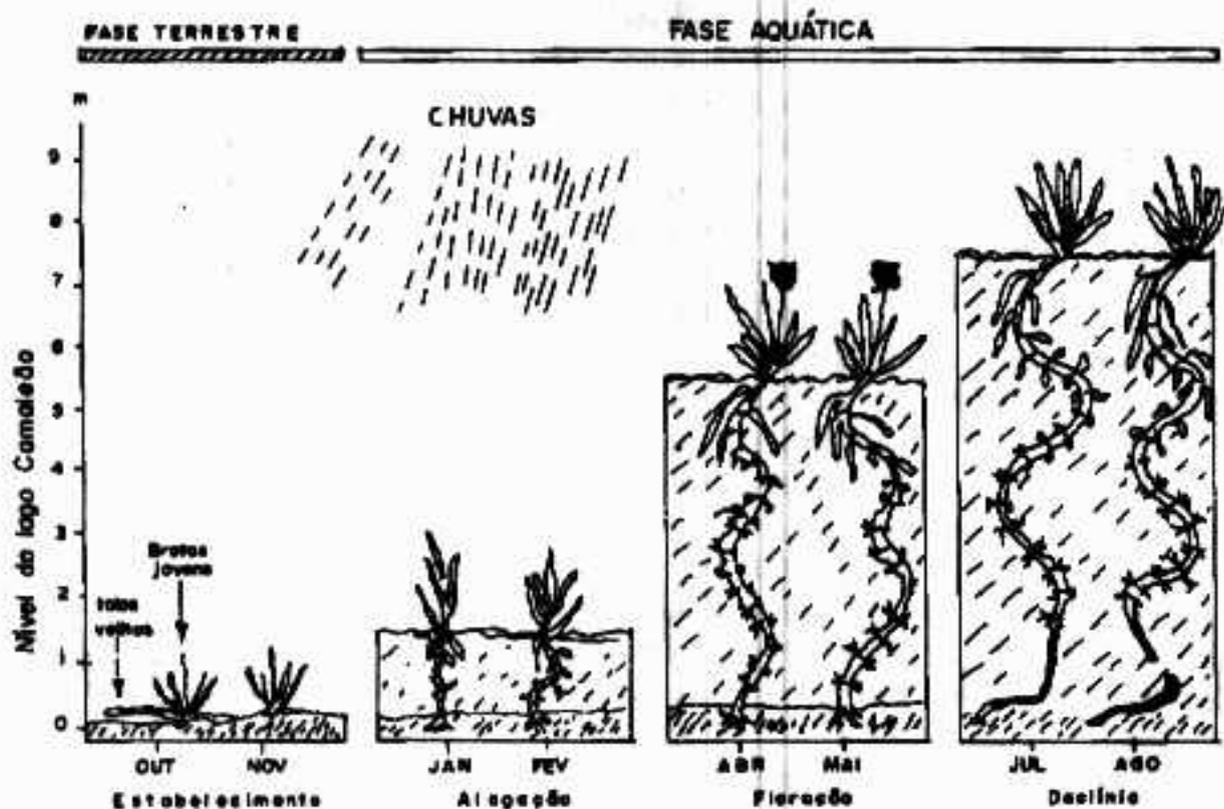


Figura 3 - Esquema do ciclo anual de *Echinochloa polystachya* no lago Camaleão em relação à subida das águas e precipitação.

ambos os estágios de desenvolvimento, invariavelmente, uma só folha é formada por nó. Também os entrenós das plantas jovens podem ser até seis vezes menores do que os formados em fases mais avançadas do desenvolvimento. Estes últimos podem atingir tamanhos ao redor de 30cm.

Em geral, a alagação tem início quando as plantas jovens apresentam de 1 a 2m (dezembro). À medida que novos nós vão sendo formados, quando da chegada das águas, o crescimento, inicialmente retilíneo, intensifica-se e a planta ganha tortuosidade. Nesse momento, o vigoroso crescimento objetiva a manutenção da condição emergente das folhas fotossintetizantes, numa fase, na qual a inundação pode ser muito rápida. Para tal, a planta pode apresentar no início da fase terrestre e nos meses iniciais da fase aquática um crescimento diário de mais de 4cm.

Os dados de demografia de *E. polystachya* coletados durante um ciclo de crescimento (dezembro de 1985 a dezembro de 1986), encontram-se na tab.I. O número de plantas aumentou, gradualmente, desde o início do estabelecimento da população (outubro/novembro de 1985), em virtude da elevada produção de brotos, até ser atingida uma taxa constante ao redor de 30-35 plantas por m² (outubro/novembro de 1985). O número médio de folhas por indivíduo elevou-se de 6.5 no início do estabelecimento (dezembro de 1985), ao valor máximo de 9.9 em agosto de 1986, decrescendo novamente até o final do período de observações (dezembro de 1986). As folhas, embora com número relativamente pequeno, dadas as suas dimensões, constituem, juntamente com a porção superior do talo, um dossel homogêneo, de aproximadamente 1.5m acima da água. Assim que a água recobre uma folha, ela rapidamente amarela e apodrece sob a superfície, enquanto que outra nova é formada. Essa dinâmica determina uma

excepcional reposição das folhas (34 dias). Em cada um dos nós, após a submersão, raízes adventícias são imediatamente formadas. Não se conhece quanto e nem em que extensão essas raízes substituem a raiz basal, porém, o fato de algumas plantas continuarem a crescer, mesmo com a morte do talo e raiz principal, mostra que as raízes adventícias assumem o papel dessa raiz na obtenção de água e nutrientes.

Desde o estabelecimento, na fase terrestre (outubro/novembro de 1985), até o final das observações (dezembro de 1986), o crescimento da planta foi contínuo, porém, a velocidade de crescimento variou. Durante os dois primeiros meses de estabelecimento (início da enchente), o crescimento foi mais intenso (em média 1.17m ao mês), diminuindo a seguir, como pode ser verificado pelo número de novos entrenós formados mensalmente. Apesar de as plantas terem continuado a crescer, o número mensal acumulado de entrenós sofreu redução, a partir de setembro de 1986 (vazante), período no qual teve início o processo de apodrecimento da porção basal do caule. Esse fato é indicado também pela redução no comprimento total da planta a partir de setembro (1986), após um valor máximo de 1.1m em agosto (1986). Contudo, esse valor (tab. I) pode ser modificado através dos dados mensais corrigidos de entrenós (valores acumulados), que permitem calcular o comprimento real médio da planta como sendo de 1.5m em dezembro de 1986 (início de enchente). A correção foi feita, considerando-se o valor de agosto (último mês de coleta sem apodrecimento da porção basal da planta) e acrescentando-se a esse valor, cumulativamente, os valores de crescimento obtidos através das medidas realizadas semanalmente em plantas individuais, para os meses subsequentes (setembro, outubro, novembro e dezembro).

Em média, sete novos entrenós foram formados mensalmente. A proporção que a coluna de água subia, uma crescente percentagem da planta permaneceu submersa, tendo esse valor atingido mais de 90%, durante o pico das cheias (julho/agosto de 1986). Nessa ocasião, apenas os novos entrenós produzidos do mês permaneceram acima da superfície da água.

Quando as novas plantas atingem de seis a sete meses, durante a fase aquática (fig. 4a e 4b), tem início o período de floração, no mês de março. O pico da floração ocorre entre abril e julho e seu término verifica-se em setembro (fig. 4a). Na natureza, observa-se uma predominância da propagação vegetativa, embora a produção de sementes seja elevada. Quanto à dispersão, dada a síndrome das inflorescências, acreditamos predominar a hidrocoria. A endozoocoria, embora existente (aves e peixes), provavelmente atua mais como impacto de predação do que como estratégia de dispersão.

Após a fase central de floração (entre abril e julho), as plantas continuam a crescer, porém numa taxa menor, enquanto que, concomitantemente, a coluna de água começa a sofrer redução. Nesse período, embora as plantas mantenham folhas verdes na extremidade superior, começam a apodrecer e secar em sua base, em função do estabelecimento de condições anóxicas bem como a formação de gás sulfídrico nas porções mais profundas, onde *E. polystachya* se encontra fixa ao substrato. Ao mesmo tempo, no final da fase de águas baixas, a redução na coluna da água expõe a porção superior do caule, imediatamente abaixo das folhas verdes, anteriormente submersa.

Dessa forma, as raízes adventícias que após o estabelecimento passam a ser responsáveis pela retirada de nutrientes da água, secam gradualmente, de cima para baixo. Quando esse processo atinge todas as raízes, o caule e as folhas da extremidade superior finalmente secam, formando uma trama extremamente densa e seca. Com a descida da água (outubro e novembro), após o substrato ficar seco, dos talos da velha geração, nova rebrota terá lugar, reiniciando

Tabela 1 - Dados médios (n = 15) de demografia de *Echinochloa polystachya* para um ciclo anual (1986), na ilha da Marchantaria - Amazônia Central. (EN = entrenós).

Mês/Ano	N° Plantas/m ² (n = 20m ²)	Comp. Médio (m)	Comp. Médio (m) Corrigido	N° Acumul. EN (Média)	N° Acumul. Corrigido EN (Média)	N° EN submersos (Média)	% de EN submersos	Novos EN (Média)	N° Folhas Vivas (Média)	N° Plantas com Flores/lot ² (n = 20m ²)
D/85	25	1.5	1.5	10.0	10.0	1.0	10.0	n.d.	6.5	0
J/86	24	3.2	3.2	18.3	18.3	14.1	77.3	8.3	7.5	0
F/86	26	5.1	5.1	28.7	28.7	23.1	80.7	10.4	8.9	0
M/86	28	5.6	5.6	30.1	30.1	26.3	87.2	1.5	7.3	3
A/86	33	6.8	6.8	37.5	37.5	32.6	87.0	7.3	8.7	10
M/86	30	7.5	7.5	42.1	42.1	38.0	90.2	4.7	8.2	7
J/86	35	8.4	8.4	47.9	47.9	43.2	90.2	5.7	8.9	7
J/86	33	9.6	9.6	54.7	54.7	49.8	91.1	6.8	9.0	4
A/86	30	11.4	11.4	63.4	63.4	57.7	92.5	8.7	9.9	4
S/86	31	10.2	12.3	56.6	68.2	52.3	92.3	4.8	8.6	3
O/86	31	8.6	13.0	48.9	73.0	44.8	91.7	4.4	7.9	0
N/86	38	9.5	14.1	51.5	78.3	48.5	94.2	5.7	7.1	0
D/86	31	8.0	15.2	49.1	84.3	46.1	93.8	6.0	7.1	0

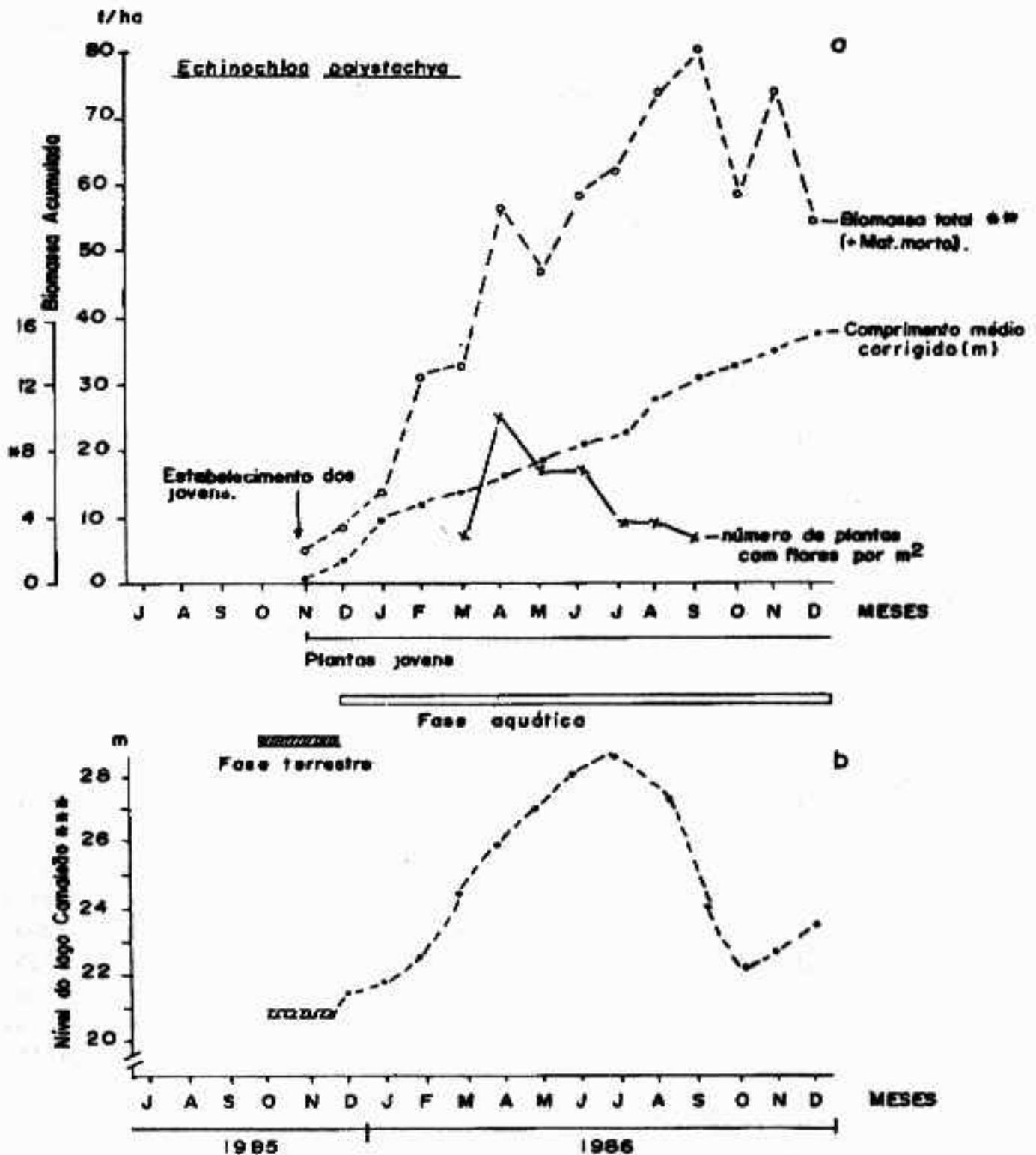


Figura 4 - Biomassa total, comprimento médio corrigido e número de plantas com flores por m² (a), em relação ao nível do lago Camaleão (b), durante um ciclo de crescimento de *Echinochloa polystachya* de 11 de 1985 a 12 de 1986.

* Escala correspondente ao número de plantas com flores por m² e comprimento médio em metros.

** Dados de Piedade, 1988.

*** Sobre o nível do mar.

o ciclo da população. No período de vida desde o estabelecimento até o declínio, uma planta individual pode apresentar 60 ou mais entrenós ao longo do seu caule. Os entrenós desenvolvem-se seqüencialmente, sendo que apenas os da extremidade, mais jovens (2 a 3), continuam a crescer em comprimento até atingir a maturidade. Ao final do desenvolvimento, cada planta é constituída, em geral, por um único caule não ramificado, com pequena variação de diâmetro ou densidade de volume ao longo de sua extensão.

Ocasionalmente, o nível da água pode não descer suficientemente para expor o substrato. Nos anos em que isso se verifica, como em dezembro de 1986, parte dos talos velhos pode persistir sem secar, enquanto que novos brotos adicionais são formados em seus nós. Porém, a adaptação da planta ao estabelecimento dos jovens durante a fase terrestre sugere que a planta depende de um período seco para a efetiva renovação das populações.

Em função de seu hábito de vida, sempre que presente em áreas mais recolhidas, tais como lagos ou enseadas, *E. polystachya* pode ser identificada por sua posição mais próxima ao solo, enquanto que nas porções de águas mais profundas, encontra-se uma gramínea realmente aquática, *Paspalum repens*, que flutua livremente, independente do substrato. Por outro lado, quando situada em áreas mais abertas, *E. polystachya* pode ser facilmente removida pelo vento, face ao seu alto e relativamente ereto dossel e pelo apodrecimento de sua base. A planta então flutua, o que é facilitado pela presença de aerênquima em seu caule.

O transporte pela água e remoção pelo vento promovem danos nas plantas, que são logo evidenciados pela presença de ramificações na região lesada. Nessas ocasiões, juntamente com *Paspalum repens*, *E. polystachya* passa a constituir os típicos capins ou pastos flutuantes das águas brancas amazônicas.

DISCUSSÃO

Como planta perene, *E. polystachya* apresenta ciclos anuais de renovação, com pulsos de intenso crescimento alternados com fases de intensa mortalidade, de conformidade com o padrão hidrológico da região (Junk et al., 1989). Tal sincronia pode ser constatada pela existência de uma velocidade diferencial de crescimento, mais intensa nos primeiros meses de desenvolvimento, fase em que o nível da água inicia a sua subida. Nesse momento, as plantas jovens que se estabeleceram nos sedimentos do leito seco do lago (outubro/novembro de 1985), passam da fase terrestre para a aquática. Assim sendo, a manutenção das folhas acima da superfície da água passa a ser de vital importância para a sobrevivência da população, já que no intervalo de apenas um mês, mais de 67% da planta pode submergir (veja a diferença entre as percentagens de nós submersos em dezembro de 1985 e janeiro de 1986 - tab.I). Um elevado incremento no número de entrenós nos mesmos meses impede que isso aconteça.

Após essa etapa crítica, o crescimento mantém-se constante, com uma gradual percentagem da planta permanecendo submersa, já que ela se encontra fixa ao substrato através da raiz basal. Embora o comprimento máximo por nós encontrado tenha sido de 15m, Junk (1970) aponta valores de até 20m.

O número de plantas por m² (entre 30 - 35), típico de uma população bem desenvolvida, pode sofrer variações entre os meses, como resposta às condições de stress sofrido por elas. Contudo, o número máximo verificado em novembro de 1986 (tab.I) expressa a sobreposição entre a velha e a nova gerações, através da produção de novos brotos que, no entanto, não

puderam fixar-se ao substrato nesse ano, já que o nível da água não desceu o suficiente para expor os sedimentos no período seco de 1986.

A sobreposição entre a velha e nova gerações, decorrente da manutenção da água alguns metros acima da superfície do solo (durante secas atípicas), pode incrementar a produção total de um ano específico, podendo contudo ter conseqüências negativas na produção do ano subsequente. Isto porque, muitas das plantas adultas remanescentes (como as verificadas em dezembro de 1986), podem vir a morrer durante o ano seguinte, à medida que a alagação prossegue. Tal mortalidade possivelmente é decorrente do impacto sofrido pela planta durante a seca, como, por exemplo, a perda excessiva de raízes e da porção terminal do caule. Também os brotos formados em secas atípicas, não podendo se fixar ao substrato, têm seu desenvolvimento comprometido. Tais fatos sugerem que o rejuvenescimento via propagação vegetativa é necessário para a permanência da espécie num dado ambiente, o que implica que com a manutenção do nível da água constante, a população tende a desaparecer, uma vez que sua forma de crescimento depende principalmente da flutuação de nível da água (Junk, 1970). Essa estratégia pode explicar o fato de *E. polystachya* não ser citada entre as listas de espécies de ocorrência em hidrelétricas (Junk & Howard-Williams, 1984; Junk & Mello, 1987), nas quais predominam as macrófitas flutuantes, mesmo durante os primeiros anos após o represamento, nos quais as concentrações de nutrientes são bastante elevadas (Junk & Mello, 1987).

A quantidade de talos velhos que permanece no solo quando do pico das secas também desempenha um importante papel para o êxito no estabelecimento dos jovens. Ocupando fisicamente a área, esse material pode impedir a invasão por outras espécies competidoras, além de propiciar a manutenção de níveis adequados de umidade e nutrientes no solo, durante o período crítico de regeneração.

A sincronia da floração e frutificação com o pico das cheias (fig. 3) favorece os mecanismos de dispersão da espécie, propiciando o ganho de novas áreas pela mesma. A colonização de novos ambientes parece ser a função principal da reprodução sexuada já que na natureza a propagação vegetativa predomina, embora em condições de laboratório Junk (1970) tenha obtido altas taxas de germinação das mesmas.

Dados seu intenso crescimento, alta produtividade e aceitação especialmente por búfalos - *Bubalus bubalis* (Ohly, 1987), além de gado bovino e outros animais, *E. polystachya* constitui-se numa planta de extrema importância na região Amazônica, sendo uma excelente alternativa às pastagens artificiais, cuja manutenção é cara e cuja produtividade é relativamente baixa, com o máximo ao redor de 10t/ha/ano (Piedade et al., s/d a), em oposição a *E. polystachya*, cuja produtividade é de 99 t/ha/ano. Além disso, a planta apresenta elevados teores de proteínas (11,8% nas folhas e 2,7% na planta total) (Piedade, 1988).

Por outro lado, a análise da variação sazonal do conteúdo de nutrientes nas folhas, caules e raízes de *E. polystachya* (Piedade et al. s/d b) indica que, durante a fase aquática, os grupamentos da espécie retiram da água e sedimentos grandes quantidades de N, P e K, enquanto que grandes quantidades desses elementos são liberados para as áreas inundáveis, através da morte da espécie, quando na fase terrestre. Neste período, as quantidades totais de N, P e K liberados por *E. polystachya*, considerada a biomassa produzida, são da ordem de 35, 7,4 e 152g/m² respectivamente, o que indica a importância da espécie na dinâmica de nutrientes nas várzeas da Amazônia Central.

As áreas de inundação por águas brancas, apesar de muito menores que as ocupadas por florestas, podem, em parte, compensar o menor tamanho através de produtividades considera-

velmente altas das espécies nativas. Nesse sentido, *E. polystachya* é uma planta extremamente bem adaptada às várzeas com variações sazonais de nível da água, tanto pelo seu expressivo crescimento em relação à coluna de água durante as cheias, quanto pela renovação da população quando das secas. Entretanto, o manejo da espécie irá requerer um maior conhecimento a respeito do papel dos talos velhos no recobrimento dos sedimentos e na regeneração durante a fase terrestre, da rebrota durante a fase aquática, bem como do papel da reprodução sexuada.

AGRADECIMENTOS

Este trabalho foi realizado dentro do Convênio INPA/Max-Planck, tendo recebido suporte financeiro e científico do Instituto Max-Planck, Departamento de Ecologia Tropical-Plön, ao qual agradecemos, particularmente ao Dr. W. J. Junk. Agradecemos ainda o suporte financeiro e científico que nos foi concedido pelo projeto UNEP, através do King's College-Londres e da Universidade de Essex, nas pessoas do Prof. D. Hall e Prof. S.P. Long, respectivamente. Finalmente, agradecemos à Agência Internacional de Energia Atômica-Projeto BRA/001 - ao qual este estudo se encontra vinculado, dentro do projeto "Estudo da Produção Primária de Áreas Inundáveis".

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BLACK, G.A. (1950). Os capins aquáticos da Amazônia. *Bol. Tec. Inst. Agrônomo do Norte*. Belém-PA. 19:54-94.
- FURCH, K. (1984a). Seasonal variations of the major cation content of the varzea-lake Lago Camaleão, middle Amazon, Brazil, in 1981 and 1982. *Vern. Internat. Verein. Limnol.* 22:1288-1293.
- _____. (1984b). Water chemistry of the Amazon basin. The distribution of chemical elements among freshwaters. In: SIOLI, H. ed. *The Amazon: Limnology and landscape Ecology of a mighty Tropical river and its basin*. Dordrecht, Boston, Lancaster. Dr. W. Junk Publ. p. 167-199.
- _____; JUNK, W.J.; DIETERICH, J. & KOCHERT, N. (1983). Seasonal variation in the major cation (Na, K, Mg and Ca) content of the water of Lago Camaleão, an Amazonian floodplain-lake near Manaus, Brazil. *Amazoniana*. 8:75-89.
- HARDY, E.R.; ROBERTSON, B. & KOSTE, W. (1984). About the relationship between the zooplankton and fluctuating water levels of lago Camaleão, a Central Amazonian Várzea lake. *Amazoniana*. 9:42-52.
- HEDGES, J.I.; CLARCK, W.A.; QUAY, P.D.; RICHEY, J.E.; DEVOL, A.H. & SANTOS, U.M. (1986). Compositions and fluxes of particulate organic material in Amazon River. *Limnol. Oceanog.* 31:717-738.
- HITCHCOCK, A.S. (1936). *Manual of the grasses of the West Indies*. Washington DC. US Dep. of Agriculture. Miscellaneous Publ. p. 243-493)
- JUNK, W.J. (1970). Investigations on the ecology and production-biology of the "floating meadows" (*Paspalo-Echinochloetum*) of the Middle Amazon. Part I. The floating vegetation and its ecology. *Amazoniana*. 2:449-495.
- _____. (1973). Investigations on the ecology and production-biology of the "floating meadows" (*Paspalo-Echinochloetum*) of the Middle Amazon. Part II. The aquatic fauna in the root zone of floating vegetation. *Amazoniana*. 4:9-120.
- _____. (1989). Flood tolerance and tree distribution in Central Amazonian floodplains. In: HOLM-NIELSEN, L.B.; NIELSEN, I.; BALSLEV, H. eds. *Tropical forest: botanical dynamics, speciation and diversity*. London. Academic Press. p. 47-64.
- _____. (1990). Die krautvegetation der Überschwemmungsgebiete des Amazonas (várzea) bei Manaus und ihre Bedeutung für das Ökosystem. *Habilitationsschrift*. Univ. Hamburg. 349 p.
- _____. & HOWARD-WILLIAMS, C. (1984). Ecology of the aquatic macrophytes in Amazonia. In: SIOLI, H. ed. *The Amazon: Limnology and landscape ecology of a mighty Tropical river and its basin*. Dordrecht. Boston. Lancaster. Dr. W. Junk Publ. p. 269-293.

- ____ & MELLO, J.A.S.N. (1987). Impactos ecológicos das represas hidrelétricas na bacia Amazônica Brasileira. *Homem e Natureza na Amazônia* 9:367-385.
- ____; BAYLEY, P.B. & SPARKS, R.E. (1989). The flood Pulse Concept in River-Floodplain Systems. In: DODGE, D.P. ed. Proceedings of the International Large River Symposium. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 106:110-127
- KEEL, S.H.K. & PRANCE, G.T. (1979). Studies of the vegetation of a white and black-water igapo (Rio Negro - Brazil). *Acta Amazonica*, 9:645-655.
- OHLY, J. (1987). Untersuchungen über die Eignung der natürlichen Pflanzenbestände auf Überschwemmungsgebieten (várzea) am mittleren Amazonas, Brasilien, als Weide für den Wasserbüffel (*Bubalus bubalis*) während der terrestrischen Phase des Ökosystems. Göttingen Beiträge zur Land- und Forstwirtschaft in den Tropen und Subtropen. 24. 200p.
- PIEDADE, M.T.F. (1988). Biomassa, produtividade e atividade fotossintética de *Echinochloa polystachya* (H.B.K.) Hitchcock (Gramineae = Poaceae), capim semi-aquático da várzea amazônica. CPG INPA/FUA. 152p. Tese de Doutorado.
- ____; JUNK, W.J. & LONG, S.P. (s/d a). The productivity of *Echinochloa polystachya* in the Amazon floodplain; an explanation for a C⁴ species out of place?
- ____; JUNK, W.J. & LONG, S.P. (s/d b). Nutrient dynamics of *Echinochloa polystachya* a major component of the Amazon floodplains.
- PRANCE, G.T. (1980). A terminologia dos tipos de florestas Amazônicas sujeitas à inundação. *Acta Amazonica* 10:495-504.
- RIBEIRO, M. de N.G. & ADIS, J. (1984). Local rainfall variability - a potential bias for bioecological studies in the central Amazon. *Acta Amazonica* 14:159-174.
- SCHMIDT, G.W. (1973). Primary production of phytoplankton in the three types of Amazonian waters. II. The limnology of a tropical floodplain-lake in Central Amazon (Lago do Castanho). *Amazoniana*. 4:139-203.
- SIOLI, H. (1976). Studies in Amazonian waters. Atas do Simpósio sobre a Biota Amazônica, (Limnologia). 3:9-50.
- SOARES, M.G.M.; ALMEIDA, R.G. & JUNK, W.J. (1986). The trophic status of the fish fauna in Lago Camaleão, a macrophyte dominated floodplain lake in the Middle Amazon. *Amazoniana* 9:511-525.