

PRODUTIVIDADE PRIMÁRIA DA MACRÓFITA AQUÁTICA SUBMERSA LIVRE *Utricularia gibba* L. NA LAGOA DOURADA (BROTAS, SP)

POMPÉO, M.L.M. & MOSCHINI-CARLOS, V.

UNESP - IB - Depto. de Zoologia - Rubião Júnior, s/nº
18618-000 - Botucatu - SP

RESUMO: **Produtividade primária da macrófita aquática submersa livre *Utricularia gibba* L. na Lagoa Dourada (Brotas, SP).** A produtividade primária da *U. gibba* foi determinada através do método do oxigênio dissolvido em experimentos "in situ" e em incubações em laboratório. Os perfis determinados "in situ" mostraram inibição da produtividade primária da macrófita aquática na superfície da lâmina d'água. Com o aumento da profundidade maiores valores foram observados (produtividade primária líquida - PPL: 0,006 a 7,086 mgC/m²/h; produtividade primária bruta - PPB: 0,013 a 8,163 mgC/m²/h; respiração - R: 0,007 a 1,077 mgC/m²/h), particularmente entre 2 e 4 m. Nos experimentos de laboratório, verificou-se o efeito do tempo de incubação (2, 4 e 6 horas) sobre a PPB, PPL, R e taxas de assimilação. De acordo com os resultados obtidos, a *U. gibba* está adaptada a baixas intensidades luminosas e a luz é um importante fator controlador da produtividade primária dessa macrófita aquática na Lagoa Dourada.

Palavras-chave: Produtividade primária, macrófita aquática, *Utricularia gibba*, Lagoa Dourada.

ABSTRACT: **Primary productivity of submersed free aquatic macrophyte *Utricularia gibba* L. in the Lagoa Dourada (Brotas, SP).** The primary productivity of *U. gibba* was determined through dissolved oxygen method with "in situ" experiments and in laboratory incubations. The depth profiles determined "in situ" showed inhibition of plant primary productivity in surface layer water. With increase of the depth higher values were observed (net primary productivity - NPP: 0.006 to 7.086 mgC.m⁻².h⁻¹; gross primary productivity - GPP: 0.013 to 8.163 mgC.m⁻².h⁻¹; respiration - R: 0.007 to 1.077 mgC.m⁻².h⁻¹), specially among 2 and 4 m. During the laboratory experiments, could be observed the effect of incubation time (2, 4 and 6 hours) and different luminous regimes (7,580 and 18,660 lux) on GPP, NPP, R, and assimilation rates. According to the results, the *U. gibba* is adapted to lower luminous intensity, and the light is an important control factor of primary productivity of this plant in the Lagoa Dourada.

Key Words: primary productivity, aquatic macrophyte, *Utricularia gibba*, Lagoa Dourada.

INTRODUÇÃO

As macrófitas aquáticas são importantes componentes dos ecossistemas aquáticos, podendo contribuir de maneira significativa para a produtividade primária e para a regulação do metabolismo dos mesmos. Sua participação na produção orgânica de um lago varia muito, estando na dependência da morfologia do lago, da disponibilidade de nutrientes, entre outros fatores. Lagos profundos com elevado ângulo de inclinação das margens fornecem pouco substrato para o desenvolvimento dessa comunidade. Em lagos rasos com penetração de luz até as camadas mais profundas, as macrófitas aquáticas são importantes produtores de matéria orgânica (Wetzel, 1964, 1981; Schäfer, 1984; Pieczynska, 1990).

No Brasil, devido às construções de grandes reservatórios, o estudo das macrófitas aquáticas vem se intensificando (Esteves, 1988), embora, segundo Camargo & Esteves (1995), ainda sejam escassas as determinações de produtividade primária.

Segundo Esteves (1988), enquanto que na determinação da produtividade primária do fitoplâncton, os métodos do oxigênio dissolvido e do carbono 14 são utilizados em larga escala, para as macrófitas aquáticas, não existe método satisfatório. De acordo com esse autor, isto se deve à existência de diferentes grupos ecológicos de macrófitas aquáticas (emersas, com folhas flutuantes, submersas enraizadas, submersas livres e flutuantes), o que não permite a aplicação do mesmo método indiscriminadamente. Por outro lado, diferentes métodos aplicados à mesma espécie de macrófita aquática também podem fornecer resultados de difícil comparação, como demonstrado por Love & Robinson (1977).

Vários fatores ambientais têm importância fundamental no controle da produtividade primária dos ecossistemas aquáticos, entre eles o "input" de energia, a precipitação, a penetração da luz, a estabilidade térmica, a mistura da coluna de água, e o suprimento e a dinâmica dos nutrientes inorgânicos (Tundisi & Matsumura-Tundisi, 1976).

Neste trabalho avaliou-se a produtividade primária da macrófita aquática submersa livre *Utricularia gibba* L. em experimentos de campo ("in situ") e de laboratório, e inferiu-se sobre o papel da luz no controle dessa produção. A comparação da produtividade primária da *U. gibba* com outras macrófitas aquáticas e com o fitoplâncton da Lagoa Dourada também foi efetuada.

LOCAL DE ESTUDO

Este estudo foi desenvolvido na Lagoa Dourada ($22^{\circ} 11' S$ e $47^{\circ} 55' W$) (fig. 1), um pequeno reservatório localizado no município de Brotas (SP), próximo a represa do Lobo. Com base na produtividade primária e nas taxas de assimilação do fitoplâncton, nas concentrações de nitrogênio e de fosfato total na água, a Lagoa Dourada foi considerada oligotrófica (Pompêo, 1996).

Em função da penetração da luz até o fundo do reservatório, uma exuberante cobertura de macrófitas aquáticas submersas, principalmente *Mayaca* sp e *Eleocharis* sp, pode ser observada. Na cabeceira (fig. 1), também é encontrada a macrófita aquática *U. gibba* (Pompêo & Moschini-Carlos, 1995).

As *Utricularia* spp (Lentibulariaceae) são plantas carnívoras e capturam com seus utrículos ampla variedade de presas (Pompêo & Bertuga, no prelo). No Brasil são observadas cerca de 50 espécies (Fromm-Trinta, 1985).

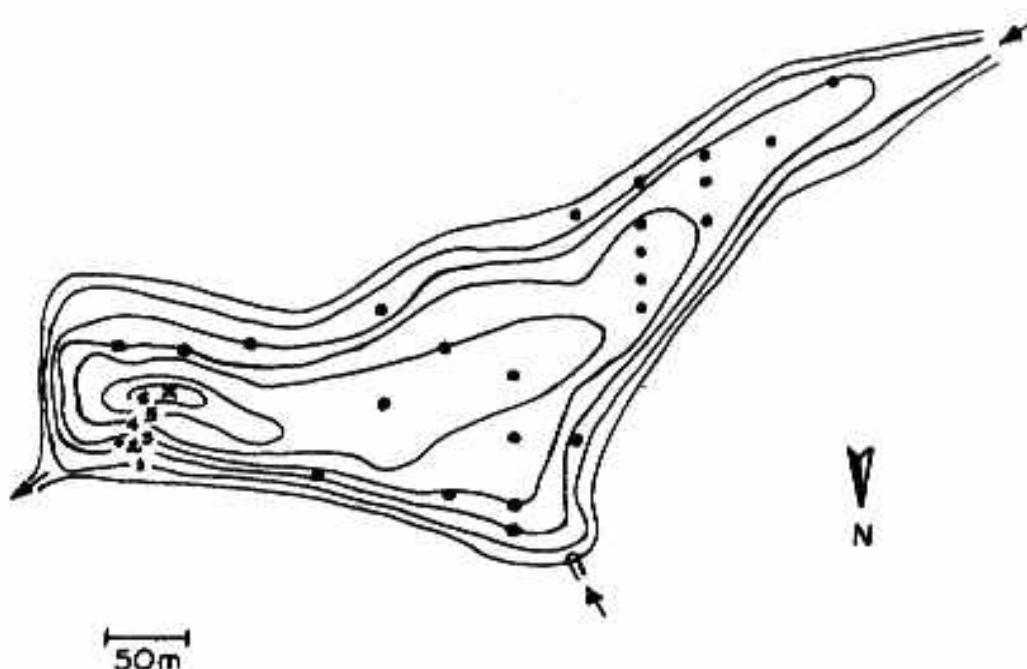


Figura 1. Lagoa Dourada com as localizações da *U. gibba* (•) (Pompéo & Moschini-Carlos, 1995) e do local de incubação (*).

MATERIAIS E MÉTODOS

Neste trabalho, a produtividade primária da *U. gibba* foi avaliada pelo método dos frascos claros e escuros através da determinação das concentrações de oxigênio dissolvido pelo método de Winkler, segundo Golterman et al. (1978). Foram utilizadas para incubação apenas as porções apicais da planta, com cerca de 15 cm de comprimento. Nos experimentos, foram incubadas duas porções da planta em cada frasco de aproximadamente 250 ml. O material mais grosso aderido à planta foi previamente retirado com auxílio de pinça e pincel.

Nos dois experimentos realizados "in situ" (17/11/89 e 8/2/90), os frascos com as porções da planta foram incubados no ponto mais profundo do reservatório (fig. 1) em diferentes profundidades por um período de 3 horas. Para cada profundidade foram utilizados 2 frascos claros e 2 escuros.

Nas incubações de laboratório foram utilizadas diferentes condições experimentais, com alternância no tempo de incubação e no regime luminoso. Para tanto, foi construída uma caixa com água em fluxo contínuo iluminada internamente por lâmpadas fluorescentes (40 w - luz do dia). A cada 2, 4 e 6 horas, dois frascos claros e dois escuros contendo as porções apicais da *U. gibba* eram retirados. Os experimentos foram realizados a 7.580 e 18.660 lux. Frascos controle foram mantidos por um período de 6 horas. A temperatura na água da caixa variou de $26 \pm 1^{\circ}\text{C}$.

Após as incubações as plantas foram removidas, secas e pesadas, e os teores de oxigênio dissolvido na água dos frascos determinados. O volume médio (0,6 ml) ocupado pelas plantas foram descontados do volume total dos frascos de incubação. A produtividade primária bruta (PPB), líquida (PPL) e a respiração (R) foram calculadas segundo as equações propostas por Nygaard (1958 apud Menezes, 1984), sendo os valores convertidos de mgO_2 para mgC segundo índice proposto por Strickland & Parsons (1960).

A biomassa média de *U. gibba* por faixa de profundidade (tab. I) e a biomassa média (630,02 mgPS/m²) na represa, utilizadas para a conversão da produtividade primária por unidade de área (mgC/m²/h), foram obtidas de Pompêo & Moschini-Carlos (1995). Para o cálculo das taxas de assimilação a concentração média de clorofila da *U. gibba* (6,18 mgChl/gPS) foi obtida de Pompêo (1991).

RESULTADOS

Os valores de produtividade primária ($\mu\text{gC}/\text{mgPS}/\text{h}$) da *U. gibba* nos experimentos "in situ" mostraram grande variação em função da profundidade (fig. 2). As maiores PPB e PPL foram observadas na faixa de 2 a 4 m de profundidade. Com relação aos valores de PPB, PPL e R em $\text{mgC}/\text{m}^2/\text{h}$, também observa-se tendência de aumento na mesma faixa de profundidade (tab. I). Pode-se verificar uma tendência de aumento nas taxas de assimilação até as faixas de 2 a 3 m e de 3 a 4 m de profundidade (fig. 3).

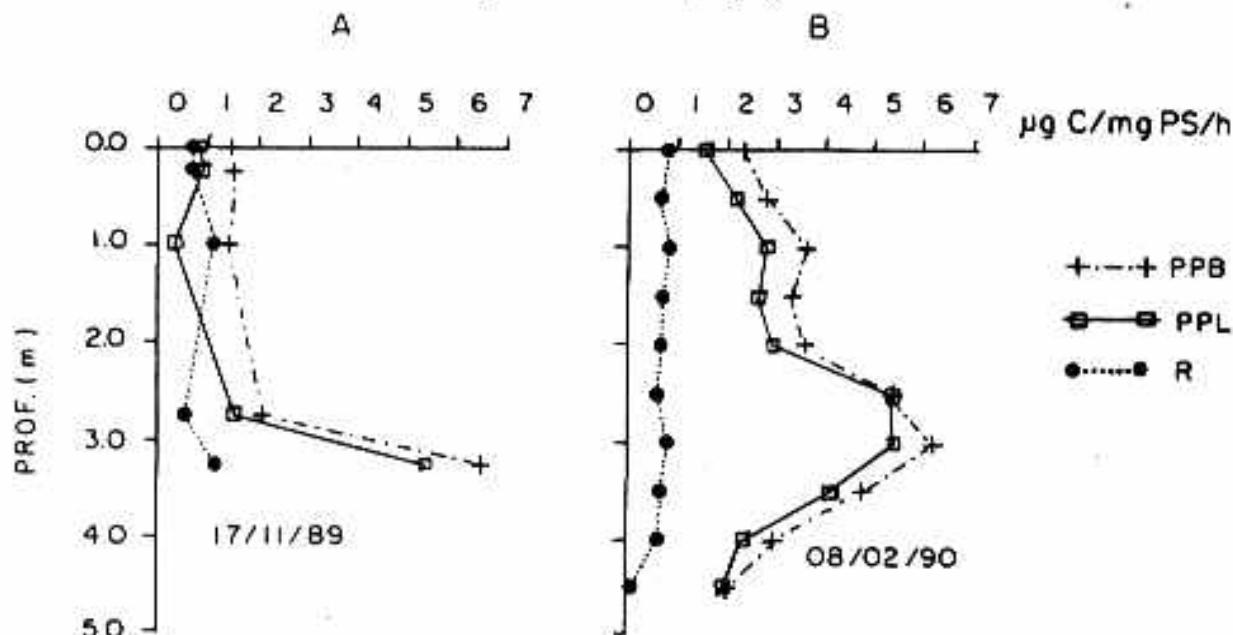


Figura 2. Perfis de produtividade primária bruta (PPB), líquida (PPL) e respiração (R) da *U. gibba*. A - 17/11/89; B - 8/2/90.

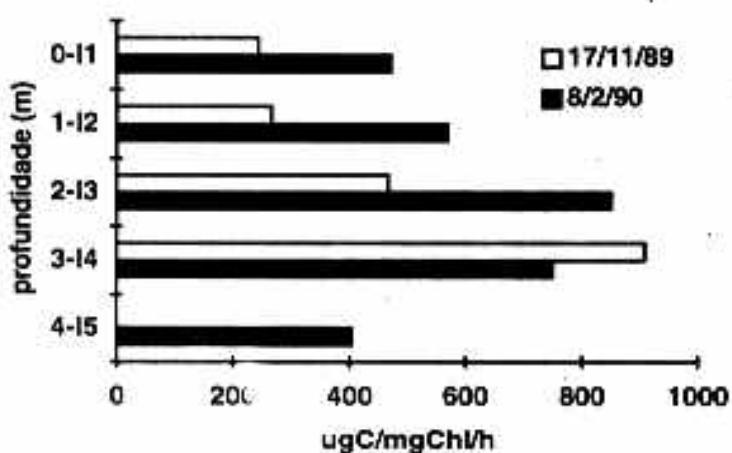


Figura 3. Taxas de assimilação da *U. gibba* determinadas "in situ" em diferentes faixas de profundidade.

Tabela I. Produtividade primária bruta (PPB), líquida (PPL) e respiração (R) "in situ" e biomassa da *U. gibba* em diferentes faixas de profundidades.

faixa de prof. (m)	17/11/89			8/02/90			biomassa ^a (mgPS/m ²)
	PPL (mgC/m ² /h)	R (mgC/m ² /h)	PPB (mgC/m ² /h)	PPL (mgC/m ² /h)	R (mgC/m ² /h)	PPB (mgC/m ² /h)	
0-1	0,006	0,007	0,013	0,019	0,007	0,026	8,95
1-2	0,097	0,130	0,227	0,383	0,102	0,486	138,12
2-3	3,179	1,297	4,476	7,086	1,077	8,163	1553,71
3-4	4,275	1,039	5,309	3,732	0,654	4,386	946,05
4-5	-	-	-	0,749	0,126	0,875	350,23

(*) Pompêo & Moschini-Carlos (1995)

Quanto aos resultados obtidos nos experimentos de laboratório, observou-se uma tendência de aumento da PPL, PPB e R (fig. 4) e nas taxas de assimilação (fig. 5) com a diminuição do tempo de exposição da planta a 7.580 lux. A 18.660 lux, o padrão não foi muito claro, particularmente da PPL e R.

Quanto aos regimes luminosos, os valores não sugerem diferenças entre as PPL, PPB, R e taxas de assimilação calculadas, entretanto, foram inferiores aos calculados nos experimentos "in situ".

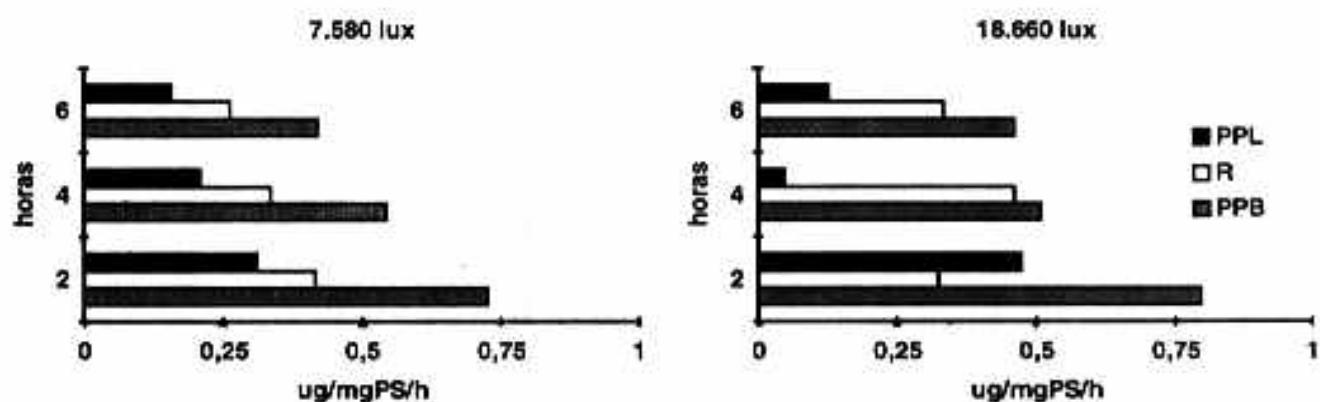


Figura 4. Produtividade primária bruta (PPB), líquida (PPL) e respiração (R) da *U. gibba* nos experimentos de laboratório sob diferentes tempos de incubação e regimes luminosos.

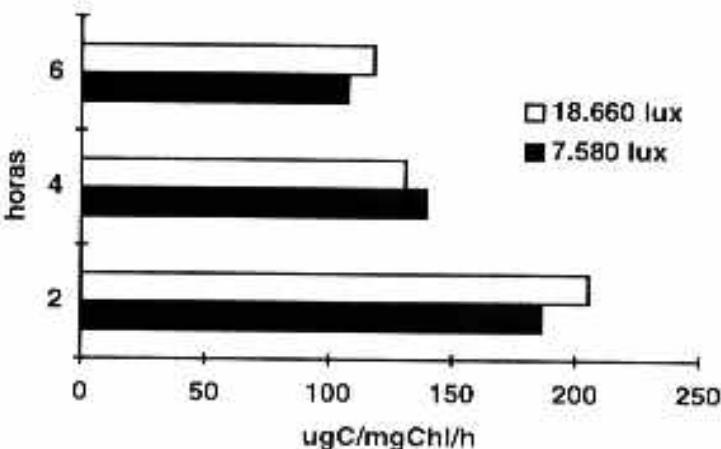


Figura 5. Taxas de assimilação da *U. gibba* nos experimentos de laboratório sob diferentes tempos de incubação e regimes luminosos.

DISCUSSÃO

Existem controvérsias com relação à utilização do método do oxigênio dissolvido para a determinação da produtividade primária. De maneira geral, estão relacionadas às interferências dos organismos presentes na água de incubação sobre os teores de oxigênio, refletindo nos valores calculados para a respiração (Talling, 1971; Hobbie et al., 1972 apud Hall & Moll, 1975). Além das interferências inerentes ao próprio método do oxigênio dissolvido, sua utilização na determinação da produtividade primária das macrófitas aquáticas submersas também vem sendo questionada, particularmente com relação à acumulação de gases no aerênquima, não propiciando mudança imediata da sua concentração na água (Hartman & Brown, 1967; Wetzel, 1981). Por outro lado, Kelly et al. (1981) e Menezes (1984) concluíram que medidas das concentrações de oxigênio dissolvido nos frascos claros e escuros são válidas para a estimativa da produtividade primária das macrófitas aquáticas. Tal fato, é corroborado pelos padrões de produtividade primária da *U. gibba* determinados neste trabalho nos perfis de profundidade nos experimentos "in situ" e as tendências observadas nos experimentos de laboratório. Além disso, o método do oxigênio dissolvido apresenta vantagens, permitindo o cálculo da PPB, PPL e R, além da simplicidade, rapidez e baixo custo dos procedimentos de laboratório e de campo (Menezes, 1984).

Segundo Wetzel (1981), existem modificações morfológicas e fisiológicas nas macrófitas aquáticas submersas, como cutícula extremamente fina, folhas apresentando poucas camadas de células e com pequena espessura, concentração de pigmentos no cloroplasto do tecido epidérmico e o comprimento da folha que pode superar a largura. As folhas de certas macrófitas aquáticas, como por exemplo *Ranunculus* (Kelly et al., 1981), podem apresentar heterofilia, com uma alta taxa de superfície/volume. Todas essas adaptações podem aumentar a velocidade das trocas gasosas através da superfície das folhas, que podem minimizar a transferência e a estocagem de gases no aerênquima. A alteração na concentração de oxigênio dissolvido na água dos frascos de incubação observada neste trabalho, provavelmente é devido ao estolão muito delicado e com poucas camadas de células, permitindo à *U. gibba* rápida troca de gases com o meio.

Segundo Pompeu & Moschini-Carlos (1995), na Lagoa Dourada em torno de 85 % da biomassa de *U. gibba* está contida na faixa de 2 a 4 m de profundidade. Na região limnética, essa faixa de profundidade recebe uma intensidade luminosa variável de aproximadamente

34.000 lux (valor máximo a 2 m de profundidade) a 200 lux (valor mínimo a 4 m de profundidade) (Pompêo, 1991). A *U. gibba* é principalmente encontrada na cabeceira do reservatório, entrelaçada nas outras macrófitas aquáticas submersas, não ocorrendo em estandes homogêneos. Devido à movimentação do tapete de macrófitas aquáticas submersas, de acordo com o ritmo de oscilação da água em função da ação do vento, a *U. gibba* não recebe continuamente luz direta. Há sim, períodos de luz direta, alternado por períodos de luz difusa.

Desta forma, nos experimentos "in situ", devido a elevada intensidade luminosa que atinge as primeiras camadas da lâmina d'água, deve ter ocorrido fotoinibição. A elevação da PPB, da PPL e das taxas de assimilação, particularmente entre 2 e 4 m de profundidade, deve ser função da diminuição da intensidade luminosa com o aumento da profundidade. Os resultados do experimento de laboratório corroboram os dados de campo, pois maiores PPL, PPB e taxa de assimilação foram observados nos menores períodos de exposição, sugerindo que a *U. gibba* está adaptada a baixas intensidades luminosas. Portanto, a luz pode ser considerada um importante fator controlador não só da produtividade primária como da zonação da *U. gibba* ao longo do perfil de profundidade, o que está de acordo com Moeller (1980), Dale (1986) e Chambers & Kalff (1987). Desta forma, os dados obtidos nesta pesquisa indicam que a *U. gibba* é uma planta esciósita.

Nos experimentos de laboratório, além da quase igualdade de valores obtidos nas duas intensidades luminosas, os baixos valores de PPL, PPB e taxa de assimilação, em comparação com os valores obtidos "in situ", sugerem que as intensidades luminosas utilizadas são extremamente elevadas, e juntamente com a iluminação contínua provocaram forte inibição fotossintética, particularmente a 18.660 lux.

Na represa do Lobo, Menezes (1984) observou nítida variação sazonal da produtividade primária da *Utricularia breviscapa*, com maiores taxas no período de maior precipitação, vento, temperatura e intensidade luminosa. No entanto, não detectou qual fator exerce maior influência sobre a produtividade primária dessa planta.

De forma comparativa, a produtividade primária da *U. gibba* é inferior à observada para outras macrófitas aquáticas submersas (tab. II). Apesar de baixa, é equivalente à do fitoplâncton (tab. II), sugerindo que na Lagoa Dourada as macrófitas aquáticas, particularmente a *U. gibba*, têm importante papel na produção orgânica do ecossistema.

Tabela II. Produtividades primárias de macrófitas aquáticas submersas.

macrófita aquática	produtividade primária mgC/m ² /h	fonte
<i>U. breviscapa</i>	100	Menezes (1984)
<i>Chara</i> sp	6770	Wetzel (1964)
<i>Zannichellia palustris</i>	15850	Wetzel (1964)
<i>Chara globularis</i>	0 a 600	Howard-Williams (1978)
<i>U. gibba</i>	2,24	este trabalho*
fitoplâncton da Lagoa Dourada	2,56	Pompêo (1996)

(*) valor médio

A produtividade primária anual das macrófitas aquáticas, de acordo com Margalef (1983), varia de 40 a 300 gC/m², dependendo do grau de trofia do ambiente. E em lagos oligotróficos, segundo esse autor, pode ser 10 vezes menor. Inferindo-se a produtividade primária média da *U. gibba* determinada nos experimentos "in situ" para o período de um ano, esta atinge um baixo valor, da ordem de 8,6 gC/m², corroborando a oligotrofia do ambiente sugerida por Pompéo (1996).

Segundo revisão efetuada por Camargo & Esteves (1995), a amplitude de variação da produtividade primária das macrófitas aquáticas emergentes, presentes em diversos ecossistemas aquáticos brasileiros, é da ordem de 3,5 a 70 t/ha/ano. De maneira geral, as macrófitas aquáticas submersas apresentam produtividade primária muito inferior, quando comparada com às determinadas nas emergentes (Wetzel, 1981), corroborado pelos valores obtidos neste trabalho.

Na literatura há poucos dados de produtividade primária de macrófitas aquáticas expressos em termos de clorofila. Segundo Westlake (1975), varia de 200 a 900 µgC/mgChl/h. Margalef (1983) apresenta particularmente para *Utricularia* valores mais restritos (tab. III). De maneira geral, os valores calculados nesta pesquisa estão dentro da amplitude de variação apontada na literatura.

Tabela III. Taxas de assimilação em macrófitas aquáticas (modificado de Margalef, 1983).

organismo	mgC/mgChl/h
algas	2.000-4.000
<i>Chara</i>	700-860
<i>Utricularia, Ludwigia, Myriophyllum</i>	380-520
outras plantas (a grande maioria)	120-300
<i>U. gibba</i> (*)	235-910

(*) este trabalho - experimento "in situ", valor mínimo e máximo calculados nos perfis.

Agradecimentos

A J.G. Tundisi (CNPq) e M.C. Calijuri (CRHEA - EESC/USP) pelas facilidades concedidas para a execução deste trabalho. A M.C. Calijuri e aos referees A.F.M. Camargo (UNESP, Rio Claro) e anônimo pelas valiosas sugestões apresentadas ao manuscrito.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Camargo, A.F.M. & Esteves, F. (1995). Biomass and productivity of aquatic macrophytes in Brazilian lacustrine ecosystems. In: Tundisi, J.G.; Bicudo, C.E.M.; Matsumura-Tundisi, T., *Limnology in Brazil*. Rio de Janeiro: ABC/SBL, p. 137-149.
- Chambers, P.A. & Kalff, J. (1987). Light and nutrients in the control of aquatic plant community structure. I. *in situ* experiments. *J. Ecol.*, v. 75, p. 611-617.

- Dale, H.M. (1986). Temperature and light: the determining factors in maximum depth distribution of aquatic macrophytes in Ontario, Canada. *Hydrobiologia*, v. 133, p. 73-77.
- Esteves, F.A. (1988). *Fundamentos de Limnologia*, Rio de Janeiro: Interciênciam/FINEP, 575 p.
- Fromm-Trinta, E. (1985). Lentibulariaceae do Brasil: Utriculárias aquáticas. I., *Bradea*, v. 4, n. 29, p. 188-210.
- Golterman, H.L.; Clymo, R.S.; Ohnstad, M.A.M. (1978). *Methods for physical and chemical analysis of freshwaters*. 20 ed. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 213 p. (I.B.P. Handbook, 8)
- Hall, C.A.S. & Moll, R. (1975). Methods of assessing aquatic primary productivity. In: Lieth, H. & Whittaker, R.H., *Primary productivity of the biosphere*. New York: Springer-Verlag.
- Hartman, R.T. & Brown, D.L. (1967). Changes in internal atmosphere of submersed vascular hydrophytes in relation to photosynthesis. *Ecology*, v. 48, p. 252-258.
- Howard-Williams, C. (1978). Growth and production of aquatic macrophytes in a south temperate saline lake. *Verh. Internat. Limnol. Verein.*, v. 20, p. 1153-1158.
- Kelly, M.G.; Moeslund, B.; Thyssen, N. (1981). Productivity measurement and the storage of oxygen in the aerenchyma of aquatic macrophytes. *Arch. Hydrobiol.*, v. 92, n. 1, p. 1-10.
- Love, R.J.R. & Robinson, G.G.C (1977). The primary productivity of submerged macrophytes in West Blue Lake, Manitoba. *Can. J. Bot.*, v. 55, p. 118-127.
- Margalef, R. (1983). *Limnologia*, Barcelona: Ediciones Omega, 1001 p.
- Menezes, C.F.S. (1984). *Biomassa e produção primária de três espécies de macrófitas aquáticas da represa do Lobo (Brotas, SP)*, São Carlos: UFSCar, 243 p. (Dissertação)
- Moeller, R.E. (1980). The temperature-determined growing season of a submerged hydrophyte: Tissue chemistry and biomass turnover of *Utricularia purpurea*. *Fresen. Biol.*, v. 10, n. 5, p. 391-400.
- Pieczynska, E. (1990). Littoral habitats and communities. In: Jorgensen, S.E. & Löffler, H. *Guidelines of lakes management*. ILEC and United Nations Environment Programme, v.3, p. 39-71.
- Pompéo, M.L.M. (1991). *Aspectos ecológicos da Lagoa Dourada (Brotas, SP), com ênfase na produtividade primária do fitoplâncton, perifiton e da macrófita aquática Utricularia gibba*. São Carlos: USP, 207 p. (Dissertação)
- Pompéo, M.L.M. (1996). Produtividade primária do fitoplâncton e tipologia da Lagoa Dourada (Brotas, SP). *Anais VII Sem. Reg. Ecol.*, São Carlos, p. 15-25.
- Pompéo, M.L.M. & Bertuga, M. (no prelo). Captura de organismos planctônicos pelas plantas carnívoras do gênero *Utricularia* (Angiospermae, Dicotyledonea), *Rev. brasil. Biol.*, v. 56, v. 4.
- Pompéo, M.L.M. & Moschini-Carlos, V. (1995). Zonação e biomassa das macrófitas aquáticas na Lagoa Dourada (Brotas, SP), com ênfase na *Utricularia gibba* L., *Acta Limnol. Brasil.*, v. 7, p. 78-86.
- Schäfer, A. (1984). *Fundamentos de ecologia e biogeografia de águas continentais*. Porto Alegre: Ed. da Universidade, 532 p.
- Strickland, J.D. & Parsons, T.R.A. (1960). A manual of seawater analysis. *Bull. Fish. Res. Bd. Can.*, v. 125, p. 1-185.
- Talling, J.F. (1971). General limitation. In: Vollenweider, R.A., *A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments*. Oxford: Blackell Scientific Publications. p. 73-74 (I.B.P. Handbook, 12).
- Tundisi, J.G. & Matsumura-Tundisi, T. (1976). Produção orgânica em ecossistemas aquáticos. *Ciênc. Cult.*, v. 28, n. 8, p. 864-887.
- Westlake, D.F. (1975). Primary production of freshwater macrophytes. In: Cooper, J.P. *Photosynthesis and productivity in different environments*, Cambridge University Press. p. 189-206 (I.B.P. Handbook, 3).
- Wetzel, R.G. (1964). A comparative study of the primary productivity of higher aquatic plants, periphyton, and phytoplankton in a large, shallow lake. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, v. 49, n. 1, p. 1-61.
- Wetzel, R.G. (1981). *Limnologia*, Barcelona: Ediciones Omega, 679 p.