



Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro
Centro de Ciências Biológicas e da Saúde (CCBS)
Instituto de Biociências (IBIO)
Programa de Pós-graduação em Biodiversidade
Neotropical (PPGBIO)

**ESTEQUIOMETRIA DE MACRÓFITAS AQUÁTICAS FLUTUANTES
DO RESERVATÓRIO DE VIGÁRIO - RJ**

Fernando Dias Domingues

Orientadora: Dr^a. Christina Wyss Castelo Branco
Coorientadora: Dr^a. Elisabete Palermo Albuquerque

Rio de Janeiro - RJ
2013

**ESTEQUIOMETRIA DE MACRÓFITAS AQUÁTICAS FLUTUANTES
DO RESERVATÓRIO DE VIGÁRIO - RJ**

Fernando Dias Domingues

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Neotropical da Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro como requisito parcial para a obtenção do grau de mestre em Ciências Biológicas.

Banca examinadora:

Dr^a. Christina Wyss Castelo Branco
(orientadora) – UNIRIO

Dr^a. Betina Kozlowsky Suzuki – UNIRIO

Dr. Robinson Antônio Pitelli – UNESP

Rio de Janeiro, 27 de agosto de 2013

Ficha Catalográfica

Domingues, F. D.

Estequiometria de Macrófitas Aquáticas Flutuantes do Reservatório de Vigário - RJ

Orientadora: Dr^a. Christina Wyss Castelo Branco

Coorientadora: Dr^a. Elisabete Palermo Albuquerque

2013, 83p.

Dissertação - Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro,
Programa de Pós-graduação em Biodiversidade Neotropical.

Palavras-chave: 1. Estequiometria ecológica; 2. Macrófitas aquáticas;
3. *Eichhornia crassipes*; 4. *Pistia stratiotes*; 5. *Salvinia auriculata*.

*Dedico este trabalho a minha orientadora
Dr^a. Christina Wyss Castelo Branco,
minha mentora e amiga sem a qual nada
disto seria possível.*

Agradecimentos

À minha orientadora Dr^a. Christina Wyss Castelo Branco, por todos os ensinamentos (que vão muito além da ciência), pelo carinho, pela paciência, pela atenção, pela compreensão e por ter feito de mim uma pessoa melhor ao longo destes cinco anos de convivência. Chris, você é um exemplo a ser seguido, te admiro muito.

À minha coorientadora Dr^a. Elisabete Palermo Albuquerque, pela amizade, atenção e dedicação imprescindíveis a realização deste trabalho.

Ao Dr. Robinson Antônio Pitelli e à Dr^a. Betina Kozlowsky Suzuky por me concederem a honra de tê-los como parte da banca examinadora.

Aos colegas de trabalho do NEL pelo apoio nas coletas, pelos ensinamentos compartilhados e por todos os momentos de descontração que tornaram o trabalho ainda mais agradável

À minha família pelo amor, carinho e apoio incondicionais.

À minha noiva Alessandra, minha maior fonte de força, meu exemplo de perseverança, meu motivo pra seguir em frente. Lele, você é a minha melhor metade.

“A vida das gentes neste mundo, senhor sabugo, é isso. Um rosário de piscadas, cada pisco é um dia, pisca e mama; pisca e brinca; pisca e estuda; pisca e ama; pisca e cria filhos; pisca e geme os reumatismos; por fim pisca pela última vez e morre.

- E depois que morre? - perguntou o Visconde.

- Depois que morre, vira hipótese. É ou não é?”

(Monteiro Lobato)

Resumo

A estequiometria ecológica é o ramo da ciência que estuda o balanço entre os elementos químicos nas interações e processos ecológicos. O foco principal atual desta linha de pesquisa está no balanço entre o carbono (C), nitrogênio (N) e o fósforo (P), tais elementos são evidenciados por estarem entre os principais constituintes das estruturas moleculares biológicas e por serem elementos cujos ciclos biogeoquímicos tem sido fortemente afetados pela atividade antrópica. Para prever mudanças na composição dos ecossistemas em resposta às modificações nos ciclos biogeoquímico globais, é preciso ampliar os estudos sobre a estequiometria ecológica de diferentes espécies, especialmente produtores primários. O objetivo do presente estudo foi aprofundar os conhecimentos sobre a estequiometria de ecológica de três espécies de macrófitas flutuantes livres relacionadas como dominantes em um grande número de reservatórios artificiais impactados (*Salvinia auriculata* Aublet, *Pistia stratiotes* L. e *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms). O estudo foi realizado no reservatório de Vigário, um reservatório artificial eutrofizado, utilizado para geração de energia elétrica, localizado próximo à cidade de Piraí (RJ). Foram coletadas mensalmente, de janeiro a dezembro de 2012, amostras das três espécies vegetais e da água do reservatório de Vigário visando identificar o efeito de variações climáticas sazonais e da disponibilidade de nutrientes no meio sobre a estequiometria das espécies estudadas. Foi também calculado o coeficiente de regulação homeostática (H) de cada uma das espécies. As concentrações de N e P nas plantas foram obtidas por análise cromatográfica e as concentrações (C) foram estimadas como sendo 47% da massa seca livre de cinzas (Westlake, 1963). A análise da composição química da água foi feita de acordo com APHA (2005). Foram observados baixos valores de H para todas as espécies estudadas indicando baixa capacidade de regulação homeostática nestes vegetais. Foi também evidenciado que existem diferenças significativas entre as concentrações de nutrientes e valores de H em diferentes partes das plantas. O resultados apontam ainda para a existência de correlação negativa entre as taxas de crescimento de cada espécie e suas razões N:P. Todas as espécies estudadas apresentaram altas concentrações de nutrientes (baixas razões C:nutrientes). Não foi observada associação clara entre a estequiometria das espécies estudadas e variações climáticas sazonais ou variações da disponibilidade de nutrientes na água.

Abstract

Ecological stoichiometry is a branch of science that studies the balance between chemical elements in ecological interactions and processes. The current main focus of this research is the balance between carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P). Such elements are highlighted due to their roles as main constituents of biological and molecular structures and because these elements have had their biogeochemical cycles strongly affected by human activity. To predict changes in the composition of ecosystems in response to changes in global biogeochemical cycles, it is necessary to expand the studies on the ecological stoichiometry of different species, especially primary producers. The aim of this study was to deepen the knowledge about the ecological stoichiometry of three species of free-floating macrophytes reported as dominant in a large number of impacted artificial reservoirs (*Salvinia auriculata* Aublet, *Pistia stratiotes* L. and *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms). The study was conducted at Vigário reservoir, an eutrophic artificial reservoir, used for electricity generation, located at the surroundings of Pirai (RJ). Samples of the three plant species and water from the reservoir were collected monthly, from January to December 2012, aiming to identify the effects of seasonal climatic variations and of nutrient availability on the stoichiometry of the studied species. The homeostatic regulation coefficient (H) of each species was also calculated. N and P concentrations in the plants were obtained through chromatographic analysis and the carbon concentrations were estimated to be 47% of the dry mass free of ashes. The chemical analysis of the water was performed according to APHA (2005). Results showed low values of H for all species studied. It was also shown that there are significant differences between the nutrient concentrations and H values of different parts of the plants. The results also indicate that there is a negative correlation between species growth rates and their N:P ratios. All species presented high nutrient concentrations (low C:nutrient ratios). No clear associations between plants stoichiometry and seasonal climatic variations or nutrient availability variations were observed.

Lista de Figuras

Figura 1. Usina Elevatória de Santa Cecília, responsável pelo desvio de parte das águas do rio Paraíba do Sul para o reservatório de Santana.....	15
Figura 2. Usina Elevatória de Vigário bombeando águas do reservatório de Santana para o reservatório do Vigário.	15
Figura 3. Reservatório do Vigário. Usina elevatória de Vigário à montante e canal de drenagem do reservatório à jusante.....	16
Figura 4. Barreira flutuante localizada à entrada do canal de drenagem do reservatório do Vigário.	17
Figura 5. Valores de oxigênio dissolvido (mg.L^{-1}) mensurados ao longo do estudo..	21
Figura 6. Valores de temperatura da água ($^{\circ}\text{C}$) mensurados ao longo do estudo. ...	21
Figura 7. Valores de condutividade elétrica da água ($\mu\text{S.cm}^{-1}$) mensurados ao longo do estudo.....	22
Figura 8. Valores totais de sólidos dissolvidos (mg.L^{-1}) mensurados ao longo do estudo.	22
Figura 9. Valores de turbidez (NTU) mensurados ao longo do estudo.....	23
Figura 10. Valores de transparência (m) mensurados ao longo do estudo.	23
Figura 11. Índices pluviométricos do ano 2012 referentes à região onde se encontra o reservatório de Vigário.	24
Figura 12. Nível do reservatório de Vigário ao longo do ano 2012.....	24
Figura 13. Variáveis químicas, em mg.L^{-1} (exceto pH), mensuradas ao longo do estudo.	27
Figura 14. Concentrações de C (em $\text{mg} \cdot \text{g massa seca}^{-1}$) em <i>E. crassipes</i> ao longo do estudo.....	28
Figura 15. Concentrações de N (em $\text{mg} \cdot \text{g massa seca}^{-1}$) em <i>E. crassipes</i> e na água ao longo do estudo.....	29
Figura 16. Concentrações de P (em $\text{mg} \cdot \text{g massa seca}^{-1}$) em <i>E. crassipes</i> e na água ao longo do estudo.....	30
Figura 17. Razões C:N (em mg) mensuradas nas massas aérea e submersa de <i>E. crassipes</i> ao longo do estudo.....	31
Figura 18. Razões C:P (em $\text{mg} \cdot \text{g de MS}^{-1}$) mensuradas nas massas aérea e submersa de <i>E. crassipes</i> ao longo do estudo.....	31
Figura 19. Razões estequiométricas (em $\text{mg} \cdot \text{g de MS}^{-1}$) mensurada nas massas aérea e submersa de <i>E. crassipes</i> e na água ao longo do estudo.....	32
Figura 20. Concentrações de C (em $\text{mg} \cdot \text{g massa seca}^{-1}$) em <i>P. stratiotes</i> ao longo do estudo.....	34
Figura 21. Concentrações de N (em $\text{mg} \cdot \text{g massa seca}^{-1}$) em <i>P. stratiotes</i> e na água ao longo do estudo.....	34
Figura 22. Concentração de P (em $\text{mg} \cdot \text{g massa seca}^{-1}$) em <i>P. stratiotes</i> e na água ao longo do estudo.....	35
Figura 23. Razões C:N (em $\text{mg} \cdot \text{g de MS}^{-1}$) mensuradas nas massas aérea e submersa de <i>P. stratiotes</i> ao longo do estudo.	36

Figura 24. Razões C:P (em mg · g de MS ⁻¹) mensuradas nas massas aérea e submersa de <i>P. stratiotes</i> ao longo do estudo.	37
Figura 25. Razões N:P (em mg · g de MS ⁻¹) mensuradas nas massas aérea e submersa de <i>P. stratiotes</i> e na água ao longo do estudo.	37
Figura 26. Concentrações de C (em mg · g massa seca ⁻¹) em <i>S. auriculata</i> ao longo do estudo.....	40
Figura 27. Concentrações de N (em mg · g massa seca ⁻¹) em <i>S. auriculata</i> e na água ao longo do estudo.....	40
Figura 28. Concentrações de P (em mg · g massa seca ⁻¹) em <i>S. auriculata</i> e na água ao longo do estudo.....	41
Figura 29. Razões C:N (em mg · g de MS ⁻¹) mensuradas nas massas aérea e submersa de <i>S. auriculata</i> ao longo do estudo.	42
Figura 30. Razões C:P (em mg · g de MS ⁻¹) mensuradas nas massas aérea e submersa de <i>S. auriculata</i> ao longo do estudo.	42
Figura 31. Razões N:P (em mols) mensuradas nas massas aérea e submersa de <i>S. auriculata</i> e na água ao longo do estudo.	43

Lista de Tabelas

Tabela 1. Parâmetros morfométricos do reservatório de Vigário.	16
Tabela 2. Médias e desvios padrão (DP) das variáveis físicas mensuradas ao longo do estudo.....	23
Tabela 3. Médias e desvios padrão (DP), em mg.L-1 (exceto pH), das variáveis químicas mensuradas ao longo do estudo.	27
Tabela 4. Médias, desvios padrão (DP) e porcentagem média da massa seca (MS) correspondentes as concentrações de C, N e P total mensuradas em <i>E. crassipes</i> ao longo do estudo.....	30
Tabela 5. Razões estequiométricas médias mensuradas em <i>E. crassipes</i> ao longo do estudo.....	32
Tabela 6. Coeficientes de regulação homeostática de <i>E. crassipes</i>	32
Tabela 7. Matriz de correlação de Spearman para [N], [P] e N:P nas massas aérea e submersa de <i>E. crassipes</i> e na água.	33
Tabela 8. Médias, desvios padrão (DP) e porcentagem média da massa seca (MS) correspondentes às concentrações de C, N e P total mensuradas em <i>P. stratiotes</i> ao longo do estudo.....	35
Tabela 9. Razões estequiométricas médias mensuradas em <i>P. stratiotes</i> ao longo do estudo.	38
Tabela 10. Coeficientes de regulação homeostática de <i>P. stratiotes</i>	38

Tabela 11. Matriz de correlação de Spearman para [N], [P] e N:P nas massas aérea e submersa de <i>P. stratiotes</i> e na água.....	39
Tabela 12. Médias, desvios padrão (DP) e porcentagem média da massa seca (MS) correspondentes às concentrações de C, N e P total mensuradas em <i>S. auriculata</i> ao longo do estudo.....	41
Tabela 13. Razões estequiométricas médias mensuradas em <i>S. auriculata</i> ao longo do estudo.....	43
Tabela 14. Coeficientes de regulação homeostática de <i>S. auriculata</i>	44
Tabela 15. Matriz de correlação de Spearman para [N], [P] e N:P nas massas aérea e submersa de <i>S. auriculata</i> e na água.....	44
Tabela 16. Concentrações médias de C, N e P em diversas espécies de macrófitas mensuradas neste e em outros estudos.	49
Tabela 17. Valores máximos e mínimos (em % da MS) das concentrações de nutrientes mensuradas nas três espécies ao longo do estudo.....	52
Tabela 18. Taxas de Crescimento Intrínseco (TCI) e Tempo de Duplicação (TD) estimados para <i>E. crassipes</i> , <i>P. stratiotes</i> e <i>S. auriculata</i> em outro estudo realizado no mesmo reservatório.....	54
Tabela 19. Razões estequiométricas médias de diversas espécies de macrófitas mensuradas neste e em outros estudos.	55

Sumário

1	Introdução.....	1
1.1	Estequiometria ecológica - um breve histórico.....	2
1.2	Conceitos básicos em estequiometria ecológica.....	3
1.3	Por que C, N e P?	4
1.4	Importância dos estudos de estocagem de C, N e P em reservatórios artificiais.....	5
1.5	Eutrofização artificial	7
1.6	Sobre o papel das macrófitas na ciclagem de nutrientes em ecossistemas aquáticos.....	8
1.7	Estequiometria ecológica e macrófitas aquáticas.	10
1.8	O presente estudo:.....	13
1.9	Hipóteses:	13
1.10	Objetivo geral	13
1.11	Objetivos específicos	14
2	Materiais e métodos.....	14
2.1	Área de estudo.....	14
2.1.1	O reservatório do Vigário.....	15
2.1.2	Sítios amostrais	17
2.2	Métodos de amostragem e coleta de dados.	17
2.3	Análise laboratorial.....	17
2.3.1	Tratamento das amostras.....	18
2.3.2	Análises cromatográficas.....	19
2.4	Análise dos dados.....	19
3	Resultados.....	21
3.1	Água.....	21
3.1.1	Variáveis físicas da água.....	21
3.1.2	Variáveis químicas da água.....	25
3.2	<i>Eichhornia crassipes</i>	28
3.2.1	Concentrações de carbono, nitrogênio e fósforo total em <i>E. crassipes</i>	28
3.2.2	Razões estequiométricas em <i>E. crassipes</i>	30
3.2.3	Capacidade de regulação homeostática de <i>E. crassipes</i>	32

3.2.4	Relação entre a estequiometria de <i>E. crassipes</i> e a disponibilidade de nutrientes na água	33
3.3	<i>Pistia stratiotes</i>	33
3.3.1	Concentrações de carbono, nitrogênio e fósforo total em <i>P. stratiotes</i> ..	33
3.3.2	Razões estequiométricas em <i>P. stratiotes</i>	36
3.3.3	Capacidade de regulação homeostática de <i>P. stratiotes</i>	38
3.3.4	Relação entre a estequiometria de <i>P. stratiotes</i> e a disponibilidade de nutrientes na água	38
3.4	<i>Salvinia auriculata</i>	39
3.4.1	Concentrações de carbono, nitrogênio e fósforo total em <i>S. auriculata</i> .	39
3.4.2	Razões estequiométricas em <i>S. auriculata</i>	41
3.4.3	Capacidade de regulação homeostática de <i>S. auriculata</i>	44
3.4.4	Relação entre a estequiometria de <i>S. auriculata</i> e a disponibilidade de nutrientes na água	44
4	Discussão	45
4.1	Variações na disponibilidade de nutrientes na água	45
4.2	Concentrações de carbono, nitrogênio e fósforo nas macrófitas aquáticas .	45
4.3	Razões estequiométricas nas macrófitas aquáticas.....	54
4.4	Capacidade de regulação homeostática nas macrófitas aquáticas.....	59
5	Conclusão.....	61
6	Referências bibliográficas.....	62

1 Introdução

O tema “*Estocagem de carbono (C), nitrogênio (N) e fósforo (P)*” tem sido amplamente discutido não apenas no setor científico como nos setores político e econômico. A principal razão para tal discussão é o fato de que atividades de origem antrópica têm alterado os ciclos globais destes três elementos de forma profunda e possivelmente irreversível pelos próximos séculos (Elser et al. 2007; Solomon et al. 2009; Frölicher & Joos 2010). As concentrações atmosféricas globais de dióxido de carbono (CO₂), metano (CH₄) e óxido nitroso (NO₂) aumentaram bastante em consequência das atividades humanas desde 1750 e agora ultrapassam em muito os valores pré-industriais determinados com base em testemunhos de gelo de milhares de anos (Shein 2006; IPCC 2007). Os aumentos globais de tais concentrações devem-se principalmente ao uso de combustíveis fósseis e a mudanças no uso da terra (desmatamentos e agropecuária) (IPCC 2007).

A utilização de fertilizantes tem levado a um aumento significativo nas concentrações de N na água e no solo (Vitousek et al. 1997; Galloway et al. 2004; Gruber & Galloway 2008), e de acordo com Elser et al. (2009) atividades humanas levaram a um aumento de mais de 100% na quantidade de N circulando na biosfera.

O ciclo do P vem sendo altamente alterado pela mineração de depósitos ricos em sedimentos fosfatados e pela deposição de efluentes domésticos e fertilizantes em corpos hídricos (Caraco 1993; Pereira 2004) onde é considerado, junto ao N, como um dos principais elementos responsáveis por processos de eutrofização artificial e assoreamento, contribuído significativamente para a perda da biodiversidade em diversos segmentos dos ecossistemas aquáticos (Vitousek et al. 1997; Seehausen et al. 1997; Evans-White et al. 2009; Galli & Abe 2010; Pereira 2011).

Atualmente, muitos estudos relacionados à estocagem de carbono, nitrogênio e fósforo, bem como às causas e consequências dos desbalanceamentos destes elementos nos ecossistemas, têm sido realizados no âmbito de uma recente linha de pesquisa denominada estequiometria ecológica.

1.1 Estequiometria ecológica - um breve histórico

A estequiometria ecológica é o ramo da ciência que estuda o balanço entre os elementos químicos nas interações e processos ecológicos. Alfred J. Lotka, um dos pioneiros no estudo da estequiometria escreveu: “*Devemos empregar o termo estequiometria para lidar com o ramo da ciência que diz respeito às transformações materiais com relação entre as massas dos componentes*” (Lotka 1925). Lotka foi um dos primeiros a analisar e comparar as razões estequiométricas dos elementos químicos essenciais entre os organismos e o meio abiótico (Loladze et al. 2000).

Em 1934 Alfred C. Redfield, um dos mais importantes estudiosos da área, fez outra contribuição significativa ao processo de união entre a estequiometria e a ecologia (Redfield 1934). Ao analisar as concentrações de nitrato e fosfato de amostras de água obtidas em diferentes pontos e profundidades do Atlântico Norte, Redfield observou que a razão $\text{NO}_3^- : \text{PO}_4^{3-}$ do oceano era muito similar à razão N:P do plâncton marinho (16:1). Alguns anos mais tarde, em outro estudo realizado em 1958 (Redfield 1958), foi então considerada por ele a razão C:N:P de 106:16:1 como a ideal para o desenvolvimento do plâncton, a qual ficou conhecida como a razão de Redfield (Falkowski 2000).

Uma consolidação mais significativa dos principais conceitos e questões relacionados à estequiometria ecológica surgiu apenas 28 anos depois, com a publicação do artigo de William A. Reiners “*Complementary Models for Ecosystems*” em 1986 (Reiners 1986). Neste trabalho Reiners propõe dois modelos complementares para o estudo da ecologia de ecossistemas, um baseado em fluxo energético de acordo com a segunda lei da termodinâmica, e outro baseado no fluxo de matéria associado às interações estequiométricas da biota. Ao discorrer sobre o segundo modelo Reiners propõe axiomas e deriva teoremas que serão a base da elaboração deste novo ramo da ciência que viria a ser conhecido com estequiometria ecológica.

Apesar da contribuição indiscutível de autores como Lotka, Redfield e Reiners entre outros, a fundamentação da estequiometria ecológica se deu através de um trabalho publicado por Robert W. Sterner & James J. Elser em 2002, intitulado “*Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere*”. Neste trabalho são discutidas as causas e consequências de variações

estequiométricas em diferentes níveis de organização, de organelas a animais e vegetais multicelulares, de bactérias a ecossistemas, e entre sistemas dulcícolas, marinhos e terrestres. Desde então o número de estudos desenvolvidos nesta área tem crescido a cada ano.

1.2 Conceitos básicos em estequiometria ecológica

A estequiometria ecológica baseia-se na premissa de que organismos vivos podem ser analisados como complexos químicos e, portanto, como matéria com diversificada composição química, que foram modificados no decorrer da evolução em função das disponibilidades dos elementos químicos e das pressões seletivas (Williams & Fraústo da Silva 2003). Visto que, estes organismos (complexos químicos) interagem entre si e com o meio abiótico, torna-se coerente interpretar as interações ecológicas a partir das leis da química como a de conservação de matéria e energia. Como as interações ecológicas invariavelmente envolvem reações químicas é implícita a existência de estequiometria na ecologia.

O conhecimento dos principais axiomas propostos por Reiners (1986) podem auxiliar num melhor entendimento da estequiometria ecológica. Uma excelente síntese de tais conceitos é apresentada por Silva (2010), são as seguintes: (1) grupos de organismos afins têm estequiometria semelhante; (2) os organismos sofrem restrições pelos elementos essenciais limitantes; (3) existem diferenças na forma pela qual os organismos obtêm o elemento limitante para síntese de nova biomassa, as quais foram moldadas ao longo da evolução; (4) as trocas elementares entre a biomassa e o meio afetam a disponibilidade dos elementos; (5) os ciclos biogeoquímicos são afetados pelos seres vivos.

Tendo estes conceitos esclarecidos cabe ressaltar as três principais questões que direcionam os estudos relacionados à estequiometria ecológica: 1) Quais são as causas do desbalanceamento de elementos em comunidades ecológicas? 2) De que forma os diferentes constituintes das biotas respondem a este desbalanceamento? 3) Quais são as consequências para os processos ecológicos destas comunidades?*

De maneira sintética, pode-se dizer que a estequiometria ecológica busca desvendar de que forma a constituição química dos organismos e do meio influenciam a ecologia. Atualmente o principal enfoque desta linha de pesquisa está

*Segundo James J. Elser & Yang Kuang, disponível no acervo virtual da Arizona State University - School of Mathematical & Statistical Sciences. <<http://math.la.asu.edu/~kuang/paper/ES10.pdf>> (Acesso em: 02 nov. 2011)

no balanço entre o carbono, nitrogênio e o fósforo nos ecossistemas e em como as alterações dos ciclos biogeoquímicos destes elementos afetam o equilíbrio ecológico.

1.3 Por que C, N e P?

O carbono, o nitrogênio e o fósforo estão entre os principais constituintes das estruturas moleculares biológicas (Reiners 1986; Strauss 2000; Sterner & Elser 2002) e estão associados a moléculas com as mais variadas funções. Enzimas nitrogenadas associadas à captação e liberação de energia, moléculas ricas em carbono associadas ao armazenamento de energia, e nucleotídeos (ricos em fósforo) associados ao processamento de informação genética são apenas alguns dos diversos exemplos a serem citados. O próprio corpo humano é constituído 57% de C, 6,4% de N e 2,8% P (em massa seca) (Bowen 1979) e as especificidades do átomo de cada um destes elementos são o que lhes confere tal importância biológica.

O átomo de carbono, por exemplo, possui uma característica que provavelmente contribuiu para sua seleção ao longo da evolução como um dos principais componentes das biomoléculas que está associada à estrutura de seus orbitais, que lhe permite formar quatro ligações covalentes estáveis, de alta energia, com diversos elementos químicos. Outra característica seria a sua capacidade de formar ligações duplas e triplas com outro átomo de carbono possibilitando a formação de ligações em diferentes angulações, atribuindo às moléculas carbônicas grande flexibilidade estrutural (Sterner & Elser 2002). De fato, longas cadeias e anéis carbônicos constituem a base estrutural de uma grande variedade de moléculas biológicas.

O nitrogênio por sua vez, está entre os elementos mais abundantes da biosfera, constituindo cerca de 78% da atmosfera terrestre (Marin et al. 1999; Strauss 2000; Felix & Cardoso 2004) e a capacidade do átomo de nitrogênio de assumir uma diversidade de estados quimicamente estáveis (NH_4^+ , NH_3 , N_2 , N_2O , NO , NO_2^- e NO_3^-) tem grande significado biogeoquímico (Williams 1997; Sterner & Elser 2002). A maioria dos organismos incorpora N em seu metabolismo, que é então utilizado na síntese de monômeros precursores de proteínas, nucleotídeos e ácidos nucleicos (Bredemeier & Mundstock 2000; Nelson & Cox 2004). Além disso, a

escassez de nitrogênio pode muitas vezes limitar a produção biológica em estuários, oceanos e muitos sistemas terrestres (Schlesinger 1997; Andrade et al. 2001), além de lagos (White et al. 1985; Dodds & Jones 1987), rios (Grimm & Fisher 1986; Hill & Knight 1988) e áreas alagadas (Shaver et al. 1986).

O fósforo, em contraste com sua relativa escassez na biosfera, é também muito comum no metabolismo celular e nas estruturas biológicas. Além de seu importante papel na manutenção da permeabilidade seletiva de membranas fosfolipídicas o fósforo, na forma de ésteres de fosfato e anidridos, está presente em polímeros genéticos (ADN e ARN), metabólitos intermediários, coenzimas e no principal veículo de energia bioquímica, o ATP (Williams, 1997; Sterner & Elser 2002; Nelson & Cox, 2011). Assim como o nitrogênio, o fósforo pode muitas vezes atuar como fator limitante da produtividade primária tanto em ambientes terrestres quanto aquáticos (Pitkanen & Tamminen 1995; Matsuzaki et al. 2004; Elser et al. 2007; Vitousek et al. 2010).

Outro ponto que faz com que estes três elementos tenham elevada importância em estudos sobre a estequiometria de ecossistemas é o fato de que tais elementos não são apenas importantes para os sistemas bióticos, como têm seus ciclos geoquímicos profundamente afetados por eles (Sterner & Elser 2002). A integração da relação entre estoques de C, N e P, seus ciclos biogeoquímicos e a dinâmica climática envolve uma complexa rede de interações entre geosfera, atmosfera e biosfera (Falkowski 2000). A busca por um melhor entendimento de tais interações é de suma importância para a elaboração de estratégias de mitigação dos impactos causados pelas alterações decorrentes de atividades antrópicas a estes ciclos.

1.4 Importância dos estudos de estocagem de C, N e P em reservatórios artificiais.

A análise global do fluxo e armazenamento de carbono tem sido tradicionalmente focada em ambientes terrestres e marinhos, porém estudos recentes mostram que os ecossistemas de água doce possuem um importante papel no ciclo global do carbono, servindo como sítios ativos para a transformação e armazenamento deste elemento (Cole et al. 2007; Tranvik et al. 2009).

Apesar da existência de estudos relacionados aos efeitos de alterações no aporte de N e/ou P em sistemas aquáticos (Pitkanen & Tamminen 1995; Vitousek et al. 1997; Rabalais 2002; Biudes & Camargo 2008; Amorim & Camargo 2009; Lawniczak et al. 2010), especialistas têm chamado atenção sobre a necessidade premente de uma melhor compreensão ecológica tanto dos ciclos de C, N e P, quanto dos efeitos das alterações humanas sobre estes ciclos, nos ecossistemas aquáticos continentais (Enrich-Prast & Pinho 2008; Bento et al. 2007; Veiga 2010; Santoro & Enrich-Prast 2011). Dentre tais ecossistemas, os reservatórios artificiais têm se mostrado cada vez mais importantes devido ao seu grande número e extensa área em escala global. Estimativas quanto à área total da superfície de reservatórios ao redor do planeta são variadas, oscilando entre $\sim 250 \cdot 10^3 \text{ km}^2$ (Lehner & Doll 2004; Downing et al. 2006) e $\sim 1.5 \cdot 10^6 \text{ km}^2$ (St. Louis et al. 2000), com a maioria dos levantamentos convergindo para valores entre $\sim 400 \cdot 10^3 \text{ km}^2$ e $\sim 600 \cdot 10^3 \text{ km}^2$ (Kelly et al. 1994; Pearce 1996; Shiklomanov 1998; Shiklomanov & Rodda 2003; ICOLD 2006). A estimativa mais recente é apresentada por Bastviken et al. (2011) e está em torno de $\sim 500 \cdot 10^3 \text{ km}^2$.

Independentemente das disparidades associadas às estimativas da área superficial global de reservatórios, é de consenso comum que o número de represamentos vem aumentando a cada ano. De acordo com Downing et al. (2006) a crescente demanda pelo fornecimento de água para agricultura, uso doméstico e geração de energia elétrica levará a um aumento anual da área superficial de reservatórios em torno de 1-2% durante as próximas décadas. Já a International Commission On Large Dams (ICOLD 2012) prevê um aumento anual na ordem de 2-3% para o mesmo período. Em um estudo recente realizado por Chao et al. (2008), foi constatado que o aumento do número de represamentos nos últimos 100 anos levou ao acúmulo de aproximadamente 10.800 km^3 de água em reservatórios, reduzindo o nível médio global do mar em aproximadamente 30.0 mm. Os mesmos autores apontam ainda que devido ao aumento do número de reservatórios a magnitude da taxa de aumento do nível do mar tem apresentado redução de -0.55 mm por ano durante os últimos 50 anos. Ainda de acordo com Chao (1995) o efeito cumulativo do represamento de massas de água a altas latitudes pode vir a causar alterações na velocidade de rotação da terra e na inclinação de seu eixo.

Embora não estejam necessariamente localizados ao final de bacias de drenagem os reservatórios artificiais são considerados importantes ambientes de acúmulo de matéria orgânica, inorgânica e nutrientes (Bento et al. 2007). Estima-se que 25% do fluxo de sedimentos (contendo nutrientes) das águas continentais seja retido em reservatórios (Vörösmarty et al. 2003) causando aceleração no processo de eutrofização destes ecossistemas.

1.5 Eutrofização artificial

A eutrofização é, assim como o aquecimento global, um processo natural, que ocorre ao longo do envelhecimento de ecossistemas aquáticos e consiste no aumento das concentrações de nutrientes, especialmente N e P, e consequentemente na produtividade primária (Rast & Thornton 1996). Já a *eutrofização artificial* é um processo dinâmico causado pelo homem, que leva a um “envelhecimento precoce” dos ecossistemas e à ocorrência de profundas modificações quantitativas e qualitativas nas comunidades aquáticas, nas condições físicas e químicas do meio e no nível de produção do sistema, podendo ser considerada uma forma de poluição (Esteves 2011).

Dentre as principais consequências do processo de eutrofização artificial pode ser destacada a diminuição das concentrações de oxigênio nas camadas subsuperficiais levando à perda de biodiversidade no ecossistema e ao aumento das emissões de H₂S (gás sulfídrico) e CH₄ (metano), oriundos da decomposição de compostos orgânicos em condições anóxicas (Rocha et al. 2009), causando aumento nas concentrações atmosféricas de gases efeito estufa. Este fenômeno tende a ocorrer com maior intensidade em reservatórios tropicais, onde as altas temperaturas aumentam as taxas de decomposição e emissão de gases (St. Louis et al. 2000; McCully 2004; Fearnside 2008; Fearnside in press).

O aumento da produtividade primária de ecossistemas eutrofizados é normalmente acompanhado por um processo de substituição das espécies vegetais dominantes. De acordo com Esteves (2011), em estágios iniciais tende a ocorrer um aumento da diversidade decorrente da maior disponibilidade dos nutrientes limitantes, favorecendo principalmente a comunidade de macrófitas aquáticas. Entretanto, com o avanço do processo de eutrofização a produtividade primária tende a ser dominada por algumas poucas espécies com maior potencial competitivo.

Diversos estudos relatam a dominância de microalgas e cianobactérias microscópicas em ambientes eutrofizados (Branco 1994; Paerl & Huisman 2008; Dantas et al. 2011), entretanto a dominância de macrófitas aquáticas tem sido relatada com grande frequência especialmente em reservatórios artificiais (Boyd 1971; Moraes 2001; Mastin et al. 2002; Machado et al. 2007; CEIVAP 2007).

Em ecossistemas dominados por macrófitas a comunidade tende a ser dominada por espécies flutuantes, que ao ocuparem a superfície da lâmina d'água impedem a penetração de luz, levando à morte de macrófitas submersas e do fitoplâncton, e conseqüentemente à diminuição das concentrações de O₂ na água e ao aumento do acúmulo de matéria orgânica no sedimento (Rabalais 2002). Em alguns casos a magnitude do incremento de biomassa de macrófitas pode atingir grandes proporções, causando problemas à navegação, à pesca, à geração de energia hidrelétrica e ao uso recreativo desses ecossistemas (Pitelli 1998; Thomaz 1998; Magadza 2001).

Infestações de macrófitas aquáticas flutuantes têm sido relatadas em todos os continentes (Thomaz & Bini 2003), entre as principais espécies relatadas como causadoras de infestações as espécies *Eichhornia crassipes*, *Pistia stratiotes* e *Salvinia spp.* têm sido apontadas como causadoras dos mais graves problemas a nível global e a ocorrência destas plantas em reservatórios de usinas hidrelétricas é um problema de importância crescente no Brasil (Pitelli 1998; Thomaz & Bini 1998; Carvalho et al. 2005).

1.6 Sobre o papel das macrófitas na ciclagem de nutrientes em ecossistemas aquáticos.

Diversos são os fatores que fazem da comunidade de macrófitas aquáticas um elemento extremamente importante em ecossistemas aquáticos. Em primeiro lugar, pode ser citado o percentual significativo da produtividade primária atribuído a estes vegetais. Estudos mostram que em muitos casos a comunidade de macrófitas aquáticas pode se constituir no principal produtor de matéria orgânica do ecossistema (Pompêo 1999; Thomaz 2002).

Além de fornecerem matéria e energia para grande parte dos consumidores primários os estandes de macrófitas possibilitam a existência de um grande número de micro-habitats, gerando heterogeneidade espacial e proporcionando abrigo para

a proteção e reprodução de diversos organismos, favorecendo a biodiversidade destes sistemas (Andres & Bennett 1975; Pompêo 1999; Brum & Esteves 2001; Thomaz & Bini 2003). Diversos trabalhos relatam a relevância destes vegetais para as comunidades de macroinvertebrados (Parsons & Matthews, 1995; Olson et al. 1999; Takeda et al. 2003), peixes (Agostinho et al. 2003; Petry et al. 2003; Santos et al. 2010), perifíton (Pip & Robinson 1984; Pompêo & Moschini-Carlos 2003) e zooplâncton (Schriver et al. 1995; Stansfield et al. 1997; Kuczyńska-Kippen & Basińska, 2008).

Outro importante papel desempenhado pela comunidade de macrófitas aquáticas está relacionado à ciclagem e estocagem de nutrientes. De acordo com Junk (1980) e Pompêo et al. (1997) as macrófitas podem por vezes atuar como principais controladoras da dinâmica de nutrientes no ecossistema. A variedade de biótopos existentes no grupo das macrófitas aquáticas faz com que estes vegetais atuem de diferentes formas na ciclagem dos elementos (Nurminen & Horppila 2009). Macrófitas enraizadas, por exemplo, podem atuar como verdadeiras bombas de nutrientes deslocando fósforo e outros elementos de camadas mais profundas do sedimento para a coluna d'água através da absorção pelas raízes e subsequentes excreção, degradação e decomposição (Pomeroy 1970; Carpenter 1980; Granéli & Solander 1988). Macrófitas aéreas, flutuantes livres e com folhas flutuantes por sua vez são capazes de absorver carbono atmosférico através do processo fotossintético (Biudes & Camargo 2008). Parte deste carbono é posteriormente disponibilizada na coluna d'água como carbono orgânico dissolvido e o restante pode ser acumulado no sedimento ou liberado novamente para a atmosfera como CO₂ ou CH₄, dependendo da disponibilidade de oxigênio na água (Enrich-Prast & Pinho 2008; Rocha et al. 2009).

A participação da comunidade de macrófitas na estocagem de carbono e nutrientes em ecossistemas aquáticos pode variar de acordo com diversos fatores como composição de espécies, alterações no nível da água, disponibilidade de nutrientes e variações climáticas. Entretanto estudos realizados com diferentes espécies e biótopos de macrófitas aquáticas têm demonstrado o grande potencial destes vegetais na estocagem de elementos. Marion & Paillisson (2003) ao realizarem um estudo com três espécies de macrófitas com folhas flutuantes em uma lagoa eutrófica na França, observaram altos valores de estocagem para as três

espécies independentemente das variações sazonais. Steffenhagen et al. (2012) observaram altos valores de estocagem em macrófitas submersas e flutuantes livres em uma lagoa no nordeste da Alemanha, ressaltando o potencial de utilização destes vegetais na recuperação de ambientes degradados. Esteves (1979b, apud Esteves & Camargo 1986) em um estudo desenvolvido no Lago Schoeh no norte da Alemanha, observou que de todo o fósforo do sistema, excluindo o sedimento, 57% estavam estocados na biomassa de macrófitas aquáticas, 42% na biomassa de fitoplâncton e 1% na água. Em relação ao nitrogênio, 59% estavam estocados nas macrófitas aquáticas, 31% no fitoplâncton e 2% na água. Cabendo ressaltar que na época do estudo apenas 1,4% da área total do lago encontrava-se coberta por macrófitas aquáticas.

De fato, o reconhecimento do elevado potencial de absorção e retenção de nutrientes por diversas espécies de macrófitas aquáticas levou ao desenvolvimento de uma técnica de manejo de ecossistemas aquáticos degradados denominada fitorremediação, que consiste na utilização destes vegetais para absorção do excesso de nutrientes e posterior remoção destes do corpo hídrico (Brix & Schierup 1989; Dhote & Dixit 2009; Palma-Silva et al. 2012). Além de nutrientes, as macrófitas aquáticas são capazes de absorver uma variedade de outros elementos como, por exemplo, metais pesados, possibilitando sua utilização também no tratamento de efluentes industriais (Escosteguy et al. 2008; Doğan 2011; Gomes et al. 2011).

1.7 Estequiometria ecológica e macrófitas aquáticas.

Devido à preocupação da comunidade científica em tentar entender como as recentes alterações nas concentrações dos gases atmosféricos e as modificações na dinâmica climática global podem afetar a flora e a fauna de diferentes ecossistemas do planeta, diversos estudos envolvendo estequiometria ecológica de produtores primários buscam elucidar como alterações nas concentrações CO_2 disponível podem afetar sua estequiometria e quais seriam os efeitos para as comunidades e ecossistemas (Gifford et al. 2000; Fu et al. 2007; Stiling & Cornelissen 2007; Iglesias-rodriguez et al. 2008; Bader et al. 2009; Finkel et al. 2010; Lindroth 2010). A maior parte destes estudos é focada em ecossistemas terrestres.

Outros estudos abordam os efeitos da eutrofização sobre a estequiometria de produtores primários em ecossistemas aquáticos continentais (Johnson et al. 2006; Fu et al. 2007; Santos et al. 2008; Frost et al. 2009; Teichberg et al. 2010), entretanto, a grande maioria destes estudos trata apenas de comunidades fitoplanctônicas, sendo poucos os estudos relacionados à estequiometria ecológica de macrófitas. Em um recente artigo de revisão de autoria de Sardans et al. (2011) intitulado “*The C:N:P stoichiometry of organisms and ecosystems in a changing world: A review and perspectives*” os autores analisaram a literatura disponível na *ISI Web of Science* relacionada a estequiometria de diferentes organismos e ecossistemas; neste trabalho são citados diversos estudos associados à estequiometria de produtores primários em ecossistemas terrestres, dulcícolas e marinhos, entretanto, não é feita nenhuma menção às macrófitas aquáticas.

Um conceito interessante a ser elucidado quando se trata de estequiometria ecológica de produtores primários é a “homeostase estequiométrica”. De acordo com Sterner & Elser (2002) homeostase estequiométrica seria a capacidade de um organismo de manter sua composição química independentemente da composição química do meio em que se encontra e/ou de seu alimento. Boa parte dos estudos em estequiometria ecológica indicam que produtores primários geralmente apresentam homeostase estequiométrica fraca (baixa capacidade homeostática) e, portanto, têm sua composição química influenciada fortemente pelas concentrações dos elementos disponíveis no meio. Entretanto, mesmo entre produtores primários existem variações na capacidade homeostática de diferentes espécies (Elser et al. 2000; Loladze et al. 2004; Frost et al. 2005; Persson et al. 2010; Yu et al. 2010; Vrede et al. 2011). De acordo com Sardans et al. (2011) espécies que possuem estequiometria homeostática tendem a levar vantagem em ambientes estáveis, mas ficam em desvantagem em ambientes estequiométricamente instáveis devido ao alto custo energético para manter sua composição química estável.

Outro importante conceito relacionado à estequiometria ecológica de seres autotróficos é apresentado por Elser et al (2000) e denominado “growth rate hypothesis” (GRH). De acordo com estes autores existe uma conexão entre a estequiometria de C:N:P e a taxa crescimento dos organismos. Organismos com elevada taxa de crescimento tendem a apresentar baixas razões C:P e N:P. O decréscimo das razões C:P e N:P estaria associado a um aumento das

concentrações de P que por sua vez seria decorrente do aumento na alocação celular de ARN ribossomal (rico em P); uma vez que é necessária síntese proteica intensa (pelos ribossomos) para sustentar altas taxas de crescimento.

Autotróficos em crescimento intenso podem ou não apresentar razão C:N elevada, uma vez que o N também está presente no ARN (em menor concentração) e que altas taxas de crescimento implicam em aumento da taxa fotossintética e consequentemente aumento na demanda de N para produção de moléculas de clorofila (Felseburgh 2006). Entretanto, o aumento da concentração de nitrogênio pode (ou não) ser acompanhado por um aumento na concentração de C (mantendo assim a razão C:N inalterada), dependendo da Eficiência no Uso de Nitrogênio (EUN – quantidade de C fixado por unidade de N) da planta. Além disso, existem evidências de que a razão C:N em tecidos fotossintéticos sofre grande influência das concentrações de CO₂ disponíveis, embora os mecanismos fisiológicos responsáveis por este fenômeno não estejam definitivamente estabelecidos (Gifford et al. 2000; Stiling & Cornelissen 2007; Taub & Wang 2008; Lindroth 2010). De maneira geral pode-se dizer que o N está mais intimamente associado à capacidade de assimilação de C, enquanto altas concentrações de P e baixas razões N:P estão mais intimamente associadas à taxa de crescimento (Sternner & Elser 2002). Independentemente da possibilidade de aumento (ou não) da C:N, é seguro afirmar que, de maneira geral, produtores primários que apresentam altas taxas de crescimento possuem alto teor de nutrientes (baixa razão C:nutrientes) (Elser et al. 2000; Sternner & Elser 2002; Elser et al. 2003; González et al. 2010).

O entendimento dos conceitos supracitados (homeostase estequiométrica e GRH) tem elevada importância no contexto global atual em que os desequilíbrios dos ciclos biogeoquímicos de C, N e P das razões C:N:P em diferentes compartimentos da biosfera irão, provavelmente, aumentar a instabilidade destes ecossistemas, o que irá favorecer às espécies que tem baixa homeostase estequiométrica.

Para prever as mudanças na composição dos ecossistemas em resposta às modificações estequiométricas globais, é preciso ampliar os estudos sobre a capacidade de regulação homeostática das diferentes espécies, especialmente produtores primários (Elser et al. 2010). É importante saber se espécies que tem altas taxas de crescimento, altas concentrações de nutrientes e baixa razão N:P tem

mais ou menos capacidade homeostática e são mais ou menos capazes de lidar com mudanças na estequiometria do ambiente do que plantas com baixas taxas de crescimento, baixas concentrações de nutrientes e alta razão N:P (Sardans et al. 2011).

1.8 O presente estudo:

Tendo em vista a importância das comunidades de macrófitas aquáticas para os ecossistemas aquáticos continentais e a necessidade do desenvolvimento de estudos relacionados a estes vegetais no âmbito da estequiometria ecológica, o presente estudo foi desenvolvido com o objetivo de investigar o efeito de variações climáticas sazonais anuais sobre a estequiometria ecológica de três espécies de macrófitas flutuantes livres relatadas como dominantes em um grande número de reservatórios artificiais impactados (*Salvinia auriculata*, *Pistia stratiotes* e *Eichhornia crassipes*).

1.9 Hipóteses:

- As concentrações e/ou balanço de C:N:P por *S. auriculata*, *P. stratiotes* e *E. crassipes* apresentam alterações associadas às variações climáticas sazonais anuais.
- As concentrações e/ou balanço de C:N:P por *S. auriculata*, *P. stratiotes* e *E. crassipes* apresentam alterações associadas às variações na disponibilidade de nutrientes na água.
- *S. auriculata*, *P. stratiotes* e *E. crassipes*, por serem plantas de crescimento rápido, apresentam baixas razões C:nutrientes e baixas razões N:P.
- *S. auriculata*, *P. stratiotes* e *E. crassipes*, apresentam baixo potencial homeostático.

1.10 Objetivo geral

Conhecer o efeito de variações climáticas sazonais e condições de trofia sobre a estocagem de C, N e P pelas macrófitas flutuantes *E. crassipes*, *P. stratiotes* e *S. auriculata*, dominantes no reservatório de Vigário. Comparar as concentrações de C, N e P nas três espécies e seus respectivos coeficientes de homeostase estequiométrica.

1.11 Objetivos específicos

- Mensurar as concentrações de C, N e P, atribuídas à *E. crassipes* e *P. stratiotes* e *S. auriculata* no reservatório de Vigário.
- Avaliar a possível existência de diferenças no balanço de C, N e P entre as três espécies.
- Comparar medições efetuadas ao longo de 12 meses a fim de verificar a existência de variações sazonais nas concentrações de C, N e P da macrófitas aquáticas flutuantes estudadas.
- Calcular o nível de homeostase estequiométrica de cada espécie.

2 Materiais e métodos

2.1 Área de estudo

O Subsistema Paraíba - Piraí foi construído sob o conceito de transposição de águas entre duas bacias hidrográficas, executando duas elevações em série por bombeamento, e promovendo a geração de energia elétrica em uma usina subterrânea. Sua construção constituiu-se na alternativa mais adequada, dentro do cenário regulatório então vigente, para ampliação da oferta de energia elétrica à cidade do Rio de Janeiro, autorizada pelo Decreto Lei n.º 7.542, de 11 de maio de 1945:

"Art. 1º. Por medida de conveniência pública, fica a Companhia de Carris, Luz e Força do Rio de Janeiro Limitada autorizada a derivar as águas aproveitáveis do Ribeirão do Vigário e do rio Piraí e, até o máximo de 160 metros cúbicos por segundo, às águas do rio Paraíba do Sul, para utilizá-las na ampliação da usina do Ribeirão das Lajes."

Para a realização de tal transposição foram necessárias diversas alterações à rede hidrodinâmica da região. Parte das águas do rio Paraíba do Sul foi desviada pela Usina Elevatória de Santa Cecília (fig. 1) para o leito do rio Piraí, que teve o sentido de seu fluxo invertido. O reservatório de Santana foi então formado recebendo não apenas águas bombeadas do rio Paraíba do Sul, mas também dos afluentes remanescentes do rio Piraí. As águas represadas no reservatório de Santana foram então elevadas pela Usina Elevatória de Vigário (fig. 2) para formar o

reservatório de Vigário, do qual as águas, juntamente com as do reservatório de Ribeirão das Lajes, são utilizadas na produção de energia e fornecimento de água para mais de 9 milhões de pessoas.



Figura 1. Usina Elevatória de Santa Cecília, responsável pelo desvio de parte das águas do rio Paraíba do Sul para o reservatório de Santana.

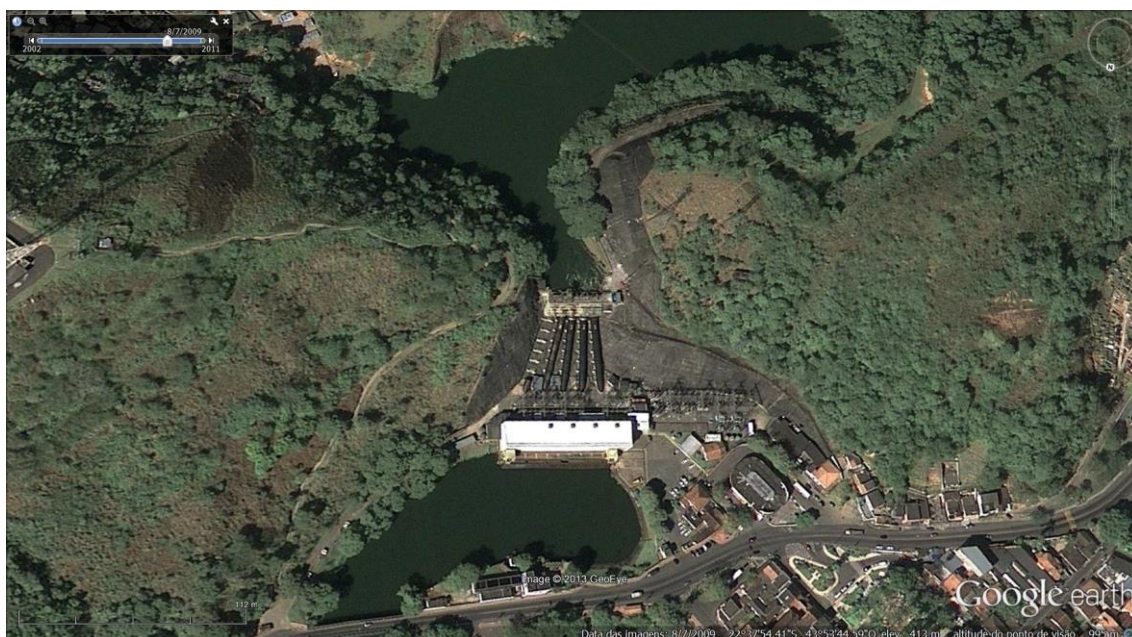


Figura 2. Usina Elevatória de Vigário bombeando águas do reservatório de Santana para o reservatório do Vigário.

2.1.1 O reservatório do Vigário

O reservatório do Vigário (fig. 3) foi construído em 1953 tendo cerca de 50 anos. Localiza-se próximo ao reservatório de Ribeirão das Lajes entre os municípios

de Pirai e Barra do Pirai à aproximadamente 395 m de altitude. Apresenta águas eutrofizadas provenientes do reservatório de Santana, que por sua vez recebe as águas dos rios Pirai e Paraíba do Sul (Guarino et al. 2005). Possui 3,8 km² de área, aproximadamente 3,1·10⁷ m³ de volume e 30 dias tempo de retenção (Gomes et al. 2008) (tab.1). Apresenta poucos tributários e é utilizado para geração de energia elétrica e pesca esportiva. Áreas desmatadas utilizadas para pecuária predominam na região circundante. É intensamente colonizado por macrófitas aquáticas, com extensa área coberta pelas espécies flutuantes *S. auriculata*, *P. stratiotes* e *E. crassipes*.



Figura 3. Reservatório do Vigário. Usina elevatória de Vigário à montante e canal de drenagem do reservatório à jusante.

Tabela 1. Parâmetros morfométricos do reservatório de Vigário.

Reservatório de Vigário	
Área (km ²)	3.80
Volume (10 ⁶ m ³)	24.3 - 37.7
Profundidade Média (m)	8.6 - 9.8
Profundidade Máxima (m)	20
Altitude (m)	395-399
Bacia de Drenagem (km ²)	2.7
Tempo de Retenção (dias)	30

* Dados de Guarino *et al.* (2005) e Gomes *et al.* (2008).

2.1.2 Sítios amostrais

As coletas de dados e amostras foram realizadas na barreira flutuante localizada na entrada do canal de drenagem do reservatório (22°40'24"S 43°52'50.08"O) (fig.04), área sob intensa colonização de macrófitas aquáticas flutuantes com predomínio de *E. crassipes*, *P. stratiotes* e *S. auriculata*.



Figura 4. Barreira flutuante localizada à entrada do canal de drenagem do reservatório do Vigário.

2.2 Métodos de amostragem e coleta de dados.

Foram realizadas coletas mensais pelo período de 12 meses, de janeiro a dezembro de 2012. Foram coletados seis quadrats (0,5m²) de macrófitas aquáticas e 100ml de água subsuperficial para posterior análise da composição química. Foram mensuradas variáveis físicas (turbidez, transparência, condutividade elétrica e temperatura) e químicas (O₂ dissolvido, pH) através da utilização de turbidímetro INSTRUTHERM TD300, sonda multiparamétrica YSI®85 e medidor de pH WTW 330i.

2.3 Análise laboratorial

As metodologias analíticas para determinação das variáveis físicas, químicas e biológicas atenderam às determinações das normas da ABNT (Associação Brasileira de Normas Técnicas) das normas publicadas pela ISO (International Standardization Organization) e da edição mais recente da publicação Standard

Methods for the Examination of Water and Wastewater (2005), de autoria das instituições American Public Health Association (APHA), American Water Works Association (AWWA) e Water Environment Federation (WEF)

2.3.1 Tratamento das amostras

Em laboratório as amostras de macrófitas foram triadas para separação das espécies e remoção de organismos e/ou quaisquer materiais encontrados em meio às plantas. Após a triagem as amostras foram submetidas a diferentes tratamentos.

Foram retiradas das amostras de *S. auriculata* seis alíquotas de aproximadamente 25 g (peso fresco) para análise de composição química, tais alíquotas foram lavadas em água destilada para retirada do excesso de perifíton, separadas as massas aérea e submersa, congeladas e armazenadas para posteriormente serem liofilizadas e homogeneizadas.

Foram retirados das amostras de *P. stratiotes* e *E. crassipes* dois a três espécimes de cada espécie. Os espécimes foram então cuidadosamente lavados em água destilada para retirada do excesso de perifíton, separados em folhas e raízes, congelados e armazenados para posteriormente serem liofilizados e homogeneizados.

Após os processos de liofilização e homogeneização foram utilizados aproximadamente 0,25 g (peso seco) de biomassa vegetal para determinação da concentração de C da amostra e 0,1 g para determinação das concentrações de N e P.

As quantidades de matéria orgânica foram estimadas através do método de calcinação, realizado em mufla a 400°C por 5h, sendo a quantidade de matéria orgânica da amostra correspondente à diferença entre o peso liofilizado (peso seco) e o peso das cinzas calcinadas, as concentrações de carbono foram então estimadas como sendo 47% da matéria orgânica (Westlake, 1963). As concentrações de N, P e demais nutrientes foram obtidas por cromatografia iônica após digestão com triplo sal (Masson et al, 2001).

As amostras de água destinadas a análise química foram congeladas e armazenadas até o momento da análise. As análises de fluoreto, brometo, cloreto, nitrito, nitrato, sulfato, fosfato, sódio, amônio, potássio, magnésio e cálcio foram

realizadas por cromatografia iônica. Para P-total e N-total as amostras passaram por um processo de digestão com triplo sal (Masson et al, 2001) e foram então quantificadas em cromatógrafo iônico.

2.3.2 Análises cromatográficas

As análises cromatográficas para cátions foram realizadas num cromatógrafo modelo ICS-1000 (Dionex Sunnyvale, CA) equipado com bomba isocrática. O volume de injeção da amostra foi de 100 µL, as colunas analíticas incluíam uma pré-coluna Dionex CG12A e coluna analítica Dionex CS12A, (250 x 2 mm). Detecção obtida por um detector de condutividade – célula D56 Dionex com volume interno de 1,0 µL. A condutividade do eluente foi suprimida através das supressoras Dionex ASRS300 e CSRS-Ultra II (4 mm) no modo de regeneração por auto supressão, aplicando-se uma corrente ao supressor de 65 Ma utilizando H₂SO₄ 11 mM como eluente.

As análises cromatográficas para ânions foram realizadas num cromatógrafo modelo ICS-2100 (Dionex Sunnyvale, CA) equipado com bomba isocrática. O volume de injeção da amostra foi de 25 µL, as colunas analíticas incluíam uma pré-coluna Dionex CG19A e coluna analítica Dionex CS19A, (250 x 2 mm). Detecção obtida por um detector de condutividade – célula D56 Dionex com volume interno de 1,0 µL. A condutividade do eluente foi suprimida através das supressoras Dionex ASRS300 e CSRS-Ultra II (2 mm) no modo de regeneração por auto supressão, aplicando-se uma corrente ao supressor de 25 mA utilizando KOH 20 mM como eluente. A aquisição e tratamento de dados foram obtidos através do software Chromelleon 6.8 (Dionex).

2.4 Análise dos dados

Foi utilizado o método Escore-Z para detecção de “outliers” tendo como parâmetro de detecção valores acima de 2,5 desvios padrão acima da média da amostra. Os “outliers” detectados foram substituídos pela média da amostra na ausência dos mesmos. A normalidade dos dados foi então verificada através do teste de Anderson-Darling. Constatada a não normalidade da maior parte dos dados foram utilizados testes de Mann-Whitney e de Kruskal-Wallis para avaliar a existência de diferenças significativas entre os resultados obtidos em diferentes

épocas do ano, com diferentes espécies e entre partes das plantas (massas aérea e submersa). Foi utilizado o teste de correlação de Spearman para associar variações na composição química da biomassa vegetal e na disponibilidade de nutrientes do meio. Foram estimadas também as razões estequiométricas C:N:P (C:N, C:P e N:P) da água e das macrófitas aquáticas, assim como o coeficiente de regulação homeostática (H) através da equação sugerida por Sterner & Elser (2002):

$$y = cx^{1/H}$$

Onde:

y = concentração de N, P ou razão N:P na planta;

x = concentração de N, P ou razão N:P na água;

c = constante;

H = coeficiente de regulação homeostática.

Para obtenção dos valores de H os dados foram inseridos na equação supracitada e submetidos à análise de regressão realizada no software *Matlab 2010*. Para a realização das demais análises foi utilizado o software *Action* vinculado ao software *Microsoft Excel 2010*.

3 Resultados

3.1 Água

3.1.1 Variáveis físicas da água

Os principais parâmetros físicos mensurados ao longo do ano de 2012 nas águas do reservatório de Vigário podem ser vistos na figura 5 a 10, médias e respectivos desvios padrão podem ser vistos na tabela 2.

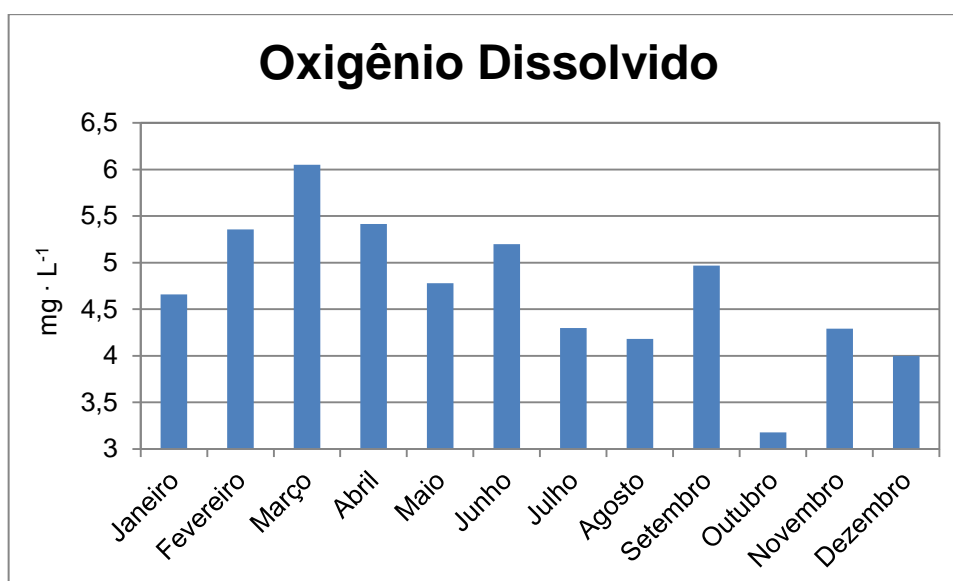


Figura 5. Valores de oxigênio dissolvido (mg.L⁻¹) mensurados ao longo do estudo.

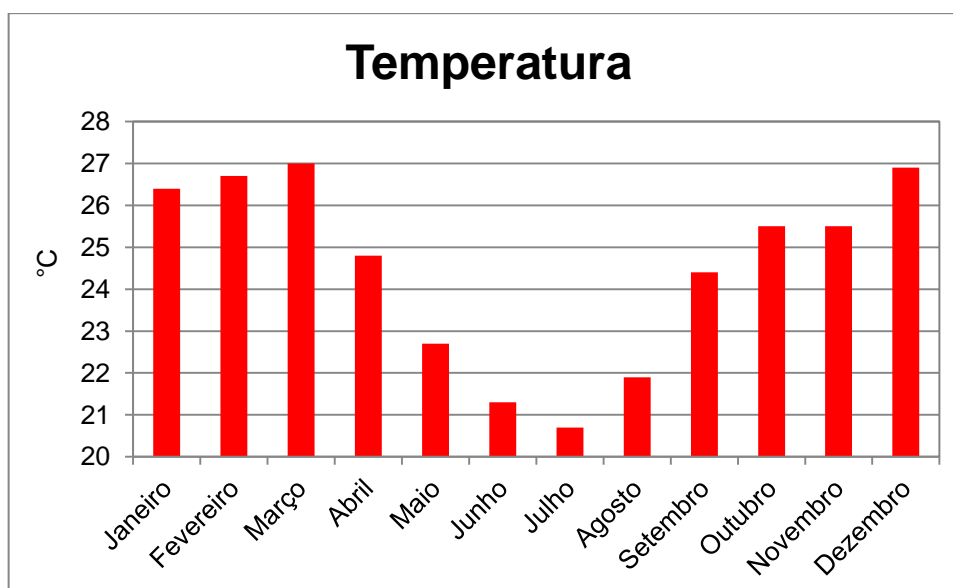


Figura 6. Valores de temperatura da água (°C) mensurados ao longo do estudo.

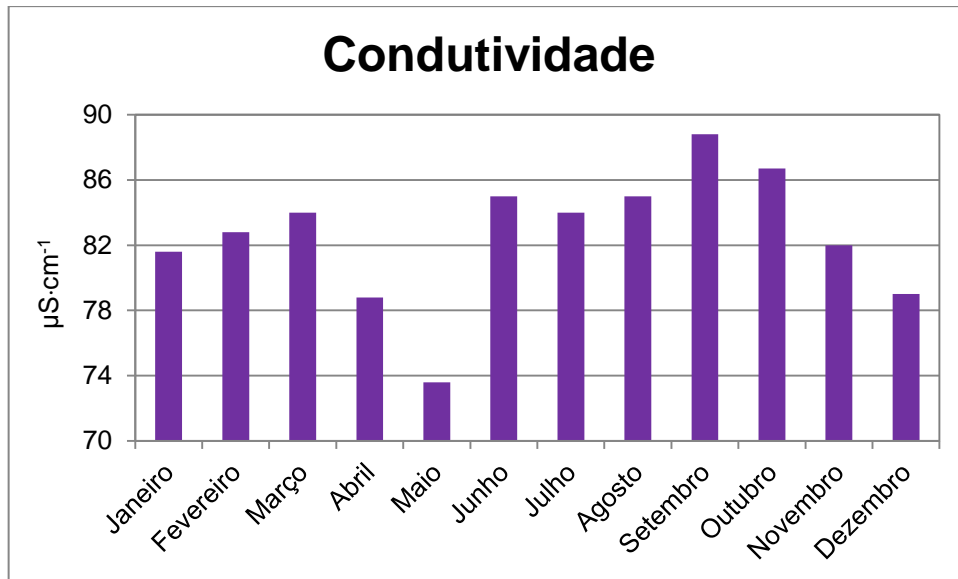


Figura 7. Valores de condutividade elétrica da água ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$) mensurados ao longo do estudo.

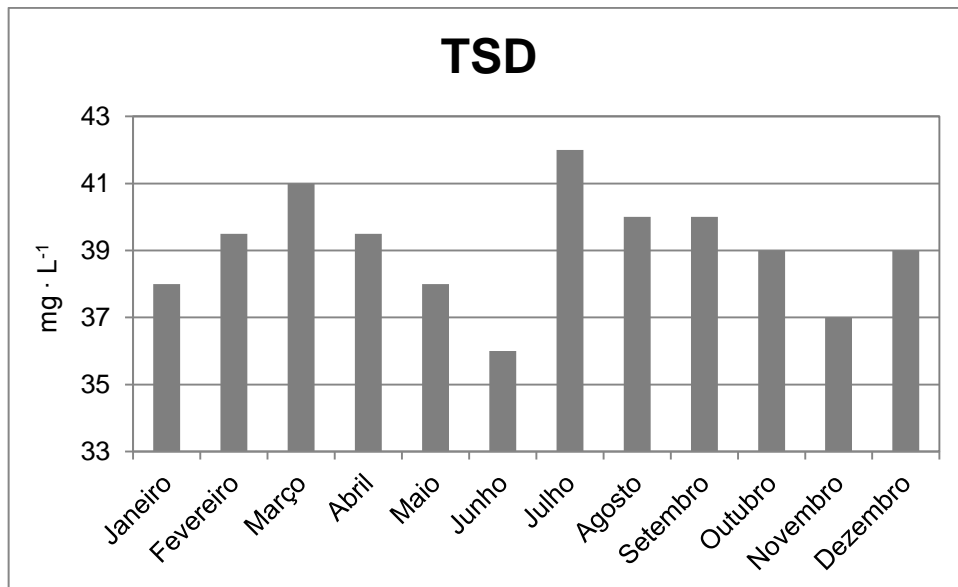


Figura 8. Valores totais de sólidos dissolvidos ($\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$) mensurados ao longo do estudo.

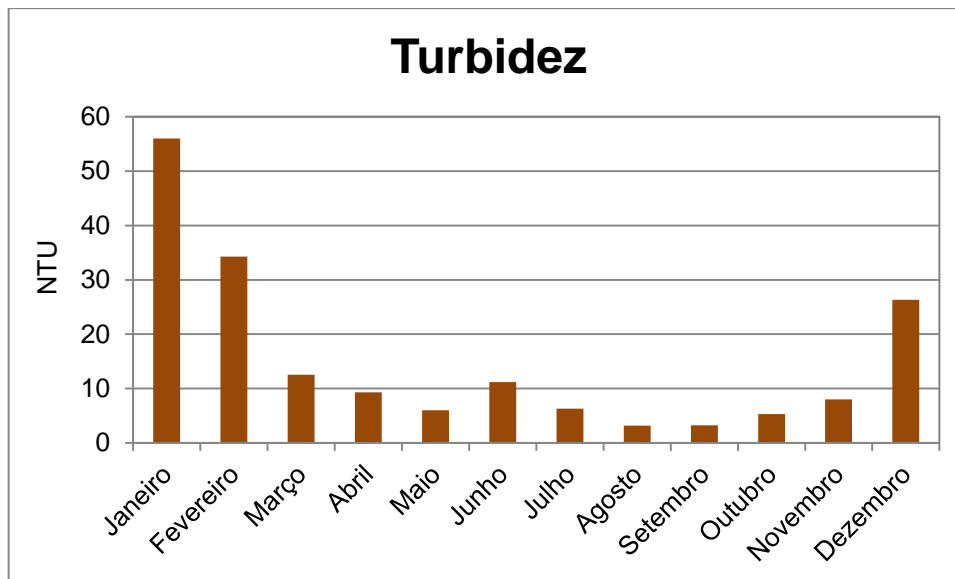


Figura 9. Valores de turbidez (NTU) mensurados ao longo do estudo.

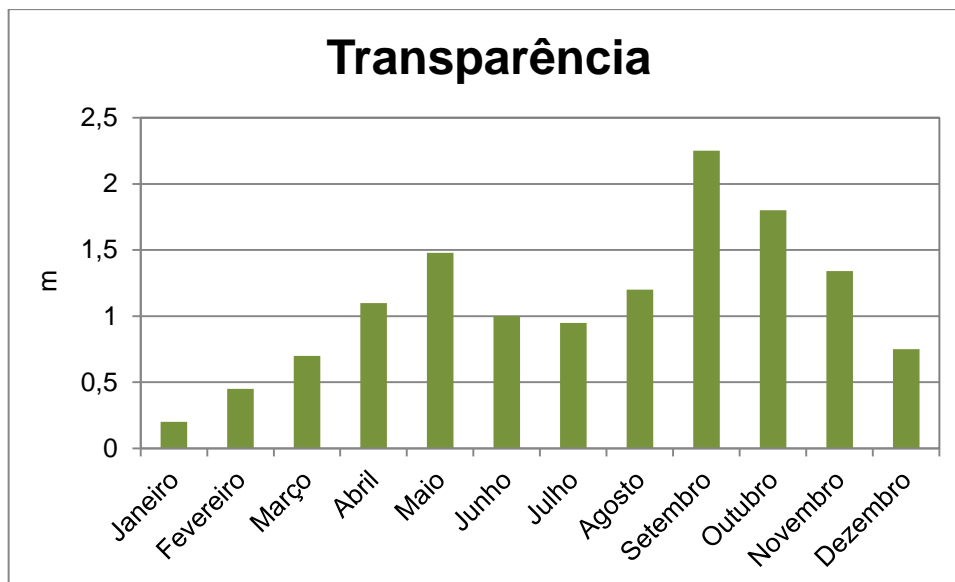


Figura 10. Valores de transparência (m) mensurados ao longo do estudo.

Tabela 2. Médias e desvios padrão (DP) das variáveis físicas mensuradas ao longo do estudo.

	OD (mg·L ⁻¹)	Temp. (°C)	Cond. (µS·cm ⁻¹)	TSD (mg·L ⁻¹)	Turb. (NTU)	Transp. (m)
Média	4,7	24,5	82,6	39,1	15,1	2,8
DP	0,77	2,28	4,05	1,66	15,98	6,22

É possível observar variações significativas ($p < 0,05$) nos valores de turbidez com maiores valores observados no período de janeiro a março (verão) e novembro a dezembro (final da primavera) correspondentes ao período de maior incidência de chuvas na região. No mês de setembro pode ser observado um pico de

transparência, provavelmente associado à baixa incidência de chuvas nos dois meses anteriores como pode ser observado na figura 11.

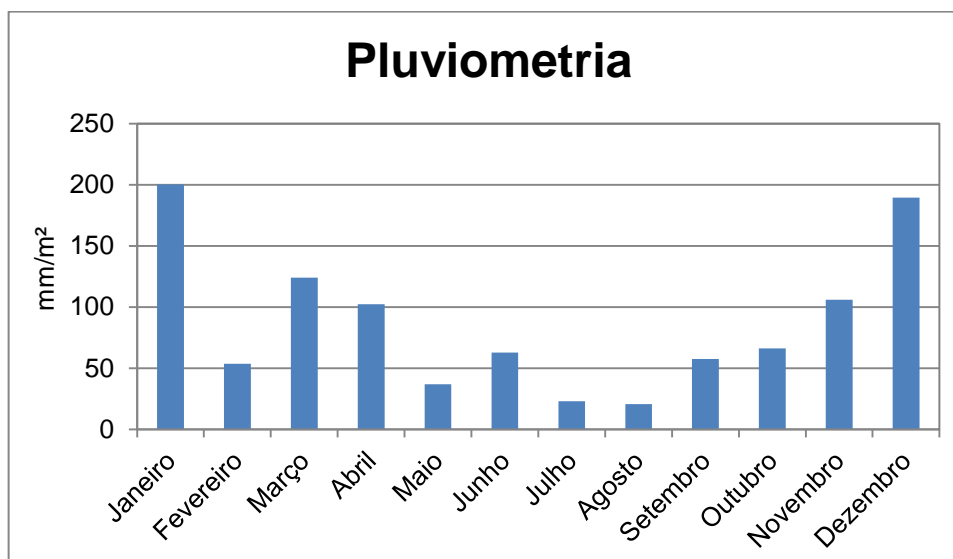


Figura 11. Índices pluviométricos do ano 2012 referentes à região onde se encontra o reservatório de Vigário.

O nível do reservatório também não apresentou grandes variações (fig.12). Os valores mais baixos observados nos meses de janeiro a março e de novembro a dezembro são decorrentes da estratégia de manejo empregada pela empresa responsável pela manutenção do reservatório (Light S.A.) que mantém o nível do reservatório mais baixo nos meses de chuva visando evitar transbordamentos.

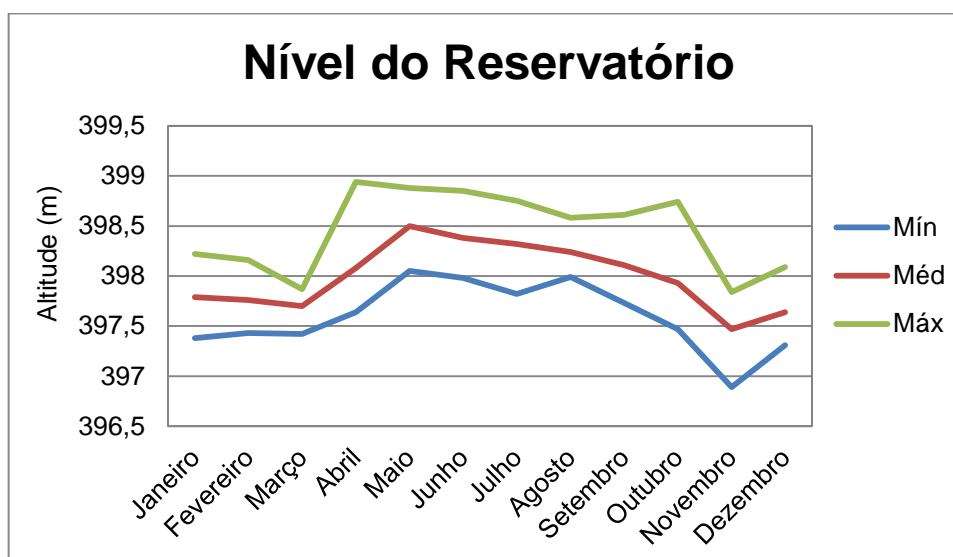
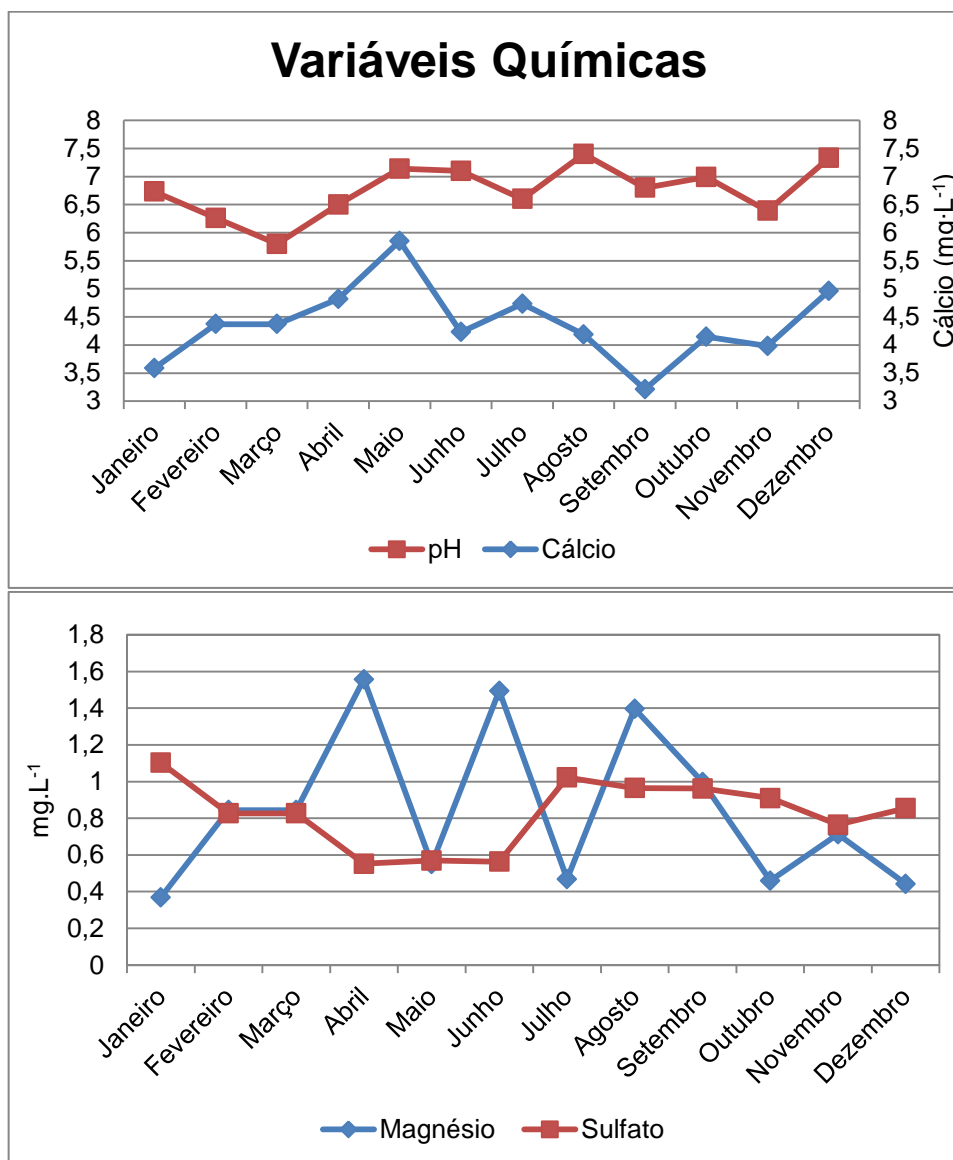
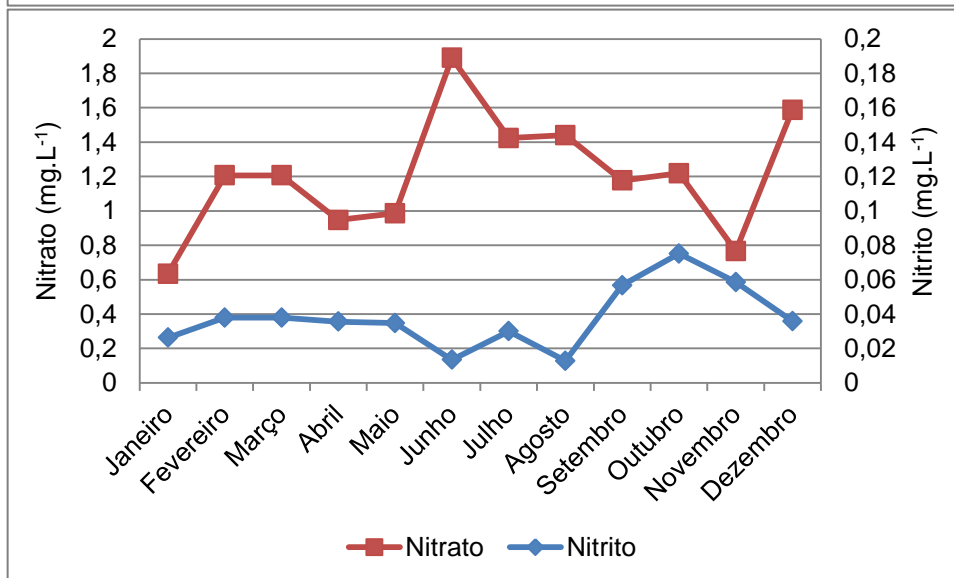
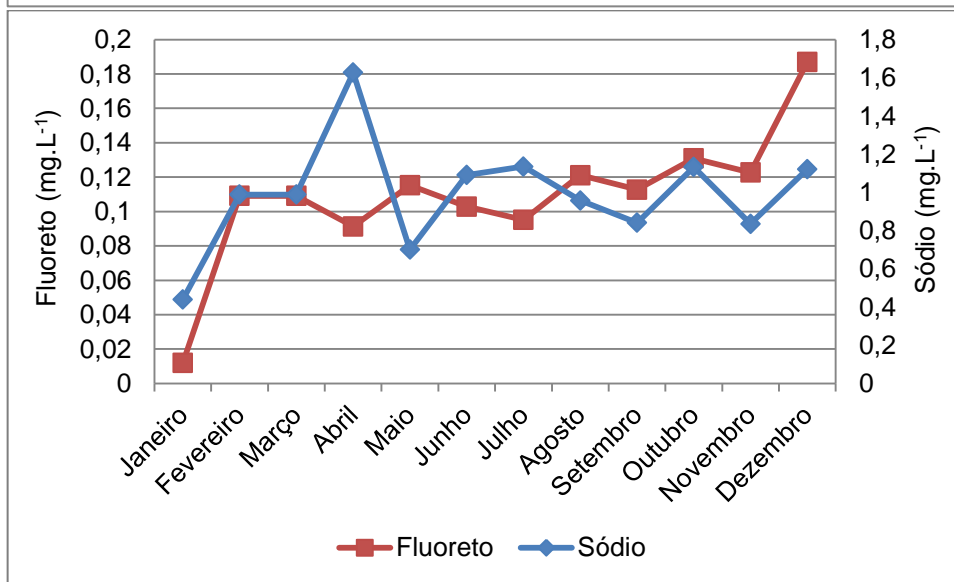
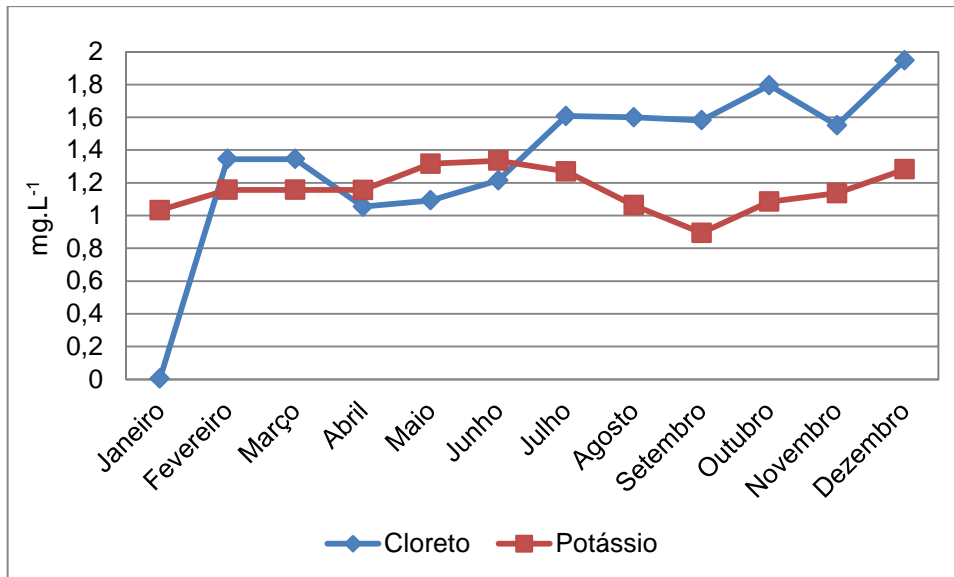


Figura 12. Nível do reservatório de Vigário ao longo do ano 2012.

3.1.2 Variáveis químicas da água

As principais variáveis químicas mensuradas ao longo do estudo podem ser visualizadas na figura 13, médias e respectivos desvios padrão podem ser vistos na tabela 3.





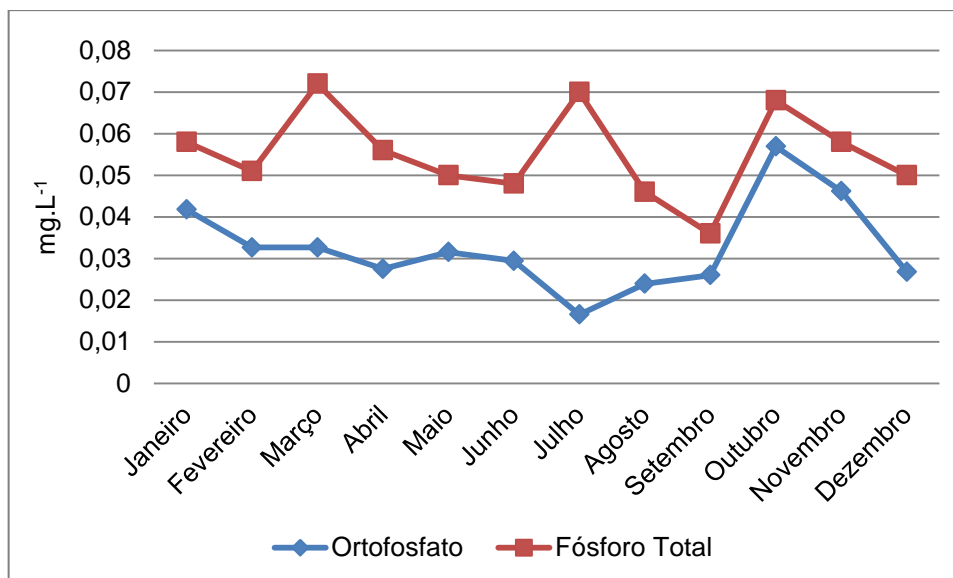


Figura 13. Variáveis químicas, em mg.L⁻¹ (exceto pH), mensuradas ao longo do estudo.

Tabela 3. Médias e desvios padrão (DP), em mg.L⁻¹ (exceto pH), das variáveis químicas mensuradas ao longo do estudo.

Variável	Média	DP
pH	6,75	0,47
Cálcio	4,37	0,68
Magnésio	0,84	0,43
Sulfato	0,83	0,18
Cloreto	1,34	0,50
Potássio	1,16	0,13
Fluoreto	0,11	0,04
Nitrito	0,64	0,73
Nitrato	1,21	0,35
Sódio	0,99	0,29
Ortofosfato	0,03	0,01
P total	0,06	0,01

O pH e as concentrações de fluoreto, potássio e ortofosfato não apresentaram grandes variações ao longo do ano. Cálcio e sódio apresentaram variações semelhantes com aumento das concentrações de janeiro a abril e setembro a dezembro, seguido por diminuição durante os meses de maio a setembro. As concentrações de nitrato apresentaram períodos de aumento estendendo-se de janeiro a junho e novembro a dezembro, e diminuição de junho a novembro. O magnésio apresentou grandes oscilações mantendo-se, entretanto, em torno do valor médio de 0,84 mg.L⁻¹. As concentrações de sulfato apresentaram diminuição durante os meses de janeiro a junho seguida de súbito aumento entre junho e julho e posterior equilíbrio até o final do ano. O íon Cloreto apresentou, de maneira geral,

aumento das concentrações ao longo de todo o ano, com valor mínimo de 0,004 mg.L⁻¹ obtido em janeiro e máximo de 0,187 mg.L⁻¹ obtido em dezembro, cabendo ressaltar que tais valores podem ser considerados baixos se comparados aos valores estabelecidos na resolução Conama 357/05 para classificação das águas do reservatório como águas de Classe 1. Vale ainda ressaltar que, de acordo com esta resolução as águas do reservatório de Vigário são classificadas como de Classe 2 devido às altas concentrações de fósforo total mensuradas neste reservatório. As concentrações de nitrato apresentaram tendência a aumentarem durante os meses de baixa pluviosidade ($\rho = -0,34$) e as concentrações de ortofosfato apresentaram tendência a aumentarem durante os meses de maior incidência de chuvas ($\rho = 0,54$).

3.2 *Eichhornia crassipes*

3.2.1 Concentrações de carbono, nitrogênio e fósforo total em *E. crassipes*

Com exceção do decréscimo de concentrações observado na massa submersa de *E. crassipes* nos meses de abril e maio, as concentrações de carbono apresentaram pouca variação temporal, especialmente na massa aérea. As concentrações significativamente maiores ($p < 0,05$) em sua massa aérea ao longo de praticamente todo estudo (fig.14).

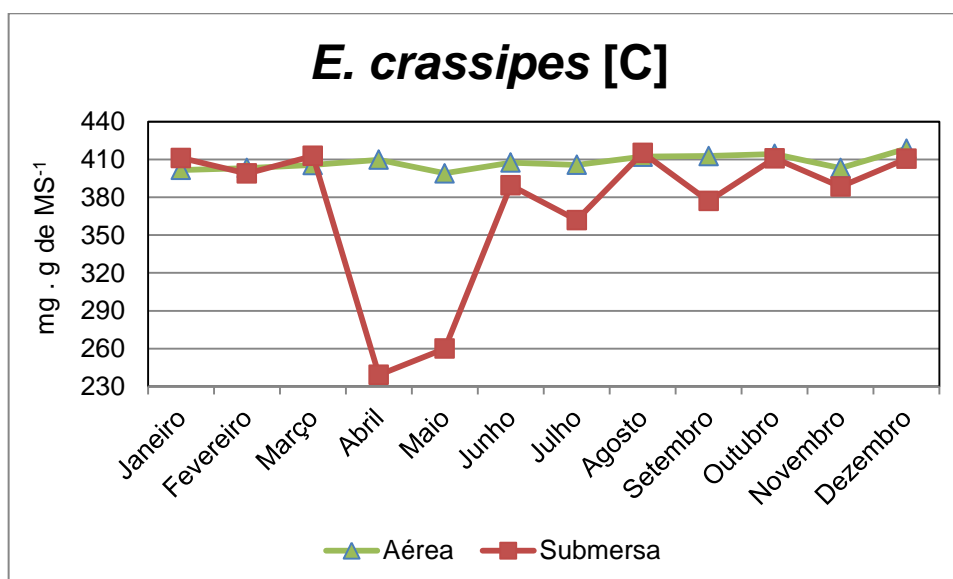


Figura 14. Concentrações de C (em mg · g massa seca⁻¹) em *E. crassipes* ao longo do estudo.

As concentrações de nitrogênio apresentaram oscilações ao longo de todo o estudo (fig.15). De maneira geral houve diminuição das concentrações nos meses de janeiro a março, seguida de picos de alta concentração nos meses de abril, agosto e outubro, e de baixa concentração em junho, setembro e dezembro. Analisando separadamente, as concentrações de nitrogênio na massa aérea apresentaram oscilações em torno do valor médio de $18,06 \text{ mg} \cdot \text{g MS}^{-1}$ de janeiro a abril, seguida por drástica diminuição que se manteve até setembro, e subsequente pico de concentração seguido de queda de outubro a dezembro. Na massa submersa houve queda de concentrações de janeiro a abril, seguida por um período de aumentos de concentrações com picos em maio e agosto e subsequente diminuições até o final do ano. É interessante notar que, ao contrário do que foi observado para as concentrações de carbono, as concentrações de nitrogênio foram, em média, maiores nas massas submersas ($p < 0,05$), embora tenham sido observados períodos de alternância nos meses de fevereiro, abril e outubro.

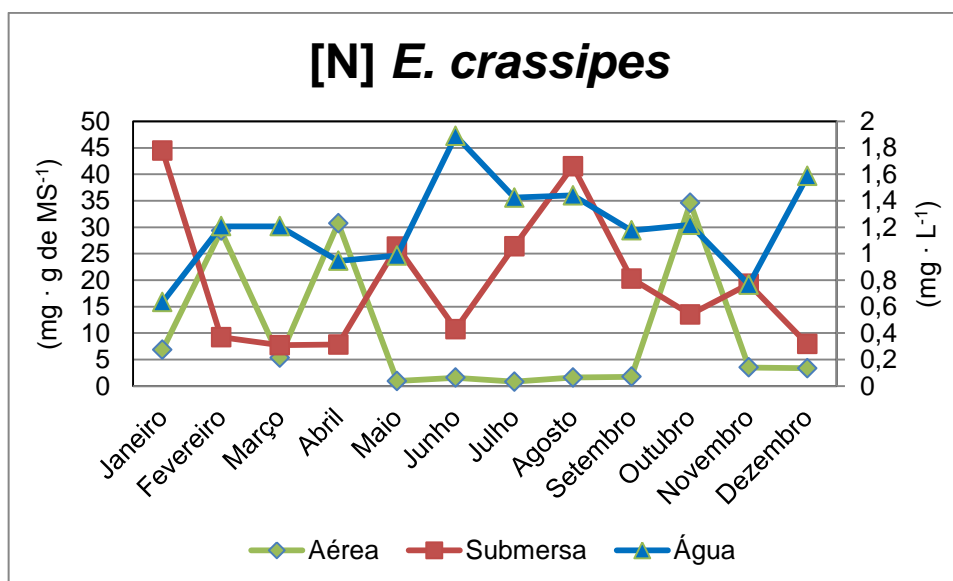


Figura 15. Concentrações de N (em $\text{mg} \cdot \text{g massa seca}^{-1}$) em *E. crassipes* e na água ao longo do estudo.

Analisando as concentrações de fósforo nas massas aérea e submersa de *E. crassipes* é possível observar variações semelhantes as das concentrações de nitrogênio, com maiores concentrações nas massas submersas e alternância nos meses fevereiro, março, abril e dezembro, entretanto a diferença entre as concentrações das massas aérea e submersa não foram estatisticamente significativas ($p > 0,05$) (fig.16).

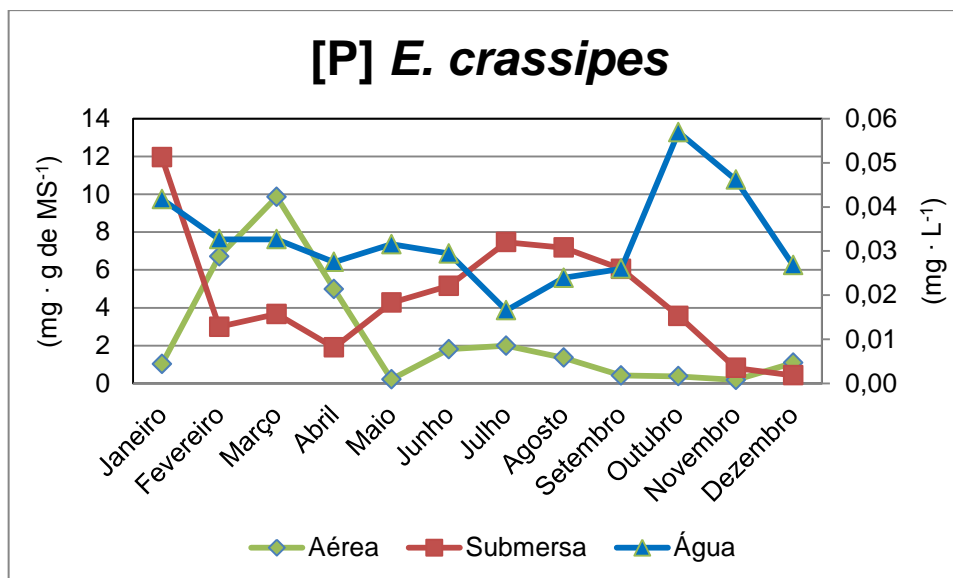


Figura 16. Concentrações de P (em mg . g massa seca⁻¹) em *E. crassipes* e na água ao longo do estudo.

As médias, desvios padrão e porcentagens da massa seca obtidas para as massas aérea e submersa de *E. crassipes* ao longo do estudo podem ser observadas na tabela 4.

Tabela 4. Médias, desvios padrão (DP) e porcentagem média da massa seca (MS) correspondentes às concentrações de C, N e P total mensuradas em *E. crassipes* ao longo do estudo.

<i>E. crassipes</i>		Média		DP		% MS
		mg . g de MS ⁻¹	mols . g de MS ⁻¹	mg . g de MS ⁻¹	mols . g de MS ⁻¹	
Aérea	[C]	407,881	33,960	5,827	0,485	40,79%
	[N]	10,028	0,162	13,158	0,212	1,00%
	[P]	2,498	0,026	3,074	0,032	0,25%
Submersa	[C]	373,062	31,061	60,109	5,005	37,31%
	[N]	19,612	0,316	12,908	0,208	1,96%
	[P]	4,620	0,049	3,237	0,034	0,46%

3.2.2 Razões estequiométricas em *E. crassipes*

E. crassipes apresentou maiores razões C:N em sua massa submersa de janeiro a abril (fig.17). A partir de março entretanto houve uma inversão e maiores razões C:N passaram a ser obtidas na massa aérea (até o mês de novembro), em outubro houve nova inversão. Considerando o período anual, pode-se dizer que as razões C:N em *E. crassipes* foram significativamente maiores na massa aérea ($p < 0,05$).

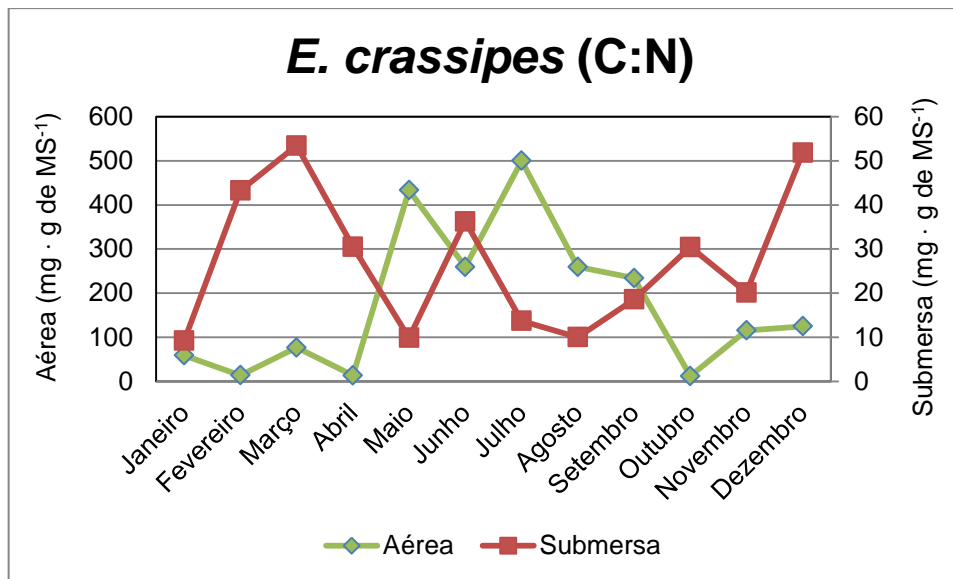


Figura 17. Razões C:N (em mg) mensuradas nas massas aérea e submersa de *E. crassipes* ao longo do estudo.

As razões C:P mantiveram-se baixas de janeiro a setembro, com exceção do pico observado em maio para a massa aérea. Houve aumento Durante os últimos meses do ano foi observado aumento gradual das razões C:P em ambas as partes. Os valores de razão C:P na massa aérea de *E. crassipes* foram significativamente maiores ($p < 0,05$) ao longo do ano, tendo sido observados valores maiores na massa submersa apenas nos meses de fevereiro a abril e em dezembro.

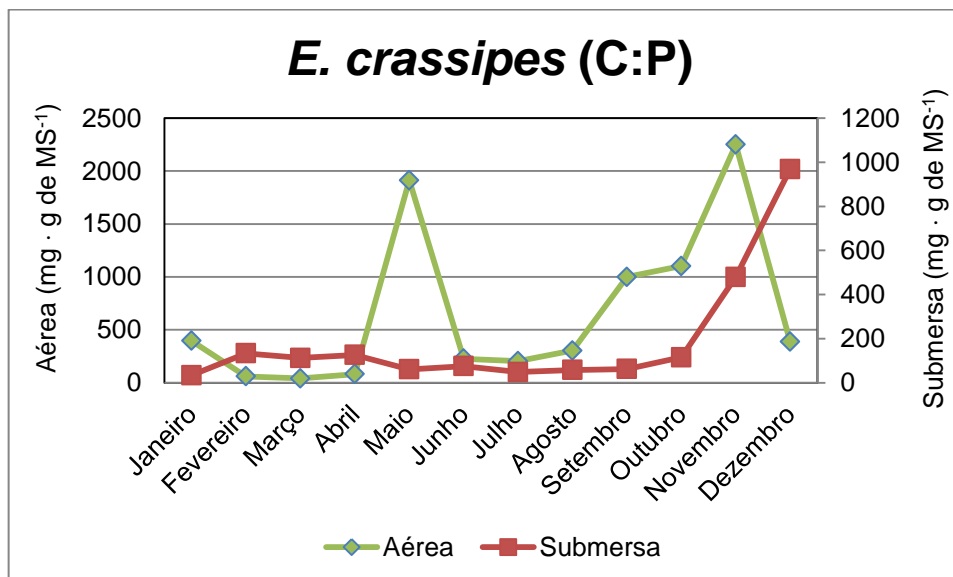


Figura 18. Razões C:P (em mg · g de MS⁻¹) mensuradas nas massas aérea e submersa de *E. crassipes* ao longo do estudo.

A massa aérea de *E. crassipes* apresentou baixas razões N:P de janeiro a setembro com aumento súbito em outubro seguido de diminuição em novembro e

dezembro (fig.19). A massa submersa também apresentou baixas razões N:P ao longo de quase todo o ano (de janeiro a outubro) com aumento súbito em novembro e breve diminuição em dezembro. As diferenças entre razões N:P nas massas aérea e submersa de *E. crassipes* não foram estatisticamente significativas ($p>0,05$).

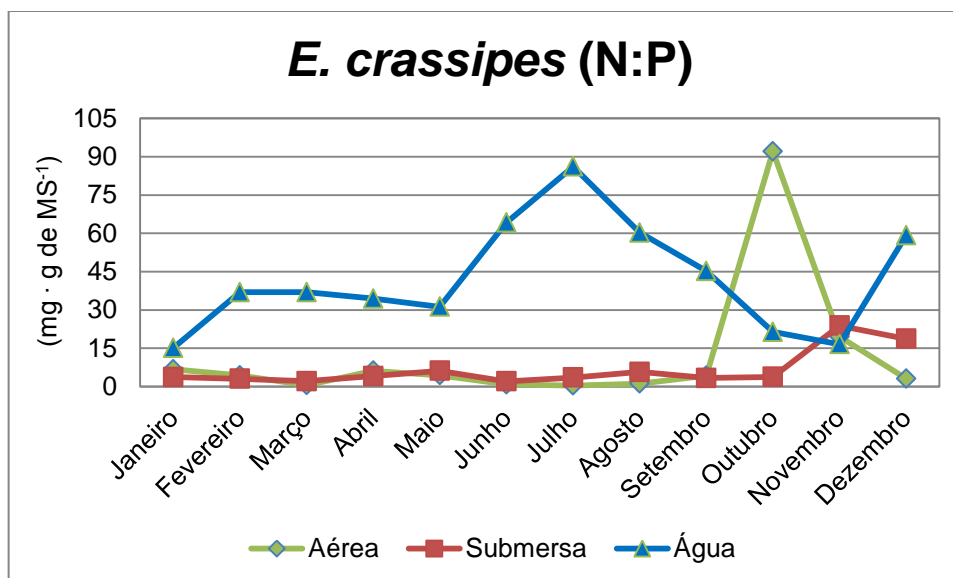


Figura 19. Razões estequiométricas (em $\text{mg} \cdot \text{g de MS}^{-1}$) mensurada nas massas aérea e submersa de *E. crassipes* e na água ao longo do estudo.

As razões estequiométricas médias obtidas para as massas aérea e submersa de *E. crassipes* ao longo do estudo podem ser observadas na tabela 5.

Tabela 5. Razões estequiométricas médias mensuradas em *E. crassipes* ao longo do estudo.

<i>E. crassipes</i>				
Razão	C:N	C:P	N:P	C:N:P
Aérea	41	163	4	163:4:1
Submersa	19	81	4	81:4:1

3.2.3 Capacidade de regulação homeostática de *E. crassipes*

E. crassipes apresentou, de maneira geral, baixa capacidade de regulação homeostática principalmente em sua massa aérea. A massa submersa apresentou maior capacidade de regulação homeostática da razão N:P ($H_{N:P}$) do que das concentrações de N e P (H_N e H_P , respectivamente) em seus tecidos (tab.6).

Tabela 6. Coeficientes de regulação homeostática de *E. crassipes*.

H	<i>E. crassipes</i>	
	Aérea	Submersa
H_N	0,80	1,31

H_P	0,69	1,90
$H_{N:P}$	0,47	3,22

3.2.4 Relação entre a estequiometria de *E. crassipes* e a disponibilidade de nutrientes na água

Não foram observadas correlações significativas entre as concentrações de nitrogênio ou fósforo nas massas aérea e submersa de *E. crassipes* e na água. Em relação às razões N:P, foi observada correlação negativa forte entre a massa aérea de *E. crassipes* e a água, as demais correlações não foram significativas.

Os coeficientes de correlação de Spearman (ρ) e respectivos p -valores estão disponíveis na tabela 7.

Tabela 7. Matriz de correlação de Spearman para [N], [P] e N:P nas massas aérea e submersa de *E. crassipes* e na água.

Matriz de Correlação (Spearman)		<i>E. crassipes</i>	
		Aérea	Submersa
[N]	ρ		
	Submersa	-0,44	1
	Água	-0,38	-0,18
	p-valores		
	Submersa	0,15	1
	Água	0,23	0,58
[P]	ρ		
	Submersa	0,03	1
	Água	-0,30	-0,32
	p-valores		
	Submersa	0,91	1
	Água	0,34	0,31
N:P	ρ		
	Submersa	0,48	1
	Água	-0,88	-0,36
	p-valores		
	Submersa	0,11	1
	Água	0,0002	0,25

3.3 *Pistia stratiotes*

3.3.1 Concentrações de carbono, nitrogênio e fósforo total em *P. stratiotes*

As concentrações de carbono em *P. stratiotes* apresentaram padrão bastante semelhante ao observado para *E. crassipes*, com pouca variação sazonal e aumento

súbito nos meses de novembro e dezembro, entretanto, em *P. stratiotes* a diferença entre as concentrações médias das massas aérea e submersa não foi significativa ($p>0,05$) (fig.20).

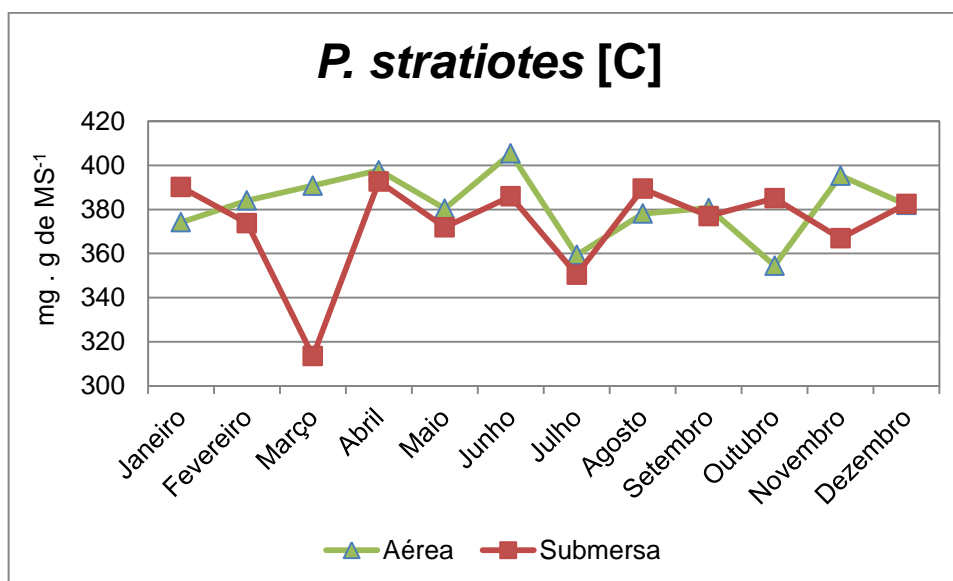


Figura 20. Concentrações de C (em $\text{mg} \cdot \text{g massa seca}^{-1}$) em *P. stratiotes* ao longo do estudo.

Foram observadas baixas concentrações de nitrogênio com pouca variação durante os meses de janeiro a agosto e pico ao final de setembro seguido de diminuição até dezembro (fig.21). A diferença entre concentrações de nitrogênio nas massas aérea e submersa não foi estatisticamente significativa ($p>0,05$).

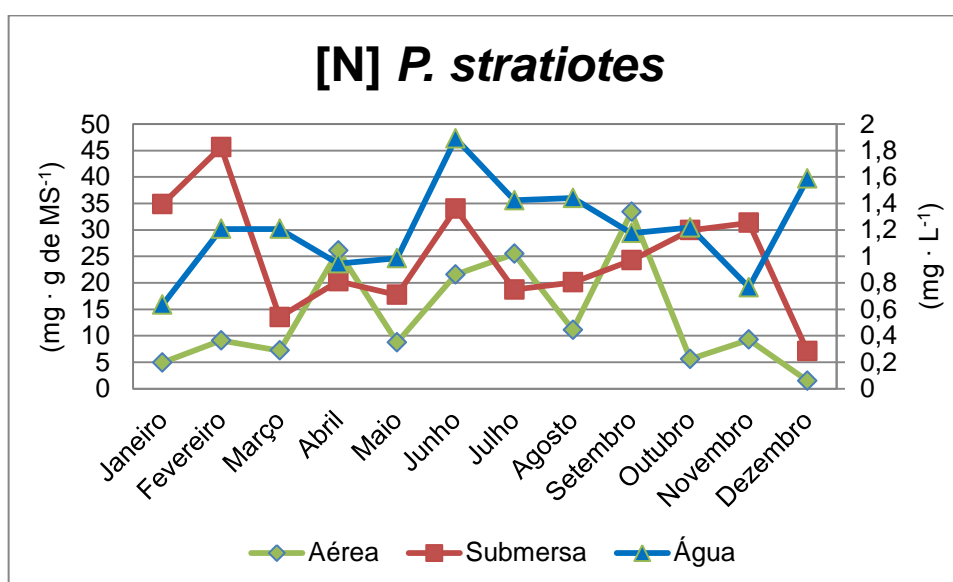


Figura 21. Concentrações de N (em $\text{mg} \cdot \text{g massa seca}^{-1}$) em *P. stratiotes* e na água ao longo do estudo.

De maneira geral as concentrações de fósforo apresentaram pico nos meses de maio, setembro e novembro e diminuição acentuada no mês de dezembro (fig.22). A massa submersa apresentou maiores concentrações ao longo de praticamente todo o ano (exceto janeiro, fevereiro e maio) mas as diferenças entre as concentrações de fósforo nas massas aérea e submersa não foi estatisticamente significativa ($p>0,05$).

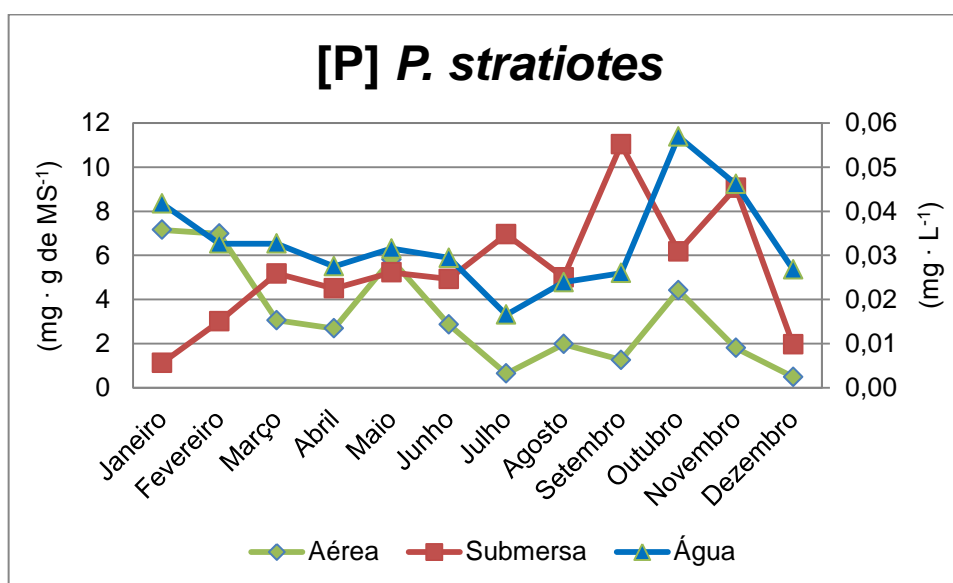


Figura 22. Concentração de P (em $\text{mg} \cdot \text{g} \text{ massa seca}^{-1}$) em *P. stratiotes* e na água ao longo do estudo.

As médias, desvios padrão e porcentagens da massa seca obtidas para as massas aérea e submersa de *P. stratiotes* ao longo do estudo podem ser observadas na tabela 8.

Tabela 8. Médias, desvios padrão (DP) e porcentagem média da massa seca (MS) correspondentes às concentrações de C, N e P total mensuradas em *P. stratiotes* ao longo do estudo.

<i>P. stratiotes</i>		Média		DP		% MS
		$\text{mg} \cdot \text{g} \text{ de MS}^{-1}$	$\text{mols} \cdot \text{g} \text{ de MS}^{-1}$	$\text{mg} \cdot \text{g} \text{ de MS}^{-1}$	$\text{mols} \cdot \text{g} \text{ de MS}^{-1}$	
Áérea	[C]	381,892	31,796	14,778	1,230	38,19%
	[N]	13,659	0,220	10,212	0,165	1,37%
	[P]	3,259	0,034	2,333	0,025	0,33%
Submersa	[C]	373,290	31,080	22,283	1,855	37,33%
	[N]	24,785	0,400	10,708	0,173	2,48%
	[P]	5,346	0,056	2,786	0,029	0,53%

3.3.2 Razões estequiométricas em *P. stratiotes*

As razões C:N em *P. stratiotes* mantiveram-se baixas ao longo de praticamente todo o ano (janeiro a novembro), com aumento súbito em dezembro tanto na massa aérea quanto submersa (fig.23). Os valores de razão C:N da massa aérea de *P. stratiotes* foram significativamente maiores ($p < 0,05$) do que os da massa submersa.

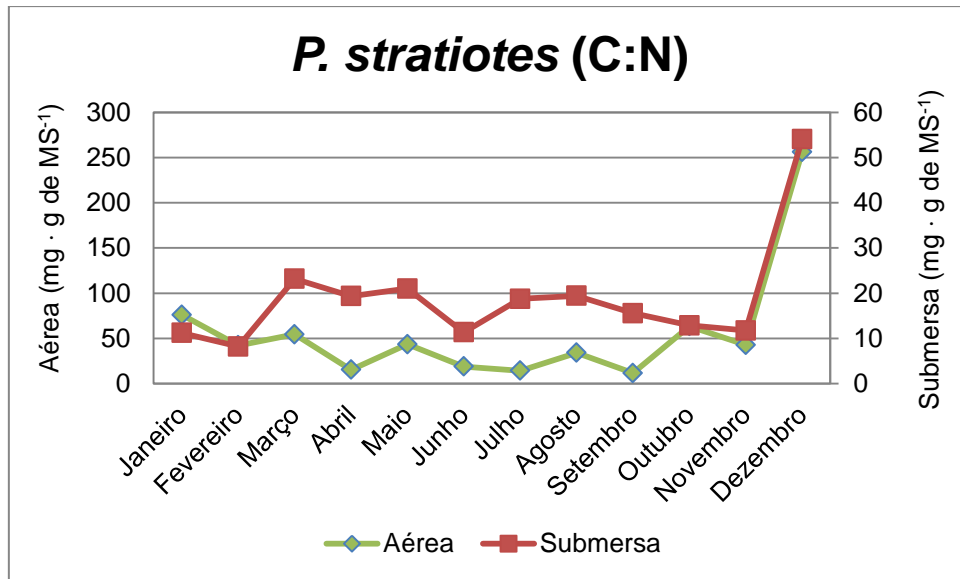


Figura 23. Razões C:N (em mg · g de MS⁻¹) mensuradas nas massas aérea e submersa de *P. stratiotes* ao longo do estudo.

De maneira similar ao observado em *E. crassipes*, as razões C:P da massa aérea de *P. stratiotes* foram baixas ao longo de quase todo o ano (janeiro a outubro) (fig.24). Já a massa submersa apresentou breve curva de diminuição de janeiro a abril e manteve baixos valores até outubro. Em novembro e dezembro foi observado aumento súbito das razões C:P em ambas as partes. Não foi observada diferença significativa ($p > 0,05$) entre razões C:P das massas aérea e submersa de *P. stratiotes*.

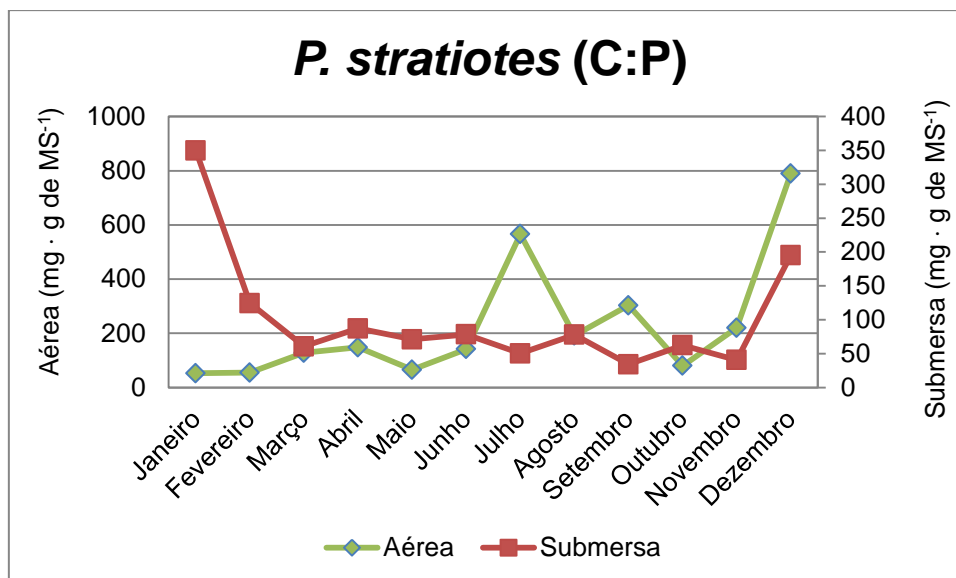


Figura 24. Razões C:P (em mg · g de MS⁻¹) mensuradas nas massas aérea e submersa de *P. stratiotes* ao longo do estudo.

As razões N:P da massa aérea se mantiveram baixas durante a maior parte do ano, com picos no meses de julho e setembro (fig.25). A massa submersa apresentou alta razão N:P em janeiro, com diminuição gradual nos meses subsequentes e manutenção de baixos valores durante o restante do ano. A diferença observada entre razões N:P das massas aérea e submersa de *P. stratiotes* não foi significativa.

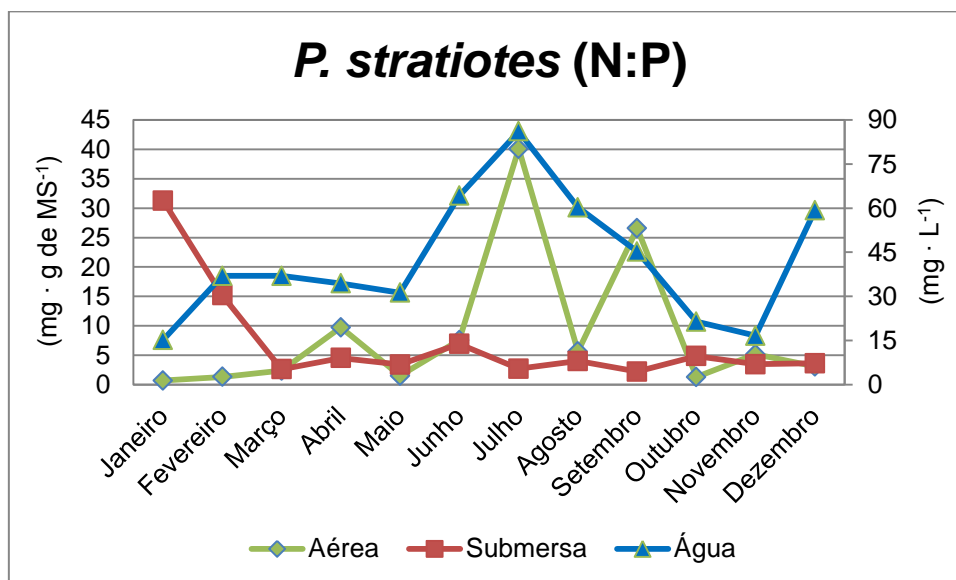


Figura 25. Razões N:P (em mg · g de MS⁻¹) mensuradas nas massas aérea e submersa de *P. stratiotes* e na água ao longo do estudo.

As razões estequiométricas médias obtidas para as massas aérea e submersa de *E. crassipes* ao longo do estudo podem ser observadas na tabela 9.

Tabela 9. Razões estequiométricas médias mensuradas em *P. stratiotes* ao longo do estudo.

<i>P. stratiotes</i>				
Razão	C:N	C:P	N:P	C:N:P
Aérea	28	117	4	117:4:1
Submersa	15	70	5	70:5:1

3.3.3 Capacidade de regulação homeostática de *P. stratiotes*

A capacidade de regulação homeostática de *P. stratiotes* apresentou padrão bastante diferenciado das demais espécies, com maior capacidade de regulação da concentração de N em sua massa aérea, maior capacidade de regulação da concentração de P e razão N:P em sua massa (tab.10).

Tabela 10. Coeficientes de regulação homeostática de *P. stratiotes*.

<i>H</i>	<i>P. stratiotes</i>	
	Aérea	Submersa
H_N	4,11	1,91
H_P	0,62	3,87
$H_{N:P}$	0,68	1,63

3.3.4 Relação entre a estequiometria de *P. stratiotes* e a disponibilidade de nutrientes na água

Não foram observadas correlações significativas entre a concentração de nitrogênio nas massas aérea e submersa de *P. stratiotes* e na água (tab.11). Tanto para as concentrações de fósforo quanto para razões N:P foram observadas correlações positivas moderadas entre as massas aéreas e a água. As demais correlações não foram significativas.

Tabela 11. Matriz de correlação de Spearman para [N], [P] e N:P nas massas aérea e submersa de *P. stratiotes* e na água.

Matriz de Correlação (Spearman)		<i>P. stratiotes</i>	
		Aérea	Submersa
[N]	ρ		
	Submersa	0,13	1
	Água	0	-0,29
	p- valores		
	Submersa	0,69	1
	Água	1	0,37
[P]	ρ		
	Submersa	-0,38	1
	Água	0,65	-0,08
	p- valores		
	Submersa	0,23	1
	Água	0,02	0,81
N:P	ρ		
	Submersa	-0,52	1
	Água	0,68	-0,28
	p- valores		
	Submersa	0,09	1
	Água	0,02	0,38

3.4 *Salvinia auriculata*

3.4.1 Concentrações de carbono, nitrogênio e fósforo total em *S. auriculata*

S. auriculata apresentou padrão de concentrações de carbono diferente das demais espécies. Foram observados valores altos durante todo o ano com pico de concentração no mês de setembro (fig.26). A massa aérea apresentou concentrações significativamente maiores durante todo o ano ($p < 0,05$).

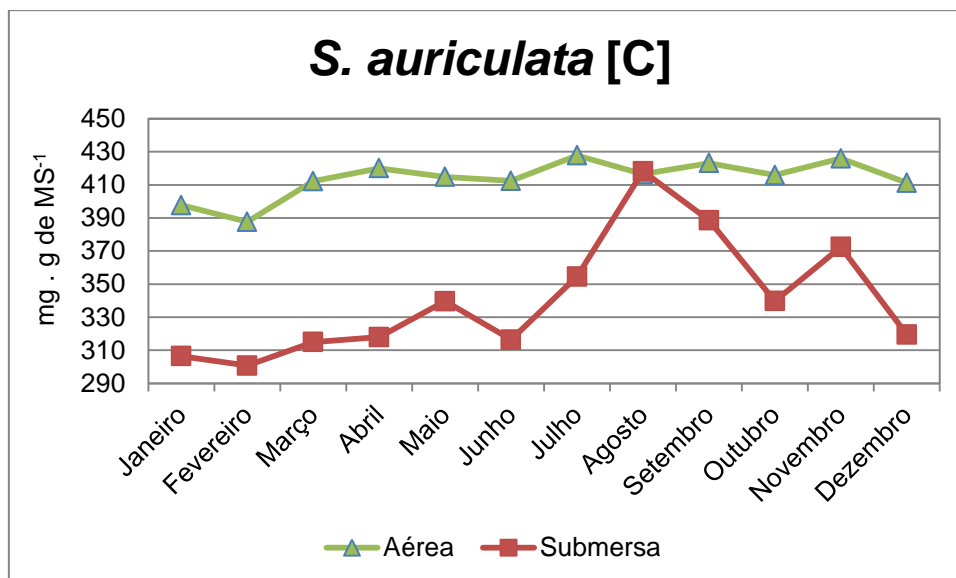


Figura 26. Concentrações de C (em mg · g massa seca⁻¹) em *S. auriculata* ao longo do estudo.

As concentrações de nitrogênio foram baixas ao longo quase todo o ano, com exceção dos meses de pico em fevereiro, junho e agosto para a massa submersa, e setembro para a massa aérea (fig.27). Não foi observada diferença significativa entre massas aérea e submersa para tais concentrações ($p > 0,05$).

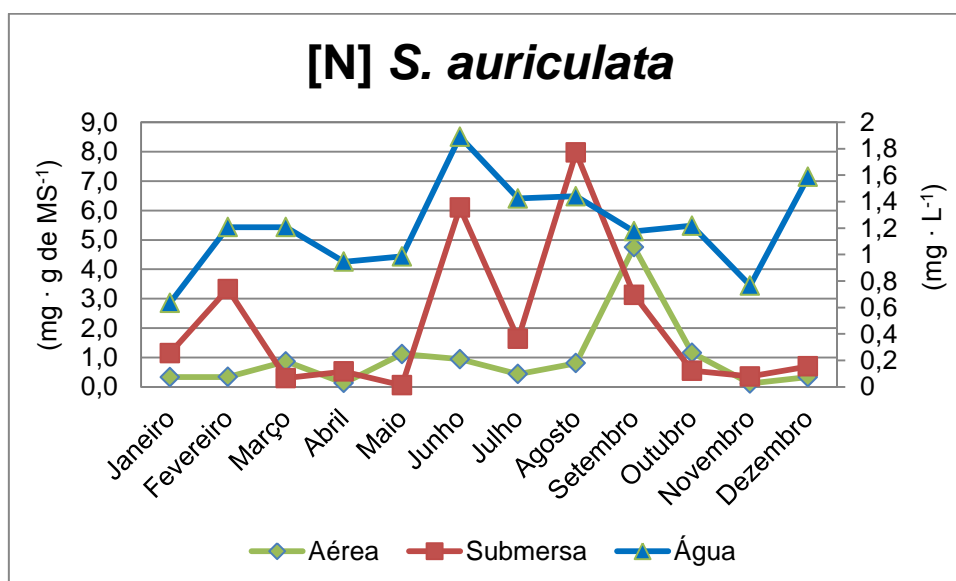


Figura 27. Concentrações de N (em mg · g massa seca⁻¹) em *S. auriculata* e na água ao longo do estudo.

As concentrações de fósforo apresentaram grande variação ao longo do ano com menores valores observados em janeiro, abril e outubro, e maiores valores em maio, junho e novembro (fig.28). *S. auriculata* apresentou concentrações de fósforo significativamente maiores em sua massa aérea ($p < 0,05$).

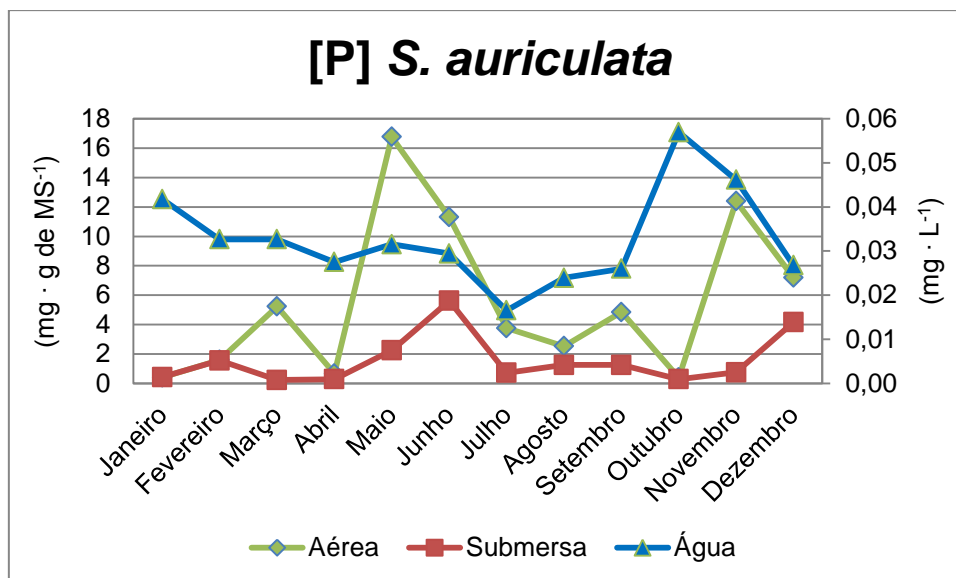


Figura 28. Concentrações de P (em $\text{mg} \cdot \text{g} \text{ massa seca}^{-1}$) em *S. auriculata* e na água ao longo do estudo.

As médias, desvios padrão e porcentagens da massa seca obtidas para as massas aérea e submersa de *S. auriculata* ao longo do estudo podem ser observadas na tabela 12.

Tabela 12. Médias, desvios padrão (DP) e porcentagem média da massa seca (MS) correspondentes às concentrações de C, N e P total mensuradas em *S. auriculata* ao longo do estudo.

<i>S. auriculata</i>		Média		DP		% MS
		$\text{mg} \cdot \text{g} \text{ de MS}^{-1}$	$\text{mols} \cdot \text{g} \text{ de MS}^{-1}$	$\text{mg} \cdot \text{g} \text{ de MS}^{-1}$	$\text{mols} \cdot \text{g} \text{ de MS}^{-1}$	
Aérea	[C]	413,789	34,452	10,951	0,952	41,38%
	[N]	0,944	0,015	1,201	0,020	0,09%
	[P]	5,587	0,059	5,115	0,056	0,56%
Submersa	[C]	340,769	28,372	34,749	3,022	34,08%
	[N]	2,148	0,035	2,440	0,041	0,21%
	[P]	1,564	0,016	1,622	0,018	0,16%

3.4.2 Razões estequiométricas em *S. auriculata*

A razão C:N da massa aérea de *S. auriculata* apresentou diminuição durante os períodos de janeiro a março e julho a setembro, com picos nos meses de abril e novembro (fig.29). Já a massa submersa apresentou apenas um pico em maio e pouca variação durante os demais meses do ano. Os valores de razão C:N obtidos a partir da massa aérea de *S. auriculata* foram significativamente maiores do que os obtidos a partir da massa submersa ($p < 0,05$).

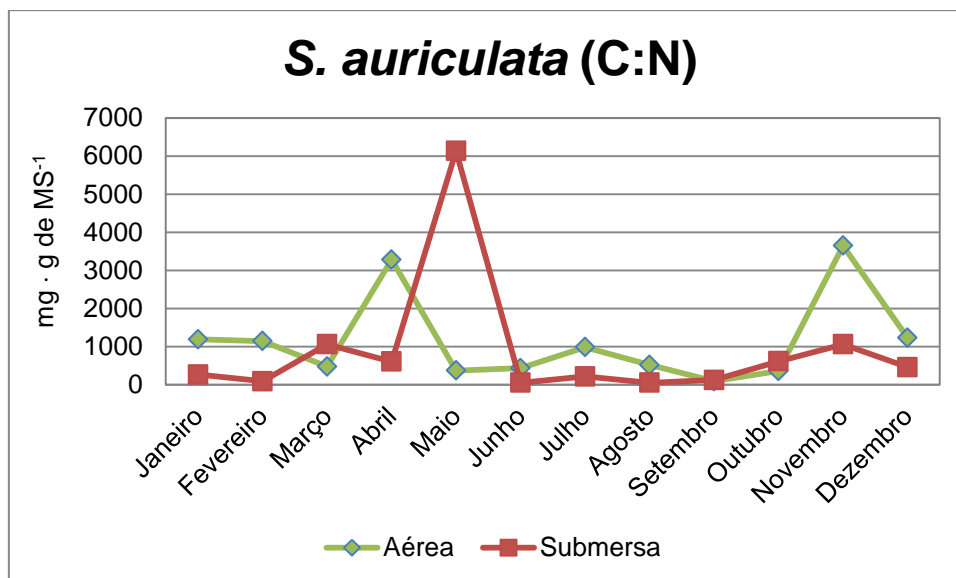


Figura 29. Razões C:N (em mg · g de MS⁻¹) mensuradas nas massas aérea e submersa de *S. auriculata* ao longo do estudo.

As razões C:P da massa aérea de *S. auriculata* apresentaram altos valores em janeiro, seguidos por diminuição abrupta em fevereiro e março a pico seguido de queda em abril. Houve breve aumento de maio a agosto, pequena diminuição em setembro e pico seguido de queda em outubro. Conforme pode ser visto na figura 30, a variação da razão C:P na massa submersa de *S. auriculata* foi semelhante a da massa aérea, com exceção do pico observado em março que precedeu o pico observado na massa aérea em abril. Não houve diferença significativa entre razões C:P das massas aérea e submersa de *S. auriculata* ($p > 0,05$).

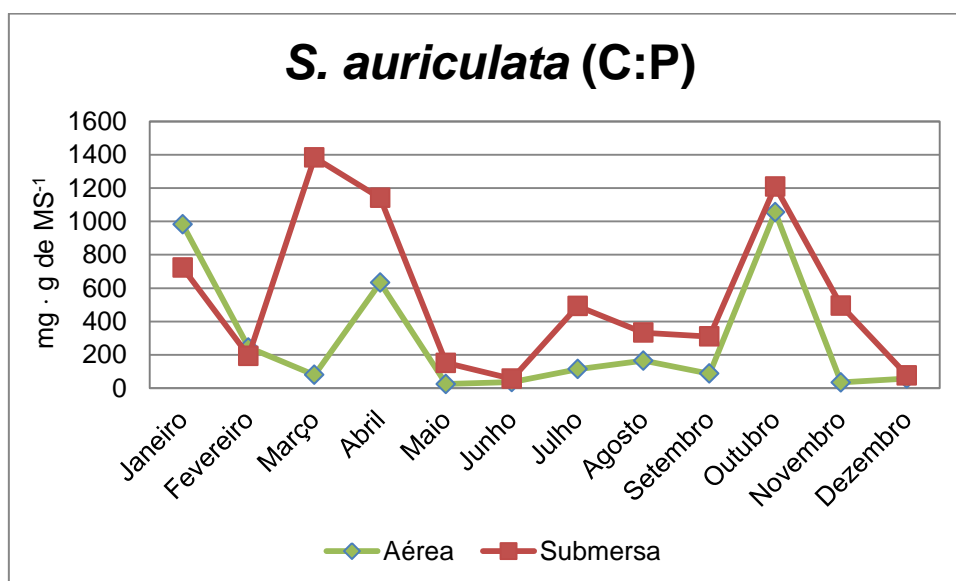


Figura 30. Razões C:P (em mg · g de MS⁻¹) mensuradas nas massas aérea e submersa de *S. auriculata* ao longo do estudo.

As razões N:P obtidas em ambas as massas de *S. auriculata* foram bastante baixas. A massa aérea apresentou diminuição de valores durante o período de janeiro a maio, leve aumento de julho a outubro e nova diminuição nos dois últimos meses do ano (fig.31). A massa submersa também apresentou diminuição de valores de janeiro a maio porém seguida por um período de aumento de maio a agosto e nova diminuição durante o restante do ano. Os valores de razão N:P da massa submersa de *S. auriculata* foram significativamente maiores do que os da massa aérea ($p < 0,05$).

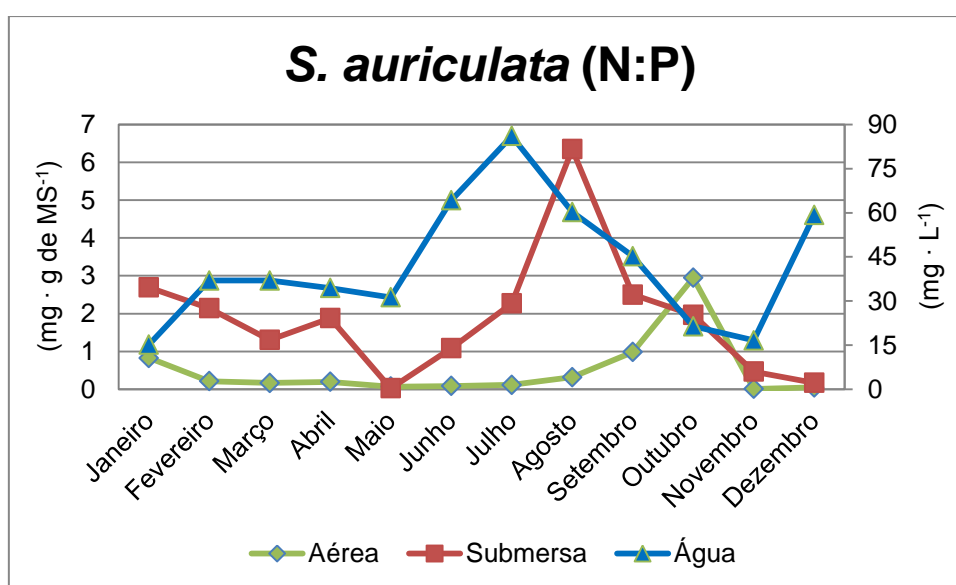


Figura 31. Razões N:P (em mols) mensuradas nas massas aérea e submersa de *S. auriculata* e na água ao longo do estudo.

As razões estequiométricas médias obtidas para as massas aérea e submersa de *E. crassipes* ao longo do estudo podem ser observadas na tabela 13.

Tabela 13. Razões estequiométricas médias mensuradas em *S. auriculata* ao longo do estudo.

<i>S. auriculata</i>				
Razão	C:N	C:P	N:P	C:N:P
Aérea	438	74	0,2	74:0,2:1
Submersa	159	218	1,4	218:1,4:1

3.4.3 Capacidade de regulação homeostática de *S. auriculata*

S. auriculata apresentou baixos valores de H_N tanto para massa aérea quanto submersa, valores de $H_{N:P}$ um pouco mais altos também em ambas as partes e valores de H_P baixos na massa aérea e altos na massa submersa (tab.14).

Tabela 14. Coeficientes de regulação homeostática de *S. auriculata*.

<i>H</i>	<i>S. auriculata</i>	
	Aérea	Submersa
H_N	0,78	0,46
H_P	0,80	7,14
$H_{N:P}$	2,81	3,60

3.4.4 Relação entre a estequiometria de *S. auriculata* e a disponibilidade de nutrientes na água

Não foram observadas correlações significativas entre as concentrações de nitrogênio ou fósforo nas massas aérea e submersa de *E. crassipes* e na água. Em relação às razões N:P, foi observada correlação positiva forte entre a massa aérea de *S. auriculata* e sua massa submersa, as demais correlações não foram significativas.

Tabela 15. Matriz de correlação de Spearman para [N], [P] e N:P nas massas aérea e submersa de *S. auriculata* e na água.

Matriz de Correlação (Spearman)		<i>S. auriculata</i>	
		Aérea	Submersa
[N]	ρ		
	Submersa	0,13	1
	Água	0,37	0,53
	p-valores		
	Submersa	0,68	1
	Água	0,24	0,08
[P]	ρ		
	Submersa	0,55	1
	Água	-0,14	-0,29
	p-valores		
	Submersa	0,07	1
	Água	0,66	0,35
N:P	ρ		
	Submersa	0,78	1
	Água	-0,15	0,14
	p-valores		
	Submersa	0,004	1
	Água	0,65	0,67

4 Discussão

4.1 Variações na disponibilidade de nutrientes na água

De acordo com os resultados apresentados, as variações na disponibilidade de nutrientes na água, em particular as concentrações de nitrato e ortofosfato, parecem estar associadas às variações dos níveis pluviométricos da região em que se encontra o reservatório de Vigário. Entretanto, as correlações apresentam tendências contrárias, uma vez que as concentrações de nitrato tendem a aumentar durante os meses de baixa pluviosidade ($\rho = -0,34$) e as concentrações de ortofosfato tendem a aumentar durante os meses de maior incidência de chuvas ($\rho = 0,54$).

O aumento das concentrações de nitrato durante a época de seca está associada diminuição da diluição dos efluentes ricos em compostos nitrogenados, a maior parte proveniente de esgotos domésticos, vindos do rio Paraíba do Sul. Já o aumento das concentrações de ortofosfato durante os meses de alta pluviosidade está provavelmente associado a um aumento no aporte de eletrólitos decorrentes da lixiviação e erosão dos solos de áreas adjacentes ao reservatório, especialmente áreas agrícolas (Branco et al. 2004).

4.2 Concentrações de carbono, nitrogênio e fósforo nas macrófitas aquáticas

Tanto em *E. crassipes* quanto em *P. stratiotes* as concentrações de carbono apresentaram padrões de variação similares, com pouca variação ao longo do ano e valores próximos de concentrações nas massas aérea e submersa. Já *S. auriculata* apresentou diferença significativa entre as concentrações de massas aérea e submersa, sendo que a massa aérea apresentou maiores valores e menores oscilações. É intrigante o fato de *S. auriculata* ter sido a única espécie a apresentar diferença significativa entre massas aérea e submersa, pois de acordo com Croxdale (1978) as “raízes” de *S. auriculata* são na verdade folhas modificadas que desempenham o papel funcional de raízes.

A porcentagem de carbono por massa seca nas massas aéreas das macrófitas variaram em torno de 41% em *E. crassipes* e *S. auriculata*, e 38% em *P. stratiotes*, a mesma porcentagem nas massas submersas variaram em torno de 37%

em *E. crassipes* e *P. stratiotes*, e 34% em *S. auriculata*. Tais valores são coerentes com os dados disponíveis na literatura. Esteves (1982) ao analisar a composição química de *E. crassipes* em seis diferentes reservatórios do estado de São Paulo obteve valores entre 34 e 41% para a planta inteira, Howard-Williams & Junk (1977) em um estudo realizado na Amazônia estimaram valores médios de concentração de carbono de 33% para *P. stratiotes* e 37% para *S. auriculata* (planta inteira), já Piedade et al (1997), também em um trabalho também realizado na Amazônia, obtiveram valores em torno de 40% para *P. stratiotes* e 42% para *S. auriculata* (planta inteira).

De acordo com a compilação de dados apresentada na tabela 16, as concentrações de carbono em macrófitas aquáticas apresentam, em média, valores em torno de 40% da massa seca e de acordo com os resultados obtidos neste estudo as concentrações de carbono nas massas áreas tendem a ser maiores, provavelmente devido ao fato de que a assimilação de carbono ocorre nos tecidos fotossintetizantes. Sterner & Elser (2002) afirmam que as concentrações de carbono em autotróficos geralmente não apresentam grandes variações e que plantas vasculares geralmente apresentam maiores valores devido às altas concentrações de carbono em tecido estruturais, o que provavelmente está também associado às maiores concentrações de carbono nas massas aéreas das espécies estudadas.

As concentrações de nitrogênio apresentaram valores condizentes com a literatura apenas para *E. crassipes* e *P. stratiotes*, já em *S. auriculata* as concentrações foram demasiadamente baixas.

No presente estudo *E. crassipes* e *P. stratiotes* apresentaram concentrações médias de nitrogênio, em suas massas aéreas, em torno de 1,0 e 1,4% respectivamente, enquanto que as concentrações nas massas submersas ficaram em torno de 2,0 e 2,5%. Howard-Williams & Junk (1977) e Piedade et al (1997) obtiveram, para *P. stratiotes*, valores em torno de 1,9 e 1,5% para planta inteira, respectivamente. Já as concentrações de nitrogênio em *E. crassipes*, obtidas por Esteves (1982) variaram em torno de 1,1 e 1,4%, também para plantas inteiras. Em um estudo realizado na Flórida, Boyd et al (1971) mensuraram a composição química de espécimes de *E. crassipes* em 17 habitats diferentes, incluindo ambientes prístinos e ambientes altamente impactados, a concentração de

nitrogênio média estimada pelos autores foi de aproximadamente 2,4%, com valores mínimo de 1,3% e máximo de 3,3%.

S. auriculata apresentou concentração médias de nitrogênio em torno de 0,01% em sua massa aérea e 0,2% em sua massa submersa, Howard-Williams & Junk (1977) e Piedade et al (1997) obtiveram valores em torno de 2,0 e 1,3% (plantas inteiras) respectivamente. Em um estudo realizado no reservatório de Salto Grande, no estado de São Paulo, Martins et al (2003) mensuraram concentrações de nitrogênio em torno de 2,6% em espécimes de *S. auriculata*. Através da comparação entre os dados obtidos neste estudo e os disponíveis na literatura, pode-se dizer que as concentrações de nitrogênio obtidas em *S. auriculata* apresentaram valores bastante abaixo da faixa de normalidade.

É relatado na literatura que produtores primários quando submetidos a condições em que o nitrogênio é fortemente limitante passam a apresentar baixas concentrações deste nutriente em sua biomassa, diminuindo conseqüentemente sua razão N:P. Agami & Reddy (1990) por exemplo, mensuraram, em *E. crassipes*, concentrações de nitrogênio seis vezes maiores em plantas cultivadas em ambientes com alta disponibilidade de nitrogênio em relação a plantas cultivadas em ambientes com baixas concentrações deste nutriente. Por outro lado Koerselman & Meuleman (1996) relatam que de maneira geral as concentrações de nitrogênio ou fósforo em tecidos vegetais apresentam maior correlação com a razão N:P do meio do que com as concentrações destes nutrientes propriamente ditas. De acordo com estes autores, espécies vegetais podem apresentar altas concentrações de nitrogênio em ecossistemas em que a razão N:P do meio seja alta mas que não necessariamente apresente altas concentrações de nitrogênio, o mesmo se aplica ao fósforo. As concentrações absolutas de nutrientes estariam mais associadas à produção de biomassa e à composição de espécies do ambiente.

Sendo assim, tendo em vista a alta razão N:P média da água do reservatório de Vigário (~37), é preciso considerar a possibilidade de que o método de digestão das amostras utilizado neste estudo pode não ter sido adequado para a digestão de *S. auriculata*, fazendo com que os valores de concentrações de nitrogênio para esta espécie fossem subestimados. Estudos posteriores a serem realizados com outro(s) método(s) de digestão são necessários para confirmar ou refutar esta possibilidade.

No presente estudo foram observadas maiores concentrações de nitrogênio na massa submersa de todas as espécies, resultados estes condizentes com os resultados de Agami & Reddy (1990) e Da Silva et al (1994). Porém existem estudos em que foram obtidos resultados opostos, como o de Finlayson (1991), que observou maiores concentrações de nitrogênio das massas aéreas de *Ozya meridionalis*, *Hymenache acutigluma* e *Pseudoraphis spinescens*.

Independentemente, é importante ressaltar que houve diferença significativa ($p < 0,05$) entre as concentrações de nitrogênio das massas aérea e submersa das espécies estudadas, sendo este um resultado que aponta para a necessidade de que se analise separadamente as diferentes partes das plantas em estudos de composição química e/ou estequiometria ecológica.

É de conhecimento comum na comunidade científica o conceito de que diversas espécies vegetais possuem ampla plasticidade fenotípica, sendo portanto capazes de alterar seu fenótipo do modo a se adaptarem às condições do meio em que se encontram. De fato, Pavão (2007) observou maior ganho de massa aérea de *Salvinia molesta* em relação à sua massa submersa quando submetida a maiores concentrações de fósforo e Amorim & Camargo (2009) observaram que o crescimento de *P. stratiotes* é deslocado para sua parte submersa quando cultivada em menores concentrações de nitrogênio. Considerando os resultados de tais estudos é possível afirmar que em estudos em que não são analisadas separadamente as diferentes partes das plantas para avaliar mudanças na composição química de espécies vegetais em decorrência de modificações nas condições do meio, as alterações detectadas podem não estar associadas somente a alterações na composição química dos tecidos vegetais mas também a mudanças quantitativas nas proporções entre as massas de diferentes tecidos.

O resultados relacionados às concentrações de fósforo apresentaram valores compatíveis com a literatura para todas as espécies. Em *E. crassipes* as concentrações nas massas aérea e submersa mantiveram-se em torno de 0,25% e 0,46% da massa seca, respectivamente. *P. stratiotes* apresentou maior concentração de fósforo na massa submersa do que na massa aérea, com 0,53% e 0,33% respectivamente, já *S. auriculata* apresentou maiores concentrações em sua massa aérea, com valores em torno de 0,56% e 0,16%.

É interessante notar que *S. auriculata* apresentou picos de concentração de fósforo em sua massa aérea durante os meses de maio e novembro (fig. 40), o que indica que estas seriam épocas favoráveis ao crescimento desta espécie. Elser et al (2003) em sua síntese de dados sobre taxas de crescimento e estequiometria de diferentes táxons de produtores e consumidores primários, apontam para a existência de uma forte correlação positiva entre taxas de crescimento e concentrações de fósforo, decorrente de maiores alocações de ARN ribossomal necessária à intensa síntese proteica. Tais dados dão força à “Hipótese da Taxa de Crescimento” (“Growth Rate Hypothesis” - GRH) proposta por Elser et al (2000).

E. crassipes apresentou maiores valores de concentrações de fósforo na massa aérea durante os meses de fevereiro, março e abril, sendo estes os únicos meses em que foram observadas maiores concentrações de fósforo na massa aérea desta espécie, o mesmo foi observado para *P. stratiotes* em janeiro e fevereiro. Tais inversões das concentrações de fósforo nas diferentes partes das plantas podem refletir tanto a existência de divergências no sincronismo fenológico do crescimento das diferentes partes, quanto a habilidade de direcionamento e/ou realocação de nutrientes de acordo com suas necessidades fisiológicas ou em resposta a pressões ambientais.

Na tabela 16 são apresentados dados deste e de outros estudos associados a composição química de diversas espécies de macrófitas aquáticas para fins de comparação.

Tabela 16. Concentrações médias de C, N e P em diversas espécies de macrófitas mensuradas neste e em outros estudos.

Macrófita		[C] (mg . g MS ⁻¹)	[N] (mg . g MS ⁻¹)	[P] (mg . g MS ⁻¹)	Autor
<i>Echhornia crassipes</i> (Mart.) Solms	Planta inteira	-	20,00	2,60	20
		-	13,3 - 33,3	1,4 - 8,0	2
		-	29,60	2,2 - 7,2	6
		340,1 - 409,9	11,1 - 13,8	0,8 - 1,8	7
		307,5	18,10	2,30	19
		-	20,0 - 40,0	1,0 - 3,2	21
	Massa aérea	-	7,10	2,20	11
	Massa submersa	-	9,50	5,10	11
	Massa aérea	407,9	10,03	2,50	22
	Massa	373,1	19,61	4,62	22

	submersa					
<i>Eichhornia azurea</i> (Swartz) Kunth	Massa aérea	-	12,00	1,00	15	
	Massa submersa	-	36,00	2,00	15	
	Planta inteira	-	10,50	3,20	18	
<i>Pistia stratiotes</i> L.	Planta inteira		24,00	3,80	20	
			-	18,50	3,00	18
			-	4,3 - 15,0	0,8 - 2,9	3
			335,1	18,50	1,90	5
		402,7	14,80	1,30	16	
	Massa aérea	-	10,60	3,90	11	
	Massa submersa	-	12,30	6,50	11	
	Massa aérea	381,9	13,66	3,26	22	
Massa submersa	373,3	24,78	5,35	22		
<i>Salvinia auriculata</i> Aublet	Planta inteira		369,4	19,50	2,40	5
			-	-	1,10	9
			421,5	12,80	0,80	16
	Massa aérea	413,8	0,94	5,59	22	
Massa submersa	340,8	2,15	1,56	22		
<i>Salvinia molesta</i> Mitchell	Planta inteira	-	15,50	1,50	18	
<i>Utricularia breviscapa</i> Griseb	Planta inteira		-	26,70	2,20	8
			400,4	26,77	2,24	12
<i>Utricularia foliosa</i> L.	Planta inteira	-	19,00	2,20	18	
<i>Egeria densa</i> Planchon	Planta inteira	-	34,90	6,10	18	
<i>Typha latifolia</i> L.	Planta inteira	440 - 470	5,1 - 24,1	0,9 - 3,1	1	
<i>Siperus americanus</i> Pers.	Planta inteira	425 - 445	8,3 - 27,2	1,3 - 3,3	1	
<i>E. polystachya</i> (H.B.K.)	Planta inteira		418,7	14,70	1,50	5
			-	10,50	2,00	4
			441,7	4,26	1,02	14
			425,5	11,45	0,67	17
<i>Ozya meridionalis</i> N.Q. Ng	Massa aérea	-	14,37	1,09	13	
	Massa subterranea	-	9,64	0,66	13	

<i>Hymenache acutigluma</i> (Steub.) Gilliland	Massa aérea	-	11,03	2,21	13
	Massa subterranea	-	9,62	0,85	13
<i>Pseudoraphis spinescens</i> (R.Br.) Vickezy	Massa aérea	-	12,43	0,78	13
	Massa subterranea	-	11,70	0,53	13
<i>Andropogon bicornis</i> L.	Planta inteira	454,2	26,65	2,24	12
<i>Siperus cubensis</i> Poep & Kunth	Planta inteira	431,9	31,40	2,10	10
		413,7	15,52	1,13	16
<i>Limnobium stoloniferum</i> Griseb	Planta inteira	349,7	33,10	1,60	5
		411,5	22,81	1,46	16
<i>Hymenachne amplexicaulis</i> (Rudge) Ners.	Planta inteira	408,4	34,00	1,50	5
<i>Azolla microphylla</i> Kaulf.	Planta inteira	414,5	35,60	1,90	5
<i>Ludwigia natans</i> Ell.	Planta inteira	395,2	21,40	2,80	5
<i>Victoria amazonica</i> Sowerby	Planta inteira	365,4	19,00	4,00	5
<i>Rynchospora gigantes</i> Link	Planta inteira	431,4	8,50	1,20	5
<i>Scleria secans</i> Urb.	Planta inteira	446,5	8,50	0,70	5

1. Boyd (1970);
2. Boyd et al. (1971);
3. Okali & Attionu (1974);
4. Howard-Williams & Junk (1976);
5. Howard-Williams & Junk (1977);
6. Musil & Breen (1977);
7. Esteves (1982);
8. Barbieri (1984) apud Henry-Silva et al. (2001)
9. Moozhiyil & Pallauf (1986);
10. Nogueira (1989) apud Pompêo et al. (1999)
11. Agami & Reddy (1990);
12. Barbieri & Esteves (1991)
13. Finlayson (1991)
14. Piedade et al. (1992)
15. Da Silva et al. (1994)
16. Piedade et al (1997);
17. Pompêo et al. (1999)
18. Henry-Silva et al. (2001)
19. Martins et al (2003);
20. Henry-Silva & Camargo (2006)
21. Moran (2006);
22. Este estudo.

Como pode ser visto na tabela 16, existe grande variação nas concentrações de nutrientes entre diferentes espécies de macrófitas, com concentrações de nitrogênio variando entre 0,94% e 35,6%, e concentrações de fósforo variando entre 0,53% e 8,0%. Os resultados do presente estudo apontam ainda para a existência de variações consideráveis a nível intraespecífico (tab. 17).

Tabela 17. Valores máximos e mínimos (em % da MS) das concentrações de nutrientes mensuradas nas três espécies ao longo do estudo.

Macrófitas		<i>E. crassipes</i>		<i>P. stratiotes</i>		<i>S. auriculata</i>	
		Min. (%MS)	Max. (%MS)	Min. (%MS)	Max. (%MS)	Min. (%MS)	Max. (%MS)
Aérea	[N]	0,08	3,46	0,15	3,34	0,01	0,11
	[P]	0,02	0,99	0,06	0,72	0,04	1,68
Submersa	[N]	0,77	4,45	0,71	4,56	0,01	0,80
	[P]	0,04	1,20	0,11	1,10	0,02	0,56

De acordo com Sterner & Elser (2002) tais variações em autotróficos estão associadas à capacidade de realocação de nutrientes em diferentes tecidos em resposta a variações ambientais e à capacidade de armazenamento de compostos orgânicos e nutrientes inorgânicos em vacúolos. Em particular, a composição química dos vacúolos centrais de autotróficos eucarióticos podem apresentar amplas variações, o que dificulta a associação entre a composição química destes vegetais

e a do meio em que se encontram. Leigh & Wyn Jones (1986) em um trabalho sobre o papel de diferentes compartimentos das células vegetais na nutrição das plantas, utilizaram como subtítulo do trabalho a frase “the selective cytoplasm and the promiscuous vacuole” (o seletivo citoplasma e o promíscuo vacúolo), enfatizando a heterogeneidade dos compostos armazenados nos vacúolos. É provável que os conceitos supracitados estejam associados à ausência de correlações significativas entre as concentrações de nutrientes nas macrófitas e na água, observada neste estudo.

Além disso, embora diversos estudos relatem existência de correlação positiva entre a disponibilidade de nutrientes no meio e a composição química de produtores primários (Gossett & Norris 1971; Agami & Reddy 1990; Moran 2006; Sardans et al 2011), grande parte destes estudos ou são realizados em laboratório com delineamentos experimentais nos quais as plantas são expostas a amplos gradientes de concentrações de nutrientes, ou em mais de um ambiente com concentrações de nutrientes significativamente diferentes. É provável que as variações de concentrações de nutrientes na água de Vigário não tenham sido amplas o suficiente (ao menos durante o período de realização deste estudo) para promoverem alterações na composição química das macrófitas. Resultados semelhantes foram observados por Okali & Attionu (1974) em um estudo realizado com espécimes de *P. stratiotes* do Lago Volta na Nigéria no qual as variações das concentrações de nutrientes dos diferentes pontos amostrais mensuradas ao longo dos seis meses de estudo, não apresentaram correlações significativas com a composição química das plantas. Esteves & Suzuki (2010), em um estudo com macrófitas da lagoa Campelo no norte fluminense, também não observaram associação clara entre os conteúdos nutricionais e de reservas encontrados nas macrófitas com as variáveis limnológicas e ambientais mensuradas.

Também não foi observada associação clara entre variações climáticas sazonais anuais e a estequiometria das espécies estudadas. Tendo sido, portanto, rejeitadas as primeiras duas hipóteses propostas no presente estudo.

4.3 Razões estequiométricas nas macrófitas aquáticas

A terceira hipótese proposta neste estudo diz respeito à associação entre as taxas de crescimento das diferentes espécies e suas respectivas razões estequiométricas.

Conforme citado anteriormente, todas as espécies analisadas no presente estudo são relatadas na literatura como plantas de rápido crescimento capazes de colonizar extensas áreas em curtos intervalos de tempo (Boyd 1971; Moraes 2001; Mastin et al. 2002; Machado et al. 2007). De acordo com a GRH, produtores primários de rápido crescimento tendem a apresentar baixas razões C:P e N:P, enquanto que a razão C:N pode ou não estar associada a taxa de crescimento dependendo da Eficiência no Uso de Nitrogênio (EUN) de cada espécie (Sternner & Elser 2002; Felseburgh 2006; Sardans et al 2011). De fato, todas as espécies do presente estudo apresentaram razões C:P e N:P baixas, entretanto houve diferenças significativas entre as espécies.

S. auriculata apresentou razões N:P significativamente menores ($p < 0,05$) do que as demais espécies tanto em sua massa aérea quanto submersa, já entre *E. crassipes* e *P. stratiotes* não foi observada diferença significativa ($p > 0,05$). Em relação às razões C:P, foram observadas diferenças significativas apenas entre as massas submersas de *S. auriculata* e as das demais espécies. As diferenças entre as razões C:P e N:P das espécies analisadas são condizentes com as diferenças entre taxas de crescimento intrínseco (TCI) estimadas por Domingues et al (dados não publicados) em um estudo sobre controle biológico de macrófitas aquáticas realizado no mesmo reservatório (tab. 18).

Tabela 18. Taxas de Crescimento Intrínseco (TCI) e Tempo de Duplicação (TD) estimados para *E. crassipes*, *P. stratiotes* e *S. auriculata* em outro estudo realizado no mesmo reservatório.

	TCI (% · dia ⁻¹)	TD (dias)
<i>E. crassipes</i>	5,25	13,2
<i>P. stratiotes</i>	5,23	13,3
<i>S. auriculata</i>	10,08	6,9

*Dados de Domingues et al (dados não publicados).

Como pode ser observado nas tabelas 18 e 19, as três espécies utilizadas neste estudo apresentam baixas razões C:P e N:P e altas taxas de crescimento, com destaque para *S. auriculata* que apresentou maiores taxas de crescimento e menores razões N:P. É interessante notar que a inexistência de diferenças significativas entre as razões N:P de *E. crassipes* e *P. stratiotes* são compatíveis com a similaridade de suas taxas de crescimento e tempo de duplicação, indicando a existência de proporcionalidade entre tais parâmetros.

São apresentados na tabela 19 razões estequiométricas de diversas espécies de macrófitas estimadas com base nos dados de composição química dos estudos apresentados na tabela 16.

Tabela 19. Razões estequiométricas médias de diversas espécies de macrófitas mensuradas neste e em outros estudos.

Macrófita		C:N	C:P	N:P	C:N:P	Autor**
<i>Echhornia crassipes</i> (Mart.) Solms	Planta inteira	-	-	7,69	-:8:1	20
		-	-	4,96	-:5:1	2
		-	-	6,30	-:6:1	6
		30,1	288,1	9,58	288:10:1	7
		17,0	133,7	7,87	134:8:1	19
	-	-	14,29	-:15:1	21	
	Massa aérea	-	-	3,23	-:3:1	11
	Massa submersa	-	-	1,86	-:2:1	11
	Massa aérea	40,7	163,3	4,01	163:4:1	22
Massa submersa	19,0	80,8	4,25	89:4:1	22	
<i>Eichhornia azurea</i> (Swartz) Kunth	Massa aérea	-	-	12,00	-:12:1	15
	Massa submersa	-	-	18,00	-:18:1	15
	Planta inteira	-	-	3,28	-:3:1	18
<i>Pistia stratiotes</i> L.	Planta inteira	-	-	6,32	-:6:1	20
		18,1	176,4	9,74	176:10:1	5
		27,2	309,8	11,38	310:11:1	16
		-	-	5,22	-:5:1	3
	Massa aérea	-	-	2,72	-:3:1	11
	Massa submersa	-	-	1,89	-:2:1	11
	Massa aérea	28,0	117,2	4,19	117:4:1	22
	Massa submersa	15,1	69,8	4,64	70:5:1	22

* Domingues, F.D., Branco, C.W.C. & Starling, F.L.R.M. An experimental approach to grass carp cage culture: controlling floating aquatic macrophytes in two Brazilian eutrophic reservoirs.

<i>Salvinia auriculata</i> Aublet	Planta inteira	18,9	153,9	8,13	154:8:1	5
		-	-	-	-	-
	32,9	526,9	16,00	527:16:1	16	
	Massa aérea	438,3	74,1	0,17	74:0,2:1	22
	Massa submersa	158,6	217,9	1,37	218:1:1	22
<i>Salvinia molesta</i> Mitchell	Planta inteira	-	-	10,33	-:10:1	18
<i>Utricularia breviscapa</i> Griseb	Planta inteira	-	-	12,14	-:12:1	8
		15,0	178,8	11,95	179:12:1	12
<i>Utricularia foliosa</i> L.	Planta inteira	-	-	8,64	-:9:1	18
<i>Egeria densa</i> Planchon	Planta inteira	-	-	5,72	-:6:1	18
<i>Typha latifolia</i> L.	Planta inteira	31,2	227,5	7,30	228:7:1	1
<i>Siperus americanus</i> Pers.	Planta inteira	24,5	189,1	7,72	189:8:1	1
<i>E. polystachya</i> (H.B.K.)	Planta inteira	28,5	279,1	9,80	279:10:1	5
		-	-	5,25	-:5:1	4
		103,7	433,0	4,18	433:4:1	14
		37,2	635,1	17,09	635:17:1	17
<i>Ozya meridionalis</i> N.Q. Ng	Massa aérea	-	-	13,18	-:13:1	13
	Massa subterrânea	-	-	14,61	-:14:1	13
<i>Hymenache acutigluma</i> (Steub.) Gilliland	Massa aérea	-	-	4,99	-:5:1	13
	Massa subterrânea	-	-	11,32	-:11:1	13
<i>Pseudoraphis spinescens</i> (R.Br.) Vickezy	Massa aérea	-	-	15,94	-:16:1	13
	Massa subterrânea	-	-	22,08	-:22:1	13
<i>Andropogon bicornis</i> L.	Planta inteira	17,0	202,8	11,90	203:12:1	12
<i>Siperus cubensis</i> Poep & Kunth	Planta inteira	13,8	205,7	14,95	206:15:1	10
		26,7	366,1	13,73	366:14:1	16
<i>Limnobium stoloniferum</i> Griseb	Planta inteira	10,6	218,6	20,69	219:21:1	5
		18,0	281,8	15,62	282:16:1	16
<i>Hymenachne amplexicaulis</i> (Rudge) Ners.	Planta inteira	12,0	272,3	22,67	272:23:1	5

<i>Azolla microphylla</i> Kaulf.	Planta inteira	11,6	218,2	18,74	218:19:1	5
<i>Ludwigia natans</i> Ell.	Planta inteira	18,5	141,1	7,64	141:7:1	5
<i>Victoria amazonica</i> Sowerby	Planta inteira	19,2	91,4	4,75	91:5:1	5
<i>Rynchospora gigantes</i> Link	Planta inteira	50,8	359,5	7,08	360:7:1	5
<i>Scleria secans</i> Urb.	Planta inteira	52,5	637,9	12,14	638:12:1	5

**Numeração de autores de acordo com a tabela 16.

Estudos recentes sugerem que a razão N:P da biomassa de autotróficos pode ser um indicador confiável para identificar se o fósforo e/ou nitrogênio atuam como elemento(s) limitante(s) à produtividade primária em diferentes ambientes. Koerselman & Meuleman (1996) em um artigo de revisão envolvendo 40 estudos realizados em áreas alagadas ou de alagamento temporário na Holanda, analisaram a relação entre crescimento e composição química de diversas espécies vegetais submetidas a diferentes níveis de fertilização com nitrogênio, fósforo e potássio (separadamente e em diferentes combinações) afim de verificar a possibilidade de utilização da razão N:P a nível de comunidades como ferramenta na identificação de nutrientes limitantes. Os autores observaram que razões N:P maiores que 16, geralmente refletem situações em que o fósforo atua como elemento limitante, enquanto que razões N:P menores que 14 geralmente correspondem à situações em que o nitrogênio é o limitante. Razões N:P entre 14 e 16 refletem situações em que ambos os elementos são limitantes (colimitantes). Os autores atentam ainda para o fato de que embora os valores de razão N:P estabelecidos como limiar possam apresentar variações a nível interespecífico, é provável que tais variações não sejam significativas.

Os valores encontrados por estes autores assemelham-se aos da razão de Redfield que, de maneira análoga, é considerada como um limiar entre a limitação por nitrogênio ou fósforo no fitoplâncton.

Considerando que as razões N:P médias das três espécies estudadas apresentaram valores abaixo de 5, poderia ser postulado que o nutriente limitante à produtividade primária no reservatório de Vigário seria o nitrogênio, por outro lado a

razão N:P média da água de Vigário (~37) indica o contrário. Então, como estes resultados poderiam ser explicados?

A utilização da razão N:P de produtores primários para identificação do nutriente limitante em corpos hídricos deve ser precedida pela certeza de que um destes nutrientes seja o fator limitante. De fato, conforme citado anteriormente, é bastante comum que a produtividade primária em ecossistemas lacustres seja limitada pela disponibilidade de nutrientes, especialmente nitrogênio e fósforo.

Porém, aparentemente, as altas concentrações de nitrato e ortofosfato nas águas de Vigário fazem com que estes nutrientes não atuem como fatores limitantes neste reservatório. Outros nutrientes que em alguns casos podem atuar como limitantes (como K, Mg, Na, S, Fe...) também são abundantes em Vigário, o que sugere que os potenciais fatores passíveis de limitarem a produtividade primária neste ecossistema seriam a disponibilidade de luz e de CO₂.

Os efeitos da limitação por radiação luminosa ou gás carbônico em autotróficos estão fortemente associados à assimilação de carbono, afetando portanto as razões C:N e C:P. Diversos autores relatam terem observado aumento da produtividade de diferentes espécies vegetais em resposta a aumentos na incidência de radiação fotossinteticamente ativa (RFA) (Tavecchio & Thomaz 2003; Biudes & Camargo 2008) levando a maiores taxas de assimilação de carbono e aumento das razões C:N e C:P. Entretanto a fotossíntese pode também ser inibida por níveis extremos de RFA (Camargo et al. 2006; Biudes & Camargo 2008).

O efeito de disponibilidade de CO₂ em autotróficos tem sido bastante estudado em decorrência de preocupações com os potenciais efeitos de mudanças na composição química da atmosfera (Sardans et al. 2011). Autores relatam que aumentos no aporte de gás carbônico provocam aumentos na taxa de assimilação de carbono e consequentemente maiores as razões C:N e C:P (Gifford et al. 2000; Stiling & Cornelissen 2007; Lindroth 2010). Tendo em vista que os estudos desenvolvidos em laboratório visando prever os efeitos do aumento das concentrações atmosféricas de CO₂ na produtividade primária global relatam aumento de produtividade com aumento da disponibilidade de CO₂, é coerente afirmar que em situações em que a RFA atua como fator limitante o CO₂ atua como colimitante, uma vez que em momentos em que a radiação luminosa atinge o nível

ótimo (acima ou abaixo do qual a taxa fotossintética diminui) quem passa a atuar como limitante é a disponibilidade de CO₂.

Uma interessante observação de Sterner & Elser (2002) em relação ao efeito do aumento das concentrações de CO₂ atmosférico na agricultura mundial, é que embora as maiores concentrações de CO₂ na atmosfera venham a provocar um aumento na produtividade, os alimentos produzidos terão menores teores de nutrientes (maiores razões C:nutrientes) logo, mesmo que passemos a produzir 20% mais alface, teremos que comer 20% mais salada para obter a mesma quantidade de nutrientes.

Assim sendo, é possível postular que os baixos valores de razões C:P apresentados pelas espécies analisadas neste estudo podem refletir tanto a alta disponibilidade de nutrientes no meio quanto a situação de limitação por radiação luminosa e gás carbônico. Já os valores de razões C:N refletem a EUN de cada espécie. Cabendo lembrar que os maiores valores foram observados em *S. auriculata* e os menores em *P. stratiotes*, indicando maior EUN por *S. auriculata*.

A ocorrência de maiores razões C:N na massa aérea de todas as espécies decorre não apenas das maiores concentrações de carbono nestes tecidos como também das maiores concentrações de nitrogênio nas massas submersas.

As baixas razões N:P das plantas estariam associadas, conforme citado anteriormente, à alta disponibilidade de nutrientes, a aspectos fenológicos e às suas respectivas taxas de crescimento.

É importante ressaltar que os resultados obtidos não são conclusivos, não podendo ser descartada a possibilidade de que a produtividade primária em Vigário seja limitada ou inibida por elementos não mensurados no presente estudo. De qualquer forma a análise da estequiometria de produtores primários deste reservatório fornece fortes subsídios ao debate sobre o assunto.

4.4 Capacidade de regulação homeostática nas macrófitas aquáticas

Diversos estudos sugerem que, em maior ou menor grau, os organismos têm a capacidade de manter a estequiometria de seus corpos dentro de uma faixa de variação menor do que a do meio em que se encontram e de seu(s) alimento(s) (Güsewell 2004; Feller et al 2007 Fujita et al. 2010; Wang et al 2012). Acredita-se

que, de maneira geral, animais possuam forte capacidade de regulação homeostática, enquanto autotróficos teriam capacidade de regulação homeostática mais fraca (Sterner & Elser 2002). Contudo, estudos recentes mostram que pode haver grande variação na capacidade de regulação homeostática entre diferentes táxons de produtores primários e até a nível intraespecífico (Persson et al. 2010; Yu et al. 2010; Yu et al. 2011).

Os resultados obtidos neste estudo mostram que pode haver grandes variações não apenas entre espécies vegetais mas também entre diferentes partes de uma mesma planta.

Conforme pode ser visto nas tabelas 6, 10 e 14, *E. crassipes* apresentou baixa capacidade de regulação homeostática (H_N , H_P e $H_{N:P}$) em sua massa aérea, mas apresentou boa capacidade de regulação da razão N:P em sua massa submersa. *P. stratiotes* por sua vez apresentou altos valores de H_N na massa aérea e H_P na massa submersa, enquanto *S. auriculata* apresentou boa capacidade de regulação da razão N:P em ambas as massas e capacidade de regulação das concentrações de fósforo da massa submersa ainda mais elevada ($H_P = 7,14$). É possível que a alta capacidade de regulação do fósforo na massa submersa de *S. auriculata* seja um dos principais fatores associados a alta TCI apresentada por esta espécie, uma vez que a manutenção de baixas concentrações de fósforo em sua massa submersa facilitaria a absorção deste elemento por suas “raízes”. De fato, enquanto as concentrações médias de fósforo nas massas submersa de *E. crassipes* e *P. stratiotes* foram de 24,8 e 19,6 mg por g de massa seca respectivamente, a mesma concentração em *S. auriculata* foi de 2,15 mg por g de massa seca. Por outro lado, maiores concentrações de fósforo na massa submersa de produtores primários poderiam estar associadas a um maior investimento no desenvolvimento radicular, o que seria favorável em condições de escassez de nutrientes (Sterner & Elser 2002). De qualquer forma, uma maior capacidade de realocar o fósforo de acordo com suas necessidades fisiológicas é certamente uma das principais características responsáveis pelas elevadas taxas de crescimento de *S. auriculata*.

A existência de diferenças na capacidade de regulação homeostática de diferentes partes de espécies vegetais foi também relatada por Yu et al. (2011) em um estudo realizado com plantas terrestres na Mongólia. Neste estudo os

coeficientes de regulação homeostática variaram de 1,93 a 14,5, o que comprova que algumas espécies vegetais podem ser consideravelmente homeostáticas, por vezes até mais do que certos consumidores primários. Karimi & Folt (2006) por exemplo, estimaram através de uma síntese de estudos publicados, valores médios de H_C , H_N e H_P para o zooplâncton de águas doces, tais valores ficaram em torno de 13,8, 34,1 e 7,7 respectivamente.

De qualquer forma, é seguro afirmar que, de maneira geral, os valores de H mensurados no presente estudo podem ser considerados baixos, indicando a baixa capacidade de regulação homeostática das espécies estudadas. Entretanto, a baixa capacidade de regulação homeostática pode ser considerada uma vantagem competitiva para as populações de *E. crassipes*, *P. stratiotes* e *S. auriculata* ocorrentes no reservatório de Vigário, tendo em vista o alto nível de instabilidade deste ecossistema. De acordo com Sterner & Elser (2002) espécies com baixa capacidade de regulação homeostática tendem a dominar em ambientes instáveis devido a alto custo energético relativo à manutenção da homeostase estequiométrica. O que explica, em parte, o sucesso destas espécies em colonizarem ambientes altamente impactados. Além disso, de acordo com Funk & Vitousek (2007) e González et al (2010) as espécies que obtêm maior sucesso na colonização de ambientes ricos em nutrientes (e.g. ambientes eutrofizados) são aquelas que possuem rápido crescimento, alta capacidade de absorção de nutrientes e baixas razões C:P e N:P. Características estas apresentadas por todas espécies analisadas neste estudo.

5 Conclusão

Um dos conceitos chave esclarecidos neste estudo é que a incorporação e perda de diferentes elementos essenciais não estão intimamente associadas em macrófitas aquáticas. Em outras palavras, o crescimento destes vegetais não ocorre de maneira perfeitamente balanceada devido à sua baixa e heterogênea capacidade de regulação homeostática.

Não foram observadas associações claras entre a estequiometria de C:N:P nas espécies estudadas e as variações climáticas sazonais. Este resultado não exclui totalmente a possibilidade de que estas relações existam, pois a grande capacidade das macrófitas em armazenarem esses nutrientes em vacúolos no

interior das células dificulta o estabelecimento de associações claras entre a estequiometria destes compostos nas macrófitas e as variações sazonais. O mesmo se aplica às associações relacionadas à estequiometria dos nutrientes nas espécies estudadas e na água do reservatório.

Foi também evidenciada a forte correlação entre as taxas de crescimento e a estequiometria das espécies estudadas, fortalecendo a GRH e elucidando a existência de proporcionalidade entre taxas de crescimento e razões N:P.

Por fim, os resultados do presente estudo mostram que macrófitas aquáticas com altas taxas de crescimento tendem a apresentar altas concentrações de nutrientes, baixas razões N:P e baixa capacidade homeostática, sendo portanto mais capazes de lidar com ambientes instáveis e com mudanças na estequiometria dos ecossistemas. Tais resultados certamente ajudarão a prever mudanças na diversidade biológica de ecossistemas aquáticos em resposta às irremissíveis modificações estequiométricas globais cada dia mais evidentes em nosso planeta.

6 Referências bibliográficas

- Agami, M. & Reddy, K.R., 1990. Competition for space between *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms and *Pistia stratiotes* L. cultured in nutrient-enriched water. *Aquatic Botany*, 38(2-3), pp.195–208.
- Agostinho, A.A., Gomes, L.C. & Julio Jr., H.F., 2003. Relações entre macrófitas aquáticas e fauna de peixes. In S.M. Thomaz & L.M. Bini, eds. *Ecologia e Manejo de Macrófitas Aquáticas*. Nupélia - Maringá (SC): EDUEM, pp. 261–280.
- Amorim, S.R. & Camargo, A.F.M., 2009. Efeito da concentração de nitrogênio sobre o crescimento da macrófita aquática flutuante *Pistia stratiotes*. *XXI Congresso de Iniciação Científica – UNESP.*, pp.2490–2493.
- Andrade, M.C.S. et al., 2001. Fatores limitantes ao crescimento do capim-tanzânia em um sistema agrossilvipastoril com eucalipto, na região dos cerrados de Minas Gerais. *Rev. Bras. Zootec.*, 30(4), pp.1178–1185.
- Andres, L.A. & Bennett, F.D., 1975. Biological control of aquatic weeds. *Annu. Rev. Entomol.*, 20(6079), pp.31–46.
- APHA, 2005. Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater. *American Water Works Association*, p.1368.
- Bader, M., Hiltbrunner, E. & Körner, C., 2009. Fine root responses of mature deciduous forest trees to free air carbon dioxide enrichment. *Functional Ecology*, 23(5), pp.913–921.

- Barbieri, R., 1984. *Estudos da composição química de algumas espécies de macrófitas e suas implicações no metabolismo da represa do Lobo (Broa)*. São Carlos. Universidade Federal de São Carlos.
- Barbieri, R. & Esteves, F.A., 1991. The chemical composition of some aquatic macrophyte species and implications for the metabolism of a tropical lacustrine ecosystem — Lobo Reservoir, São Paulo, Brazil. *Hydrobiologia*, 213(2), pp.133–140.
- Bastviken, D. et al., 2011. Freshwater methane emissions offset the continental carbon sink. *Science*, 331(6013), p.50.
- Bento, L., Marotta, H. & Enrich-Prast, Alex, 2007. O Papel das macrófitas aquáticas emersas no ciclo do fósforo em lagos rasos. *Oecol. Bras.*, 11(4), pp.582–589.
- Biudes, F.J.V. & Camargo, F.A.M., 2008. Estudos dos fatores limitantes à produção primária por macrófitas aquáticas no Brasil. *Oecologia Brasiliensis*, 12(1), pp.7–19.
- Bowen, H.J.M., 1979. *Environmental chemistry of the elements*, London: Academic Press.
- Boyd, C.E., 1970. Production, mineral accumulation and pigment concentrations in *Typha latifolia* and *Scirpus americanus*. *Ecology*, 51(2), pp.285–290.
- Boyd, C.E., 1971. The limnological role of aquatic macrophytes and their relationship to reservoir management. *Reservoir Fisheries and Limnology*, Special Ed(8), pp.153–166.
- Boyd, C.E., Carolina, S. & Vickers, D.H., 1971. Variation in the Elemental Content of *Eichhornia crassipes*. *Hydrobiologia*, 38(3), pp.409 – 414.
- Branco, C.W.C., 1994. Factors influencing the development of *Cylindrospermopsis raciborskii* and *Microcystis aeruginosa* in the Paranoá Reservoir, Brasília, Brazil. *Algological Studies*, 75(November), pp.85–96.
- Branco, C.W.C. et al., 2004. *Qualidade de água e biodiversidade de comunidades aquáticas dos reservatórios Santana, Vigário e Ribeirão das Lajes, RJ*, Relatório Técnico - Projeto Bioaqua I: ANEEL.
- Bredemeier, C. & Mundstock, C.M., 2000. Regulação da absorção e assimilação do nitrogênio nas plantas. *Ciência Rural*, 30(2), pp.365–372.
- Brix, H. & Schierup, H., 1989. Use of aquatic macrophytes in water-pollution control. *Ambio*, 18(2), pp.100–107.
- Brum, P.R. & Esteves, F.A., 2001. Changes in abundance and biomass of the attached bacterial. In B. . Faria, V. F. Farjalla, & F. A. Esteves, eds. *Aquatic Microbial Ecology in Brazil*. Rio de Janeiro (RJ): Series Oecologia Brasiliensis, pp. 77–96.

- Camargo, A.F.M. et al., 2006. Primary production of *Utricularia foliosa* L., *Egeria densa* Planchon and *Cabomba furcata* Schult & Schult from rivers of the coastal plain of the State of São Paulo, Brazil. *Hydrobiologia*, 570(1), pp.35–39.
- Caraco, N.F., 1993. Disturbance of the phosphorus cycle: a case of indirect effects of human activity. *Trends in Ecology & Evolution*, 8(2), pp.51–54.
- Carpenter, S.R., 1980. Enrichment of Lake Wingra, Wisconsin, by submersed macrophyte decay. *Ecology*, 61(5), pp.1145–1155.
- Carvalho, F.T. et al., 2005. Eficácia do carfentrazone-ethyl no controle de plantas aquáticas latifoliadas em caixas d'água. *Planta Daninha*, 23(2), pp.305–310.
- CEIVAP, 2007. *Plano de recursos hídricos da bacia do Rio Paraíba do Sul*, Comitê para Integração da Bacia Hidrográfica do Rio Paraíba do Sul.
- Chao, B.F., Wu, Y.H. & Li, Y.S., 2008. Impact of artificial reservoir water impoundment on global sea level. *Science*, 320(5873), pp.212–214.
- Chao, F.B., 1995. Anthropogenic impact on global geodynamics due to reservoir water impoundment. *Geophysical Research Letters*, 22(24), pp.3529–3532.
- Cole, J.J. et al., 2007. Plumbing the global carbon cycle: integrating inland waters into the terrestrial carbon budget. *Ecosystems*, 10(1), pp.172–185.
- Croxdale, J.G., 1978. *Salvinia* leaves I - Origin and early differentiation of floating and submerged leaves. *Canadian Journal of Botany*, 56, pp.1982–1991.
- Dantas, E.W., Moura, A.N. & Bittencourt-Oliveira, M.C., 2011. Cyanobacterial blooms in stratified and destratified eutrophic reservoirs in semi-arid region of Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 83(4), pp.1327–1338.
- Dhote, S. & Dixit, S., 2009. Water quality improvement through macrophytes--a review. *Environmental Monitoring and Assessment*, 152(1-4), pp.149–153.
- Dodds, W. & Jones, R., 1987. Potential rates of nitrification and denitrification in an oligotrophic freshwater sediment system. *Microbial Ecology*, 14(1), pp.91–100.
- Downing, J.A. et al., 2006. The global abundance and size distribution of lakes, ponds, and impoundments. *Limnol. Oceanogr.*, 51(5), pp.2388–2397.
- Doğan, M., 2011. Heavy Metal Accumulation in Aquatic Macrophytes. *Türk Bilimsel Derlemeler Dergisi*, 4(2), pp.33–36.
- Elser, J.J. et al., 2010. Atmospheric nitrogen deposition is associated with elevated phosphorus limitation of lake zooplankton. *Ecology Letters*, 13(10), pp.1256–1261.
- Elser, J.J. et al., 2000. Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecology Letters*, 3(6), pp.540–550.

- Elser, J.J. et al., 2007. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 10(12), pp.1135–1142.
- Elser, J.J. et al., 2003. Growth rate-stoichiometry couplings in diverse biota. *Ecology Letters*, 6(10), pp.936–943.
- Elser, J.J. et al., 2009. Shifts in lake N:P stoichiometry and nutrient limitation driven by atmospheric nitrogen deposition. *Science*, 326(5954), pp.835–837.
- Enrich-Prast, Alex & Pinho, L., 2008. Ciclo do carbono em ecossistemas aquáticos continentais brasileiros. *Oecol. Bras.*, 12(1), pp.3–5.
- Escosteguy, P.A.V. et al., 2008. Seção IX - Poluição Do Solo E Qualidade Ambiental Amenização Do Calcário Na Toxidez De Zinco E. *Revista Brasileira de Ciência do Solo*, 32, pp.853–860.
- Esteves, B.D.S. & Suzuki, M.S., 2010. Limnological variables and nutritional content of submerged aquatic macrophytes in a tropical lagoon. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 22(02), pp.187–198.
- Esteves, F. de A., 1982. Biomass and analysis of the major inorganic components of floating aquatic macrophyte (*Eichhornia crassipes*) (mart). Solms) in six reservoirs of Sao Paulo State (Brasil). *Ciencia e Cultura*, 34(9), pp.1196–200.
- Esteves, F. de A., 2011. *Fundamentos de Limnologia* 3rd ed., Rio de Janeiro (RJ): Interciência Ltda.
- Esteves, F.A. & Camargo, A. F. M., 1986. Sobre o papel de macrofitas aquáticas na ciclagem e estocagem de nutrientes. , pp.273–298.
- Evans-White, M.A. et al., 2009. Thresholds in macroinvertebrate biodiversity and stoichiometry across water-quality gradients in Central Plains (USA) streams. *Journal of the North American Benthological Society*, 28(4), pp.855–868.
- Falkowski, P.G., 2000. Rationalizing elemental ratios in unicellular algae. *Journal of Phycology*, 36(1), pp.3–6.
- Fearnside, P. M., Greenhouse gas emissions from hydroelectric dams in tropical forests. *The Encyclopedia of Energy*, pp.1–20.
- Fearnside, Philip M., 2008. Hidrelétricas como “fábricas de metano”: o papel dos reservatórios em áreas de floresta tropical na emissão de gases de efeito estufa. *Oecol. Bras.*, 12(1), pp.100–115.
- Felix, E.P. & Cardoso, Arnaldo Alves, 2004. Amônia (NH₃) atmosférica: fontes, transformação, sorvedouros e métodos de análise. *Quim. Nova*, 27(1), pp.123–130.

- Feller, I.C., Lovelock, C.E. & Mckee, K.L., 2007. Nutrient addition differentially affects ecological processes of *Avicennia germinans* in nitrogen vs . phosphorus limited mangrove ecosystems. *Ecosystems*, 10, pp.347 – 359.
- Felsemburgh, C.A., 2006. *Nitrogênio total em folhas e sua relação com o incremento de biomassa de florestas primária e manejada na Amazonia Central*. Universidade Federal do Amazonas.
- Finkel, Z. V. et al., 2010. Phytoplankton in a changing world: cell size and elemental stoichiometry. *Journal of Plankton Research*, 32(1), pp.119–137.
- Finlayson, C.M., 1991. Production and major nutrient composition of three grass species on the Magela floodplain, Northern territory, Australia. *Aquatic Botany*, 41(4), pp.263–280.
- Frost, P.C. et al., 2009. Watershed discharge modulates relationships between landscape components and nutrient ratios in stream seston. *Ecology*, 90(6), pp.1631–1640.
- Frost, P.C., Cross, W.F. & Benstead, J.P., 2005. Ecological stoichiometry in freshwater benthic ecosystems: an introduction. *Freshwater Biology*, 50(11), pp.1781–1785.
- Frölicher, T.L. & Joos, F., 2010. Reversible and irreversible impacts of greenhouse gas emissions in multi-century projections with the NCAR global coupled carbon cycle-climate model. *Climate Dynamics*, 35(7-8), pp.1439–1459.
- Fu, F. et al., 2007. Effects of increased temperature and CO₂ on photosynthesis, growth, and elemental ratios in marine synechococcus and prochlorococcus (cyanobacteria). *Journal of Phycology*, 43(3), pp.485–496.
- Fujita, Y. et al., 1999. As macrófitas aquáticas em reservatórios tropicais: aspectos ecológicos e propostas de monitoramento e manejo. In *Perspectivas na Limnologia do Brasil*. p. 15.
- Fujita, Y. et al., 2010. Time-dependent, species-specific effects of N:P stoichiometry on grassland plant growth. *Plant and Soil*, 334(1-2), pp.99–112.
- Funk, J.L. & Vitousek, P.M., 2007. Resource use efficiency and plant invasion in low-resource systems. *Nature*, 446(7139), pp.1079 – 1081.
- Galli, C.S. & Abe, D.S., 2010. Disponibilidade, poluição e eutrofização das águas. In C. E. de M. Bicudo, J. G. Tundisi, & M. C. B. Scheuenstuhl, eds. *Águas do Brasil - Análises Estratégicas*. São Paulo: Instituto de Botânica, pp. 164–174.
- Galloway, J.N. et al., 2004. Nitrogen Cycles: Past, Present, and Future. *Biogeochemistry*, 70(2), pp.153–226.
- Gifford, R.M., Barrett, D.J. & Lutze, J.L., 2000. The effects of elevated [CO₂] on the C:N and C:P mass ratios of plant tissues. *Plant and Soil*, 224(1), pp.1–14.

- Gomes, J.H.C., Dias, A.C.I.M. & Branco, C.W.C., 2008. Fish assemblage composition in three reservoirs in the State of Rio de Janeiro. *Acta Limnol. Bras.*, 20(4), pp.117–130.
- Gomes, M.E.P. et al., 2011. Geoquímica dos minerais dos filões W>Sn e das águas das antigas minas de Murçós (NE de Portugal). In *VIII Congresso Ibérico de Geoquímica - XVII Semana de Geoquímica*. pp. 1–6.
- González, A.L. et al., 2010. Can ecological stoichiometry help explain patterns of biological invasions? *Oikos*, 119(5), pp.779–790.
- Gossett, D.R. & Norris, W.E., 1971. Relationship between nutrient availability and content of nitrogen and phosphorus in tissues of the aquatic macrophyte, *Eichornia Crassipes* (Mart .) Solms. *Hydrobiologia*, 38(1), pp.15–28.
- Granéli, W. & Solander, D., 1988. Influence of aquatic macrophytes on phosphorus cycling in lakes. *Hydrobiologia*, 170(1), pp.245–266.
- Grimm, N.B. & Fisher, S.G., 1986. Nitrogen limitation in a Sonoran Desert stream. *Journal of the North American Benthological Society*, 5(1), pp.2–15.
- Gruber, N. & Galloway, James N, 2008. An Earth-system perspective of the global nitrogen cycle. *Nature*, 451(7176), pp.293–6.
- Guarino, A.W.S. et al., 2005. Limnological characteristics of an old tropical reservoir (Ribeirão das Lajes Reservoir, RJ, Brazil). *Acta Limnol. Bras*, 17(2), pp.129–141.
- Güsewell, S., 2004. N : P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*, 164(2), pp.243–266.
- Henry-Silva, G.G. et al., 2001. Chemical composition of five species of aquatic macrophytes from lotic ecosystems of the southern coast of the state of São Paulo. *Acta Limnol. Bras.*, 13(2), pp.11 –17.
- Henry-Silva, G.G. & Camargo, A.F.M., 2006. Composição química de macrófitas aquáticas flutuantes utilizadas no tratamento de efluentes de aqüicultura. *Planta Daninha, Viçosa-MG*, 24(1), pp.21–28.
- Hill, W.R. & Knight, A.W., 1988. Nutrient and light limitation of algae in two northern California streams. *Journal of Phycology*, 24(2), pp.125–132.
- Howard-Williams, C. & Junk, W.J., 1977. The chemical composition of central Amazonian aquatic macrophytes with special reference to this role in the ecosystem. *Arch. Hydrobiol.*, 79, pp.446–464.
- Howard-Williams, C. & Junk, W.J., 1976. The decomposition of aquatic macrophytes in the floating meadows of a central Amazonian varzea lake. *Biogeographica*, 7, pp.115–123.

- ICOLD, 2006. Role of dams in the 21th century. *The Dams Newsletter - International Commission on Large Dams*, (5), pp.1–20.
- ICOLD, 2012. Why do we need dams? *Role of dams - International Commission on Large Dams*.
- Iglesias-Rodriguez, M.D. et al., 2008. Phytoplankton Calcification in a. , 320(April), pp.336–340.
- IPCC, 2007. *Mudança do clima 2007 : a base das ciências físicas. Contribuição do grupo de trabalho I para o quarto relatório de avaliação do Painel Intergovernamental sobre Mudanças Climáticas.*,
- Johnson, M.W., Heck Jr., K.L. & Fourqurean, J.W., 2006. Nutrient content of seagrasses and epiphytes in the northern Gulf of Mexico: evidence of phosphorus and nitrogen limitation. *Aquatic Botany*, 85(2), pp.103–111.
- Junk, W.J., 1980. Áreas alagáveis um desafio para a Limnologia. *Acta Amazonica*, 10(4), pp.775–795.
- Karimi, R. & Folt, C.L., 2006. Beyond macronutrients: element variability and multielement stoichiometry in freshwater invertebrates. *Ecology letters*, 9(12), pp.1273–1283.
- Kelly, C.A. et al., 1994. Turning attention to reservoir surfaces, a neglected area in greenhouse studies. *Eos, Transactions American Geophysical Union*, 75(29), pp.332–333.
- Koerselman, W. & Meuleman, A.F.M., 1996. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 33(6), pp.1441–1450.
- Kuczyńska-Kippen, N. & Basińska, A., 2008. Spatio-temporal distribution of zooplankton between macrophyte and open water zones of Lake Wąsowskie. *Teka Kom. Ochr. Kszt. Środ. Przyr. – OL PAN*, 5, pp.75–84.
- Lawniczak, A.E. et al., 2010. Response of emergent macrophytes to hydrological changes in a shallow lake, with special reference to nutrient cycling. *Hydrobiologia*, 656(1), pp.243–254.
- Lehner, B. & Doll, P., 2004. Development and validation of a global database of lakes, reservoirs and wetlands. *Journal of Hydrology*, 296(1-4), pp.1–22.
- Leigh, R.A. & Wyn Jones, R.G., 1986. Cellular compartmentation in plant nutrition: the selective cytoplasm and the promiscuous vacuole. *Advances in plant nutrition*, 2, pp.249–279.
- Lindroth, R., 2010. Impacts of elevated atmospheric CO₂ and O₃ on forests: phytochemistry, trophic interactions, and ecosystem dynamics. *Journal of Chemical Ecology*, 36(1), pp.2–21.

- Loladze, I. et al., 2004. Competition and stoichiometry: coexistence of two predators on one prey. *Theoretical Population Biology*, 65(1), pp.1–15.
- Loladze, I., Kuang, Y. & Elser, J.J., 2000. Stoichiometry in producer-grazer systems: linking energy flow with element cycling. *Bulletin of Mathematical Biology*, 62(6), pp.1137–1162.
- Lotka, A.J., 1925. Elements of physical biology. *American journal of public health New York*, 15(9), p.812.
- St. Louis, V.L. et al., 2000. Reservoir surfaces as sources of greenhouse gases to the atmosphere: a global estimate. *BioScience*, 50(9), pp.766–775.
- Machado, L.P., Garção, H.F. & Fontana, G.H., 2007. Diagnóstico da proliferação e do nível de infestação de macrófitas aquáticas na lagoa Maringá, município de serra (ES – Brasil). In *Anais do VIII Congresso de Ecologia do Brasil*. Caxambu (MG), pp. 1–3.
- Magadza, C.H.D., 2001. Gerenciamento de reservatórios mediante manipulação da cadeia trófica. In R. De Bernardi et al., eds. *Diretrizes para o gerenciamento de lagos: biomanipulação para o gerenciamento de lagos e reservatórios*. Vol.7. ILEC, p. 234.
- Marin, V.A. et al., 1999. Nitrogênio de Importância para a Agricultura Tropical. , pp.3–34.
- Marion, L. & Paillisson, J., 2003. A mass balance assessment of the contribution of floating-leaved macrophytes in nutrient stocks in an eutrophic macrophyte-dominated lake. *Aquatic Botany*, 75(3), pp.249–260.
- Martins, D. et al., 2003. Caracterização química das plantas aquáticas coletadas no reservatório de Salto Grande (Americana - SP). *Planta Daninha, Viçosa-MG*, 21(Edição Especial), pp.21–25.
- Masson, P. et al., 2001. Comparison of soluble P in soil water extracts determined by ion chromatography, colorimetric, and inductively coupled plasma techniques in PPB range. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 32(13-14), pp.2241–2253.
- Mastin, B., Rodgers Jr, J. & Deardorff, T., 2002. Risk evaluation of cyanobacteria-dominated algal blooms in a North Louisiana reservoir. *Journal of Aquatic Ecosystem Stress and Recovery*, 9(2), pp.103–114.
- Matsuzaki, M., Mucci, J.L.N. & Rocha, A.A., 2004. Comunidade fitoplanctônica de um pesqueiro na cidade de São Paulo. *Rev. Saúde Pública*, 38(5), pp.679–686.
- McCully, P., 2004. Tropical hydropower is a significant source of greenhouse gas emissions: a response to the International Hydropower Association. *International Rivers Network*, pp.1–8.

- Moozhiyil, M. & Pallauf, J., 1986. Chemical Composition of the water fern, *Salvinia molesta*, and its potential as feed source for ruminants. *Economic Botany*, 40(3), pp.375–383.
- Moraes, E.M.L., 2001. Relationships between land use and macrophyte infestation in the Tucuruí reservoir - Para - Brazil. *International Geoscience and Remote Sensing Symposium (IGARSS)*, 7, pp.3042–3044.
- Moran, P.J., 2006. Water Nutrients , plant nutrients , and indicators of biological control on water hyacinth at Texas field sites. *J. Aquat. Plant Manage*, 44, pp.109–114.
- Musil, C.F. & Breen, C.M., 1977. The influence of site and position in the plant community on the nutrient. *Hydrobiologia*, 53(1), pp.67–72.
- Nelson, D.L. & Cox, M.M., 2004. *Principles of Biochemistry* 4th ed., New York - USA: Macmillan Higher Education.
- Nogueira, F.M.B., 1989. *Importância das macrófitas aquáticas Eichhornia azurea Kunth e Scirpus cubensis Poepp & Kunth na ciclagem de nutrientes e nas principais características limnológicas da Lagoa do Infernã (SP)*. Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, Brasil.
- Nurminen, L. & Horppila, J., 2009. Life form dependent impacts of macrophyte vegetation on the ratio of resuspended nutrients. *Water Research*, 43(13), pp.3217–3226.
- Okali, D.U.U. & Attionu, R.H., 1974. The quantities of some nutrient elements in *Pistia stratiotes* L . from the Volta lake. *Ghana Jnl agri. Sci.*, 7, pp.203 – 208.
- Olson, E.J. et al., 1999. *The abundance and distribution of macroinvertebrates in relation to macrophyte communities in Swan Lake, Nicollet County, MN, St. Peter, MN*.
- Paerl, H.W. & Huisman, J., 2008. Blooms like it hot. *Science*, 320(5872), pp.57–58.
- Palma-Silva, C. et al., 2012. Uso de *Eichhornia crassipes* para fitorremediação de ambientes eutrofizados. , 36(133), pp.73–81.
- Parsons, J.K. & Matthews, R.A., 1995. Analysis of the associations between macroinvertebrates and macrophytes in a freshwater pond. *Northwest Science*, 69, pp.265–275.
- Pearce, F., 1996. Trouble bubbles for hydropower. *New Scientist*, 150(2028), pp.28–31.
- Pereira, A.L., 2011. *Princípios da restauração de ambientes aquáticos continentais*. Universidade Federal do Paraná (UFPR).

- Pereira, R.S., 2004. Identificação e caracterização das fontes de poluição em sistemas hídricos. *Revista Eletrônica de Recursos Hídricos*, 1(1), pp.20–36.
- Persson, J. et al., 2010. To be or not to be what you eat: regulation of stoichiometric homeostasis among autotrophs and heterotrophs. *Oikos*, 119(5), pp.741–751.
- Petry, P., Bayley, P.B. & Markle, D.F., 2003. Relationships between fish assemblages, macrophytes and environmental gradients in the Amazon River floodplain. *Journal of Fish Biology*, 63(3), pp.547–579.
- Piedade, M. T. F., Junk, W.J. & Long, S.P., 1997. Nutrient dynamics of the highly productive C4 macrophyte *Echinochloa polystachya* on the Amazon floodplain. *Funct. Ecol.*, 11, pp.60–65.
- Piedade, M.T.F., Junk, W.J. & Mello, J.A.N., 1992. A floodplain grassland of the central Amazon. In S. P. Long, M. B. Jones, & M. J. Roberts, eds. *Primary Productivity of Grass Ecosystem of the Tropics and Sub-tropics*. London: Chapman & Hall/UNEP, pp. 127–158.
- Pip, E. & Robinson, G.G.C., 1984. A comparison of algal periphyton composition on eleven species of submerged macrophytes. *Hydrobiological Bulletin*, 18(2), pp.109–118.
- Pitelli, R.A., 1998. Macrófitas aquáticas no Brasil, na condição de problemáticas. In *Workshop - Controle de Plantas Aquáticas. Resumos...* Brasília (D.F.): IBAMA, pp. 12–15.
- Pitkanen, H. & Tamminen, T., 1995. Nitrogen and phosphorus as production limiting factors in the estuarine waters of the eastern Gulf of Finland. *Marine Ecology Progress Series*, 129, pp.283–294.
- Pomeroy, R.L., 1970. Strategy of mineral cycling. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1(4006), pp.171–190.
- Pompêo, M.L.M. et al., 1997. A influência da macrófita aquática *Echinochloa polystachya* (H.B.K.) Hitchcock nas características físicas e químicas da água na zona de desembocadura do Rio Paranapanema na Represa de Jurumirim - SP. *Revista Brasileira de Ecologia*, 1(2).
- Pompêo, M.L.M., Henry, R. & Moschini-Carlos, V., 1999. Chemical composition of tropical macrophyte *Echinochloa polystachya*. *Hydrobiologia*, 411, pp.1–11.
- Pompêo, M.L.M. & Moschini-Carlos, V., 2003. *Macrófitas aquáticas e perifíton: aspectos ecológicos e metodológicos*, São Carlos (SP): Rima Editora.
- Rabalais, N.N., 2002. Nitrogen processes in aquatic ecosystems Array, ed. *Ambio*, 31(2), pp.126–146.
- Rast, W. & Thornton, J.A., 1996. Trends in eutrophication research and control. *Hydrological Processes*, 10(2), pp.295–313.

- Redfield, A.C., 1934. On the proportions of organic derivatives in sea water. *James Johnstone Memorial Volume*, pp.176–192.
- Redfield, A.C., 1958. The biological control of chemical factors in the environment. *American Scientist*, 46(3), pp.205–222.
- Reiners, W.A., 1986. Complementary models for ecosystems. *The American Naturalist*, 127(1), pp.59–73.
- Rocha, J.C., Rosa, A.H. & Cardoso, A.A., 2009. *Introdução à química ambiental* 2nd ed., Porto Alegre: Bookman.
- Santoro, A.L. & Enrich-Prast, Alex, 2011. Regulação Microbiológica Da Disponibilidade De Nitrogênio Em Ecossistemas Aquáticos Continentais. *Oecologia Australis*, 15(2), pp.213–235.
- Santos, I.R. et al., 2008. Influence of effluents from a wastewater treatment plant on nutrient distribution in a coastal creek from southern Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 51(1), pp.153–162.
- Santos, L.N. et al., 2011. Artificial macrophytes as fish habitat in a Mediterranean reservoir subjected to seasonal water level disturbances. *Aquatic Sciences*, 73(1), pp.43–52.
- Sardans, J., Rivas-Ubach, A. & Peñuelas, J., 2011. The C:N:P stoichiometry of organisms and ecosystems in a changing world: A review and perspectives. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 14(1), pp.33–47.
- Schlesinger, W.H, 1997. *Biogeochemistry: an analysis of global change* 2nd ed., San Diego, CA: Academic Press.
- Schriver, P.E.R. et al., 1995. Impact of submerged macrophytes on fish-zooplankton phytoplankton interactions: large-scale enclosure experiments in a shallow eutrophic lake. *Freshwater Biology*, 33(2), pp.255–270.
- Seehausen, O., Van Alphen, J.J.M. & Witte, F., 1997. Cichlid fish diversity threatened by eutrophication that curbs sexual selection. *Science*, 277(5333), pp.1808–1811.
- Shaver, G.R., Chapin III, F. & Gartner, B.L., 1986. Factors limiting seasonal growth and peak biomass accumulation in *Eriophorum vaginatum* in alaskan tussock tundra. *The Journal of Ecology*, 74(1), pp.257–278.
- Shein, K.A., 2006. State of the climate in 2005. *World Meteorological Organization*, (1015), pp.1–105.
- Shiklomanov, I.A., 1998. *World water resources: a new appraisal and assessment for the 21st century*, St Petersburg, Russia.

- Shiklomanov, I.A. & Rodda, J.C., 2003. *World water resources at the beginning of the twenty-first century*. I. A. Shiklomanov & J. C. Rodda, eds., Cambridge University Press.
- Silva, C.J., Nogueira, F.M.B. & Esteves, F.A., 1994. Composição química das principais espécies de macrófitas do Lago Recreio, Pantanal Matogrossense. *Rev. Bras. Bio*, 54, pp.617–622.
- Silva, L.F., 2010. *Estequiometria ecológica da interação trófica consumidor – perifíton: uma abordagem experimental*. Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- Solomon, S. et al., 2009. Irreversible climate change due to carbon dioxide emissions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(6), pp.1704–1709.
- Stansfield, J.H. et al., 1997. Submerged macrophytes as refuges for grazing Cladocera against fish predation: observations on seasonal changes in relation to macrophyte cover and predation pressure. *Hydrobiologia*, 342-343(0), pp.229–240.
- Steffenhagen, P. et al., 2012. Biomass and nutrient stock of submersed and floating macrophytes in shallow lakes formed by rewetting of degraded fens. *Hydrobiologia*, 692(1), pp.99–109.
- Sterner, R.W. & Elser, J.J., 2002. *Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere* 1st ed. R W Sterner & J J Elser, eds., Princeton University Press.
- Stiling, P. & Cornelissen, T., 2007. How does elevated carbon dioxide (CO₂) affect plant–herbivore interactions? A field experiment and meta-analysis of CO₂ mediated changes on plant chemistry and herbivore performance. *Global Change Biology*, 13(9), pp.1823–1842.
- Strauss, E.A., 2000. *The effects of organic carbon and nitrogen availability on nitrification rates in stream sediments*. University of Notre Dame.
- Takeda, A.M. et al., 2003. Invertebrados associados às macrófitas aquáticas da planície de inundação do alto Rio Paraná (Brasil). In S.M. Thomaz & L.M. Bini, eds. *Ecologia e Manejo de Macrófitas Aquáticas*. Nupélia - Maringá (SC): EDUEM, pp. 243–260.
- Taub, D.R. & Wang, X., 2008. Why are nitrogen concentrations in plant tissues lower under elevated CO₂? A critical examination of the hypotheses. *Journal of Integrative Plant Biology*, 50(11), pp.1365–1374.
- 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), pp.203–209.

- Teichberg, M. et al., 2010. Eutrophication and macroalgal blooms in temperate and tropical coastal waters: nutrient enrichment experiments with *Ulva* spp. *Global Change Biology*, 16(9), pp.2624–2637.
- Thomaz, S.M., 2002. Fatores ecológicos associados à colonização e ao desenvolvimento de macrófitas aquáticas e desafios de manejo. *Planta Daninha*, 20(Edição Especial), pp.21–33.
- Thomaz, Sidinei Magela, 1998. Explosões populacionais de plantas aquáticas: sintoma de um problema. In *Workshop - Controle de Plantas Aquáticas. Resumos...* Brasília (D.F.): IBAMA, pp. 16–17.
- Thomaz, Sidinei Magela & Bini, Luis Mauricio, 2003. *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas* 1st ed. Sidinei Magela Thomaz & Luis Mauricio Bini, eds., Maringá: EDUEM.
- Thomaz, Sidinei Magela & Bini, Luis Mauricio, 1998. Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas em reservatórios.pdf. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 10(1), pp.103–116.
- Tranvik, L.J. et al., 2009. Lakes and reservoirs as regulators of carbon cycling and climate. *Limnol. Oceanogr.*, 54(6), pp.2298–2314.
- Veiga, B.V., 2010. *Fatores intervenientes na dinâmica do fósforo em ambientes lênticos – investigação sobre o reservatório de alagados no Estado do Paraná*. Universidade de São Paulo - USP.
- Vitousek, P.M. et al., 1997. Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences. *Ecological Applications*, 7(3), pp.737–750.
- Vitousek, P.M. et al., 2010. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. , pp.1–37.
- Vrede, T. et al., 2011. Ecological stoichiometry of Eurasian perch - intraspecific variation due to size, habitat and diet. *Oikos*, 120(6), pp.886–896.
- Vörösmarty, C.J. et al., 2003. Anthropogenic sediment retention: major global impact from registered river impoundments. *Global and Planetary Change*, 39(1-2), pp.169–190.
- Wang, H., Sterner, R.W. & Elser, J.J., 2012. On the “strict homeostasis” assumption in ecological stoichiometry. *Ecological Modelling*, 243, pp.81–88.
- Westlake, D.F., 1963. Comparisons of plant productivity. *Biological Reviews*, 38(3), pp.385–425.
- White, E. et al., 1985. Nutrient demand and availability among planktonic communities – an attempt to assess nutrient limitation to plant growth in 12 central volcanic plateau lakes. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 19(1), pp.49–62.

- Williams, R.J.P., 1997. The natural selection of the chemical elements. *Cellular and molecular life sciences*, 53(10), pp.816–829.
- Williams, R.J.P. & Fraústo da Silva, J.J.R., 2003. Evolution was chemically constrained. *Journal of Theoretical Biology*, 220(3), pp.323–343.
- Yu, Q. et al., 2011. Stoichiometric homeostasis of vascular plants in the Inner Mongolia grassland. *Oecologia*, 166(1), pp.1–10.
- Yu, Q. et al., 2010. Linking stoichiometric homeostasis with ecosystem structure, functioning and stability. *Ecology Letters*, 13(11), pp.1390–1399.