

ANÁLISE DO CRESCIMENTO DA MACRÓFITA AQUÁTICA *Pontederia lanceolata* EM ÁREA ALAGÁVEL DO PANTANAL MATO-GROSSENSE, BRASIL

JERRY MAGNO F. PENHA¹, CAROLINA JOANA DA SILVA¹
e IRINEU BIANCHINI JÚNIOR²

¹Departamento de Botânica e Ecologia, Instituto de Biociências,
Universidade Federal de Mato Grosso – 78060-900 Cuiabá, MT

²Departamento de Hidrobiologia, Universidade Federal de São Carlos – 13565-905 São Carlos, SP

(Com 12 figuras)

ABSTRACT

Growth Analysis of Aquatic Macrophyte *Pontederia lanceolata* on Floodplains of the Pantanal Mato-grossense, Brazil

In this study we investigate the growth pattern of the aquatic macrophyte *Pontederia lanceolata* in the floodplain of the Pantanal Mato-grossense, using the demographic method associated with the relative growth method. The field procedure consisted of monitoring the growth of 27 plants. The results indicate that the growth pattern of the individuals of the population studied is related to the flooding cycles of the region. The individuals responded to the flood pulse increasing the birth rate, density, average length and the foliar area of their leaves. These responses imply in a high mean relative growth rate during the flood period, guaranteeing success in the establishment of the species in the area. In the dry period, the results were opposite of those in the flood period. Based upon the results obtained, we consider, in agreement with the flood pulse concept, that some characteristics exhibited by the species, such as fast growth, early reproduction and phenotypic plasticity in size, are adaptive strategies for survival in floodplains.

Key words: *Pontederia lanceolata*, growth, aquatic macrophytes, Pantanal Mato-grossense, floodplains.

RESUMO

Neste estudo investigamos o padrão de crescimento da macrófita aquática *Pontederia lanceolata* em área alagável do Pantanal Mato-grossense, utilizando método demográfico associado ao método de crescimento relativo. O procedimento de campo consistiu em monitorar o crescimento de 27 (vinte e sete) plantas. Os resultados indicaram que o padrão de crescimento dos indivíduos da população estudada está relacionado com o ciclo de enchentes da região. Os in-

Recebido em 2 de abril de 1997

Aceito em 3 de fevereiro de 1998

Distribuído em 29 de maio de 1998

Correspondência para: Jerry M. F. Penha

E-mail: jerry@cpd.ufmt.br

divíduos responderam ao pulso de inundação aumentando a taxa de natalidade, a densidade, o comprimento médio e a área foliar de suas folhas. Estas respostas implicaram em elevada taxa média de crescimento relativo na enchente, garantindo sucesso no estabelecimento da espécie na área. Na fase seca, os resultados foram opostos aos da enchente. Com base nos resultados obtidos consideramos, em acordo com o conceito de pulso de inundação, que algumas características exibidas pela espécie, tais como rápido crescimento, reprodução precoce e plasticidade fenotípica em tamanho, sejam estratégias adaptativas para sobreviver em áreas alagáveis.

Palavras-chave: *Pontederia lanceolata*, crescimento, macrófita aquática, Pantanal Mato-grossense, áreas alagáveis.

INTRODUÇÃO

As áreas alagáveis de clima tropical seco e úmido constituem sistemas submetidos a variações ambientais recorrentes – a alternância entre presença e ausência de lâmina d'água, as quais, por sua natureza predizível possibilitam a evolução de estratégias de sobrevivência ao conjunto da biota (Junk *et al.*, 1989). Este padrão de variação favorece alternância entre uma sessão de crescimento para plantas aquáticas e outra para plantas terrestres.

Macrófitas aquáticas constituem elemento estrutural característico em áreas alagáveis (Esteves, 1988). Estudos abordando aspectos da ecologia desse grupo de plantas nessas áreas sugerem que haja um certo nível de ajuste entre seu ciclo de vida e a variação do nível d'água (Junk & Piedade, 1993; Piedade, 1993; Penha, 1994). Tal ajuste implicaria em adaptações que compreendem: resistência das sementes e esporos a inundação e dissecação, curto ciclo reprodutivo e altas taxas de reprodução, alta produtividade, tolerância das plantas a inundação e tolerância das plantas a dissecação (Junk & Piedade, 1993).

Há poucos estudos sobre populações de macrófitas aquáticas sobrevivendo em áreas alagáveis e a questão de como plantas aquáticas aproveitam a repentina disponibilidade de espaço e nutrientes nessas áreas permanece sem resposta. Tipicamente o crescimento de uma planta tem sido descrita como função sigmoideal do tempo (Leopold & Kriedemann, 1975; Maillette, 1986). Como a altura da lâmina d'água, nessas áreas, é uma variação da função sigmoideal do tempo (Odum, 1988) e sua presença é condição primária de sobrevivência para plantas aquáticas, é provável que esta função seja adequada para descrever o crescimento de organismos nesses locais.

Nesta pesquisa analisamos o crescimento de indivíduos da espécie de macrófita aquática *P. lanceolata* em campo. Há dois métodos de estudo de crescimento de plantas. O primeiro, denominado de método demográfico, considera plantas como uma população de unidades modulares – folhas, botões germinativos, etc... (White, 1984; Harper, 1981). Desta forma, o crescimento da planta pode ser abordado como crescimento de uma população (Bazzaz & Harper, 1977; Harper, 1981). O segundo, denominado de método de crescimento relativo, visa descrever o crescimento per capita de uma planta (Hunt, 1978).

O objetivo do estudo foi verificar a influência da variação do nível d'água sobre o padrão de crescimento da macrófita aquática *P. lanceolata*.

MATERIAIS E MÉTODOS

O Pantanal Mato-grossense localiza-se entre os paralelos 16° e 22°S e os meridianos 55° e 58°W, ocupa área aproximada de 140.000 km² e encontra-se sob influência do sistema climático tropical seco e úmido (Tarifa, 1986). Compreende extensa planície com altitude média inferior a 200m (Alvarenga *et al.*, 1984). Para a região do município de Poconé, denominada de Pantanal de Poconé, o ciclo hidrológico é estacional, com pico de cheia entre outubro e abril, e de seca entre maio e setembro. Tal padrão hidrológico coincide com os períodos de maior (cheia) e menor (seca) pluviosidade (Carvalho, 1986; Adamoli, 1986). Solos hidromórficos predominam em 92% da área (Amaral Filho, 1986).

O estudo foi conduzido na Fazenda Ipiranga, situada entre os paralelos 16°24'N 56°40'W. A temperatura média do ar no local variou entre 16,8°C (julho 1992) e 24,9°C (janeiro 1993). O

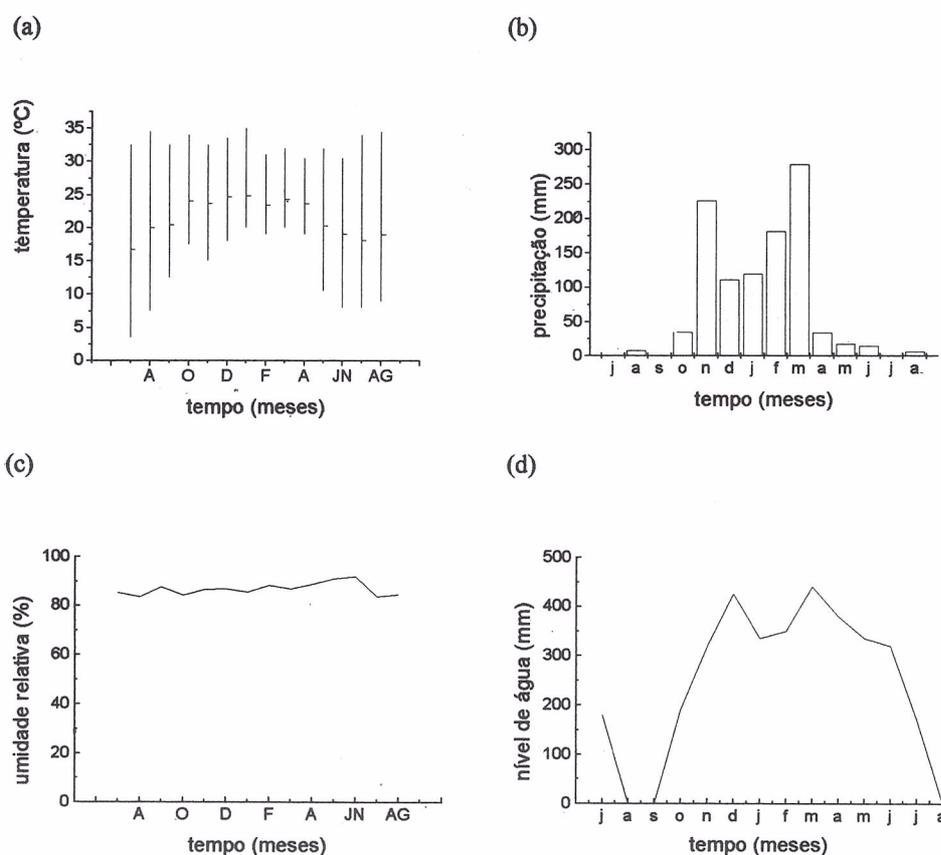


Fig. 1 — Variações temporais das temperaturas médias, máximas e mínimas (a), dos valores mensais de pluviosidade (b), da umidade relativa do ar (c) e dos valores de profundidade no sítio amostral (d). Fazenda Ipiranga, Município de Poconé, MT.

período de maior amplitude de variação térmica foi entre junho e agosto (inverno). Neste a temperatura oscilou entre 3,5°C e 34,5°C (Figura 1A). Durante o período de realização do estudo houve precipitação de 1031,9mm em chuvas sobre a área, aproximadamente 80% desse total ocorrendo entre novembro e março (Figura 1B). A umidade relativa do ar manteve-se razoavelmente constante (Figura 1C). A fase seca restringiu-se a meados de julho, agosto e meados de setembro. A fase de enchente ocorreu entre outubro e junho. A área permaneceu alagada durante 10 meses, dos 12 que durou o estudo, e o pico da cheia ocorreu em março, 44cm (Figura 1D).

Para realização do inventário demográfico de *P. lanceolata* foi delimitada uma parcela de aproximadamente 100×50m. Os dados foram obtidos a partir da aplicação de meados não-destrutivo e destrutivo. O método não-destrutivo consistiu

em monitorar o crescimento de 27 indivíduos, previamente marcados, distribuídos em 9 quadrados de 0,25m² (3 plantas por quadrado) entre julho de 1992 e junho de 1993. Os quadrados foram utilizados para facilitar a localização dos indivíduos marcados. O procedimento compreendeu as seguintes medidas periódicas: 1) do comprimento e do diâmetro da base do pecíolo, 2) do comprimento e da largura do limbo, 3) do número de folhas jovens e senescentes e 4) do número, comprimento e diâmetro dos ramos reprodutivos. A intervalos que variaram entre 13 e 32 dias os quadrados foram revisitados e as determinações supracitadas refeitas. Quando do início do estudo os indivíduos estavam em estágio pós-reprodutivo e com as folhas verdes. As tabelas de vida foram construídas, para cada quadrado, conforme procedimentos sugeridos por Krebs (1989).

As taxas de natalidade foram calculadas pela seguinte equação:

$$Tn_x = Nt_x / t_x$$

onde, Tn_x é a taxa de natalidade no tempo x , Nt_x é o número de nascimentos no intervalo de tempo t_x .

As taxas de mortalidade foram calculadas pela seguinte equação:

$$Tm_x = Mt_x / t_x$$

onde, Tm_x é a taxa de mortalidade no tempo x , Mt_x é o número de mortes no intervalo de tempo t_x .

Os dados são apresentados como valores médios dos parâmetros populacionais. Calculou-se primeiro a média das três plantas por quadrado e a seguir agrupou-se os resultados médios de cada quadrado, obtendo-se uma média global. Optamos pelo procedimento de agrupar as médias individuais em função de dois fatores. Primeiro, o trabalho tinha como objetivo descrever padrão médio de comportamento da população. Segundo, não havia diferença aparente entre os quadrados. Assim, prováveis variações detectáveis nos parâmetros populacionais não poderiam ser explanadas.

O método destrutivo compreendeu a coleta de folhas de indivíduos da espécie à fim de que suas partes fossem medidas, secas em estufa de ventilação forçada e pesadas em balança analítica. Tais dados foram utilizados na produção de regressões (peso seco \times variável biométrica), poste-

riormente utilizadas para conversão das medidas obtidas do campo em peso seco (Tabela I).

Para estimativa da taxa média de crescimento relativo do indivíduo o primeiro passo é estimar o crescimento relativo de cada estrutura constituinte da planta (limbo, pecíolo e região da bainha) (Hunt, 1978):

$$R = \frac{1}{W} \times \frac{dW}{dt} = \frac{d}{dt} (\ln W) = \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{t_2 - t_1}$$

onde R é a taxa média de crescimento relativo de cada estrutura (limbo, pecíolo e região da bainha), $\ln W_1$ é o logaritmo natural do peso seco da planta no tempo 1 (t_1) e $\ln W_2$ é o logaritmo natural do peso seco da planta no tempo 2 (t_2).

A taxa média de crescimento relativo do indivíduo é dada pela soma dos produtos das taxas de crescimento das estruturas pela proporção com que cada estrutura contribui para o peso total da planta (Hunt, 1978):

$$R_w = \frac{1}{W} \times \frac{dW}{dt} = \left(\frac{1}{W_1} \times \frac{dW_1}{dt} \right) \times \frac{W_1}{W} + \left(\frac{1}{W_2} \times \frac{dW_2}{dt} \right) \times \frac{W_2}{W} + \dots + \left(\frac{1}{W_n} \times \frac{dW_n}{dt} \right) \times \frac{W_n}{W}$$

onde W é o peso da planta; W_1 , W_2 e W_n referem-se ao peso das várias estruturas do indivíduo (pecíolo, limbo, região da bainha).

Periodicamente coletou-se indivíduos, cujas folhas foram medidas em campo. Os indivíduos foram posteriormente acondicionados em saco plástico com pequena quantidade de água, para

TABELA I

Equações utilizadas na transformação dos valores primários, obtidos no campo, em peso seco e área foliar. CL (comprimento do limbo), PSL (peso seco do limbo), AF (área foliar), CP (comprimento do pecíolo), PSP (peso seco do pecíolo), PSF (peso seco da folha = PSL+PSP) e PSB (peso seco da bainha).

Variáveis	Modelos	Coefficientes	r^2	n	F
CL \times PSL	$Y=e^{(a+bX)}$	a = -3,8257 b = 0,184393	0,819	88	P<0,0005
PSL \times AF	$Y=e^{(a+bX)}$	a = 2,23864 b = 5,4919	0,941	78	P<0,0005
CP \times PSP	$Y=a+bX$	a = -0,012 b = 0,010	0,811	89	P<0,0005
PSF \times PSB	$Y=a+bX$	a = -0,0135 b = 0,824	0,911	21	P<0,0005

evitar desidratação, e conduzidos ao laboratório. Neste, cada folha teve sua área determinada através de um medidor de área foliar (Area Meter Delta-T Devices Ltd). Os dados foram utilizados para elaboração de equações de regressão (Tabela I).

Para estimativa da taxa de crescimento absoluta adotou-se o seguinte procedimento: 1. valores biométricos primários de folhas e ramos reprodutivo (obtidos em campo) foram transformados em peso seco; 2. tais valores foram agrupados por coorte e divididos pelo intervalo de tempo gasto para sua produção. Neste estudo o termo coorte se refere a todas as novas estruturas (folhas e ramos reprodutivos) nascidos entre o tempo t_1 e o tempo t_2 , presentes no tempo t_2 .

Para descrição do crescimento dos indivíduos adotamos o peso seco em gramas. A opção baseou-se no fato de que os indivíduos apresentaram variação no tamanho de suas estruturas ao longo do tempo. Dessa forma, a escolha de número de estruturas como único parâmetro de crescimento poderia mascarar sua real magnitude de variação.

RESULTADOS

Os parâmetros de crescimento variaram ao longo do ciclo hidrológico. As taxas de natalidade de folhas variaram entre 0,069 folhas.ind⁻¹.dia⁻¹ no final da enchente, julho, e 0,193 folhas.ind⁻¹.dia⁻¹ em janeiro (Figura 2a). As taxas de mortalidade de

folhas variaram entre 0,094/0,095 folha.ind⁻¹.dia⁻¹ na enchente, novembro, e na seca, agosto, e 0,162 folha.ind⁻¹.dia⁻¹ em fevereiro. Entre o estabelecimento do indivíduo e o início de sua fase reprodutiva, outubro a janeiro as taxas de natalidade de suas folhas foram superiores as taxas de mortalidade. Entre fevereiro e setembro, fases reprodutiva e pós-reprodutiva, a tendência se inverteu (Figura 2a). Para ramos reprodutivos as taxas de natalidade variaram entre 0,0 ramos.ind⁻¹.dia⁻¹ na seca, setembro, e enchente, dezembro, a 0,040 ramos.ind⁻¹.dia⁻¹ em março (Figura 2b). Os valores das taxas de mortalidade dos ramos reprodutivos situaram-se entre 0,0 ramos.ind⁻¹.dia⁻¹ no início, outubro, e final, julho, da enchente e 0,048 ramos.ind⁻¹.dia⁻¹ em maio. Entre fevereiro e abril as taxas de natalidade de ramos reprodutivos foram superiores as de mortalidade. A partir de maio a tendência se inverteu.

O número médio mínimo de folhas por planta foi de 2,538, no pico da seca, setembro, e o máximo de 8,538, na enchente, fevereiro (Figura 3a). Entre novembro e maio os valores se mantiveram acima de 5,2 folhas.ind⁻¹. Durante o período de estudos, cada indivíduo produziu em média 44,481 folhas e perdeu outras 44,926 (Figura 3a). O número médio de ramos reprodutivos por planta oscilou entre 0,0 na seca e enchente, e 2,259 em abril (Figura 3b). Cada planta produziu em média 4,889 ramos reprodutivos e perdeu outros 3,889 (Figura 3b). Embora a densidade de folhas por

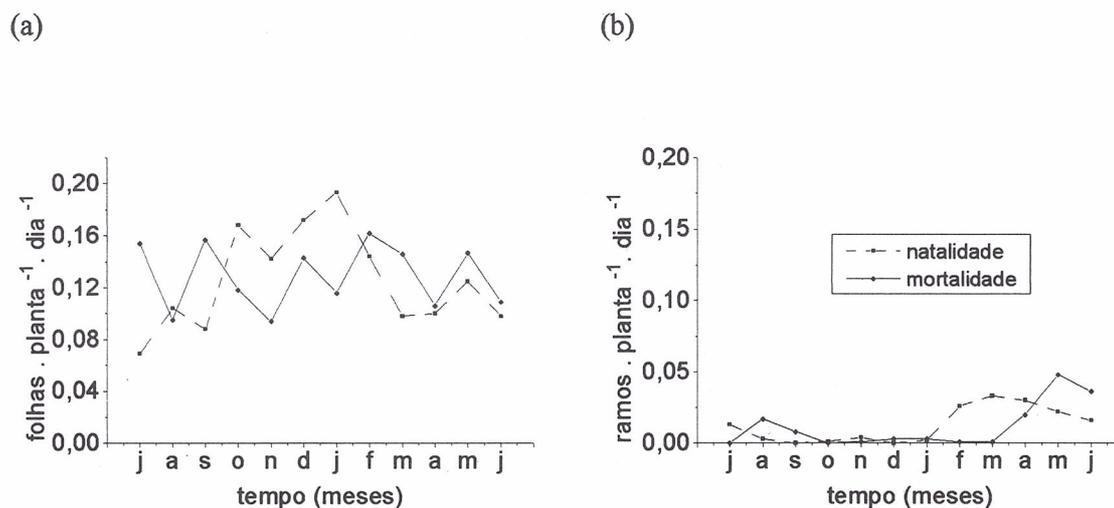
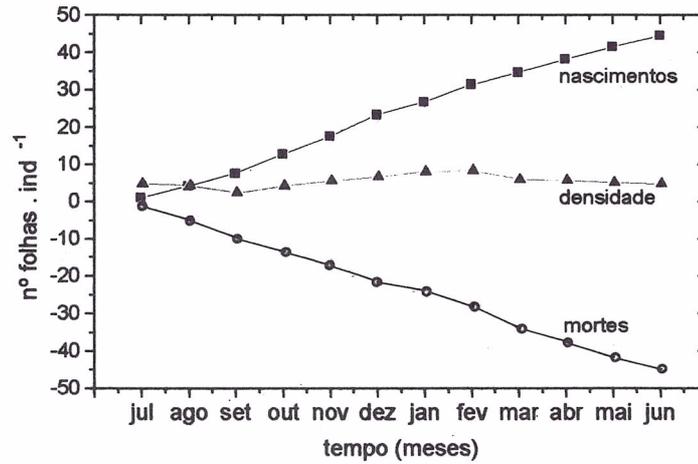


Fig. 2 — Taxas de natalidade e mortalidade de folhas (a) e ramos reprodutivos (b) de *P. lanceolata* em área alagável do Pantanal Mato-grossense.

(a)



(b)

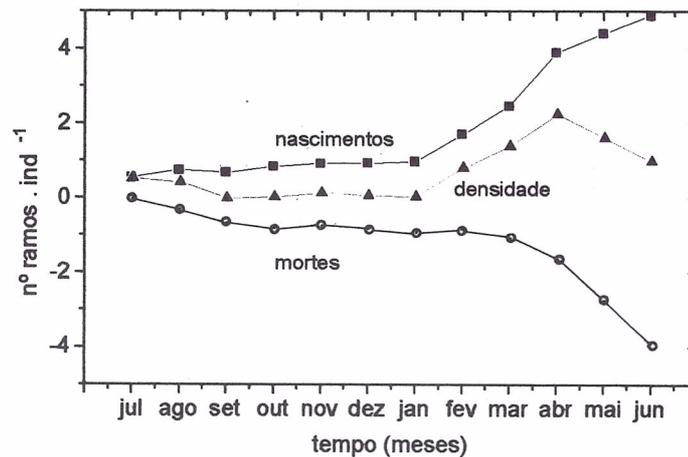


Fig. 3 — Fluxo de folhas (a) e ramos reprodutivos (b) para indivíduos de *Pontederia lanceolata* em área alagável do Pantanal Mato-grossense. Os valores de nascimentos e mortes são cumulativos.

planta varie pouco, há um elevado fluxo populacional ao longo do tempo.

Em alguns sítios amostrais os indivíduos produziram folhas com longevidade mais curta na fase seca, com valores intermediários na enchente e vazante e máximos na cheia (Figura 4a). Em outros sítios o comportamento foi menos variável (Figura 4b). O padrão de variação exibido sugere que o ciclo hidrológico não foi o único fator regulando a sobrevivência das folhas. As curvas são,

ou do tipo I com indivíduos alcançando o máximo de seu potencial fisiológico de sobrevivência ou do tipo II com mortalidade constante ao longo do tempo (Figura 4).

Um indivíduo em idade reprodutiva possui em média 8 folhas.

As características das folhas variaram ao longo do ciclo hidrológico. Folhas nascidas na fase seca eram menores que as nascidas na fase aquática. Os valores mínimos, determinados no

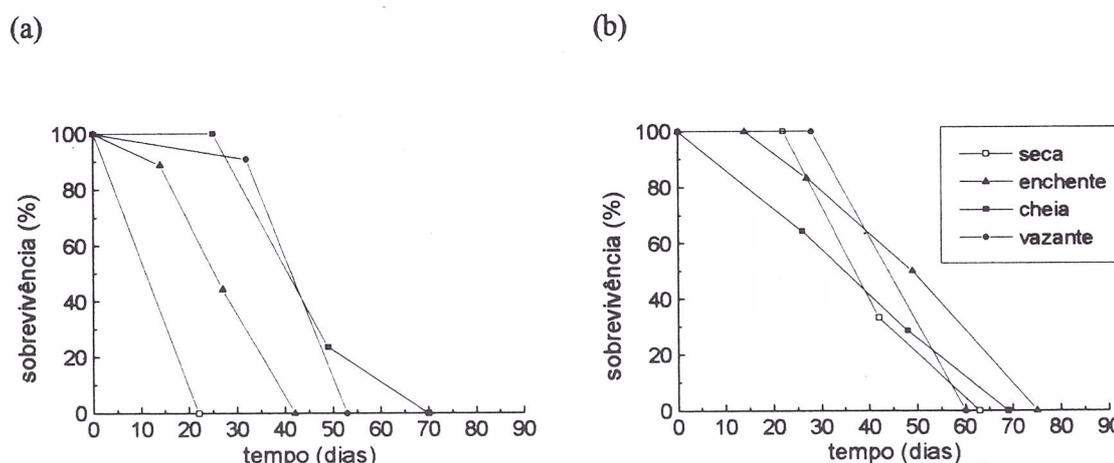


Fig. 4 — Curvas de sobrevivência para cortes de folhas de *P. lanceolata* em área alagável do Pantanal Mato-grossense. (a) quarto quadrado; (b) oitavo quadrado.

período de seca, para área foliar, comprimento e peso seco do limbo foram, respectivamente, de $11,459\text{cm}^2$, $3,149\text{cm}$, e $0,013\text{g}$, e máximos de $71,999\text{cm}^2$, $11,347\text{cm}$ e $0,227\text{g}$, determinados na enchente, fevereiro (Figura 5). Ramos reprodutivos apresentaram valores mínimos de $12,247\text{cm}^2$, $4,233\text{cm}$ e $0,048\text{g}$, na seca, para área foliar, comprimento e peso seco do limbo, respectivamente, e máximos de $124,653\text{cm}^2$, $14,971\text{cm}$ e $0,383\text{g}$, também determinados em fevereiro (Figura 5).

Menor densidade aliado a folhas com menor área foliar implicaram em menor área foliar por planta na fase de seca. Maior densidade e maior área foliar por folha implicaram em padrão oposto na enchente (Figura 6).

Os valores mínimos para comprimento e peso seco do pecíolo de folhas foram $5,221\text{cm}$ e $0,042\text{g}$, na seca, e máximos de $41,415\text{cm}$ e $0,402\text{g}$, na enchente, dezembro (Figura 7). O pecíolo do ramo reprodutivo apresentou valores mínimos de $8,767\text{cm}$ e $0,076\text{g}$, na seca, e máximos de $56,3\text{cm}$ e $0,551\text{g}$, na enchente, para comprimento e peso seco, respectivamente (Figura 7). Os valores encontrados para o pecíolo, do ramo reprodutivo, são sempre maiores que os encontrados para os de folhas. Isto se deve ao fato de que folhas, diferentemente de ramos reprodutivos, possuíam bainhas não consideradas na avaliação de seu tamanho total.

O padrão de crescimento do indivíduo apresentou-se ajustado à variação do nível d'água. A taxa média de crescimento relativo dos indivíduos

oscilou entre o mínimo de $0,002\text{g}\cdot\text{ind}^{-1}\cdot\text{dia}^{-1}$, no final da enchente, junho, e o máximo de $0,026\text{g}\cdot\text{ind}^{-1}\cdot\text{dia}^{-1}$, no início da enchente, outubro (Figura 8). O padrão foi de crescimento exponencial no início da enchente e diminuição gradativa do crescimento a partir de novembro.

A taxa de crescimento absoluto descreve a produtividade diária do indivíduo. O valor mínimo estimado para este parâmetro foi de $0,009\text{g}\cdot\text{ind}^{-1}\cdot\text{dia}^{-1}$, na seca, e máximo de $0,197\text{g}\cdot\text{ind}^{-1}\cdot\text{dia}^{-1}$, na enchente, fevereiro (Figura 9). Certa necessidade de optar entre crescimento e reprodução é evidenciado quando comparamos o comportamento das curvas que descrevem o comportamento das taxas de crescimento de folhas e ramos reprodutivos (Figura 9). O valor mais elevado para ramos reprodutivos ($0,037\text{g}\cdot\text{ind}^{-1}\cdot\text{dia}^{-1}$), determinado em março, coincide com queda de cerca de 100% nos valores de produção de folhas (de $0,168\text{g}\cdot\text{ind}^{-1}\cdot\text{dia}^{-1}$ em fevereiro para $0,087\text{g}\cdot\text{ind}^{-1}\cdot\text{dia}^{-1}$ em março).

A curva que descreve o crescimento anual dos indivíduos (natalidade-mortalidade) seguiu um padrão unimodal com valores crescentes entre setembro e fevereiro e decrescentes entre março e agosto (Figura 10). O tamanho médio oscilou entre o mínimo de $0,236\text{g}$ de peso seco, na seca, e o máximo de $9,578\text{g}$, na enchente. A diferença em tamanho das plantas, entre a fase terrestre e a fase aquática, é de cerca de 40x.

O crescimento acumulado em biomassa durante o período de estudo foi de $35,414\text{g}/\text{ind}^{-1}/\text{ano}^{-1}$,

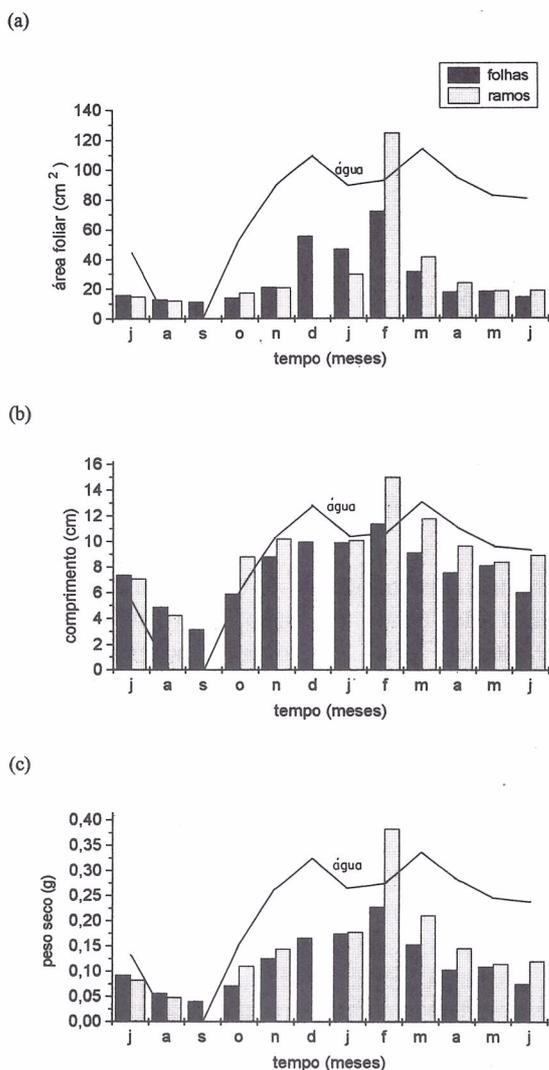


Fig. 5 — Variação temporal dos valores médios de área foliar (a), comprimento (b) e peso seco (c) de limbos de *P. lanceolata* em área alagável do Pantanal Mato-grossense.

dos quais 86,55% foram investidos em folhas e 13,45% em ramos reprodutivos. O esforço reprodutivo estimado foi de 0,113 (Tabela II).

DISCUSSÃO

Plantas crescem através de iteração de estruturas semelhantes – metâmeros (White, 1984). As leis que governam este crescimento são as mesmas que governam o crescimento de populações naturais. Assim plantas individuais, tal qual populações, respondem a variações ambientais alteran-

do suas características demográficas (Harper, 1977).

Neste estudo os indivíduos estudados variaram suas características demográficas em acordo com a variação do nível d'água na área. Para plantas aquáticas a enchente significa repentino aumento da disponibilidade de nutrientes e espaço para colonização (Junk, 1980). Nesta fase *P. lanceolata* aumentou as taxas de natalidade, o comprimento, o peso, e a área foliar dos limbos de suas folhas. Concomitante a isso houve diminuição da taxa de mortalidade dessas estruturas. Como resultado observa-se o aumento de sua população líquida. De janeiro para fevereiro houve brusco aumento da mortalidade de folhas acompanhado de queda nas taxas de natalidade. A consequência foi a estabilização da população líquida de folhas.

A partir de fevereiro houve aumento da taxa de natalidade e densidade de ramos reprodutivos (de 0,821 para 2,259 ramos.ind⁻¹ em abril) acompanhada de aumento da taxa de mortalidade de folhas e conseqüente diminuição da população das mesmas (de 8,538 para 5,852 folhas.ind⁻¹ em abril). Esse padrão sugere, além de mudança na alocação de recursos pela planta (Watson, 1984), regulação da população de módulos (folhas + ramos reprodutivos) dependentes da densidade. Isto estaria de acordo com a teoria do ciclo de vida, que estabelece que o uso de recursos energéticos é sempre um compromisso. Aumento na quantidade de recursos alocados em uma atividade – reprodução, é compensada por queda na quantidade investida em outra atividade – crescimento (Stearns, 1977).

A maior densidade de ramos reprodutivos foi encontrada em abril. Observou-se casos em que cerca de 80% dos módulos que formavam um indivíduo, era composto de ramos reprodutivos. Isto, aliado ao fato de que o limbo destas estruturas tem maior área foliar do que folhas, sugere que ramos sejam pouco dependentes de recursos produzidos em folhas. Todavia como a reprodução tem alto custo energético, pode também estar ocorrendo translocação de recursos entre folhas e ramos. O argumento é sustentado pela tendência de queda nas taxas de natalidade de folhas e aumento da mortalidade nesse período. Essa tendência é acompanhada de alteração nas características

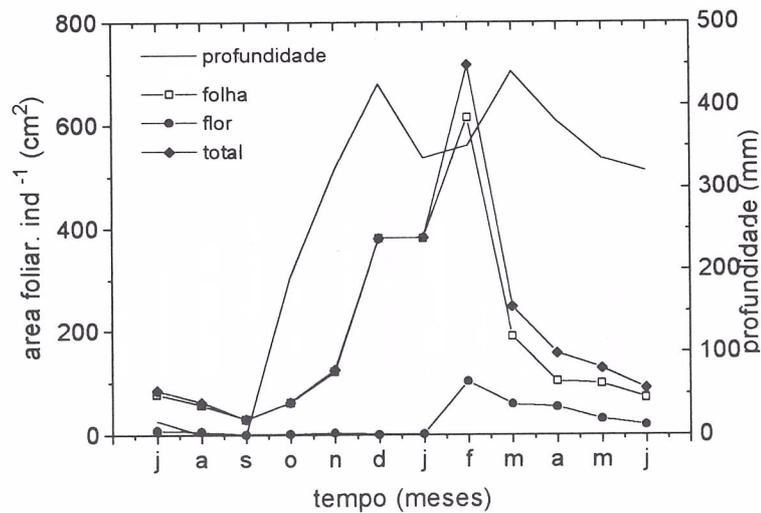


Fig. 6 — Variação temporal dos valores médios de área foliar total de indivíduos de *P. lanceolata* em área alagável do Pantanal Mato-grossense.

morfológicas dessas estruturas. Estas tendem a diminuir seu tamanho, peso seco e área foliar.

A fase seca se caracteriza pelo aumento do stress hídrico, porque coincidente com ausência de chuvas. Durante esse período, as taxas de mortalidade de folhas se mantiveram acima das de natalidade fazendo com que os valores de densidade diminuíssem. Além disso, houve alterações nas características das folhas, tais como diminuição da área foliar, comprimento e peso de seus limbos, e o comprimento e peso de seus pecíolos. A medida em que o stress hídrico se acentuava houve morte, ou da parte aérea, ou de todo o indivíduo (taxa de mortalidade superando os níveis de natalidade). Tais respostas são, provavelmente, estratégias adaptativas que visam diminuir as perdas de água, através de evapotranspiração. Essa interpretação é corroborada pelo fato de que plantas que crescem em ambientes aquáticos sujeitos a variações no nível d'água menos acentuadas, alteram menos o comprimento médio de suas estruturas (Coutinho, 1989; obs. pessoal do primeiro autor). Além disto, quando a fase de ausência de lâmina d'água não coincide com ausência de chuvas, ou seja, quando não há stress hídrico a resposta pode ser de aumento da superfície do limbo (Menezes *et al.*, 1993). Associado a isso observamos um aumento da produção de ramets, durante a seca, provavelmente, para aumentar a probabilidade de sobrevivência do "genet".

Alterações nos parâmetros demográficos e nas características morfológicas das coortes implicaram em alterações na morfologia do indivíduo. Todos os indivíduos estudados apresentaram plasticidade fenotípica. O início da enchente é caracterizada pelo rápido aumento de tamanho e área foliar total. O tamanho máximo é alcançado em fevereiro e coincide com início da reprodução. A partir daí o indivíduo diminui rapidamente de tamanho e área foliar até desaparecer na seca. Embora não determinado é provável que indivíduos da fase aquática apresentem maior conteúdo de água que indivíduos da fase seca. Dessa forma, redução em tamanho, área foliar e conteúdo de água devem ser encaradas como estratégias para sobreviver à fase terrestre (Junk & Piedade, 1993).

O tamanho do indivíduo pode ser adequadamente descrito como uma variação da função sigmoideal do tempo (Odum, 1988). Contudo não ocorre a aproximação gradual da assíntota superior. Esta é rapidamente alcançada seguindo-se de queda imediata. Isto pode ser consequência da coincidência entre maior tamanho e início da reprodução. Alternativamente, pode ser consequência do acúmulo de nutrientes antes do crescimento do indivíduo, na fase seca (Junk, 1981; Da Silva, 1990). Tal acúmulo pode permitir que a população ultrapasse os limites da capacidade de suporte e, repentinamente decline (Odum, 1988). O padrão geral é de flutuação anual no tamanho determina-

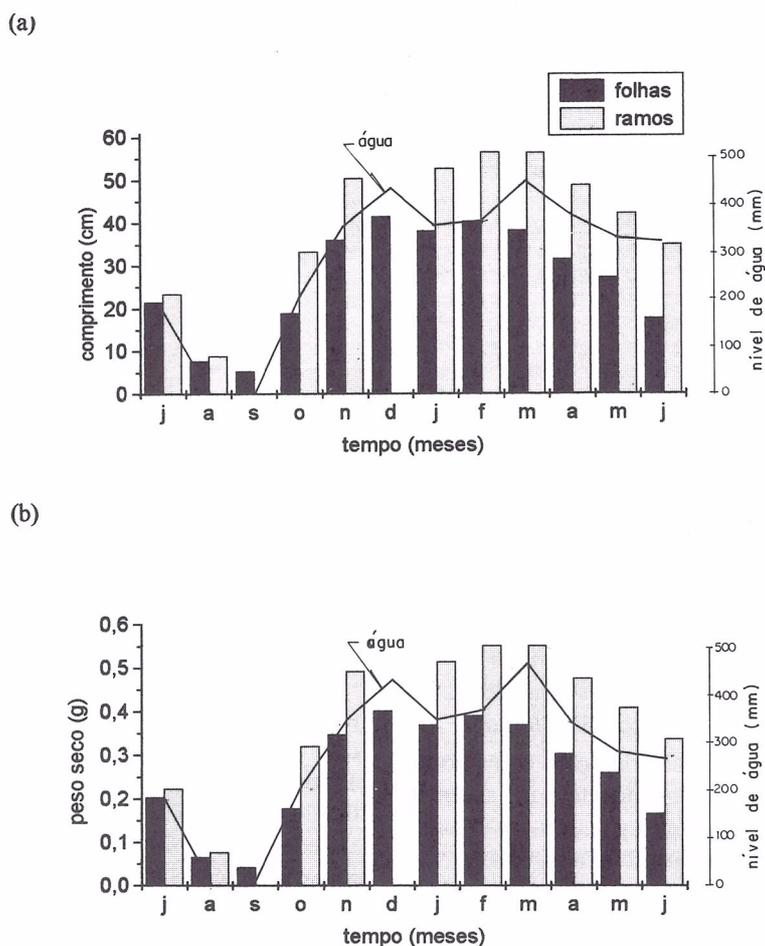


Fig. 7 — Variação temporal dos valores médios de comprimento (a) e peso seco (c) de pecíolos de *P. lanceolata* em área alagável do Pantanal Mato-grossense.

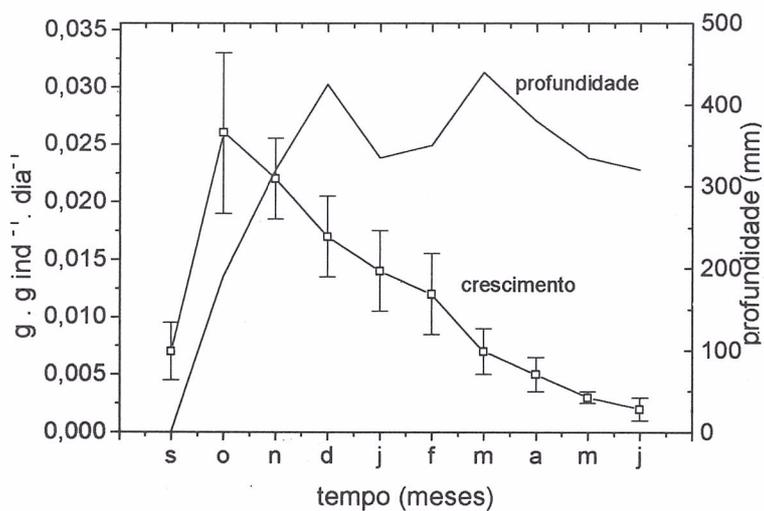


Fig. 8 — Variação da taxa média de crescimento relativo de indivíduos, de *P. lanceolata*, em área alagável do Pantanal Mato-grossense.

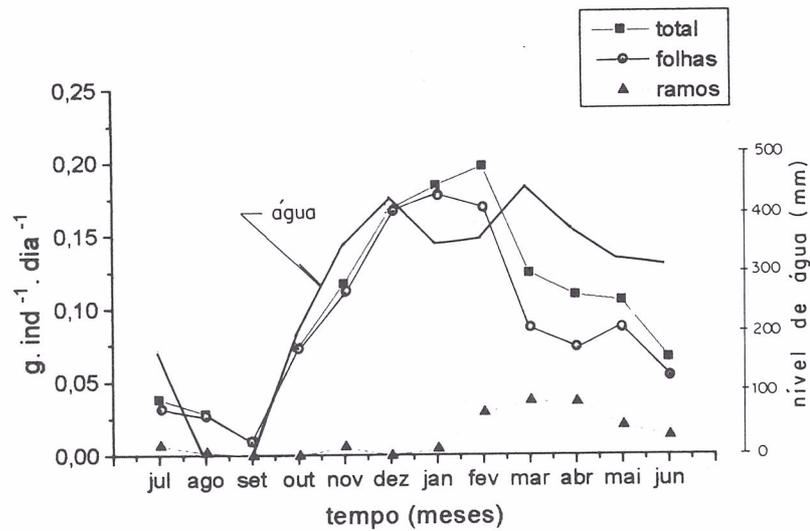


Fig. 9 — Taxas de crescimento absoluto de indivíduos de *P. lanceolata* em área alagável do Pantanal Mato-grossense.

do em grande escala pela flutuação do nível d'água.

A taxa média de crescimento relativo é uma estimativa mais precisa da velocidade de crescimento do indivíduo. Assim o elevado valor encontrado no início da enchente deve ser encarado como uma estratégia de rápida ocupação do espaço e uso de nutrientes. Outros fatores relacionados com altos valores nesse período seriam as maiores temperaturas mínimas e menores amplitudes térmicas, em relação às fases de vazante e estiagem (da Silva & Esteves, 1993). Esse padrão é um tra-

ço favorecido em ambientes temporários como áreas alagáveis (Junk & Piedade, 1993). Os menores valores estimados na seca podem estar relacionados com os custos atrasados de reprodução, vinculados a maior amplitude térmica, menores temperaturas mínimas e stress hídrico, característicos do período.

O investimento em reprodução estimado através do esforço reprodutivo é consideravelmente baixo para uma população crescendo em ambiente temporário. O investimento em reprodução deve ser baixo onde quer que seja vantajoso in-

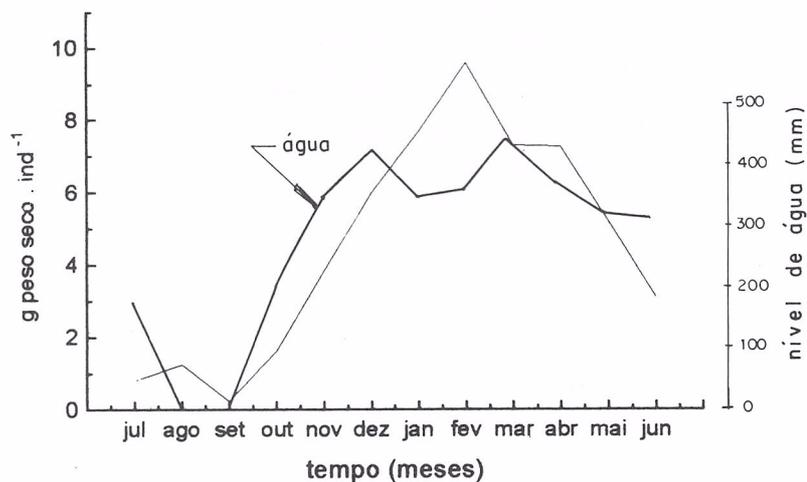


Fig. 10 — Curva anual de crescimento médio de indivíduos de *P. lanceolata*, em área alagável do Pantanal Mato-grossense.

TABELA II
Crescimento acumulado e esforço reprodutivo^a estimados para *P. lanceolata* em área alagável do Pantanal Mato-grossense.

	Valores absolutos	Porcentagens
Folhas	30,652g.ind ⁻¹ .ano ⁻¹	86,55%
Ramos reprodutivos	4,762g.ind ⁻¹ .ano ⁻¹	13,45%
Total	35,414g.ind ⁻¹ .ano ⁻¹	100%
Esforço reprodutivo ^a	0,113	

^a biomassa de ramos reprodutivos/biomassa total da parte aérea (Bazzaz & Reekie, 1985).

vestir em crescimento, ou seja, sempre que investimento em crescimento implique em aumento de fitness. Na população estudada o stress hídrico e em consequência seus efeitos variam espaço-temporalmente. Assim alguns indivíduos resistem a fase de seca rebrotando e se reproduzindo na estação seguinte (Penha, 1994). Se este aumento em sobrevivência e reprodução refletir em aumento do fitness então pode ser vantajoso investir mais em crescimento durante o primeiro ano e aumentar o esforço reprodutivo no ano seguinte. A vantagem da resistência a fase seca permanece matéria a ser investigada.

O pico da taxa de crescimento absoluto coincide com a fase de maior tamanho dos indivíduos e produtividade da população (Penha *et al.*, submetido). Esse padrão difere do esperado para populações sujeitas a "self-thinning", em que a fase de maior produtividade da população se antecipa a de maior tamanho dos indivíduos. Entretanto, a inclinação da curva que descreve a relação entre densidade e tamanho dos indivíduos é menor do que teoricamente previsto, -1,5 (White, 1985; Watkinson, 1985), e pode ter alterado a ordem de ocorrência dos eventos. A inclinação da curva para a fase pré-reprodutiva, de -1,913, sugere que haja alta mortalidade de indivíduos na fase de estabelecimento (outubro a novembro) (Figura 11). Entre novembro e fevereiro a densidade é pouco alterada, sugerindo baixa mortalidade, e o acúmulo individual de biomassa se acelera. O fator guiando a mortalidade durante o período reprodutivo e pós-reprodutivo, parece não ser a competição (Westoby & Howell, 1981). Caso contrário teríamos uma inclinação negativa para essa fase, e não 1,84 (Westoby & Howell, 1981; Watkinson, 1985; White, 1985) (Figura 12).

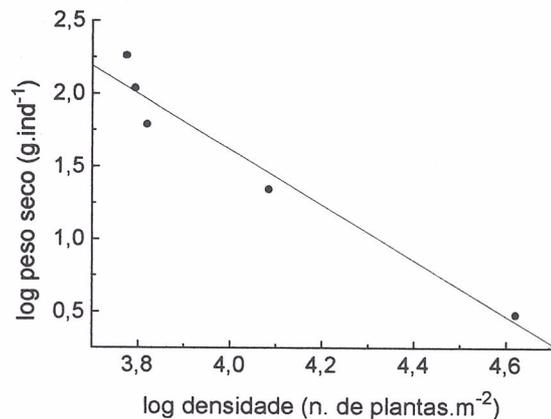


Fig. 11 — Relação entre densidade e tamanho (self-thinning) de indivíduos de *P. lanceolata* em uma série temporal (fase pré-reprodutiva). Fazenda Ipiranga, Pantanal Mato-grossense. Enchente (outubro a fevereiro). O modelo de ajuste da curva é: $\ln Y = 9,267 - 1,913 \ln X$, $r^2 = 0,954$.

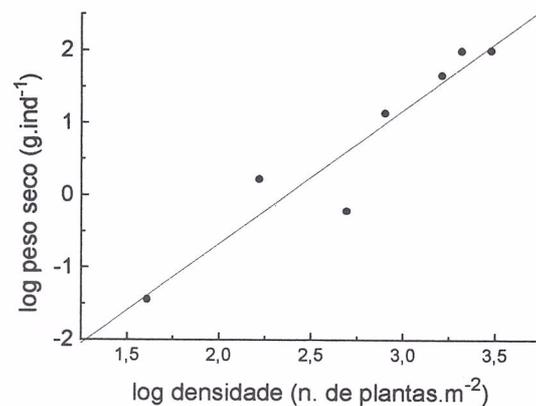


Fig. 12 — Relação entre densidade e tamanho (self-thinning) de indivíduos de *P. lanceolata* em uma série temporal (fase reprodutiva pós-reprodutiva). Fazenda Ipiranga, Pantanal Mato-grossense. Enchente e seca (março a setembro). O modelo de ajuste da curva é: $\ln Y = -4,35 + 1,84 \ln X$, $r^2 = 0,90$.

Em resumo, como estratégia de sobrevivência a variação do nível d'água, na área alagável estudada, os indivíduos da população da macrófita aquática *P. lanceolata* apresentam as seguintes características: alta taxa média de crescimento relativo no início da enchente, plasticidade fenotípica em tamanho e área foliar e reprodução precoce. Tais características estão em acordo com o conceito de pulso de inundação (Junk *et al.*, 1989; Junk, 1996).

Agradecimentos — Agradecemos a CAPES pela bolsa de mestrado do primeiro autor. Ao revisor anônimo. Ao Senhor João Lousano pelas facilidades fornecidas na área de estudo. Contribuição número 25 do Projeto Ecologia do Gran Pantanal (UFMT/FEMA/MPI), Programa SHIFT (CNPq/IBAMA/DLR); Cooperação Técnico-Científica Brasil-Alemanha.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADAMOLI, J. A., 1986, A dinâmica das inundações do Pantanal, pp. 63-76. *In Anais do primeiro simpósio sobre recursos naturais e sócio-econômicos do Pantanal*. 265p. Embrapa-DDT, Brasília-DF.
- ALVARENGA, S. M., BRASIL, A. E., PINHEIRO, R. & KUX, H. J. H., 1984, Estudo Geomorfológico aplicado à bacia do Alto Paraguai e Pantanaís Mato-Grossenses. *Boletim técnico do Projeto Radambrasil*, Salvador (Série Geomorfologia nº 1).
- AMARAL FILHO, Z. P., 1986, Solos do Pantanal Mato-Grossense, pp. 91-103. *In Anais do primeiro simpósio sobre recursos naturais e sócio-econômicos do Pantanal*, 265p. Embrapa-DDT, Brasília-DF.
- BAZZAZ, F. A. & HARPER, J. L., 1977, Demographic analysis of the growth of *Linum usitatissimum*. *New Phytol.*, 78: 193-208.
- BAZZAZ, F. A. & REEKIE, E. G., 1985, The meaning and measurement of reproductive effort in plants, pp. 373-387. *In J. White (ed.), Studies on plant demography: a festschrift for John L. Harper*, 393p. Academic Press Limited, London.
- CARVALHO, N. O., 1986, Hidrologia da bacia do Alto Paraguai, pp. 43-49. *In Anais do primeiro simpósio sobre recursos naturais e sócio-econômicos do Pantanal*, 265p. Embrapa-DDT, Brasília-DF.
- COUTINHO, M. E., 1989, *Ecologia populacional de Eichhornia azurea (Kth.) e sua participação na dinâmica da vegetação aquática da lagoa do Infernã-SP*, Dissertação de Mestrado, UFSCar, 145 págs.
- DA SILVA, C. J., 1990, *Influência da variação do nível d'água sobre a estrutura e funcionamento de uma área alagável do Pantanal Matogrossense (pantanal do Barão de Melgaço, Município de Santo Antônio de Leverger e Barão de Melgaço-MT)*, Tese de Doutorado, UFSCar, 250 págs.
- DA SILVA, C. J. & ESTEVES, F. A., 1993, Biomass of three macrophytes in the Pantanal of the Mato Grosso, Brazil. *Int. J. of Ecol. and Env. Sci.*, 19: 11-23.
- ESTEVES, F. A., 1988, *Fundamentos de Limnologia*. Interciência-FINEP, Rio de Janeiro, 575p.
- HARPER, J. L., 1977, *Population Biology of plants*. Academic Press, London, 892p.
- HARPER, J. L., 1981, The concept of population in modular organisms, pp. 53-77. *In R. M. May (ed.), Theoretical ecology: principles and applications*, 2nd edn., 489p. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- HUNT, R., 1978, Demography versus plant growth analysis. *New Phytol.*, 80: 269-272.
- JUNK, W. J., 1980, Áreas inundáveis – um desafio para a Limnologia. *Acta Amazônica*, 10(4): 775-795.
- JUNK, W. J., 1996, Ecology of floodplains – a challenge for tropical limnology, pp. 255-265. *In F. Schiemer & K. T. Boland (ed.), Perspectives in Tropical Limnology*, 347p. SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- JUNK, W. J., BAYLEY, P. B. & SPARKS, R. E., 1989, The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquatic. Sci.*, 106: 110-127.
- JUNK, W. J. & PIEDADE, M. T. F., 1993, Herbaceous plants of the Amazon floodplain near Manaus: species diversity and adaptations to the flood pulse. *Amazoniana*, 12(3/4): 467-484.
- KREBS, C. J., 1989, *Ecological methodology*. Harper Collins Publishers, New York, 654p.
- LEOPOLD, A. C. & KRIEDEMANN, P. E., 1975, *Plant growth and development*. 2nd edn. McGraw-Hill, New York.
- MAILLETTE, L., 1986, Canopy development, leaf demography and growth dynamics of wheat and three weed species growing in pure and mixed stands. *Journal of Applied Ecology*, 23: 929-944.
- MENEZES, C. F. S., ESTEVES, F. A. & ANESIO, A. M., 1993, Influência da variação artificial do nível d'água da Represa do Lobo (SP) sobre a biomassa e produtividade de *Nymphoides indica* (L.) O. Kuntze e *Pontederia cordata* L. *Acta Limnol. Brasil.*, 6: 163-172.
- ODUM, E. P., 1988, *Ecologia*. Editora Guanabara S.A., Rio de Janeiro, 434p.
- PENHA, J. M. F., 1994, *Ecologia populacional de Pontederia lanceolata Nuttall em uma área alagável do Pantanal Matogrossense-MT*, Dissertação de Mestrado, UFSCar, 94 págs.
- PENHA, J. M. F., DA SILVA, C. J. & BIANCHINI JÚNIOR, I., (submetido), Productivity of the aquatic macrophytes *Pontederia lanceolata* Nutt. (Pontederiaceae) on floodplains of the Pantanal Mato-Grossense, Brazil. *Wetlands Ecology and Management*.
- PIEPADE, M. T. F., 1993, Biologia e ecologia de *Echinochloa polystachya* (H.B.K.) Hitchcock (Graminae = Poaceae), capim semi-aquático da várzea amazônica. *Acta Limnol. Brasil.*, 6: 173-185.
- STEARNS, S. C., 1977, The evolution of life history traits: a critique of theory and a review of data. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 8: 145-171.
- TARIFA, J. R., 1986, O sistema climático do Pantanal: da compreensão do sistema à definição de prioridades de pesquisa climatológica, pp. 9-27. *In Anais do primeiro simpósio sobre recursos naturais e sócio-econômicos do Pantanal*, 265p. Embrapa-DDT, Brasília-DF.

- WATKINSON, A. R., 1985, Plant responses to crowding, pp. 275-289. In J. White (ed.), *Studies on plant demography: a festschrift for John L. Harper*, 393p. Academic Press Limited, London.
- WATSON, M. A., 1984, Developmental constraints: effect on population growth and patterns of resource allocation in a clonal plant. *Am. Nat.*, 123: 411-426.
- WESTOBY, M. & HOWELL, J., 1981, Self-thinning: The effect of shading on glasshouse populations of silver beet (*Beta vulgaris*). *Journal of Ecology*, 69: 359-365.
- WHITE, J., 1984, Plant metamerism, pp. 15-47. In R. Dirzo and J. Sarukhán (eds.), *Perspectives on plant population ecology*, 478p. Sinauer Associates Inc., Sunderland, MA.
- WHITE, J., 1985, The thinning rule and its application to mixtures of plant populations, pp. 291-309. In J. White (ed.), *Studies on plant demography: a festschrift for John L. Harper*, 393p. Academic Press Limited, London.