

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

INSTITUTO DE PESQUISAS HIDRÁULICAS

**O PAPEL DAS MACRÓFITAS SUBMERSAS SOBRE A QUALIDADE DA ÁGUA,
RESTAURAÇÃO E CONSERVAÇÃO DE LAGOS RASOS SUBTROPICAIS:
ESTUDO DE CASO, A LAGOA MANGUEIRA, RS**

TIAGO FINKLER FERREIRA

*Tese submetida ao Programa de Pós-Graduação em Recursos Hídricos e
Saneamento Ambiental da Universidade Federal do Rio Grande do Sul como
requisito parcial para a obtenção do título de Doutor em Recursos Hídricos
e Saneamento Ambiental.*

Orientador: David da Motta Marques

Banca Examinadora

Prof. PhD. Nestor Mazzeo

Depto. de Ecologia- URO del Uruguay

Prof. Dr. Walter Collischonn

Depto. de Hidrologia - IPH/UFRGS

Dr. Maria Carolina Soares

Depto. de Limnologia - UFJF

Porto Alegre, junho de 2009

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE PESQUISAS HIDRÁULICAS**

**O PAPEL DAS MACRÓFITAS SUBMERSAS SOBRE A QUALIDADE DA ÁGUA,
RESTAURAÇÃO E CONSERVAÇÃO DE LAGOS RASOS SUBTROPICAIS:
ESTUDO DE CASO, A LAGOA MANGUEIRA, RS**

TIAGO FINKLER FERREIRA

Tese submetida ao Programa de Pós-Graduação
em Recursos Hídricos e Saneamento Ambiental
da Universidade Federal do Rio Grande do Sul
como requisito parcial para a obtenção do título
de Doutor em Recursos Hídricos e Saneamento
Ambiental.

Porto Alegre, junho de 2009.

Banca Examinadora

Professor e orientador David da Motta Marques, PhD DIC
Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Prof. Nestor Mazzeo, PhD
Universidad de La Republica Oriental del Uruguay

Dra. Carolina Soares
Universidade Federal de Juiz de Fora

Prof. Walter Collischonn, Dr.
Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Agradecimentos

Seguem aqui meus sinceros agradecimentos:

Aos meus queridos pais Ernesto Ferreira e Gredes Finkler que sempre me apoiaram, incondicionalmente, em todos momentos. A minha irmã Petrucia pelos ótimos conselhos e conversas sempre construtivas. Aos meus maravilhosos avós Lauro e Elli, quase pais, os quais tenho grande sorte de poder contar.

Ao Prof. David da Motta Marques pela orientação, ensinamentos, incentivos, interesse no trabalho e pela liberdade concedida para conduzir este trabalho. Sua linha de pesquisa se destaca no Brasil, por explorar tópicos atuais, unindo limnologia e modelagem ecológica. Sem dúvida, é um dos pesquisadores de vanguarda no país, com uma visão integrada de processos tanto em micro como em macro-escala. Este *background* foi fundamental para alcançar os objetivos desta Tese.

Aos grandes tutores holandeses Egbert van Nes e Miquel Lürling que contribuíram imensamente para desenvolvimento e polimento desta Tese.

Ao grande amigo Carlos Ruberto Fragoso Junior pela ótima parceria no trabalho e nas rodas de viola tanto na Holanda como no Brasil. Aos queridos colegas Luciane Crossetti, Vanessa Becker, Lúcia Rodrigues, Luciana Cardoso e Eliete Canterle, Fábio Pereira e Rafael Souza. As assistentes do laboratório de saneamento do IPH, Cristiane e Mara pela ajuda nas análises físico-químicas. À equipe técnica do IPH, Álvaro, Antônio e Tiago Centurião pela ajuda e troca de experiências. As incansáveis e dedicadas bolsistas de iniciação científica Natália Pietzch, Daniela Lugocho, Mayara Lima e Natália Tedy. Todos foram muito importantes nesta longa, porém, rápida jornada de quatro anos.

“A verdadeira espiritualidade, a mais profunda religiosidade, consiste em sentir-se parte deste fantástico, misterioso processo que distingue nosso planeta dos demais. É sentir-se responsável da preservação e continuado desdobramento da maravilhosa sinfonia da evolução orgânica” (JOSÉ LUTZENBERGER, 2001).

Resumo

O objetivo desta Tese foi avaliar o papel da macrófitas submersas em relação à qualidade da água, interações com o fitoplâncton e ciclagem biogeoquímica na Lagoa Mangueira, um grande lago raso subtropical, no sul do Brasil. Para alcançar estes objetivos, este trabalho conta com uma série de abordagens, como: levantamentos de campo, etapas experimentais e uso de modelos ecológicos para avaliar a influência de macrófitas sobre a dinâmica do ecossistema de estudo, cujas águas são intensamente exploradas para suprir a cultura de arroz em sua área de entorno. Ao longo de seus 200km de perímetro litorâneo, a Lagoa apresenta maciços estandes submersos de vegetação. A análise de qualidade da água e estrutura da comunidade fitoplanctônica ao longo de um gradiente de vegetação submersa, partindo da zona litorânea para a zona pelágica (sem vegetação), revelou menor disponibilidade de nutrientes como orto-fosfato (PO_4) e menor concentração de clorofila-a (Clo-a), na área com vegetação submersa. Na zona pelágica, os maiores valores de Clo-a foram corroborados pela maior biomassa fitoplanctônica, sendo representada principalmente por espécies de cianobactérias. Tais evidências sugerem o efeito antagônico entre macrófitas e fitoplâncton, como a competição por nutrientes e alelopatia. Em laboratório, estes mecanismos puderam ser comprovados em experimentos de coexistência realizados em microcosmos com 4 espécies de macrófitas nativas e uma cepa da cianobactéria *Microcystis aeruginosa*. Os testes envolveram níveis distintos de intensidade luminosa e concentração de PO_4 visando determinar limiares para a ocorrência de alelopatia. As espécies *Cabomba caroliniana* e *Myriophyllum spicatum* se demonstraram potencialmente alelopáticas enquanto que as espécies *Ceratophyllum demersum* e *Egeria densa* apresentaram elevada capacidade de absorção de PO_4 ($\pm 0,35 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$) reduzindo rapidamente a concentração deste nutriente a valores abaixo de $0,05 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$. Outra abordagem experimental foi conduzida para parametrizar a cinética da liberação de nutrientes e carbono de 5 espécies de macrófitas durante o processo de decomposição. Com o auxílio de modelos ecológicos, foi simulado o crescimento de macrófitas submersas em lagos subtropicais e temperados. Isto foi realizado visando avaliar a possibilidade de aumento da resiliência do estado de dominância por macrófitas em lagos de baixa latitude devido ao crescimento contínuo da vegetação, ao contrário de lagos temperados, onde as plantas morrem sazonalmente em função do inverno

rigoroso. Além disso, foram simulados cenários considerando a possibilidade de colapso da vegetação submersa na Lagoa Mangueira em função de intensa tomada da água da Lagoa para irrigação. Com base na modelagem, foi possível estimar limiares de eutrofização para a proliferação do fitoplâncton. Em suma, os resultados comprovaram os mecanismos de retro-alimentação positiva de macrófitas submersas sobre a qualidade da água e importância de suas funções ecológicas para o estado trófico e gestão da Lagoa Mangueira. Além disso, este conjunto de informações constitui uma base teórico-prática para o manejo, restauração e conservação de lagos rasos subtropicais e tropicais.

Palavras-chave: lagos rasos, macrófitas submersas, estados alternativos estáveis, alelopatia, competição por nutrientes, decomposição, eutrofização, modelagem ecológica, restauração e conservação de lagos.

Abstract

The aim of this Thesis was to evaluate the role of the submerged macrophytes with respect to water quality and, interactions with phytoplankton and nutrient cycling in the large shallow subtropical Lake Mangueira, southern Brazil. To achieve these goals, this work counts with approaches *in situ*, in laboratory and application of ecological modelling to verify the influence of the submerged vegetation over the dynamics of the ecosystem, whose water is intensively explored to irrigate rice crops around its surrounding area. Over the 200km of the lake littoral perimeter, several submerged macrophyte beds are established. The analysis of water quality and phytoplankton structure along a macrophyte-pelagic gradient revealed lower concentration of orto-phosphate (PO_4) and chlorophyll-a (Chlo-a) in the vegetated area. At the pelagic zone, the higher Chlo-a values were corroborated by the higher biomass of phytoplankton, which was mostly composed by cyanobacteria species. Such evidences suggest the antagonistic relationship between macrophytes and phytoplankton as nutrient competition and allelopathy. Experiments of coexistence, in microcosms, with 4 native submerged macrophytes and a toxic strain of the cyanobacteria *Microcystis aeruginosa* proved the occurrence of these mechanisms. The experiments included different levels of light intensity and orto-phosphate concentration (PO_4) in the medium aiming to identify thresholds in which allelopathy is likely to occur. The macrophytes *Cabomba caroliniana* and *Myriophyllum spicatum* showed allelopathic potential while the species *Ceratophyllum demersum* and *Egeria densa* showed a high capacity for PO_4 absorption ($\pm 0.35 \text{ mg.g}^{-1}\text{d}^{-1}$), being able to reduce this nutrient to lower levels than 0.05 mg.L^{-1} . Another experimental approach was carried out to parameterize the leaching of nutrients and carbon from 5 macrophytes under decaying process. Moreover, ecological modelling was utilized to simulate the growth of submerged macrophytes in subtropical and temperate lakes. This was done aiming to evaluate the possibility of resilience enhancement of the clear water state in lakes of low latitude because the plants can grow continuously, in contrast with temperate lakes, where they die seasonally due to rigorous winter. In addition, simulation of scenarios considering the collapse of the vegetation in Lake Mangueira because of water uptake for rice crops were carried out in order to provide elements for the ecosystem management. Through this approach, it was possible to forecast possible eutrophication thresholds for phytoplankton

blomming. In conclusion, the results proved the the postive feed-back mechanisms exerted by the submerged macrophytes on the water quality and the importance of their ecological functions to the trophic state of Lake Mangueira. In addition, such information serve as theoretical and practical basis for the management, restoration and conservation of subtropical and tropical shallow lakes.

Keywords: shallow lakes, submerged macrophytes, alternative stable states, allelpathy, nutrient competition, decomposition, eutrophication, ecological modelling, lake restoration and conservation.

Sumário

PARTE I: Introdução 1

Capítulo 1

Apresentação, Fundamentação teórica e Área de estudo 2

Capítulo 2

Objetivos e questões científicas 26

PARTE II: Estudos *in situ* 31

Capítulo 3

Efeito de macrófitas submersas sobre a qualidade da água e comunidade fitoplanctônica na Lagoa Mangueira 32

PARTE II: Estudos experimentais 67

Capítulo 4

Parametrização da transferência de matéria orgânica (carbono) e nutrientes de macrófitas para a massa da água durante o processo de decomposição: uma fonte potencial de eutrofização em lagos rasos 68

Capítulo 5

Alelopatia e competição por fósforo: mecanismos eficientes exercidos por macrófitas submersas para reduzir florações de cianobactérias 83

PARTE III: Modelagem Ecológica 111

Capítulo 6

Modelagem ecológica da vegetação submersa: pode o crescimento contínuo das macrófitas aumentar a resiliência do estado de dominância da macrófitas em lagos subtropicais? 112

Capítulo 7

Gestão da Lagoa Mangueira: efeito da liberação de nutrientes por macrófitas submersas sobre a dinâmica de estados alternativos da comunidade fitoplanctônica em um lago raso subtropical. 122

PARTE IV: Conclusões 143

Capítulo 8

Considerações finais 144

PARTE I: Introdução & Objetivos

Capítulo 1

Apresentação

O presente trabalho foi desenvolvido junto ao Programa de Pós Graduação em Recursos Hídricos e Saneamento Ambiental do Instituto de Pesquisas Hidráulicas da Universidade Federal do Rio Grande do sul, sob orientação do Professor David da Motta Marques.

O trabalho apresentado nesta Tese de Doutorado integra o **Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração (PELD) Sistema Hidrológico do Taim – Sítio 7**, (www.peld.ufrgs.br) financiado pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq). O PELD é composto por uma rede de sítios selecionados dos principais ecossistemas brasileiros e tem como foco a pesquisa integrada, contando com uma rede internacional, *International Long Term Ecological Research Program (ILTER)*, composta por 21 países participando ativamente e trocando experiências.

O Estado do Rio Grande do Sul possui um sistema único de água doce. Paralelamente ao Oceano Atlântico, a planície costeira do Estado é composta pela seqüência de lagoas em uma faixa de aproximadamente 640 km de extensão. Este sistema é basicamente compreendido por lagunas, lagoas costeiras de água doce e grandes lagoas interiores, apresentando canais e banhados de água doce que atuam como intercomunicadores.

Este complexo sistema hídrico é peculiar, devido as suas características geomorfológicas, hidrológicas, climáticas e ecológicas. Além disso, a associação entre as variáveis físicas como hidrodinâmica e morfologia com as comunidades biológicas ainda é amplamente desconhecida, ocorrendo o uso dos recursos hídricos sem uma gestão baseada no conhecimento destes processos. Neste contexto, se insere o Sistema Hidrológico do Taim, Sítio 7 do PELD/CNPq (Programa Ecológicas de Longa Duração do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico), cujo objetivo é promover a manutenção, organização e funcionamento dos ecossistemas brasileiros, gerando informação e subsídios para avaliação da sua diversidade física e biológica.

O projeto do PELD/CNPq Sítio 7-Sistema Hidrológico do Taim, inclui a Lagoa Mangueira como um dos seus mais importantes sub-sistemas. Este projeto de longa duração tem como objetivo investigar aspectos limnológicos através de estudos *in situ* e modelagem ecológica considerando processos físicos como hidrodinâmica e hidrologia no binômio Banhado do Taim-Lagoa Mangueira. Como a Lagoa Mangueira sofre impactos antropogênicos devido à utilização de suas águas para irrigação de uma extensa área de lavouras de arroz e recebe o retorno destas águas ricas em nutrientes, é necessário desenvolver uma análise integrada dos compartimentos biológicos e físicos para a definição de ações de gestão do sistema em questão. Para tanto, é essencial entender funções ecológicas, principalmente, exercidas por produtores primários como macrófitas aquáticas e fitoplâncton e suas interações com o meio físico e estrutura trófica, assim como a consequência destas interações para estados alternativos de qualidade da água e conservação do ecossistema Lagoa Mangueira.

Este conhecimento é alcançado, neste trabalho, através de abordagens de campo, experimentais e uso de modelagem ecológica. Como informações *in situ*, por vezes, não são suficientes para entender processos inter específicos, trabalhos experimentais são utilizados para elucidar relações antagônicas entre macrófitas e fitoplâncton, as quais podem ser aplicadas para o manejo e restauração de lagos rasos eutrofizados. Concomitantemente, a aplicação de modelos ecológicos é utilizada para modelar funções ecológicas de macrófitas no seu ambiente como, efeitos de retro-alimentação positiva, decomposição e ciclagem de nutrientes. Estas simulações permitem avaliar os efeitos destes processos para a estrutura trófica e qualidade da água. Informações deste tipo são fundamentais para contemplar uma gestão adequada do uso do recurso hídrico sem comprometer a conservação do sistema, possibilitando assim a tomada de decisões frente a alterações causadas por influência de estressores antrópicos (rizicultura) e climáticos.

Com base no conhecimento empírico da limnologia de lagos rasos, esta proposta visa também analisar conceitos reconhecidos em sistemas temperados para a dinâmica de lagos rasos subtropicais. Devido à diferença de diversidade e funções ecológicas existentes entre sistemas subtropicais e temperados, estas comparações trazem contribuições para a ecologia aquática global. Conseqüentemente, são gerados elementos para o manejo, restauração e conservação de corpos da água em clima subtropical e tropical.

Fundamentação teórica e objetivos

O papel das macrófitas aquáticas submersas em lagos rasos

As macrófitas aquáticas submersas possuem um papel chave na regulação de processos em ecossistemas aquáticos, particularmente em lagos rasos (Wetzel, 1993; Jeppensen *et al.*, 1998). Conseqüentemente, isto têm conduzido a extensivas investigações acerca da dinâmica da vegetação submersa nestes ambientes (Scheffer, 1998). Pelo fato das macrófitas aquáticas submersas demonstrarem reações sensíveis a mudanças no sistema e à qualidade da água, elas são essenciais como indicadoras ambientais (Van Geest *et al.*, 2003). Além disso, o restabelecimento de comunidades de macrófitas pode propiciar a reabilitação da qualidade de água em ambientes aquáticos e promover algumas alternativas para o manejo de lagos rasos (Moss, 1990; Sondergaard *et al.*, 2000).

As macrófitas aquáticas submersas aumentam a qualidade e transparência da água através de efeitos de retro-alimentação positiva. Estes mecanismos envolvem interações com processos hidrodinâmicos e organismos aquáticos (James & Barko, 1990; Scheffer, 1994). Estes processos ocorrem em função do estabelecimento e metabolismo das plantas, auxiliando na manutenção de águas relativamente oligotróficas, sem crescimento excessivo de fitoplâncton, de várias formas: (1) reduzindo forças hidrodinâmicas e conseqüentemente diminuindo a ressuspensão de partículas (Barko & James, 1998) e aporte de fósforo do sedimento; (2) servindo de refúgio para grandes espécies de zooplâncton (Jeppensen *et al.*, 1997) que predam algas fitoplanctônicas em altas taxas (Jeppensen *et al.*, 2005); (3) produzindo substâncias alelopáticas que reduzem ou inibem o crescimento de fitoplâncton (Wium-Andersen, 1987; Gross *et al.*, 2007); (4) reduzindo a concentração de nutrientes disponíveis na massa da água em função de sua absorção foliar (Van Donk *et al.*, 1993, Thomaz *et al.*, 2007).

Esta estabilidade depende da ocorrência das macrófitas e sua distribuição em lagos rasos. Em ambientes, onde as condições são favoráveis para o seu desenvolvimento, a produção pode alcançar valores de biomassa superiores a 5kg m³. Quanto maior a biomassa, maior o potencial para reduzir a turbidez da água (Sondergaard & Moss, 1998). Além disso, é importante salientar que o estabelecimento destas plantas influencia diretamente a cadeia

alimentar podendo alterar toda a estrutura trófica de um ecossistema aquático (Schriver *et al.*, 1995; Jeppensen *et al.*, 1997; van Nes *et al.*, 2003). Entretanto, variáveis abióticas podem causar alterações na estabilidade da vegetação submersa. Por exemplo, flutuações no nível da água, cargas orgânicas antropogênicas ou decorrentes de tempestades ou ventos fortes podem levar a deterioração e colapso desta vegetação, propiciando a proliferação de algas e inversão do estado de águas claras, dominado por macrófitas, para um turbido, dominado pelo fitoplâncton (Scheffer *et al.*, 1993).

Distribuição de macrófitas submersas em ambientes aquáticos

Diversos estudos enfatizam a profundidade da coluna da água e sua transparência (Chambers & Kalff, 1985), ação de ondas (Strand & Weisner, 1996), consumo por aves (Laurindsen *et al.*, 1983), perifiton e características do sedimento (Chambers & Kalff, 1985) como fatores preponderantes para o estabelecimento e equilíbrio ecológico de comunidades de macrófitas aquáticas. Outras variáveis abióticas também podem influenciar fortemente a vegetação aquática, como a idade de lagos, uso da terra circundante e infiltração de aquíferos (Roozen *et al.*, 2003). Todos esses fatores são considerados capazes de alterar os estágios sucessionais de macrófitas em lagos rasos (van Geest *et al.*, 2003). Dentre os fatores citados, características físicas como profundidade, declive de fundo, velocidade da água e turbidez são certamente os mais importantes para o estabelecimento das plantas (Duarte & Kalff, 1986; Chambers, 1987; Kautsky, 1987; Barko & James, 1998; Schutten *et al.*, 2004).

Em lagos rasos pequenos, onde o efeito de cisalhamento hidráulico sobre fundo tende a ser menor, em função da menor pista de corrida para o vento “*fetch*” (James *et al.*, 2004), o estabelecimento de macrófitas é principalmente limitado pela ausência de luz (Scheffer *et al.*, 1994). A profundidade é outra variável fundamental, pois em função da turbidez, a luz necessária ao desenvolvimento das plantas pode não alcançar o fundo. Sendo assim, a profundidade máxima a ser ocupada pelas plantas está inversamente relacionada a turbidez (Spence, 1982). Por outro lado, em lagos rasos onde o vento tenha efeito maior sobre a hidrodinâmica, as áreas mais rasas são freqüentemete afetadas pela ação das ondas impedindo o estabelecimento de macrófitas submersas (Spence, 1982; Schutten & Davy,

2000). Nestes casos, o *fetch*, a velocidade do vento e o gradiente de profundidade determinam o potencial gerador de ondas.

Considera-se que as forças resultantes da ação de ondas são importantes para explicar, ao menos parcialmente, a ausência de plantas submersas geralmente observada em áreas litorâneas abertas (Scheffer *et al.*, 1992). Apesar das restrições hidráulicas existentes, que tendem a quebrar ou deslocar as plantas, é comum o estabelecimento de bancos de vegetação submersas mesmo em grande lagos rasos. Isto se deve a possibilidade das plantas de se estabelecerem em áreas mais protegidas da ação hidráulica devido a heterogeneidade espacial. Esta heterogeneidade geralmente é derivada de recortes geográficos que propiciam áreas com velocidade da água reduzida ou derivada da movimentação de bancos de areia como resultado da ação hidrodinâmica. Além disso, como vegetações submersas são compostas pelas mais variadas espécies, as forças hidráulicas geradas de ondas e correntes internas afetam diferentemente as plantas em função de seu morfotipo, resistência e capacidade de fixação (Schutten & Davy, 2000).

Metabolismo, decomposição e ciclagem de nutrientes

Em corpos da água com baixa profundidade e área de zona litoral extensa, a comunidade de macrófitas aquáticas tem um papel importante na estocagem e ciclagem de nutrientes, servindo como fonte de matéria orgânica autóctone (Grabowsky, 1973; Wetzel & Hough, 1973; Godshalk & Wetzel, 1978^a; Menezes, 1984) e regulando a qualidade da água no ecossistema (Moss, 1990; Scheffer, 1998). Aproximadamente 90% da matéria orgânica que se acumula na zona litoral é proveniente da biomassa de plantas aquáticas tanto emergentes como submersas (Wetzel, 1993).

As macrófitas aquáticas, principalmente as enraizadas, têm a habilidade de assimilar os nutrientes do sedimento e, através do efeito de bombeamento do sedimento para a coluna de água, podem prover grandes quantidades de matéria orgânica e nutrientes para o ecossistema (Mann & Wetzel, 1996). Uma pequena fração destes compostos é liberada continuamente através da excreção resultante do metabolismo vegetal (Wetzel & Manny, 1972a; Hough & Wetzel, 1975). Esses compostos são geralmente caracterizados por moléculas de carbono com grande peso molecular que dão origem às substâncias húmicas. As

substâncias húmicas compõem a maior parte do carbono orgânico dissolvido em lagos (Esteves, 1998) e sua formação se dá basicamente a partir da condensação de produtos da excreção e decomposição de carboidratos, polifenóis (lignina, taninos, etc.) e proteínas. Portanto, elas não constituem uma classe definida de compostos, mas uma mistura de substâncias de natureza química diversa e em diferentes graus de polimerização, dependendo de sua origem e idade (Toledo, 1973). Em função do seu alto peso molecular e baixa taxa de degradação, as substâncias húmicas tendem a permanecer no ambiente por longos períodos (Wetzel, 1993). Assim, assume-se que a matéria orgânica dissolvida em lagos e banhados é constituída em grande parte por material refratário oriundo do metabolismo e degradação das macrófitas aquáticas. Há também outros compostos excretados por macrófitas aquáticas que exercem influência sobre a micro-flora auto e heterotrófica perifítica, como: ácido glicólico, carboidratos, proteínas, peptídeos, aminoácidos, enzimas, substâncias voláteis, aldeídos, cetonas, amins e outros compostos estimuladores ou inibidores de crescimento tais como, vitaminas, antibióticos e toxinas. Em suma, a liberação dos diversos compostos orgânicos pode beneficiar ou inibir a produtividade de comunidades epifíticas e a atividade microbiana (Wetzel, 1992), influenciando níveis tróficos superiores (Sondergaard & Moss, 1998).

Além da excreção, o processo de decomposição da biomassa vegetal aquática é certamente a principal via de entrada de nutrientes e carbono no ecossistema aquático. No processo de decomposição, ocorre a liberação de nutrientes solúveis e particulados para a massa da água em função da lixiviação rápida de materiais poliméricos celulares (autólise). Esta contribuição de carbono orgânico e nutrientes provenientes das macrófitas aquáticas na forma particulada e dissolvida influencia o metabolismo heterotrófico e fotossintético da zona pelágica (Wetzel, 1992, Barko & James, 1998).

A degradação da matéria orgânica particulada por ser muito mais lenta e menos completa do que a degradação da matéria orgânica dissolvida, constitui a fração restante da energia a ser liberada no ecossistema. Esta liberação é conhecida como cadeia de detritos, pois representa a última via de entrada de matéria orgânica e nutrientes acumulados pelas macrófitas (Boyd & Goodyear, 1971; Keefe, 1972; Polisini & Boyd, 1972; Esteves, 1998). Parte dessa matéria pode penetrar no sedimento anaeróbio e ficar enterrada. Quando isto acontece, pode-se então definir o término da decomposição.

A decomposição pode ocorrer também de forma variável ao longo do tempo. Em ecossistemas lacustres tropicais e subtropicais o processo de decomposição é contínuo durante todo o ano, pois não existe uma sazonalidade térmica muito acentuada (Finkler Ferreira *et al.*, 2003). Enquanto que em ambientes temperados, as taxas de decomposição aumentam com a temperatura (Wetzel, 1993). Sendo assim, a temperatura é a variável ambiental mais importante na determinação das taxas de decomposição. Assim, as taxas de perda de biomassa podem apresentar comportamento sazonal em função da temperatura (Morris & Lajtha, 1986). Além disso, outros fatores também afetam a decomposição de macrófitas, como concentração de oxigênio, atividade de consumidores, acidez e regimes de nutrientes (Godshalk & Wetzel, 1978b, Brinson *et al.*, 1981, Elwood *et al.*, 1981, Polunin, 1984, Neely & Davis, 1985, Webster & Benfield, 1986, Honmann & Neely, 1993). Dentre estes, o pH tem grande influência sobre a decomposição no que se refere a perda de lignocelulose, a qual compõe uma fração majoritária dos caules e folhas de macrófitas (Benner *et al.*, 1985). Baixos pHs reduzem a taxa de decomposição da biomassa. Por outro lado, o próprio processo de decomposição causa a queda no pH.

É possível sumarizar a taxa relativa de decomposição, K , em unidades indefinidas de tempo (Fig.1). Neste caso, K é definida como a quantidade de carbono dissolvido e particulado dos detritos que foi metabolizada por unidade de tempo. A taxa de decomposição, por ser um processo contínuo, variável de acordo com o tempo, pode ser conceitualmente vista em três fases distintas (Fig.1).

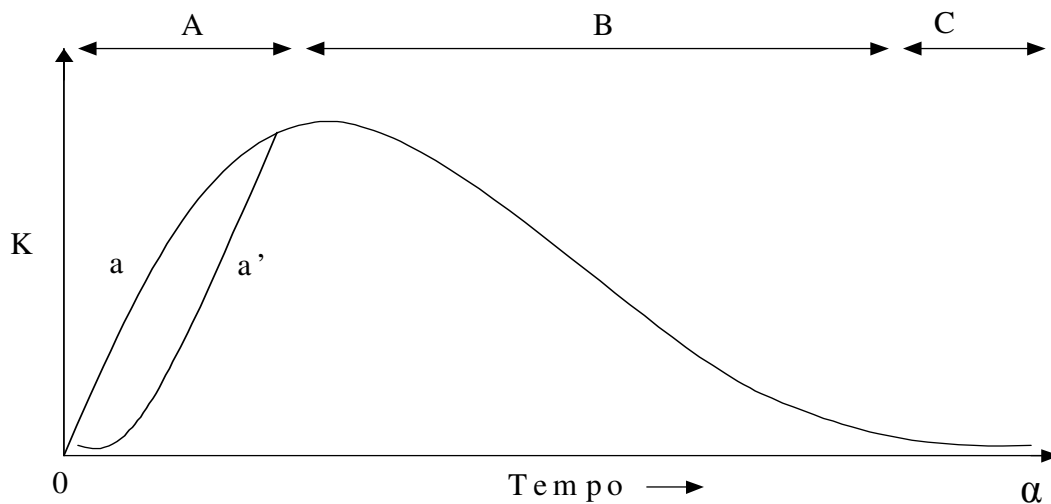


Figura 1. Sequência geral das taxas de decomposição de matéria orgânica dissolvida e particulada. A curva logística em S (linha a') corresponde ao início da decomposição: lixiviação em função da senescência das células e decaimento da biomassa (Figura adaptada de Wetzel, 1993).

Fase A: corresponde a um período de perda crescente da biomassa por lixiviação, sendo liberadas rapidamente grandes quantidades de matéria orgânica dissolvida (MOD). A qualidade e a quantidade da MOD são afetadas pela temperatura e pela disponibilidade de oxigênio.

Fase B: Nesta fase, ocorre a taxa máxima de perda de peso e, posteriormente, uma diminuição da taxa de decomposição. Esta fase pode durar de vários dias a muitos meses. Os fatores que controlam a taxa de decomposição exercem um efeito muito maior nesta fase. A resistência relativa do restante da matéria orgânica particulada aumenta constantemente, a medida que mais compostos instáveis vão sendo metabolizados.

Fase C: a taxa de decomposição da matéria orgânica residual, resistente, aproxima-se de zero com um limite assintótico, sendo limitada principalmente pela elevada refractabilidade dos detritos particulados.

Estudos de taxas de decomposição foram bastante comuns durante a década de 70 e 80, havendo principal interesse em quantificar apenas o tempo de decaimento do remanescente de biomassa vegetal após a senescência. Assim, a maior parte do conhecimento acumulado é acerca da cadeia de detritos e sua importância sobre a ciclagem de nutrientes e carbono, em longo prazo. No entanto, é durante o processo de senescência que ocorre a

lixiviação de grandes quantidades de nutrientes e carbono dissolvidos para água (Carpenter, 1980), os quais se tornam prontamente disponíveis para o fitoplâncton ou níveis tróficos superiores (James & Barko, 1998). Em função da lise celular, a lixiviação pode conter 63-85% do carbono orgânico total da planta (Wetzel & Manny, 1972b) e, em condições oxigenadas, costuma ser maior nos primeiros cinco dias (Otsuki & Wetzel, 1974). Barbieri *et al.* (1984) relatam que a rápida lixiviação da matéria orgânica prontamente degradável nos primeiros dias de decomposição está representada pela perda de carboidratos solúveis, polifenóis e lipídios. Os polifenóis são geralmente citados como proteção da planta contra herbivoria pela sua capacidade de complexação com proteínas e enzimas. Os polifenóis, além de um mecanismo de proteção, contra herbivoria, podem atuar como defesa contra microorganismos, influenciando no processo de decomposição.

O processo de senescência exerce um impacto direto na qualidade da água em curto prazo (James & Barko, 1998). Apesar de Carpenter (1981) já salientar a necessidade de avaliar acuradamente a quantidade e qualidade dos nutrientes que são liberados rapidamente durante a fase inicial de decomposição, ainda são escassos os trabalhos com esta abordagem. Principalmente, abordagens que visem a aplicação da cinética de liberação de compostos, ao longo do tempo, em modelos ecológicos. A parametrização do processo de lixiviação em modelos ecológicos pode ser uma importante ferramenta para simular e avaliar o potencial de eutrofização de um ambiente dominado por macrófitas submersas, no caso de colapso da vegetação em função de impactos antropogênicos e/ou climáticos.

Efeitos alelopáticos de macrófitas aquáticas e competição por nutrientes

O termo alelopatia foi definido por Molisch (1937) para incluir todas as interações entre plantas superiores e organismos, tanto estimulantes quanto inibidoras do crescimento. No meio aquático, estas interações ocorrem estritamente através da liberação de compostos na água. E, atualmente, a maioria dos estudos de alelopatia está focada em relações antagônicas, isto é, efeitos negativos exercidos por uma espécie sobre a outra.

Há décadas, suspeita-se que macrofitas aquáticas possam suprimir o crescimento do fitoplâncton através da excreção de substâncias químicas que inibem o metabolismo do fitoplâncton (Hutchinson, 1975). A produção e excreção de aleloquímicos por macrófitas

pode ser uma defesa estratégica contra outros organismos fotossintéticos que competem por luz e nutrientes, como epifítion e fitoplâncton (Gross *et al.*, 2007). Os compostos identificados pertencem às classes de sulfúricos, poliactilenos, polifenóis e ácidos graxos oxigenados (Gross, 1999; Gross, 2003).

Tanto macrófitas de água-doce como marinhas podem produzir compostos de atividade algicida (Wium Andersen, 1987; Gross *et al.*, 1996; Jeong *et al.*, 2000; Gross, 2003). Atualmente, constam diversos indícios de inibição do crescimento de cianobactérias (Jasser, 1995) e algas verdes (Hootsmans & Blindow, 1994). Compostos sulfúricos isolados de macrófitas submersas como *Chara globularis* podem inibir a fotossíntese do fitoplâncton (Anthoni *et al.*, 1980). Planas *et al.*, (1981) também descobriram efeitos inibitórios de crescimento proveniente de compostos fenólicos isolados da macrófita *Myriophyllum spicatum*, espécie freqüentemente encontrada em muitos corpos da água brasileiros. Desta espécie descobriu-se o composto fenólico tellimagrandin II como principal aleloquímico (Gross, 1996).

Espécies de macrófitas emergentes como *Phragmites communis* também foram identificadas com potencial para inibir efetivamente o crescimento de cianobactérias como *Microcystis aeruginosa* (Xian *et al.*, 2005). Extratos aquosos de três macrófitas submersas como, *Ceratophyllum demersum*, *Vallisneria spiralis* e *Hydrilla verticiliatta* mostraram efeitos inibitórios sobre o crescimento de *M. aeruginosa* ainda maiores e devido à presença de etil-acetato em frações das plantas (Muldeirj *et al.*, 2003).

Além do efeito alelopático sobre cianobactérias, as macrófitas possuem efeito claro sobre a estrutura e tamanho dos organismos pertencentes à comunidade fitoplantônica. Por exemplo, indivíduos de *Chlamydomonas* foram constatados serem significativamente maiores dentro dos estandes macrófitas do que fora (Sondergaard & Moss, 1998) em função de ambiente mais seletivo físico e quimicamente para outras espécies. Da mesma forma, flagelados, como *Cryptomonas* e *Chlamydomonas* também se mostram mais dominantes na presença de macrófitas, sendo substituídos por diatomáceas e algas verdes, como *Scenedesmus*, na ausência de plantas (Schriver *et al.*, 1995; van Den Berg *et al.*, 1998). Jasser (1995) verificou a maior abundância de *Scenedesmus* entre algas, mas virtualmente ausentes na

presença da macrófita submersa *Elodea canadensis*. Extratos de *E. canadensis* demonstraram capacidade de suprimir a fotossíntese da diatomácea *Nitzschia palea* (Wium-Andersen, 1987).

Entretanto, a dinâmica de substâncias liberadas pela vegetação submersa em condições reais ainda é muito especulativa (Forsberg *et al.*, 1990; Gross *et al.*, 2007). Além disso, pouco se conhece sobre tais interações entre macrófitas e cianobactérias em ecossistemas sul americanos, tanto experimentalmente, em meios controlados, quanto em levantamentos *in situ*. Portanto, estudos relacionados à interação de macrófitas submersas e cianobactérias são necessários para obter entendimento destes mecanismos no intuito de prover ferramentas de controle natural de florações de cianobactérias em ambientes de baixa latitude.

Além da alelopatia, vale lembrar que mecanismos como competição por nutrientes e sedimentação de partículas e fósforo, exercidos pelas macrófitas, atuam indiretamente reduzindo o desenvolvimento de algas (Lürling *et al.*, 2006). Portanto, seja por meio direto, através do efeito alelopático (algicida), ou indireto, através da manutenção do estado oligotrófico do sistema, as macrófitas têm o potencial para serem aplicadas na restauração de ecossistemas aquáticos tropicais e subtropicais.

Para explorar os efeitos os alelopáticos de macrófitas sobre algas, muito utilizou-se o teste de extratos das plantas sobre cepas de algas em placas de petry. No entanto, é mais convincente conduzir experimentos de coexistência, isto é, através do contato real de plantas inteiras e algas em meios de cultura enriquecidos para avaliar a interação sem restrição de nutrientes. Ou ainda, conduzir aproximações *in situ* para correlacionar com os resultados encontrados em laboratório (Gross *et al.*, 2007).

Estados alternativos em lagos rasos

Há algumas décadas, a ecologia de ecossistemas tem abordado conceitos intrigantes sobre a possibilidade de ecossistemas existirem em mais de um estado configurável de equilíbrio (Holling, 1973; May, 1977; Sutherland, 1990). Estes conceitos deram origem a teoria dos estados alternativos estáveis de ecossistemas.

A teoria de estados alternativos estáveis foi inicialmente desenvolvida e alcançada primeiramente através do uso de modelos, os quais demonstraram que equilíbrios alternativos

podem surgir de interações de processos não lineares (Jackson, 2003). Evidências de estados alternativos estáveis foram obtidas tanto em experimentos laboratoriais com uso de mesocosmos aquáticos constituídos por algas fitoplanctônicas e zooplâncton herbívoros como *Daphnia* sp. (McCauley *et al.*, 1999) entre outros estudos com microcosmos (Chase, 1999). Porém, desde que Connel & Sousa (1983) desafiaram ecologistas a procurar por estados alternativos estáveis em comunidades naturais, exemplos têm sido encontrados na dinâmica de diversos sistemas, como: sucessão de florestas (Frelich & Reich, 1999), savanas africanas (Dublin *et al.*, 1990), recifes de corais (Knowlton, 1992), desertos (van den Koppel *et al.*, 1997; Rietkerke *et al.*, 1997), estoques pesqueiros no pacífico (Hare & Mantua, 2000), incluindo até sistemas que têm seu clima regulado por correntes marinhas (Rahmstorf, 1997).

Além destes exemplos, um dos mais bem desenvolvidos sobre estados alternativos estáveis provém de lagos rasos (Scheffer *et al.*, 1993). Por serem, na sua maioria, polimíticos, estes sistemas são relativamente fáceis para amostrar e, portanto, são capazes de prover uma oportunidade excelente de explorar e testar a teoria de estados alternativos de qualidade da água.

A existência dos estados alternativos em lagos está associada à transparência da água ou turbidez e conseqüentemente aos níveis de interações tróficas em cascata no sistema (Jeppensen *et al.*, 1997). O estado de água turbida é decorrente da proliferação do fitoplâncton e cria condições desfavoráveis ao estabelecimento de plantas submersas, pois a turbidez impede a penetração da luz nas camadas mais profundas inibindo o crescimento das mesmas (Van den Berg *et al.*, 1998). Porém, um estado claro de transparência da água permite o desenvolvimento e sucessão da vegetação submersa (Blindow *et al.*, 1993; Scheffer *et al.*, 1994), favorecendo condições meso a oligotróficas, maior equilíbrio entre níveis tróficos (equitabilidade e diversidade de organismos), promovendo também a valoração do ambiente para fins paisagísticos e recreacionais (Van Nes *et al.*, 2002).

Os processos que podem governar lagos entre dois estados alternativos distintos operam em uma variedade de escalas temporais e freqüências. Os mecanismos hipotéticos que conduzem a mudança destes estados podem ser separados em agentes internos e externos. Quando os agentes atuantes sobre o sistema são externos de larga escala (e.g. clima regional ou homogeneidade regional entre bacias hidrográficas), a amostragem de um grande número de lagos numa mesma região resultaria num mesmo estado para todos os lagos.

Alternativamente, se os agentes forem internos para cada lago (e.g. ciclagem de nutrientes), a população de lagos em uma área limitada poderia existir em dois estados (Jackson, 2003). Neste caso, os fatores internos relacionados à biogeoquímica do sistema afetam as taxas de produção primária de macrófitas aquáticas e fitoplâncton, podendo conduzir o lago aos dois estados. Além disso, impactos sobre a vegetação em função da herbivoria por aves aquáticas (van Donk & Gulatti, 1995), ou flutuações no nível da água causadas tanto por estressores naturais (clima) ou por estressores antrópicos (irrigação), juntamente com a eutrofização podem causar a mudança de um estado claro das águas para um turbido (Scheffer, 1998).

A troca de estado provocada pelo aumento dos níveis de nutrientes que causa passagem do estado de águas claras, dominado pela vegetação de macrófitas, para um estado de águas túrbidas, dominado pelo fitoplâncton, ocorre através de um processo não-linear (Fig. 2). Esta passagem é uma inversão drástica e relativamente rápida no tempo assim que o nível crítico de eutrofização do sistema é atingido (Scheffer, 1998). Este fenômeno é denominado histerese e ocorre em função da resiliência do ecossistema frente a alterações ambientais. Por exemplo, uma vez que um lago tenha passado para um estado eutrofizado de águas túrbidas, para retornar a condição inicial representada pelo domínio da vegetação submersa, a concentração de nutrientes deve ser reduzida a um nível muito abaixo do limiar crítico em que a população de macrófitas colapsou (Van Nes *et al.* 2002, 2003).

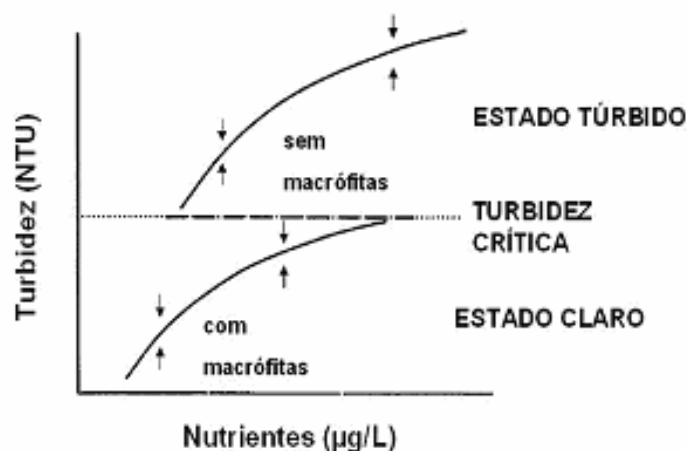


Figura 2. Modelo conceitual de condições alternativas como clara e turbida em lagos rasos. Adaptado de Scheffer *et al.* (1993). O modelo original assume que acima de um nível crítico de turbidez, as macrófitas submersas se tornariam ausentes no sistema. As linhas sólidas representam estados estáveis alternativos. As flechas indicam o ponto de equilíbrio para cada

estado após uma perturbação no sistema. A linha pontilhada representa a turbidez crítica que separa os dois estados alternativos.

A mudança entre os dois estados pode ser tamponada por mecanismos intrínsecos que previnem a mudança mesmo que as condições sejam favoráveis. Ou seja, existe uma capacidade de amortecimento de impactos que permite que o sistema retorne ao estado original de equilíbrio, evitando assim que passe a outro estado configurável (Scheffer, 1998). Os mecanismos responsáveis pela capacidade de retorno (resiliência) são os efeitos de retro-alimentação positiva exercidos tanto por macrófitas quanto pelo fitoplâncton para a estabilidade do seu estado de equilíbrio. No caso do estado alternativo de águas claras, a resiliência depende principalmente da magnitude e frequência de estressores, *e.g.*, duração e concentração de cargas de nutrientes. Outras variáveis também influenciam a resiliência, como tempo de residência, taxa de produção primária do fitoplâncton, interações tróficas e ciclagem interna de nutrientes (Scheffer *et al.*, 1994; Jeppensen *et al.*, 1997). Uma vez que a vegetação submersa é afetada por estes fatores, os efeitos de retro-alimentação positiva que sustentam o seu estado de equilíbrio enfraquecem. Posteriormente, com o colapso da vegetação, ocorre a liberação de nutrientes das plantas aumentando ainda mais o estado trófico do sistema (Blindow *et al.*, 1993).

Modelagem ecológica de macrófitas aquáticas e estados alternativos

Conforme mencionado anteriormente, há modelos que simulam a deriva de estados alternativos em função do efeito positivo de macrófitas para a qualidade da água. Neste caso, estes efeitos podem ser abordados de forma simples através de emprego de modelos mínimos (van Nes *et al.*, 2002, 2003) que incluem o crescimento das plantas e suas interações com o fitoplâncton de forma simplificada. Todos os efeitos de retro-alimentação positiva exercidos pelas macrófitas podem ser simplificados através de uma função de Monod inversa, que descreve o efeito da vegetação sobre a turbidez (coeficiente de atenuação da luz, E_{eq}):

$$E_{eq} = E_0 \frac{h_v}{h_v + V} \quad \text{Eq. 0.1}$$

onde V é a fração de área coberta com vegetação no lago, E_0 é a turbidez na ausência de vegetação, e h_v é o coeficiente de meia saturação da cobertura de vegetação. Portanto,

aumentando a turbidez o crescimento da vegetação é comprometido. Além disso, o efeito da atenuação na cobertura de vegetação (V_{eq}) é descrito por uma função de Hill:

$$V_{eq} = \frac{h_E^p}{h_E^p + E^p} \quad \text{Eq. 0.2}$$

onde h_E é o coeficiente de meia saturação da turbidez, e p é o expoente da função de Hill. Se nós assumimos que a turbidez e a cobertura de vegetação podem atingir o equilíbrio até uma capacidade máxima de uma maneira lógica, as equações acima podem ser introduzidas dentro das seguintes equações diferenciais:

$$\frac{dE}{dt} = r_E E \left(1 - \frac{E}{E_{eq}} \right) \quad \text{Eq. 0.3}$$

$$\frac{dV}{dt} = r_V V \left(1 - \frac{V}{V_{eq}} \right) \quad \text{Eq. 0.4}$$

onde r_E é a taxa de aumento da turbidez e r_V é a taxa de crescimento da cobertura da vegetação. Considere os valores assinalados para os parâmetros, listados na tabela abaixo:

Tabela 0.1. Valores e unidades dos parâmetros utilizados no exemplo ilustrativo.

Parâmetro	Valor padrão	Unidade
E_0	6	m^{-1}
h_E	2	m^{-1}
h_V	0.2	-
P	4	-
r_E	0,05	d^{-1}
r_V	0.05	d^{-1}

Fonte: Fragoso Jr. (2009).

De acordo com o conjunto de valores assinalados para os parâmetros os estados alternativos podem variar para entre (a) um estado dominado por vegetação aquática e baixa turbidez (alta transparência da água) ou para (b) um estado túrbido dominado pelo fitoplâncton e ausência de vegetação aquática. Por exemplo, se estabelecermos uma variação dos valores do parâmetro E_0 de 0 a 10, ou seja, variando de uma condição de alta transparência para uma condição de baixa transparência, podemos observar uma faixa bem

definida onde ocorrem estados alternativos de estabilidade (Figura3) (Fragoso Jr. 2009). Quando o ecossistema está em um estado de águas claras, ele não passa para o outro estado através de uma transição suave. Ao contrário, quando as condições mudam suficientemente para ultrapassar um limiar (F2), uma transição brusca para outro estado ocorre. Entretanto, para induzir o ecossistema a uma troca para o estado inicial de águas claras dominado pela vegetação não é suficiente estabelecer condições semelhantes àsquelas antes do colapso (F2). Ao invés disso, é necessário ir além do ponto de troca (F1) anterior para o sistema se recuperar, caracterizando a processo de histerese. O grau de histerese pode variar fortemente mesmo para ecossistemas com características semelhantes (Fragoso Jr. 2009).

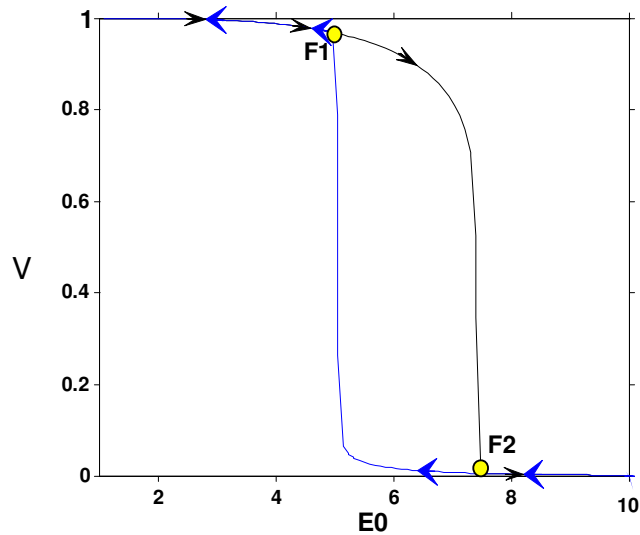


Figura 3. O gráfico mostra duas curvas de equilíbrios para o modelo ecológico de vegetação, indicando o ponto de bifurcação (F1) onde acontece uma troca abrupta para outro ponto de equilíbrio (F2). Variando os valores do parâmetro E_0 entre 0 e 10, observa-se uma faixa bem definida onde ocorre dois estados alternativos de estabilidade. A trajetória em preto indica o sentido progressivo da passagem de um estado de águas claras, dominado por vegetação, para um estado de águas turbidas. A trajetória em azul indica o sentido retrógrado da passagem de um estado de águas turbidas dominado pelo fitoplâncton para um estado de águas claras.

Área de Estudo: Lagoa Mangueira - Sistema Hidrológico do Taim, funções e uso da água

O local de estudo desta Tese foi a Lagoa Mangueira, um corpo de água raso, com condições meso a oligotróficas, profundidade máxima de 6 m, e área aproximada de 820 km² (Fig.4). A Lagoa faz parte do Sistema Hidrológico do Taim, localizado entre o Oceano Atlântico e a Lagoa Mirim, ao sul do Estado do Rio Grande do Sul, entre os municípios de Santa Vitória do Palmar e Rio Grande (32°20' e 33°00' S e 52°20' e 52°45'). Todo o sistema tem uma área de 2254 km², incluindo a Estação Ecológica do Taim (ESEC-Taim).

A região de inserção do Sistema Hidrológico do Taim é parte de uma série de áreas alagáveis que se estendem dos arredores das cidades de Pelotas e Rio Grande até o Uruguai. Esta série é caracterizada por seus banhados e lagoas associadas, de água doce, em uma dinâmica de baixo relevo marginal ao Oceano Atlântico. Esta região do SHT é composta essencialmente de quatro unidades ecodinâmicas, a Planície Marinho-Eólica, o alinhamento dos Banhados Pós-Planícies Marinho-Eólica, o Platô de Santa Vitória do Palmar/Formação Chuí e o Mosaico do Sudeste da Lagoa Mirim (Gomes *et al.*, 1987). A Lagoa Mangueira está contida na unidade dos Banhados Pós-Planícies Marinho-Eólica, entre uma estreita faixa de dunas ao lado do Oceano Atlântico e a BR-417.

A Lagoa Mangueira e o Bando do Taim estão hidrológica e sinergeticamente relacionados, pois o Banhado é uma extensão da Lagoa, na sua parte norte. Na interface Lagoa-Banhado ocorre o escoamento difuso e com transporte de massa nos dois sentidos, conforme o regime sazonal. Assim, o nível de água em ambos ambientes oscila em conjunto, havendo a ocorrência do efeito de seiche nas extremidades norte e sul em função da forte ação de ventos que predominam nos sentidos NE e SO. O banhado do Taim se caracteriza por um maciço de vegetação aquática emergente. Portanto, além de servir como sumidouro ou reservatório para partículas inorgânicas e nutrientes solúveis, serve também também como fonte de compostos orgânicos dissolvidos e particulados (seston) que são exportados para a Lagoa Mangueira, de acordo com a sentido do vento (Motta Marques *et al.*, 1997).

Ao longo dos mais de 200 km de litoral da Lagoa Mangueira, há grandes comunidades de macrófitas aquáticas emergentes e submersas estabelecidas. Estas últimas dão origem a

imensos estandes de vegetação submersa, com enorme quantidade de biomassa vegetal, que tendem a influenciar a qualidade da água do sistema em função de seu metabolismo e possíveis efeitos de retro-alimentação positiva para a manutenção do seu estado de dominância.

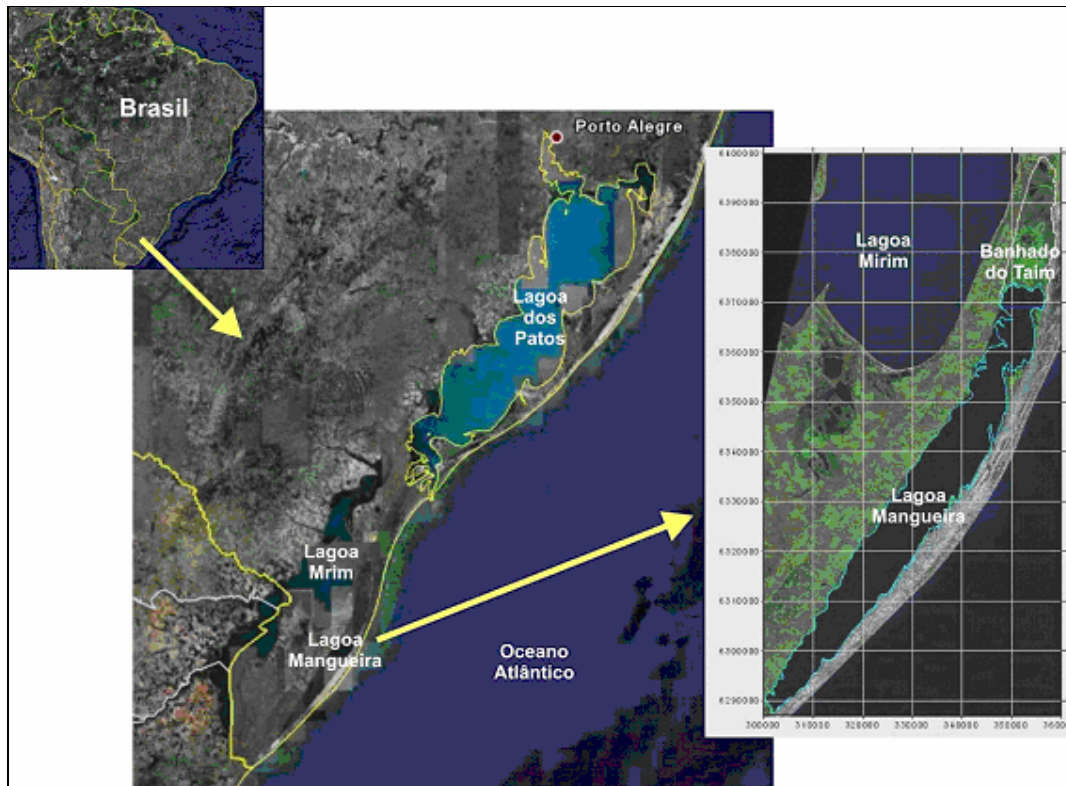


Figura 4. Localização do Sistema Hidrológico do Taim e delimitação da Lagoa Mangueira e Banhado do Taim sobre composição colorida RGB da imagem de satélite (Fonte: Google Earth e Landsat 5 TM, WGS 84, UTM-22S).

Devido à peculiaridade climática, edáfica e morfológica da planície costeira, onde está inserido o SHT, os banhados e lagoas costeiras de água doce estão associados à cultura do arroz irrigado (*Oriza* sp.). A cultura de *Oriza* sp. nesta região é altamente tecnicada, no que tange às práticas agrícolas em si, e usa quantidades substanciais de água para manter a cultura. Para o Sistema Hidrológico do Taim como um todo, o consumo de água na época de irrigação pode atingir o valor de $110\text{m}^3.\text{s}^{-1}$ (Tucci *et al.*, 2002), sendo que o ecossistema mais afetado devido ao intenso bombeamento de água (estruturas com capacidade individual de até $11\text{m}^3.\text{s}^{-1}$) é a Lagoa Mangueira. A intensa extração de água da Lagoa Mangueira ocorre durante

o verão, quando naturalmente o nível da Lagoa tende a diminuir em função dos baixos índices de precipitação. Após o plantio, a água utilizada retorna eutrofizada para a Lagoa (Motta Marques *et al.*, 1997). Isto representa um potencial aumento do grau de trofia do sistema, capaz de promover alterações na comunidade de algas e outros compartimentos biológicos em curto prazo.

Atualmente, em função da exigência do licenciamento da rizicultura, o IBAMA, em associação com a Associação de Produtores de Arroz da Lagoa Mangueira, o Ministério Público Federal e pesquisadores do Instituto de Pesquisas Hidráulicas/UFRGS procuram chegar a um entendimento para o uso do recurso da água sem promover alterações não recuperáveis dos sistemas hídricos do Sistema Hidrológico do Taim.

Para alcançar uma gestão acurada de uso da Lagoa, é importante considerar o hidropérido e hidrodinâmica que são determinantes para a sinergia do binômio Banhado-Lagoa. Isto pode ser alcançado através da implementação de modelos ecológicos adaptados para as condições de contorno deste ambiente, e para simular a dinâmica de produtores, responsáveis pela ciclagem de nutrientes e qualidade da água.

Referências Bibliográficas

- Angeler, D. G., Chow-Fraser, P., Hanson, M.A., Sánchez-Carrillo & Zimmer, K.D. (2003) Biomanipulation: a useful tool for freshwater wetland mitigation? *Freshwater biology*, 48, 2203-2213.
- Anthoni, U., Christophersen, C., Ogaard Madsen, J., Wium-Andersen, S., Jakobsen, N. (1980) Biologically active sulphur compounds from green alga *Chara globularis*. *Phytochemistry*, 19, 1228-1229.
- Barbieri, R., Esteves, F.A. & Reid, J.W. (1984) Contribution of two aquatic macrophytes to the nutrient budget of Lobo Reservoir. São Paulo, Brazil. *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 22, 1631-1635.
- Barko, J.W., James, W.F. (1998) Effects of submerged aquatic macrophytes on nutrient dynamics, sedimentation and resuspension. *Ecol. Stud.*, 131:197-214
- Benner, R.; Moran, M.A. & Hodson, R.E. (1985) Effects of pH and plant source on lignocelulose biodegradation rates in two wetland ecosystems, Okefenokee swamp and Georgia salt marsh. *Limnol. Oceanogr.*, 30(3): 489-499.
- Blindow, I. Anderson, G. Hargeby, A. & Hansson, S. (1993). *Long term pattern for alternative stable states in two shallow eutrophic lakes*. *Freshwater Biology*, 30, 159-167.
- Boyd, C.E. & Goodyear, C.P. (1971) Nutritive quality of food in ecological systems. *Arch. Hydrobiol.*, 69 (2), 256-270.

- Brinson, M.M.; Lugo, A.E. & Brown, S. (1981) Primary productivity, decomposition and consumer activity in freshwater. *Ann. Ver. Ecol. Syst.*, 12,123-161.
- Canfield, D.E., Shireman Jr., J.V., Colle, D.E., Haller, W.T, Watkins, I.I.C.E., Maccina, M.J. (1984) Prediction of chlorophyll *a* concentrations in Florida lakes: importance of aquatic macrophytes. *Can J Aquat Sci* 41: 497-501
- Carpenter, S. (1980) Enrichment of Lake Wingra, Wisconsin, by submersed macrophyte decay. *Ecology*, 61(5), 1145-1155.
- Carpenter, S. (1981) Submersed vegetation: an internal factor in lake ecosystem succession. *Am. Nat.*, 118, 372-383.
- Chambers, P. A. & Kalff, J. (1985) Depth distribution and biomass of submersed macrophyte communities in relation to Secchi depth. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42, 701-709.
- Chambers, P. A. (1987), Nearshore occurrence of submersed aquatic macrophytes in relation to wave action. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 44, 1666-1669.
- Chase, J.M. (1999). To grow or to reproduce? The role of life-history plasticity in food web dynamics. *Am. Nat.* 154, 571-860.
- Connell, J.H. Sousa, W.P.(1983). On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. *Am. Nat.* 121, 789-824.
- Duarte, C.M. (1992). Nutrient concentration of aquatic plants: patterns across species. *Limnol. Oceanogr.*, 37, 882-889.
- Duarte, C. M. & Kalff, J. (1986) Littoral slope as a predictor of the maximum biomass of submerged macrophyte communities. *Limnol. Oceanogr.*, 31 (5), 1072-1080.
- Dublin, H.T., Sinclair, A.R.E., McGlade, J. (1990). Elephants and fire as causes of multiple stable states in Serengeti-Mara woodlands. *J. Animal Ecol.*, 59,1147-64.
- Elwood, J.W., Newbald, J.D., Trimble, A.F., Stark, R.W. (1981) The limiting role of phosphorus in a woodland stream ecosystem: effects of phosphorus enrichment on leaf decomposition and primary producers. *Ecology* 62, 146-158.
- Esteves, F.A. (1998) Fundamentos de Limnologia. 2ªed. -Rio de Janeiro: Interciência/FINEP, Rio de Janeiro. 602p.
- Finkler Ferreira, T.; Motta Marques, D.M.L & Vilanueva, A. (2003) O Hidroperíodo de Banhado e a Carga de Matéria Orgânica Dissolvida de *Scirpus Californicus* (C.A.May) Steud. Anais do Congresso Brasileiro de Limnologia. UFJF. Minas Gerais.
- Fragoso Jr., C.R., Motta Marques, D.M.L, Collischonn, W., Tucci, C.E.M., VanNes, E.H. (2008) Modelling spatial heterogeneity of phytoplankton in Lake Mangueira, a large shallow subtropical lake in South Brazil. *Ecological Modelling*, 219, 125-137.
- Fragoso Jr., C.R. (2009) Modelagem tridimensional da estrutura trófica em ecossistemas aquáticos continentais rasos. Tese de doutorado. Programa de Pós Graduação em Recursos Hídricos e Saneamento Ambiental/Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 200p.
- Forsberg, C., Kleiven, S. & Willén, T. (1990) Absence of allelopathic effects of *Chara* on phytoplankton in situ. *Aquat. Bot.* 38, 289-294.
- Frelich, L.E. & Reich, P.B. (1999) Neighborhood effects, disturbance severity and community stability in forests. *Ecosystems* 2, 151-66.
- Godshalk, G.L., Wetzel, R.G. (1978a) Decomposition of aquatic angiosperms. I-Dissolved components. *Aquatic Botany*, 5, 281-300.
- Godshalk, G.L., Wetzel, R.G. (1978b) Decomposition of aquatic angiosperms. II-Particulate components. *Aquatic Botany*, 5, 301-327.

- Gomes, A., Tricart, J.L.F., & Trautmann, J. (1987). Estudo Ecodinâmico da Estação Ecológica do Taim e Seus Arredores. Porto Alegre, Editora da Universidade. 82 p
- Grabowsky, A. (1973). The biomass, organic matter contents and caloric values of macrophytes in the lakes of the Szeszupa drainage area. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 20(2),269-282.
- Gross, E.M., Meyer, H. & Schilling, G. (1996). Release and ecological impact of algicidal hydrolysable polyphenols in *Myriophyllum spicatum*. *Phytochemistry*, 41, 133-138.
- Gross, E.M. (1999) Allelopathy in benthic and littoral areas: case studies on allelochemicals from benthic cyanobacteria and submersed macrophytes. In Inderjit, K.M.M., Dakshini, C.L. Foy (eds), *Principles and Practices in Plant Ecology: Allelochemical Interactions*. CRC Press, LLC Boca Raton, 179–199.
- Gross, E. 2003. Allelopathy of Aquatic Autotrophs. *Crit. Rev. Plant. Sci.* 22, 313-339.
- Gross, E.M., Hilt, S., Lombardo, P., Mulderij, G. (2007) Searching for allelopathic effects of submerged macrophytes on phytoplankton - state of the art and open questions. *Hydrobiologia*, 584,77-88.
- Hare, S.R. Mantua, N.J. (2000) Empirical evidence of North Pacific regime shifts in 1977 and 1989. *Prog. Oceanogr.* 47, 103-45.
- Holling, C.S. (1973) Resilience and stability of ecological systems. *Ann. Rev. Ecol Syst.*, 4, 1- 23.
- Honmann, J., Neely, R. K. (1993) Decomposition of *Sparganium eurycarpum* Engelm. under controlled pH and nitrogen regimes. *Aquat. Bot.* 46, 17-33.
- Hootsmans, M.J.M. & Blindow, I. (1994) Allelopathic limitation of algal growth by macrophytes. In: van Viersen, W., Hootsmans, M.J.M., Vermaat, J.E. (Eds.), *Lake Veluwe, Dynamics of a macrophyte Dominated Sytem Under Eutrophication Streess*. Klumer Academic Publishers, The Netherlands, pp. 175-192.
- Hough, R. A., Wetzel, R. G. (1975) The release of dissolved organic carbon from submersed aquaric macrophytes: Diel, seasonal, and community relationships. *Verch. Internat. Verein. Limnol.*, 19, 939-948.
- Hutchinson, G.E. (1975) *A Treatise on Limnology*. Vol. III. *Limnological Botany*. Wiley, Nova Iorque.
- Jackson, L.J. (2003) Macrophyte-dominated and turbid states of shallow lakes: evidence from Alberta Lakes. *Ecosystems*, 6, 213-223.
- James, W.F. & Barko, J.W. (1990) Macrophytes influence on the zonation od sediment accretion and composition in a north temperate reservoir. *Arch. Hydrobiol.* 120, 129-142.
- James, W.F., Barko, J.W., Butler, M.G. (2004) Shear stress and sediment resuspension in relation to submersed macrophyte biomass. *Hydrobiologia*, 515, 181-194.
- Jasser, I. (1995). The influence of macrophytes on a phytoplankton community in experimental conditions. *Hydrobiologia*, 306, 21-32.
- Jeong, J.H.; Jin, H.J.; Sohn, C.H.; Suh, K.H. & Hong, Y.K. (2000) Algicidal activity of the seaweed corallina pilufera angaist red tide microalgae. *Journal of applied Phycology*, 12, 37-43.
- Jeppesen, E. Laurindsen, T.L., Kairesalo, T. Perrow, M.R. (1997) Impact of submerged macrophytes on fish-zooplankton interactions in lakes. In: Jeppensen, E. ed. *The structuring role of submerged macrophytes in lakes*. New York: Springer- Verlag. p 91-114.

- Jeppesen, E. , Søndergaard, Ma., Søndergaard, M. & Christoffersen, K. (eds). (1998) The structuring role of submerged macrophytes in Lakes. Springer Verlag, New York, 423pp.
- Jeppesen, E.; Søndergaard, M.; Mazzeo, N.; Meerhoff, M.; Branco, C.; Huszar, V.; Scasso, F. (2005) Lake restoration and biomanipulation in temperate lakes: relevance for subtropical and tropical lakes. Chapter 11 in: (Ed. M.V. Reddy), Tropical eutrophic lakes: their restoration and management, 331-359.
- Kautsky, L. (1987) Life-cycles of three populations of *Potamogeton pectinatus* L. at different degrees of wave-exposure in the Asko area, Northern Baltic proper. Aquatic Botany, 27, 177-186.
- Keefe, C.W. (1972) Marsh production: a summary of the literature. Contributions to Marine Science, 16, 163-181.
- Knowlton, N. (1992) Threshold and multiple states in coral reefs community dynamics. Am. Zool. 32, 674-82.
- Lurling, M.; van Geest, G. & Scheffer, M. 2006. Importance of nutrient competition and allelopathic effects in suppression of the green alga *Scenedesmus obliquus* by the macrophytes chara, Elodea and Myriophyllum. *Hydrobiologia*, 556, 209-220.
- Mann, C.J. & Wetzel, R.G. (1996) Loading and utilization of organic carbon from emergent macrophytes. Aquatic Botany, 53, 61-72.
- MacCauley, E., Nisbet, R.M., Murdoch, WW, DeRoos, A.M., Gurney, W.S.C. (1999). Large-amplitude cycles of *Daphnia* and its algal prey in enriched environments. Nature 402, 653-6.
- May, R.M. (1977) Threshold and breaking points in ecosystems with a multiplicity of stable states. Nature 269,471-7.
- Meerhoff, M.; Fosalba, C., Bruzzone, C., Mazzeo N., Noordoven, W., Jeppesen, E. (2006) An experimental study of habitat choice by *Daphnia*: plants signal danger more than refuge in subtropical lakes. Freshwater Biology 51,1320-1330
- Menezes, C.F.S. (1984) Biomassa e produção primária de três espécies de macrófitas aquáticas na Represa do Lobo (Broa), SP. São Carlos, UFSCar/DCB. 253p. Dissertação de Mestrado.
- Motta Marques, D. M. L.; Irgang, B.; Giovannini, S. G. T. (1997) A importância do hidroperíodo no gerenciamento de água em terras úmidas (wetlands) com uso múltiplo o caso da Estação Ecológica do Taim, pp. 1-8 em *XII Simpósio Brasileiro de Recursos Hídricos*, Vitória, Espírito Santo.
- Morris, J.T. & Lajtha, K. (1986) Decomposition and Nutrient Dynamics of litter from 4 species of fresh water emergent macrophytes, *Hydrobiologia*, 131, 215-223.
- Moss, B. (1990). Engineering and biological approaches to the restoration from eutrophication of shallow lakes in which aquatic plant communities are important components. *Hydrobiologia* 200/201, 367-377.
- Molsich, H. (1937) Der Einfluss einer Pflanze auf die andere - Allelopathie. Fischer, Jena.
- Muldeirj, G.; van Donk, E. & Roelofs, J.G.M. 2003. Differential sensitivity of green algae to allelopathic substances from Chara. *Hydrobiologia*, 491, 261-271.
- Neely, R.K. & Davis, C.B. (1985) Nitrogen and phosphorous fertilization of *Sparganium eurycarpum* and *Typha glauca* stands. I. Emergent plant production. *Aquat.Bot.*22: 347-361. 1985.
- Otsuki, A. & Wetzel, R.G. (1974) Release of dissolved organic matter by autolysis of submersed macrophyte *Scirpus subterminalis*, *Limnol. Oceanogr.*, 19, 842 - 845.

- Ozimek, T. Gulati, R.D. Van Donk, E. 1990. Can macrophytes be useful in biomanipulation of lakes? The Lake Zwemlust example. *Hydrobiologia* 200/201, 399-407.
- Planas, D.; Sarhan, F. Dube, L.; Godmaire, H. & Cadieux, C. (1981). Ecological significance of phenolic compounds of *Myriophyllum spicatum*. *Verhandlungen internationale Vereinigung fur Limnologie*, 21, 1492-1496.
- Polsini, J.M. & Boyd, C.E. (1972) Relationships between cell-wall fractions, nitrogen, and standing crop in aquatic macrophytes. *Ecology*, 53 (3), 494-488. 1972.
- Polunin, N.V.C. (1984) The decomposition of emergent macrophytes in freshwater. *Adv. Ecol. Res.* 14, 115-166. 1984.
- Rahmsfort, S. (1997). Bifurcations of the thermohaline circulation in response to changes in hydrological cycle. *Nature* 387, 165-7.
- Rietkerk, M., Van den Bosch, F. Van den Kopel, J. (1997) Site-specific properties and irreversible vegetation changes in semiarid grazing systems. *Oikos* 80, 241-52.
- Roozen, F.C.J.M., Van Geest, G.J., Ibelings, B.W., Roijackers, R.M.M., Scheffer, M., Buijse, A.D. (2003) Lake age and water level affect the turbidity of floodplain lakes along the lower Rhine. *Freshwater Biology*, 48, 519-531.
- Scheffer, M., De Redelijkheid, M.R., Nopert, F. (1992). Distribution and dynamics of submerged vegetation in a chain of shallow eutrophic lakes. *Aquat. Bot.* 42, 199-216.
- Scheffer, M., Hosper, H.S. Meijer, M.L., Moss, B. & Jeppesen, E. (1993) Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends Ecol. Evol.*, 8, 275-279.
- Scheffer, M. Van den Berg, M. Breukelaar, A. Breukers, C. Coops, H. Doef, R. Meijer, M.L. (1994) Vegetated areas with clear water in turbid shallow lakes. *Aquatic Botany*, 49, 193-196.
- Scheffer, M. (1998) Ecology of shallow lakes. Chapman and Hall, London.
- Schriver, P., Bogestrand, J. Jeppesen, E. & Sondergaard, M. (1995) Impact of submerged macrophytes on fish-zooplankton-phytoplankton interactions: large-scale enclosure experiments in a shallow eutrophic lake. *Freshwater Biology* 33, 225-270.
- Schutten, J & Davy, A.J. (2000) Predicting the hydraulic forces on submerged macrophytes from current velocity, biomass and morphology. *Oecologia* 123, 445-452.
- Schutten, J. , Dainty, J. & Davy, A. J. (2004) Wave-induced Hydraulic Forces on Submerged Aquatic Plants in Shallow Lakes. *Annals of Botany* 93, 333-341.
- Søndergaard, M. & Moss, B. (1998) Impact of submerged macrophytes on phytoplankton in shallow freshwater lakes. *Ecological Studies*. 131, 115-132.
- Søndergaard, M. Jeppesen, E. Pensen, J.P. & Lauridsen, T. (2000) Lake restoration in Denmark. *Lakes & reservoirs: Research and Management*, 5, 151-159.
- Sutherland, J.P. (1990) Perturbations, resistance and alternative views of the existence of multiple stable points in nature. *Am. Nat.* 136, 270-5.
- Spence, D.H.N. (1982) The zonation of plants in freshwater lakes. *Adv. Col. Res.* 12, 37-125.
- Strand, J.A., Weisner, S.E.B (1996) Wave exposure related growth of epiphyton: Implication for the distribution of submerged macrophytes in eutrophic lakes. *Hydrobiologia*, 325, 113-119.
- Thomaz, S., M., Pierini, S., Chambers, P.A., Pereira, G. (2007) Effects of phosphorus and nitrogen amendments on the growth of *Egeria najas*. *Aquatic Botany*, 86, 191-196.
- Toledo, A.P.P.(1973) Contribuição ao estudo físico-químico de ácido húmico extraído do sedimento. São Paulo, USP/Instituto de Química. 122p. (Dissertação de Mestrado).
- Tucci, C.E.M., Calazans, D., Callegaro, V.L.M. & Villanueva, A. 2002. O Sistema Hidrológico do Taim – Site 7. *In: Seeliger, U.; Cordazzo, C. & Barbosa, F. (ed.). Os Sites e o Programa*

- Brasileiro de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração. Belo Horizonte. pp. 184.
- Van den Kopel, Rietkerk, M., Weissing, F.J. 1997. Catastrophic vegetation shifts and soil degradation in terrestrial grazing systems. *Trends. Ecol. Evol.* 12: 352-6
- Van den Berg, M.S, Coops, H., Simons, J., De Keizer, A. (1998) Clear water associated with dense *Chara* vegetation in the shallow and turbid Lake Veluwemeer, The Netherlands. In: Jeppesen E, Søndergaard M, Søndergaard M, Christoffersen K (eds) The structuring role of submerged macrophytes in lakes. Springer-Verlag Inc, New York, 339-352.
- Van Donk, E., R.D. Gulati, A. Iedema And J. Meulemans (1993) Macrophyte-related shifts in the nitrogen and phosphorus contents of the different trophic levels in a biomanipulated shallow lake. *Hydrobiologia* 251, 19-26.
- Van Donk, E. & van de Bund, W.J. (2002) Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto- and zooplankton communities: allelopathy versus other mechanisms. *Aquatic Botany* 72, 261–274.
- Van Geest, G.J., Roozen, F.C.J.M., Coops, H., Roijackers, R.M.M., Buijse, A.D., Peeters, E.T.H.M.; Scheffer, M. (2003) Vegetation abundance in lowland flood plain lakes determined by surface area, age and connectivity. *Freshwater Biology* 48 (3), 440 - 454.
- Van Nes, H., Scheffer, M., Van Den Berg, M. & Copps, H. (2002) Aquatic macrophytes: restore, eradicate, or is there a compromise? *Aquatic Botany*, 72, 387-403.
- Van Nes, E. H., Scheffer, M., Van Den Berg, M. & Copps, H. (2003) Charisma: a spatial explicit simulation model of submerged macrophytes. *Ecol. Model.* 159, 103-116.
- Webster, J.R., Benfield, E.F. (1986) Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Annu. Ver. Ecol. Systemat.* 17, 567-594.
- Wetzel, R.G. & Manny, B. A. (1972a) Secretion of dissolved organic carbon and nitrogen by aquatic macrophytes. *Verh. Int. verein. Limnol.*, 18, 162-170.
- Wetzel, R. G., Manny, B. A. (1972b) Decomposition of dissolved organic carbon and nitrogen compounds from leaves in an experimental hard-water stream. *Limnol. Oceanogr.* 17, 927-931.
- Wetzel, R.G. & Hough, R. A. (1973) Productivity and role of aquatic macrophytes in lakes. An assessment. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 1, 20, 9-19.
- Wetzel, R.G. (1992) Gradient-dominated ecosystems: sources and regulatory functions of dissolved organic matter in freshwater ecosystems. *Hydrobiologia* 229, 181-198
- Wetzel, R.G. (1993) *Limnology*. 2nd.ed. Saunders, Coll.Publ., Fort Worth. 620p.
- Wium-Andersen, S. (1987). Allelopathy among aquatic plants. *Archiv. Hydrobiologie Beith.*, 27, 167-172.
- Xian, Q.M., Chen, H.D., Qu, L.J., Zou, H.X. & Yin, D.Q. (2005) Allelopathic potential of aqueous extracts of submerged macrophytes against algal growth. *Allelopathy Journal* 15, 95-104.

Capítulo 2

Objetivo Geral

O objetivo principal desta Tese de Doutorado foi investigar o papel de macrófitas submersas sobre a qualidade da água, interações com fitoplâncton e potencial para restauração e conservação de lagos rasos, tendo como local de estudo a Lagoa Mangueira, RS. Para atingir estes objetivos, diversas aproximações são apresentadas, como (i) levantamentos *in situ*, (ii) trabalhos experimentais em laboratório; (iii) e uso da modelagem ecológica para avaliar as funções ecológicas desempenhadas pela vegetação submersa no ecossistema de estudo, e lagos rasos, em geral. A partir destas aproximações, visa-se gerar subsídios para a gestão da Lagoa Mangueira, cujas águas são exploradas intensamente para irrigação, assim como prover informações para o manejo e restauração de ambientes aquáticos subtropicais e tropicais.

Estrutura da tese: objetivos específicos e questões

Os objetivos específicos estão divididos em capítulos que constituem a Tese. Os capítulos são apresentados na forma de manuscritos para facilitar a distinção dos temas e sua publicação em periódicos científicos. Em cada artigo, estão contidos os resultados e discussões referentes às questões científicas levantadas sobre a ecologia de macrófitas submersas e sua importância para qualidade de água, estrutura da cadeia trófica e ciclagem de nutrientes. Ao término da tese, são apresentadas as considerações finais a partir da análise integrada dos capítulos. Os objetivos e questões respectivos de cada capítulo da Tese estão listados a seguir.

Capítulo 3 - Efeito da vegetação submersa sobre a qualidade da água e estruturação da comunidade fitoplanctônica na Lagoa Mangueira

Objetivos específicos:

- Analisar variações físico-químicas na qualidade da água e estrutura da comunidade fitoplânctônica ao longo de um gradiente de vegetação submersa em direção a zona pelágica da Lagoa Mangueira.

Questões:

- Macrófitas submersas provocam alterações na qualidade da água em lagos rasos subtropicais?
- Qual a relação entre sucessão de macrófitas e fatores físicos como luz e profundidade?
- Há diferenças na estrutura da comunidade fitoplânctônica entre áreas com macrófitas submersas e zonas pelágicas, e qual espécie de algas são mais afetadas pela presença das macrófitas?
- Quais as implicações do efeito de macrófitas aquáticas sobre a comunidade fitoplanctônica para o manejo e conservação de lagos rasos?

Capítulo 4 - Parametrização da transferência de matéria orgânica (carbono) e nutrientes de macrófitas para a massa da água durante a fase inicial de decomposição

Objetivos específicos:

- Quantificar a liberação de carbono e nutrientes da biomassa das principais espécies de macrófitas na Lagoa Mangueira, durante a fase inicial de decomposição.
- Ajustar um modelo (parametrizar) para representar a cinética da liberação de carbono e nutrientes.
- Avaliar o potencial de cada espécie para o enriquecimento do ambiente aquático em função da decomposição.

Questões:

- As macrófitas aquáticas submersas representam uma fonte interna importante de nutrientes e carbono através de sua decomposição para a ciclagem biogeoquímica de lagos rasos dominados por estas plantas?
- Qual a magnitude da liberação de nutrientes e carbono durante a primeira fase de decomposição (lixiviação)?
- Que função melhor representa a cinética da lixiviação destes compostos e como modelá-la?
- Que implicações o colapso da vegetação causaria para a trofia de um ecossistema com dominância de macrófitas submersas?

Capítulo 5 - Alelopatia e competição por nutrientes: mecanismos eficientes exercidos por macrófitas submersas para reduzir a densidade de cianobactérias em lagos rasos.

Objetivos:

- Avaliar experimentalmente o potencial alelopático e de competição por fósforo de macrófitas submersas sobre uma cepa da cianobactéria tóxica *Microcystis aeruginosa* (NPLJ-4) através de experimentos de coexistência sob diferentes níveis de luz e concentração de orto-fosfato (PO_4) no meio de cultura.
- Distinguir alelopatia de competição através da leitura de orto-fosfato (PO_4) nos experimentos e analisar o efeito do filtrado das macrófitas submersas sobre o crescimento da cianobactéria.

Questões:

- Quais espécies de macrófitas submersas nativas possuem a capacidade de reduzir o crescimento de cianobactérias seja por alelopatia ou competição?
- Sob quais condições de luz e concentração de orto-fosfato, a inibição do crescimento da cianobactérias é mais provável?

- O efeito alelopático das macrófitas ocorre somente quando em contato direto com a cianobactéria ou pode ser também verificado através do filtrado de culturas das plantas?
- Como estes mecanismos podem ser utilizados na restauração de ambientes aquáticos?

Capítulo 6 - Influência da vegetação submersa sobre a resiliência de estado de águas claras em lagos subtropicais

Objetivos:

- Simular, através de um modelo ecológico complexo (Charisma 2.0), o efeito do crescimento de macrófitas submersas sobre a transparência da água e, portanto, sobre a estabilidade de estados alternativos em lagos subtropicais.

Questões:

- O crescimento contínuo da vegetação submersa pode influenciar positivamente o estado de águas claras em lagos subtropicais?
- Em função do processo de crescimento contínuo, as macrófitas tendem a aumentar a resiliência do ecossistema contra a dominância do fitoplâncton?
- Quais as variáveis bióticas determinantes para a modelagem de macrófitas e sua relação com o crescimento em climas temperados?

Capítulo 7- Efeito da liberação de nutrientes por plantas aquáticas sobre a dinâmica de estados alternativos da comunidade fitoplanctônica em um lago raso subtropical

Objetivos:

- Com base em dados de campo, experimentais e uso da modelagem ecológica, avaliar o efeito da carga de nutrientes oriundos da decomposição da vegetação submersa sobre trofia da Lagoa Mangueira, no caso de colapso da vegetação em função da depleção drástica no nível da água na Lagoa para irrigação da rizicultura.
- Prever cenários de eutrofização através da modelagem, simulando o crescimento de algas após o colapso de todo o compartimento de macrófitas submersas, para verificar a possibilidade de inversão do estado de equilíbrio.

Questões

- A depleção drástica no nível da água do sistema pode promover o domínio do fitoplâncton?
- Qual seria o limiar de eutrofização para causar a inversão do estado de águas claras para o estado turbido, dominado pelo fitoplâncton?
- As macrófitas aquáticas representam um fator importante para o equilíbrio trófico do sistema, devendo ser consideradas no plano de gestão da Lagoa Mangureira para assegurar o uso racional do recurso hídrico?

PARTE II: Estudios *in situ*

Capítulo 3

Influence of submerged macrophytes on the water quality and phytoplankton structure along a vegetation gradient in the subtropical Lake Mangueira, Southern Brazil

Tiago Finkler Ferreira¹, Luciane O. Crossetti², Egbert H. van Nes³, Marten Scheffer³, David M.L.Motta Marques¹

(1) Laboratory of Ecotechnology and Limnology, Instituto de Pesquisas Hidráulicas-Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brazil.

(2) Department of Limnology, University of Pannonia, Hungary.

(3) Aquatic Ecology and Water Quality Management Department of Wageningen University, The Netherlands

Abstract

The influence of submerged vegetation gradient on the water chemistry and phytoplankton structure was evaluated in the subtropical shallow Lake Mangueira, southern Brazil (32°20' & 33 ° 30' S; 52 ° 20' & 52 ° 45'). The lake has an area of 1597 km² and maximum depth of 6m, with littoral zones covered with dense beds of macrophytes. This investigation was done seasonally over 1 year through the monitoring of a 3000m transect established along a vegetation gradient (vegetated-unvegetated), from the littoral to the pelagic zone of the lake. Eight sampling points were evaluated. At each sampling point, submerged macrophyte`s coverage was analyzed by the PVI method (Percent Volume Inhabited) and samples were collected for water abiotic analysis and phytoplankton qualitative and quantitative evaluation. Simultaneously, yellow substances were evaluated by a submersible spectro-fluorometer (BBE-Moldaenke). Linear increase of nutrients (PO₄⁻), pH and bicarbonate were observed towards the pelagic region. In contrast, yellow substances and dissolved organic carbon, originated from the metabolism and decaying organic matter of the macrophyte beds, decreased in the pelagic waters. Concomitantly, a significant increase in the phytoplankton biomass was observed outwards the submerged vegetation bed. Cyanobacteria were the main

responsible for phytoplankton biomass increase. In the vegetated area, small species (C-R strategists), unicellular flagellates were selected. In the pelagic zone, larger species (K-selected) of blue green occurred, specially represented by the functional groups **M**, **L_O**, **SN**, **S1** and **K**. The results clearly indicated that the high coverage and metabolism of submerged macrophytes influenced the water chemistry and nutrient regime in Lake Mangueira. Consequently, such changes affected negatively the phytoplankton community, which showed significantly biomass reduction and structure variation in response to the macrophyte presence. Therefore, we assume that submerged macrophyte beds may lead to the restructure of the ecosystems food web. Such processes, although generally recognized in temperate lakes, were still unexploited in tropical and subtropical ecosystems and thus are important for the management and conservation of low latitude shallow lakes.

Key-words: submerged macrophytes; phytoplankton structure; cyanobacteria; humic substances; littoral-pelagic gradient;

Introduction

Submerged macrophyte communities promote physical and chemical changes in shallow freshwater ecosystems. The formation of densely-packed submerged stands depend on the underwater light regime (Moss, 1990, Scheffer *et al.*, 1993) and hydrodynamics (Barko & James, 1998). By their structuring effect, the macrophytes create an environment that is different from that of the open water and that potentially may have different impact on water quality and interactions between different trophic levels, especially on phytoplankton (Sondergaard & Moss, 1998).

Once a submerged vegetation stand is established, water transparency is enhanced through several positive feed-back mechanisms which, in turn, stimulate plant's growth (Van Nes *et al.*, 2003). In temperate freshwaters, the mechanisms of macrophytes proposed to stabilize the clear state are: protection for the grazers on the algae as larger-bodied zooplankton (Jeppesen *et al.*, 1997), attenuation of water currents and stabilization of sediments (James & Barko, 1990), support of epiphyton that sequesters nutrients (Burkholder & Wetzel, 1990) and reduction of inorganic macronutrients by uptake from the water column, and through production of allelopathic compounds (Hootsmans & Blindow, 1994; Gross *et al.*, 1996; Nakai *et al.*, 2002; Leu *et al.*, 2006). The confirmation of allelopathy is still speculative at the ecosystem level (Hilt *et al.*, 2006; Lurling *et al.*, 2006). Nevertheless, it is considered

that submerged macrophyte beds prevent excessive phytoplankton growth (Blindow *et al.*, 1993; Ozimek *et al.*, 1990; Van den Berg *et al.* 1998) causing the clear state to be self-stabilizing (Moss, 1990; Scheffer *et al.*, 2001; Van Nes *et al.*, 2003).

Although many of these processes have been well investigated in temperate ecosystems, little is known for the reality of subtropical and tropical environments. One major contrast is that in low latitude freshwaters, macrophytes grow continuously throughout the year, differently from the seasonal die-off process observed in temperate ecosystems (Finkler Ferreira *et al.*, 2008). Moreover, because of the higher biodiversity of plants and aquatic organisms, plus the overall dominance of omnivorous fishes and zooplankton (Meerhoff *et al.*, 2006), natural regulating mechanisms on phytoplankton biomass is still a major issue to be investigated *in situ* and experimentally. Beyond assessing the effectiveness of the well known mechanisms, such investigations are likely to perhaps reveal other intrinsic regulating processes which might be associated to the higher complexity of tropical and subtropical ecosystems (Jeppesen *et al.*, 2005).

In complex systems comprised of shallow lakes, adjacent wetlands influence function and nutrient economy of littoral and pelagic waters. The high productivity of emergent macrophytes, at these interfaces, contributes with large amounts of soluble organic matter that can be transported to open areas and affect major changes into the pelagic metabolism (Carpenter, 1980; Jones, 1990, Wetzel, 1992). Therefore, the decomposition and metabolism of both emergent and submerged macrophytes, within littoral zones, generate recalcitrant organic compounds that complex chemically with many enzymes produced by phytoplankton and bacteria (Stewart & Wetzel., 1982b). Therefore, it is expected that lake-wetland systems with dense macrophyte coverage would have stronger effect on the dynamics and structure of phytoplankton community along the gradient of macrophyte domination. Moreover, these interactions become more intrinsic in shallow systems influenced by intense wind driven hydrodynamic regimes, which end up dictating spatial heterogeneity of biotic components (Cardoso & Motta Marques, 2003, 2009; Crossetti *et al.* 2007; Fragoso *et al.*, 2009).

Few studies have focused on phytoplankton in relation to the presence of submerged macrophytes along a littoral-pelagic gradient (Sondergaard & Moss, 1998). Moreover, the influence of humic compounds produced in adjacent wetlands to phytoplankton production is poorly documented (Wetzel, 1992). Considering these gaps, the aiming of this work was to evaluate the effects of a densely submerged macrophyte bed on water quality and phytoplankton community structure along a littoral-pelagic gradient in a large shallow lake-

wetland ecosystem, in southern Brazil. In this work, it is shown how macrophytes promote significant changes in the nutrient pool and reduce the growth of phytoplankton, especially cyanobacteria.

Material and Methods

Study site

The study was carried out in a large shallow (max. depth 6m) coastal lake, named Mangueira. It is situated along the Atlantic Ocean, southern Brazil (33°31'22"S 53°07'48"W) (Fig.1) and has 90 km in length and 3-10 km in width. This ecosystem was originated from the last glaciation on the southeast coast of South America (during the Pleistocene ~5,000 years ago). Due to the last ocean regression, large amounts of bicarbonate were buried by the sand, but remain in the system. Turbulence from constant winds ensures a high concentration of dissolved oxygen in the water column. These factors lead to high REDOX conditions in the water and a neutral pH. Despite its proximity to the Atlantic coast ($\cong 3$ km), ocean salt spray has only a slight effect on salinity in the lake.

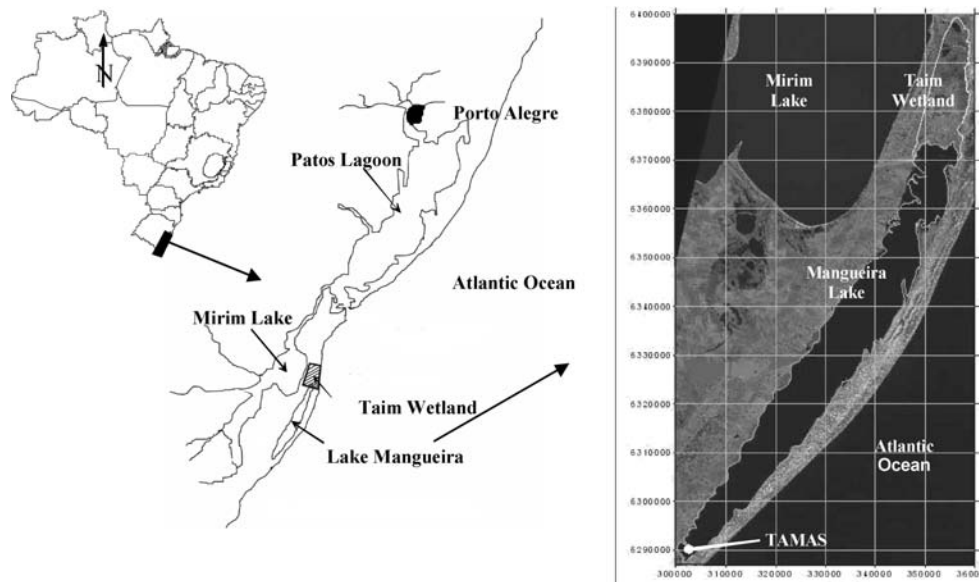


Figure1. Location of the Lake Mangueira and weather station (TAMAS), southern Brazil. The study was conducted in the south part of the lake, nearby the meteorologic station (TAMAS).

Along its shoreline, due to hydrodynamics, there is a continuous formation of several sand benches, colonized by dense belts of emergent macrophytes which in turn reduce the water currents, allowing the establishment of submerged macrophyte communities. Generally, the emergent belts create shallow ponds (*e.g.* from 5 to >300 ha) that are only connected to the lake through narrow drainage canals. Within the belts, the ponds are colonized by several submerged species up to 2 m depth. Together, they form packed submerged communities with high biomass, but not very resistant to breakdown by water currents, except the species *Potamogeton illinoensis* that colonizes areas deeper pelagic areas (>5m) with higher water velocity (>1 m s⁻¹).

At its northeast and southwest extremes, the lake is hydrologically linked to two large wetlands. Together, they constitute a synergetic system driven by intense winds, determinant for the hydrodynamics of the lake. Because of the dominant wind's orientation (SW-NE) large amounts of organic matter, generated by the decomposition of macrophytes, flow from the wetlands into the lake and influence the water color with yellow substances.

Sampling along the macrophyte-pelagic gradient

In order to assess the effect of the submerged macrophytes on the water quality and phytoplankton community structure, sampling was undertaken along a transect, ranging from a densely vegetated littoral area to an unvegetated, pelagic area, in the southern part of Lake Mangueira. At the vegetated area, the margin was covered by emergent macrophytes being surrounded by a large belt of wetland. The transect was approximately 3220m, comprising eight sampling points (Fig. 2). The distribution of the points was not regular, but arbitrarily chosen to cover the heterogeneity of the habitats along the macrophyte-pelagic gradient.



Figure. 2 Map of the southern part of Lake Mangueira, Southern Brazil. In evidence: the sampling points along the transect (~3220m), from a densely vegetated littoral zone to a unvegetated, pelagic zone.

Samplings were carried out seasonally. At total, five field campaigns were conducted from may 2007 until march 2008. During the samplings, analysis of the submerged macrophytes community and immediate measures of limnological variables were taken in field. Concomitantly, water samples were collected for analysis of nutrients, phytoplankton and zooplankton communities, in laboratory.

Submerged Macrophyte sampling

The abundance of submerged macrophytes was estimated as the percentage of volume infestation (PVI) under water (Canfield *et al.*, 1984). The calculus of PVI was done through the following equation:

$$PVI (\%) = \frac{MacC \times MacL}{D} \quad (1)$$

Where, *MacC* is the macrophyte coverage (%) of each species, *MacL* is the macrophyte length from the sediment through the water column (m) and *D* is the depth (m). The macrophyte coverage of each species was estimated visually in percentage within 1 m².

Limnological variables

In field, variables as dissolved oxygen concentration and saturation, pH, temperature, Oxi-Redox potential and salinity were taken with a multi-probe (YSI-6600, Yellow Springs, Ltd.). Yellow substances were estimated using a submergible espectraluometer (BBE-Moldaenke). The vertical downward attenuation coefficient of light (K_d) was measured using a phostossynthetic active radiation sensor (LICOR). The measurements were made directly below the water surface and, at least, 50 cm depth. At higher depths, measurements were taken integrating each 50 cm interval (100, 150cm) of the water column. At the vegetated sites, the samples were collected carefully to avoid resuspension of periphyton.

Bicarbonate (HCO_3^-) was assessed by the titration alkalinity method (Wetzel and Likens 2000). Total solids (TS) were assessed gravimetrically by water evaporation in porcelain dishes (APHA 1999), suspended solids were measured as the dried (105°C) fraction remaining after filtering over a 0.45 μm membrane filter. Inorganic suspended solids were measured as the remaining residue after ignition at 600°C. Detritus concentration was calculated as total suspended solids minus inorganic suspended solids and phytoplankton biomass.

Total carbon (TC), inorganic carbon (IC) and dissolved organic carbon (DOC) was determined in a Total Organic Carbon Analyzer (Shimadzu 5000), DOC assumed to be the fraction passing through a 450 °C pre-combusted glass fiber filter (Macherey-Nagel GF6 - 0.6 μm average particle retention size).

With respect to nutrients analysis, total nitrogen (TN), nitrate (NO_3^- -N), ammonium (NH_4^+ -N), total phosphorus (TP) and orthophosphate (PO_4^{3-} -P) were colorimetrically determined following Mackereth *et al.* (1989). Silicate (SiO_2) was quantified using a photometric method (Si Merck Spectroquant® kit for silicates -silicic acid). Chlorophyll-a was measured after cold ethanol extraction (Jespersen & Christoffersen, 1987) after filtration over a 0.45 μm membrane filter. Iron (Fe) was analysed after filtration in (0.45 μm membrane filter) according to APHA (1999).

Phytoplankton

Phytoplankton was quantitatively estimated according to Utermöhl (1958); sedimentation time following Lund *et al.* (1958). Biomass (mg L^{-1}) was estimated using the biovolume obtained by multiplying each species' density by the mean volume of its cells considering, whenever possible, the mean dimension of 20 individuals. Diversity index followed Shannon & Weaver (1963); evenness Lloyd & Ghelardi (1964). Phytoplanktonic species were assigned into functional groups according to Reynolds *et al.* (2002) and Padisák *et al.*, (2009). C-R-S strategies concept followed Reynolds (1997).

Zooplankton

In the laboratory, samples were concentrated in the sieve ($20\mu\text{m}$ mesh size) as 30mL and counted integrally under an inverted microscope in sedimentation chambers. Total density was reported as ind.m^{-3} . Also a qualitative analysis was carried out for major groups (Cladocera, Copepoda, Nauplii, Rotifera and others) (Wetzel & Likens 2000). Due to problems with the conservation of the samples, only two campaigns accounted for the analysis of zooplankton: spring (September/07) and summer (Mar/08).

Statistical treatment

In order to assess the variation in limnological and phytoplankton variables community along the macrophyte-pelagic gradient, correlation tests were performed independently for every variable against macrophyte PVI at each sampling date. Multiple linear regressions were employed to the variables with the highest correlation power in order to predict the power of macrophyte PVI over other variables. Mean values comparisons between treatments were made by variance analysis (one-way ANOVA) using the program Sigmaplot (v.11). Correlation measures were made through Spearman rank order.

Integrated analysis of abiotic and biological data were performed through Canonical Correspondence Analysis (CCA), using abiotic data transformed by 'ranging' and biological by $\log(x + 1)$. To explore the hypothesis that limnological and phytoplankton variables correspond linearly throughout the macrophyte-pelagic gradient, multivariate descriptive analysis was processed by applying the principal component analysis (PCA) to the abiotic data,

to a covariance matrix with data transformed by ranging. PC-ORD version 4.10 for Windows (McCune & Mefford, 1999) was used for the analysis.

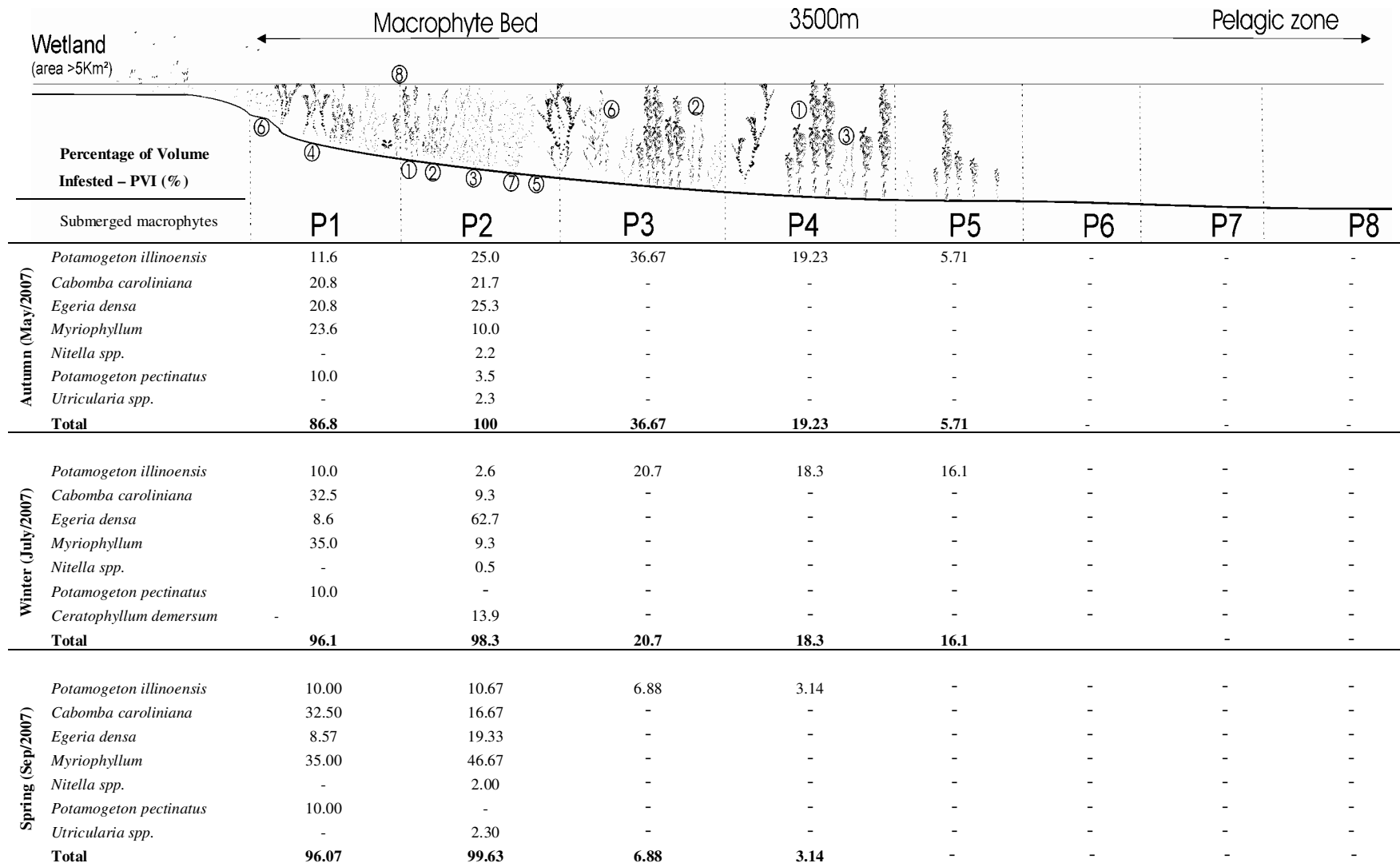
Results

Submerged macrophyte gradient

Along the transect, PVI decreased linearly with increasing depth (Figure 3 and 4). Inside the macrophyte bed (sampling points P1 and P2), the plants reached the water surface in all seasons, with PVI values varying between 94-100%. From the sampling point P3 towards the pelagic zone, the vegetation became sparse and PVI values declined over a short distance to around 5-15%. These values were found at the sampling point P5 and were considered as the interface zone between the macrophyte dominated and pelagic areas (P5).

The dense vegetation bed was composed by seven most frequent species: *Potamogeton illinoensis*, *Cabomba caroliniana*, *Egeria densa*, *Myriophyllum spicatum*, *Nitella* spp., *Potamogeton pectinatus*, *Ceratophyllum demersum*, *Utricularia* spp. Within the bed (P1-P3), the species with higher mean PVI over the sampling dates were: *E. densa* (25.6%), *M. spicatum* (22.3%), *C. caroliniana* (21.6%), and *P. illinoensis* (19.8%). The community structure changed along the transect from stagnated waters, protected by emergent macrophytes, to a more turbulent pelagic zone. The general succession of species from P1 to P5 was observed as the following sequence (Fig.3): *P. pectinatus* - *Utricularia* spp. *C. caroliniana* - *M. spicatum* - *Egeria* - *P. illinoensis*. At the interface zone, *P. illinoensis* was the only species observed colonizing a deeper area.

Table 1. Percentage of Volume Infested (PVI) by submerged macrophyte species along the transect in Lake Mangueira, Brazil.



Capítulo 3: Influence of submerged macrophytes on the water quality and phytoplankton structure along a vegetation gradient in the subtropical Lake Mangueira, Brazil - 42

Summer (Dec/2007)	<i>Potamogeton illinoensis</i>	9.4	-	20.8	2.4	13.3	-	-	-
	<i>Cabomba caroliniana</i>	20.8	24.1	-	-	-	-	-	-
	<i>Egeria densa</i>	19.4	50.0	-	4.8	-	-	-	-
	<i>Myriophyllum</i>	23.6	14.8	-	-	-	-	-	-
	<i>Nitella spp.</i>	-	5.2	-	-	-	-	-	-
	<i>Potamogeton pectinatus</i>	25.0	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Ceratophyllum demersum</i>	-	5.9	-	-	-	-	-	-
	Total	98.3	100.0	20.8	7.2	13.3	-	-	-
Sum-Aut (Mar-Apr/2008)	<i>Potamogeton illinoensis</i>	35.0	25.4	43.2	4.6	8.6	-	-	-
	<i>Cabomba caroliniana</i>	15.0	22.9	-	-	-	-	-	-
	<i>Egeria densa</i>	32.7	24.7	6.4	9.2	2.1	-	-	-
	<i>Myriophyllum</i>	15	19.4	3.2	2.7	-	-	-	-
	<i>Nitella spp.</i>	-	-	6.8	-	-	-	-	-
	<i>Potamogeton pectinatus</i>	1.6	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Utricularia spp.</i>	-	2.0	-	-	-	-	-	-
	Total	99.3	94.4	59.5	16.5	10.7	-	-	-

Figure 3. Schematic illustration of the submergent macrophytes composition gradient along the transect in Lake Mangueira, Brazil. Legend of macrophyte species at the illustration: (1) *Potamogeton illinoensis*, (2) *Cabomba caroliniana*, (3) *Egeria densa*, (4) *Myriophyllum spicatum*, (5) *Nitella spp.*, (6) *Potamogeton pectinatus*, (7) *Ceratophyllum demersum*, (8) *Utricularia spp.* The illustration is out of scale. Above listed, the percentage of volume infested (PVI) of each species at each sampling point throughout the gradient.

Water quality gradient along the transect

Over all sampling seasons, clear differences in water quality variables were observed between littoral-macrophyte beds and the pelagic zone. Among the main variables assessed, Total phosphorous (TP), ortophosphate ($\text{PO}_4^{-3}\text{-P}$), bicarbonate (HCO_3^-), inorganic carbon (IC), silicate and chlorophyll-a (Chlo-a) showed inverse correlation with PVI, increasing outwards the vegetation bed (Fig. 4).

Along the transect, the concentration of Chlo-a varied significantly ($F_{7,16} = 6.999$; $p < 0.001$). The values remained relatively low at all seasons, ranging from 0.74 to 4.6 $\mu\text{g.L}^{-1}$. The peak of chlorophyll-a was registered during spring (September/07) (Fig. 4). This variable also presented a significant negative correlation with yellow substances ($R^2 = -0.41$; $p < 0.01$).

With respect to nutrients, the concentration of orthophosphate ($\text{PO}_4^- \text{-P}$) was very low during all seasons, varying between 0.010 - 0.038 mg.L^{-1} . Although the mean concentration of PO_4^- was little in water, its variation was statistically significant ($F_{7,16} = 3.689$; $p < 0,01$) along the transect, considering all campaigns. Nitrate ($\text{NO}_3^- \text{-N}$) and ammonium ($\text{NH}_4^+ \text{-N}$) were observed varying at low concentrations (0.014-0.037 and 0.004-0.017 mg.L^{-1} , respectively) and did not follow any particular trend during the study period. On the other hand, bicarbonate (HCO_3^-) showed a mean increase towards the pelagic zone, from 33.5 to 77.0 mg.L^{-1} , such gradient was consistently significant ($F_{7,16} = 8.344$; $p < 0.001$). In contrast, the variation of silicate (1.86- 3.62 mg.L^{-1}) was not significantly at any sampling along the macrophyte-pelagic gradient.

The variables related to the presence of organic matter such as dissolved organic carbon (DOC) and yellow substances decreased linearly with the PVI towards the pelagic area ($R^2 = 0.922$; $P < 0.001$) at all sampling dates (Fig. 4).

Capítulo 3: Influence of submerged macrophytes on the water quality and phytoplankton structure along a vegetation gradient in the subtropical Lake Mangueira, Brazil - 44

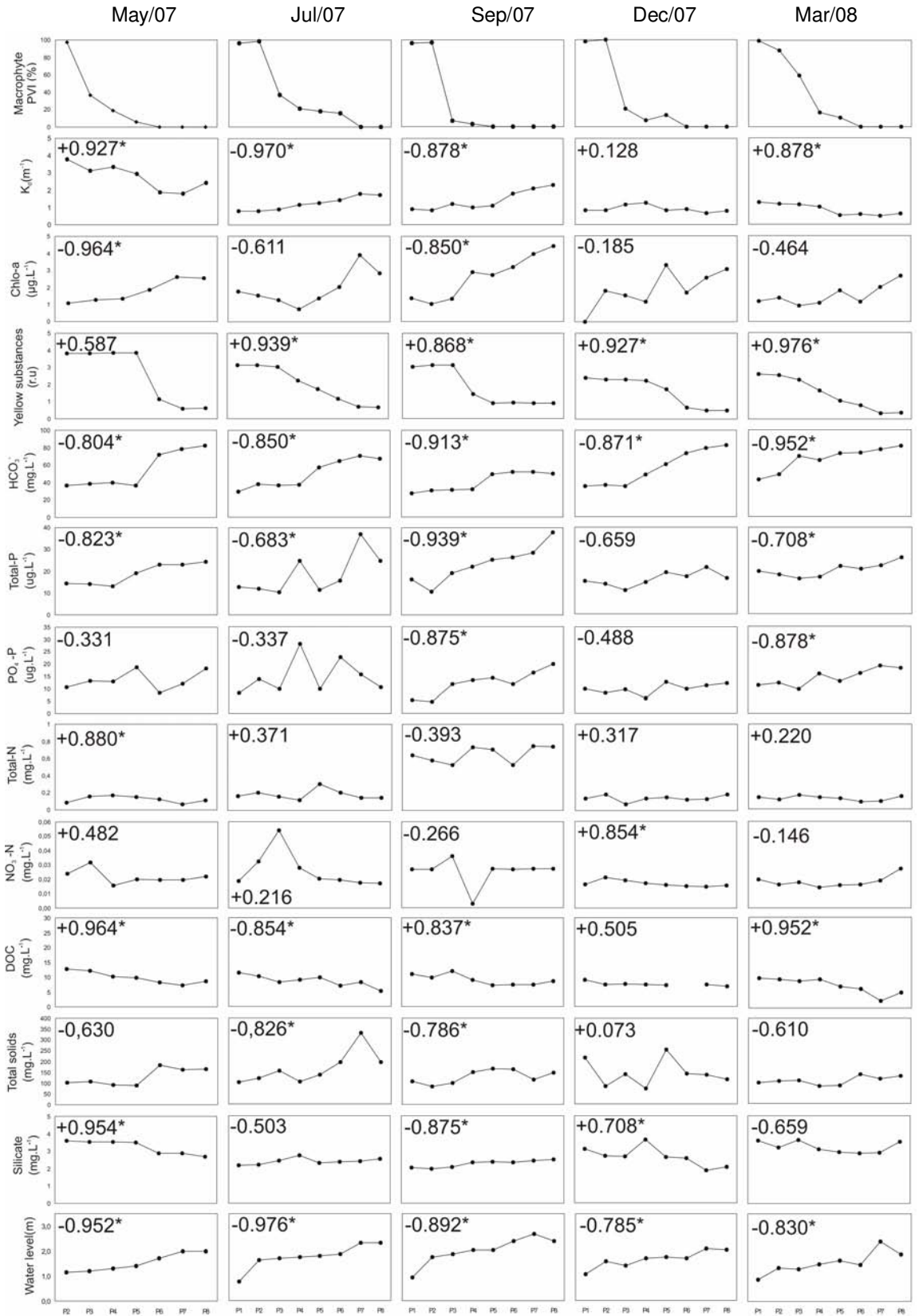


Figure 4. Variables along the transect in Lake Mangueira (southern Brazil) and their correlations (R^2) with macrophyte PVI.

Vertical light attenuation coefficient (K_d) was relatively low ($1-3m^{-1}$) along the transect at all samplings, being predicted by the concentration of yellow substances, dissolved organic carbon (DOC) and chlorophyll-a (Equations 2, 3, 4). However, these variables were better predictors to light extinction, independently, at distinct parts of the transect. Within the macrophyte bed, K_d was significantly related to the concentration of yellow-substances and dissolved organic carbon (DOC) (Eq. 4), whereas in the pelagic zone (P6-P8), Chlo-a was a better predictor (Eq.5).

$$K_d = -0.946 + (0.323 \times YS) + (0.0942 \times DOC) + (0.472 * Chlo - a) \quad N=39 \quad Adj R^2 = 0.32 \quad P > 0.001 \quad Ste=0.67 \quad (2)$$

$$K_d = -1.451 + (0.846 \times YS) + (0.0578 \times DOC) \quad N=20 \quad Adj R^2 = 0.43 \quad P < 0.001 \quad Ster=0.72 \quad (3)$$

$$K_d = 0.0380 + (-0.490 \times Clo - a) \quad N=14 \quad Adj R^2 = 0.37 \quad P < 0.05 \quad Ster=0.54 \quad (4)$$

Where *YS* is yellow substances, *DOC* is dissolved organic carbon and *Chlo-a* is chlorophyll-a.

Comparing the mean values of the variables assessed at the two distinct areas of the transect: sampling point P1 up to P4 (macrophyte bed) with sampling points P6 up to P8 (pelagic area), several limnological variables differed significantly (Tab. 1). The ions PO_4^{3-} -P and HCO_3^- were significantly higher in the pelagic area (Tab.1). On the other hand, the concentration of DOC was significantly lower, being followed by yellow substances. The pool of total phosphorous (TP) was remarkably higher in the pelagic area, whereas the pool of total nitrogen (TN) and its forms (NO_3^- -N and NH_4^+ -N) did not show any clear relation to the macrophyte-pelagic gradient.

Total solids (TS) varied significantly along the gradient (Tab.1), being much higher at the pelagic area. Inorganic suspended solids (ISS) were found to a little higher in the pelagic waters, but such difference was not significant.

Table 1. Comparisons of the limnological variables mean values between the two distinct zones of the transect: macrophyte bed (sampling point P1-P4) vs pelagic zone (P6 -P8).

Variables	Macrophyte bed		Pelagic zone		tukey test (HSD)	ANOVA (P1-P4 vs P6-P8)
	(P1-P4)		(P6-P8)			
Total- P** (mg L ⁻¹)	0.015	N=19	0.024	N=15	<0.01	F= 12.7; p=0.007
PO ₄ -P * (mg L ⁻¹)	0.010	N=19	0.014	N=15	<0.05	F=6.07; p=0,003
HCO ₃ ⁻ ** (mg L ⁻¹)	39.87	N=19	70.55	N=15	<0.01	F= 20.2; p=0.002
Chlo-a** (µg L ⁻¹)	1.356	N=19	2.792	N=15	<0.01	F= 18.6; p=0.003
Total- N (mg L ⁻¹)	0.144	N=19	0.132	N=15	-	-
NH ₄ ⁺ -N (mg L ⁻¹)	0.031	N=19	0.043	N=15	-	-
NO ₃ -N (mg L ⁻¹)	0.023	N=19	0.019	N=15	-	-
Silicate (mg L ⁻¹)	2.885	N=19	2.585	N=15	-	-
TS (mg L ⁻¹)	110.8	N=19	161.6	N=15	<0.05	F=5.46; p=0.048
ISS (mg L ⁻¹)	8,308	N=9	11.83	N=9	-	-
DOC* (mg L ⁻¹)	9.817	N=19	6.883	N=15	<0.05	F= 27.1; p=0.003
IC* (mg L ⁻¹)	9.352	N=12	15.18	N=10	<0.05	F=3.64; p=0.019
TC (mg L ⁻¹)	18.48	N=12	20.58	N=10	-	F=19.1; p=0.002
OD (mg L ⁻¹)	8.293	N=19	10.65	N=15	-	-
pH	7.252	N=19	8.102	N=15	<0.01	F= 19.1 ; p=0.002
OXI-REDOX (Orp mV)	210.2	N=12	208.0	N=9	-	-

Phytoplankton structure

Total phytoplanktonic biomass was considered significantly different ($F_{7,16} = 8.06$; $p < 0.01$) among sampling points in the macrophyte-littoral and pelagic areas. Biomass values increased along the transect, presenting higher values in the pelagic zone, (P6 - P8), reaching 15.9 mg L⁻¹ at P7 in June/07 (Fig. 5). Lower values of biomass were registered in the macrophyte-littoral region, where the average value was 1.45 mg L⁻¹ (N= 18).

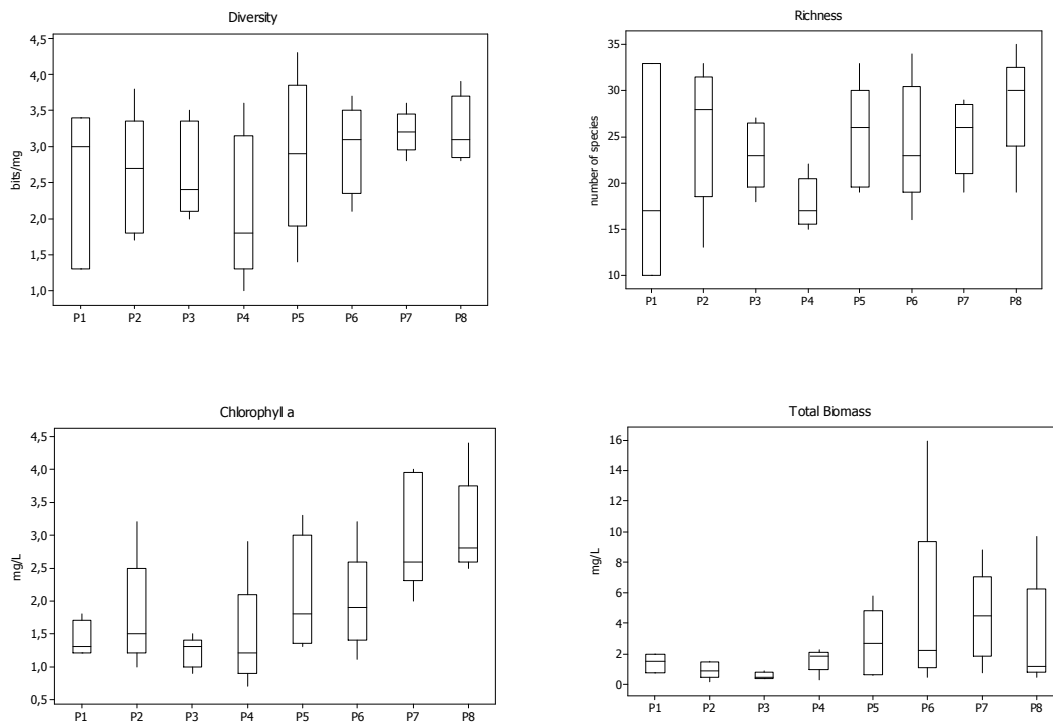


Figure 5. Boxplot (median, interquartile ranges, $n = 3$ for P1, $n = 5$ for P2-P8) of Shannon – Wiener diversity (bits mg^{-1}), richness (number of species), chlorophyll-a (mg.L^{-1}) and total biomass of phytoplankton (mg.L^{-1}) along the transect in Lake Manguera.

Specific richness' and diversity varied among sampling points and a slight increase tendency was observed into the pelagic zone direction (Fig. 5). Highest specific richness was found at P8 in April/08 (35 taxa) and the lowest ones were registered at P1 (July/07) and P2 (April/08), with 10 and 13 species, respectively. Higher diversity was found at P5 (April/08 and September/07) and P8 (April/08), with values of 4.3, 3.9 and 3.9 bits mg^{-1} , respectively.

Table 2. Comparisons of the phytoplanktonic variables mean values between the two distinct zones of the transect: macrophyte bed (from sampling point P1 up to P4) vs pelagic zone (P6 up to P8).

Variables	Macrophyte bed (P1-P4)	Pelagic zone (P6-P8)	ANOVA (P1-P4 vs P6-P8)
Diversity (bits mg ⁻¹)	3.19 N=18	3.26 N=15	-
Species Richness (number of taxa)	21.8 N=18	26.0 N=15	-
Biomass (mg L ⁻¹)	1.45 N=18	4.13 N=15	F= 8.06; p=0.01
Cyanobacteria (mg L ⁻¹)	0.37 N=18	1.96 N=15	F= 16.40; p=0.00

Bacillariophyceae was the most representative algae class within the macrophyte beds, contributing with 41% of mean biomass, whereas the Cyanobacteria class contributed more (43%) in the pelagic region (P6 – P8). Blue green algae was responsible for the increase of biomass values along the transect, presenting strong positive and significant correlations with total biomass concentration ($R^2 = 0.80$; $p < 0.001$). A significant five-fold increase of blue greens mean biomass along the transect was registered ($F_{7,16} = 16.4$; $p < 0.001$) (Table 2, Fig. 6). At figure 6, it is shown the distribution of cyanobacteria and other algae groups throughout the macrophyte-pelagic transect at each sampling date.

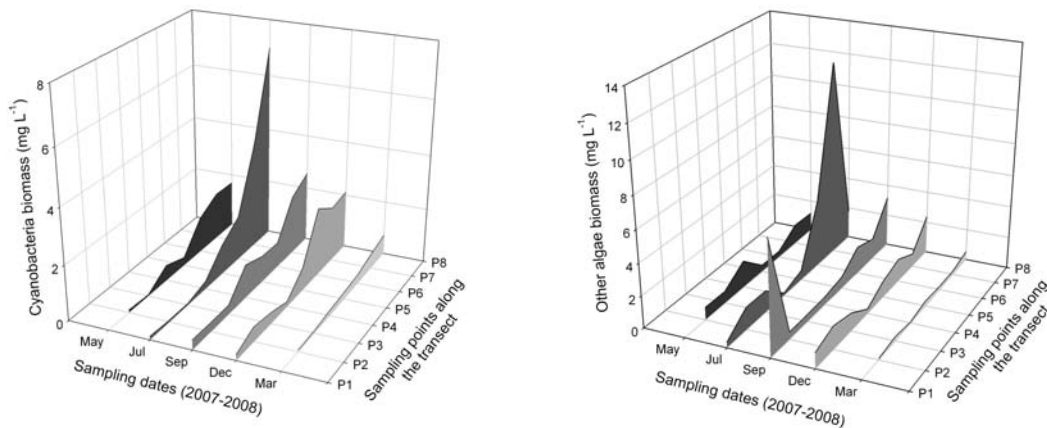


Figure 6. Biomass (mg L⁻¹) of cyanobacteria and other algae groups along the transect at all sampling dates, in Lake Mangueira, Brazil.

Twenty one functional groups of phytoplankton were identified in the present study. Table 3 summarizes the contribution of the main functional group for each transect region.

Table 3. Main phytoplankton functional groups (FG), respective main species and relative contribution (%) in macrophyte-littoral and pelagic region in Lake Mangueira.

Macrophyte-littoral region			Pelagic region		
FG	Species	%	FG	Species	%
C	Centrales	7	F	<i>Oocystis lacustris</i> Chodat	2.8
	<i>Cyclotella meneghiniana</i> Kütz.			<i>Oocystis parva</i> West et West	
	<i>Auloseira ambigua</i> (Grun.) Simons.			J <i>Coelastrum reticulatum</i> (Dang.) Senn.	
D	<i>Synedra acus</i> Kütz.	7	<i>Treubaria</i> sp.		
	<i>Gomphonema parvulum</i> (Kütz.) Kütz.		<i>Scenedesmus obtusus</i> Meyen		
E	<i>Synura uvella</i> Ehr.	2	<i>Pediastrum boryanum</i> (Turp.) Meneg.		
	<i>Dynobrion divergens</i> Imhof		<i>Scenedesmus ecornis</i> (Ehr.) Chod.		
N	<i>Tabellaria flocculosa</i> (Roth) Kütz.	9.4	K	<i>Aphanocapsa</i> cf. <i>kordesii</i> Strøm	18.3
	<i>Cosmarium</i> cf. <i>moniliforme</i> (Turpin) Ralfs			<i>Aphanotece smithii</i> Kom.-Legn. et Cronb.	
P	<i>Closterium kuetzingii</i> Bréb.	1.9		<i>Aphanocapsa conferta</i> West et West	
MP	<i>Navicula cryptocephala</i> Kütz.	1		<i>Aphanocapsa delicatissima</i> West et West	
				<i>Aphanocapsa elachista</i> West et West	
T	<i>Spondylosium</i> sp.	0.2		<i>Aphanotece stagnina</i> (Spreng.) Braun	
	<i>Mougeotia</i> sp.			<i>Snowella lacustris</i> (Chod.) Kom. et Hind.	5.1
W1	<i>Phacus pyrum</i> (Ehr.) Stein	0.4	L₀	<i>Peridinium willei</i> Huitf.-Kass	
	<i>Euglena polymorpha</i> Dang.				
	<i>Strombomonas verrucosa</i> (Daday)				
W2	Defl.	3.6		<i>Merismopedia tenuissima</i> Lemm.	
	<i>Strombomonas gibberosa</i> (Playf.) Defl.				
X1	<i>Chlorella vulgaris</i> Beij.	1	N	<i>Tabellaria flocculosa</i> (Roth) Kütz.	16.2
	<i>Tetraedrom minimum</i> (A. Braun) Hansg.			<i>Cosmarium</i> cf. <i>moniliforme</i> (Turpin) Ralfs	
	<i>Dictyosphaerium pulchellum</i> Wood			<i>Cylindrospermopsis raciborskii</i> (Wolosz.) Seen. et Raj.	
	<i>Monoraphidium griffithii</i> (Berk.) Komarková-Legn.		S_N	<i>Planktolyngbya limnetica</i> (Lemm.) Kom.-Legn. et Cronb.	4.4
X2	<i>Chlamydomonas planctogloea</i> Skuja	0.9		<i>Planktolyngbya contorta</i> (Lemm.) Anagn. et Kom.	
	<i>Ketabilepharis</i> cf. <i>ovalis</i>				
Y	<i>Cryptomonas erosa</i> Ehr.	12.7	X3	<i>Chroococcus limneticus</i> Lemm.	5.8
				<i>Chroococcus dispersus</i> (Keissler) Lemm.	

	<i>Cryptomonas curvata</i> Ehr. em. Penard		<i>Chrysochromulina</i> sp.
Z	<i>Synechococcus nidulans</i> (Prings.) Kom.	13.3	<i>Kephiron</i> sp.
	<i>Synechocystis aquatilis</i> Sauv.		

In the macrophyte-littoral region, the biomass of thirteen assemblages contributed to 43% of total biomass registered for P1-P4. **Z**, **Y**, **D** and **W2** were the most representatives, being represented specially by *Synechococcus nidulans* (functional group **Z**), *Cryptomonas erosa* (**Y**), *C. curvata* (**Y**), *Strombomonas verrucosa* (**W2**) and *Fragilaria ulna* var. *acus* (**D**) (Fig. 7).

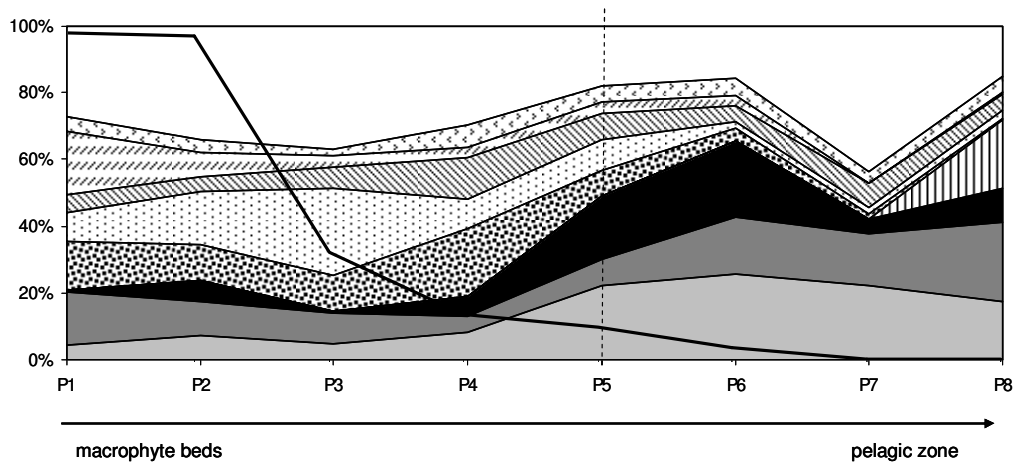


Figure 7. Relative contribution (%) of functional groups of phytoplankton along the transect in Lake Mangueira. Legends: D; J; K; M; N; Others; S1; X3; Y; Z; black line represents PVI (%).

Within the macrophyte beds, species with lower maximum linear dimensions (MLD) represented 65% of total biomass and unicellular flagellates and non-flagellates contributed with more than 80%. In the pelagic area, functional groups composed by cyanobacteria and green algae were dominant, such as *Pediastrum boryanum* and *Coelastrum reticulatum* (both functional group **J**), *Microcystis aeruginosa* (**M**), *Aphanocapsa kordesii*, *A. conferta* and *Aphanotece smithii* (**K**) and *Chroococcus* spp. (**X3**). Species with greater volume and MLD and also colonial and unicellular non-flagellated species represented 73 and 90% of total biomass found from P6 to P8. *Tabellaria flocculosa* (Roth) Kützing (**N**) showed an important contribution throughout the transect.

Zooplankton structure

Along the transect, the zooplankton community showed a significant increase in the mean density ($F_{7,16} = 8,374$ $P < 0,01$) towards the pelagic region. Concomitantly, there was observed an increase in the number of taxa along the gradient. Both density and number of taxa started to increase since the interface between the macrophyte bed and pelagic area.

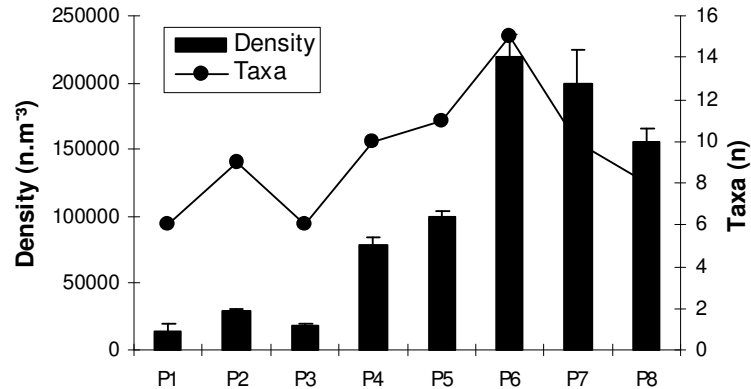


Figure 8. Density of zooplankton (n.m⁻³) and number of taxa along the transect, in Lake Mangueira, Brazil.

The community showed clear changes in its structure, being composed majorly by rotifers, copepods and protists (Fig.8). Within the macrophyte bed (P1-P4), the most frequent rotifers were *cf. Proales* (15%), however at the pelagic regions, the community was dominated mainly by *Polyarthra* (38%), being followed by *Collotheca sp.* and *Conochilus sp* (6 and 7%), respectively. The protist community was composed mainly by two species at macrophyte area, *Arcella hemisphaerica*(10%) and *Vorticella microstomato* (5%), changing to one dominant species, *Codonella sp.* (30%), from P4 to P8. The group of copepods was dominated by nauplii. These changes were not statistically significant, however the zooplankton was only analysed in two field campaigns.

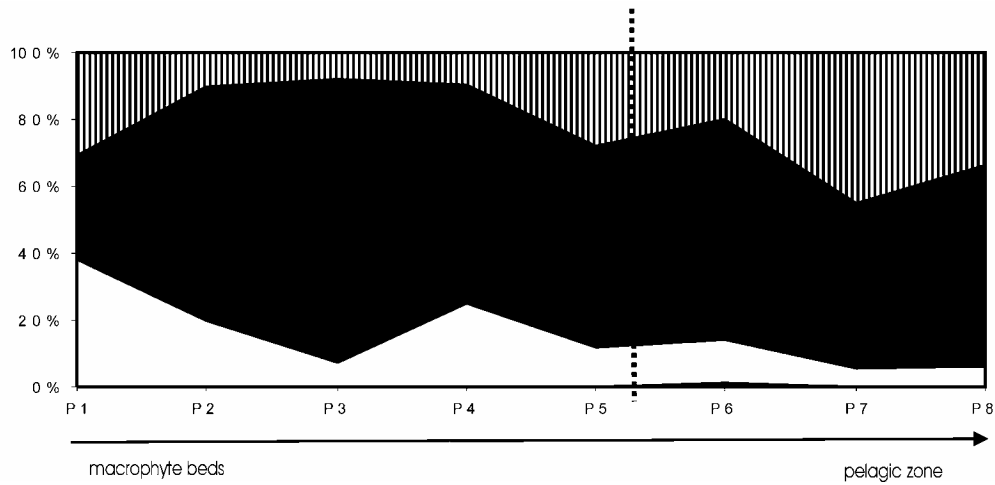


Figure 9. Relative contribution (%) of zooplankton groups along the transect in Lake Mangueira. Legends: ■ Rotifers; □ Nauplii; ▨ Cladocreats; ▩ Protists.

Integrated analysis

The pool of total phosphorous (TP) showed clear positive correlation with chlorophyll-a ($R^2= 0,905$; $P<0,001$; $N=8$) along the transect. Throughout the macrophyte-pelagic gradient, the mean phytoplankton biomass was negative correlated with mean values of humic substances ($R^2=-0.786$; $P=0,014$; $N= 8$). In contrast, the increase of phytoplankton biomass towards the pelagic region was related to the increase in mean concentrations of TP and HCO_3^- (Fig.10a). Cyanobacteria biomass was higher under lower values of yellow substances (YS) and PVI (Fig. 10b).

$$\text{Phyto} = -1.906 + (212.499 \cdot \text{TP}) + (0.00386 \cdot \text{HCO}_3^-) \quad \text{Cyano} = 2.164 - (0.542 \cdot \text{YS}) - (0.00449 \cdot \text{PVI})$$

N=39, adj. R² = 0.164 (P<0.05) N=39, adj.R² = 0.287 (P<0.01)

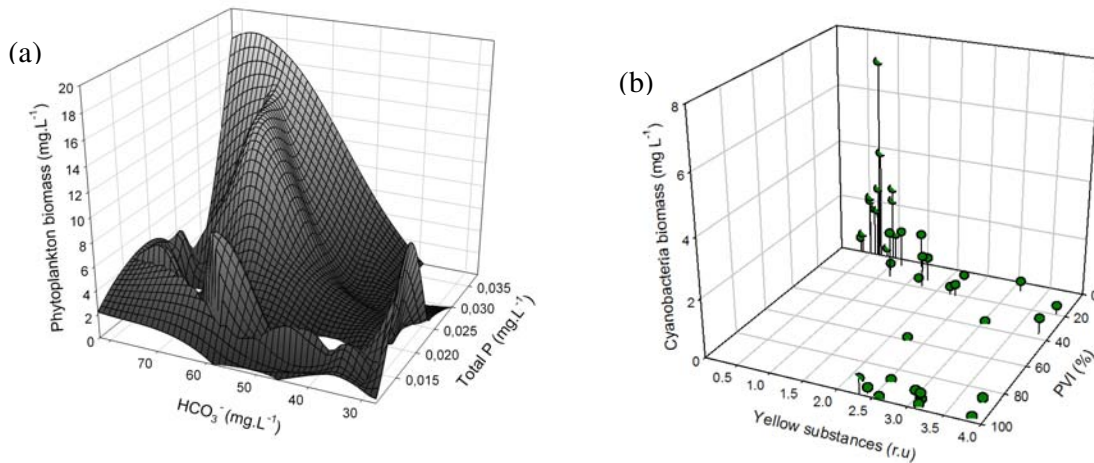


Figure 10. a) Phytoplankton biomass (mg L⁻¹), in relation to total phosphorus (TP) (mg.L⁻¹), and bicarbonate HCO₃⁻ (mg.L⁻¹) and; B) Cyanobacteria biomass (mg.L⁻¹) in relation to yellow substances (r.u) and PVI (%). In evidence: the lower biomass of cyanobacteria under the presence of submerged macrophytes and higher concentration of yellow substances.

This was corroborated by the highly negative correlation of this algae group with PVI and YS values (R²=-0.970 and R²=-0.881; P<0.001). On the other hand, there was a positive relationship between the blue green biomass and the concentration of nutrients as PO₄⁻³-P and HCO₃⁻ (R²=0.881 and R²=0.976, P< 0.001, N=8). These interactions showed to predict accurately the cyanobacteria biomass (Eq.5)

$$\log \text{Cyano} = 0.890 - (1.310 \times \log \text{YS}) - (0.00682 \times \text{PVI}) - (0.700 \times \log \text{PO}_4^{-3}) - (1.251 \times \log \text{HCO}_3^-) \quad (5)$$

N= 39 adj.R² = 0,628 Ster= 0,341 P<0.001

Where, *Cyano* is cyanobacteria biomass (mg.L⁻¹), *YS* is yellow substances (r.u), *PO₄⁻³* is orthophosphate (mg.L⁻¹) and *HCO₃⁻* is bicarbonate (mg.L⁻¹)

Canonical correspondence analysis (CCA) was used to ordinate the main abiotic variables (DOC, silicate, TN, TP and HCO₃⁻) and phytoplankton features (21 functional

groups) (Fig. 11). The eigenvalues for axes 1 and 2 were 0.355 and 0.201, respectively. The *Pearson* correlation of environment-species was high for both axes (0.958 and 0.810), indicating a strong correlation between abiotic variables and algal species distribution. The Monte Carlo test (99 permutations; $p \leq 0.05$), used to determine the significance level of canonical axis 1, demonstrated that the ordination of axes 1 and 2 was statistically significant ($p \leq 0.01$), and did not occur at random. Intra-set correlations, used to evaluate correlations between the abiotic variables and their ordination with that axis, but retaining the dependence relation between biological and abiotic variables, indicated that HCO_3^- and DOC were the most important variables to the first axis (0.71 and -0.59, respectively), whereas TP was the most important variable to axis 2 ordination (-0.54).

Considering the ordination biplot, all sampling units of the pelagic area (P6-P8) were disposed into the positive side of axis 1, ordinated to the higher concentrations of HCO_3^- , TN and TP. To this picture, functional groups composed specially by cyanobacteria, such as **L₀** ($r = 0.55$), **SN** (0.32), **S1** (0.54), **M** (0.12) and **K** (0.64) were associated. To the negative side of the first axis, the other functional groups were associated with all the sampling units of the macrophyte-littoral region and the higher concentrations of silicate and DOC.

To the ordination of axis two, TP was the most important variable presenting higher negative correlation ($R^2 = -0.438$) and associated to this variable it was ordinated the sampling units of the transect with higher concentrations of TP and the functional groups occurring under this condition: **W1** ($R^2 = -0.53$), **Y** (0.18), **P** (-0.32), and **M** (-0.30).

In summary, the CCA ordination graphic clearly demonstrated the gradient of phytoplankton distribution along the transect macrophyte-littoral to pelagic region, represented by the axis one (Fig. 11).

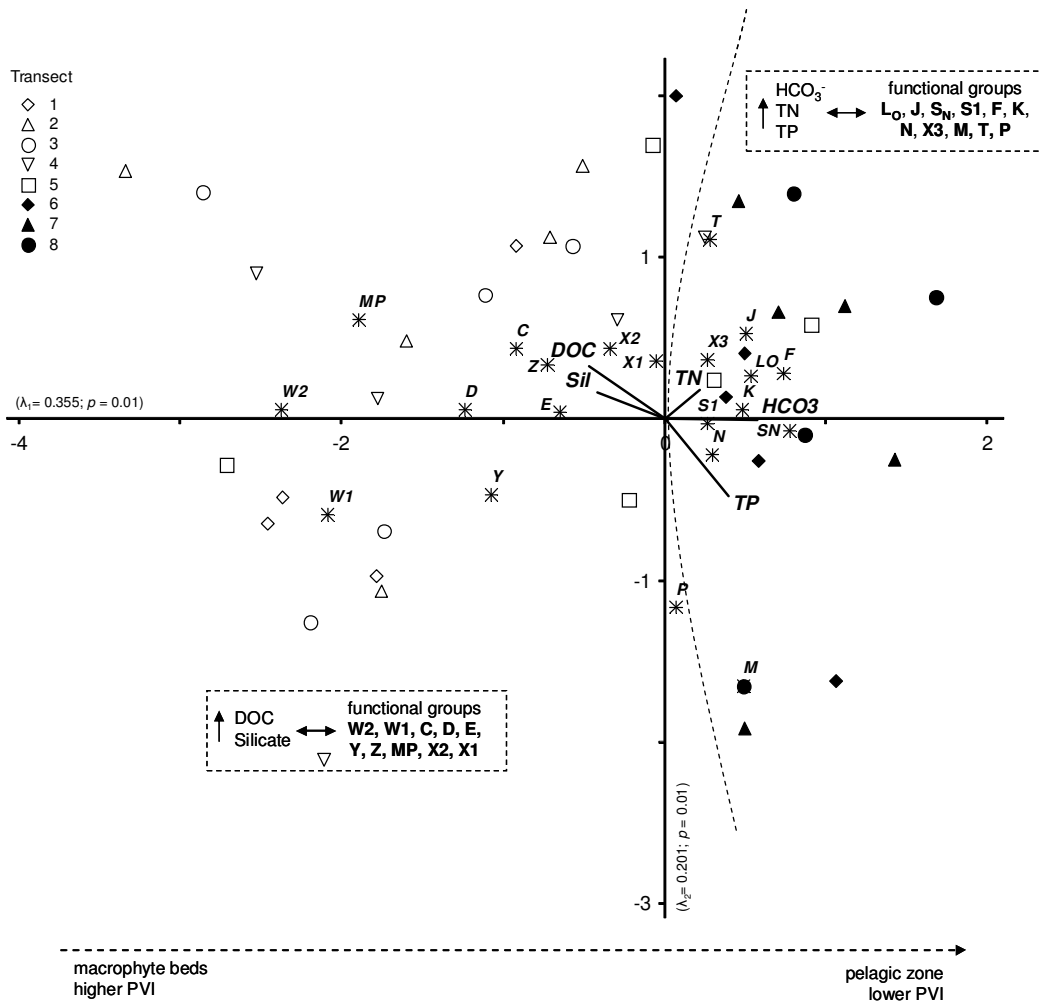


Figure 11. Biplot of CCA of five abiotic variables and twenty one phytoplankton functional groups. Main species of each functional group are given in table 3.

Discussion

Macrophyte gradient structure

It is well recognized that macrophyte distribution in lakes creates important habitat patchiness (Wetzel, 1992; Lauster *et al.* 2006). In Lake Mangueira, such patchiness was clearly dependent on the colonization of macrophytes in shallow (<2m) and protected areas of the littoral. Along the littoral-pelagic gradient, the distribution of macrophytes species followed a general sequence of species determined according with each plant's ability of

fixation and resistance against the engendered hydraulic forces promoted by hydrodynamics (Shutten & Davy, 2000). In one hand, the plants without efficient anchoring structure (free-floating submerged) as *Utricularia sp.* and *Ceratophyllum demersum* were found sparsely within shallower and estagnated waters (P1), protected by the emergent belts and the submerged beds already established. The plants with labile tissue and fragile rooting structures such as *Potamogeton pectinatus* and *Cabomba caroliniana* were found at high PVI up to P2, whereas *Myriophyllum sp.* was found colonizing areas up to P3. Together, *E. densa* and *P. illinoensis*, species with higher roughness, flexibility and shape to resist under moderate current velocity ($<1\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$) were observed at high PVI (100%) over large areas until P3. The former, because of its long roots and thick shoots is less vulnerable to the breakdown action offered by the water current and, hence, was found at moderate to low PVI until P5, where the water velocity could reach over $1\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$.

Influence of macrophytes on water quality

The submerged macrophytes clearly influenced the pool of nutrients and other limnological variables within and beyond the extent of the vegetation bed. In one hand, nutrients as orthophosphate (PO_4^-), bicarbonate (HCO_3^-) and the pool of total phosphorous increased significantly outwards the macrophyte bed. On the other hand, yellow substances (YS) and dissolved organic carbon decreased in the pelagial zone. This is explained by the fact that macrophytes affect the nutrient cycling in shallow lakes, acting as nutrient sinks in several ways (Carpenter, 1981). First, due to the labile tissue of most submerged species, nutrients are incorporated from the water column and turned into plant biomass (Duarte, 1992). The amount of nutrient trapped into biomass depends on the productivity rate and uptake of nutrient ability of each species (Kufel & Kufel, 2002). Species with relatively diminutive root systems are capable of significantly depleting N and P in the water (Ozimek *et al.*, 1990; Kufel & Kufel, 2002). Experimental analysis of PO_4^- uptake with the macrophytes from Lake Mangueira corroborated this idea. It was observed, under controled conditions, that species such as *Ceratophyllum* and *Egeria* were able to reduce the concentration of PO_4^- in rates between $0.03\text{-}0.04\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$ (see chapter 5 in this Thesis).

Moreover, the macrophytes are known to immobilize sediment P indirectly via metabolical activities that alter pH and redox conditions in the surrounding water (James & Barko, 1991b). Littoral sediments colonized by macrophytes are regarded as a net sink of phosphorous because surface sediment layers are usually oxidized by macrophytes, inducing the binding of phosphorous by iron. The classical theory indicates that iron oxide-hydroxides (Fe^{+3}) contained in the surface microzone of littoral sediments should have a high binding affinity for P (Lijklema, 1977; Barko & James, 1998), greatly reducing the potential for P flux into the water column (Jensen *et al.*, 1992). Though, this affinity is reduced by anoxia and by higher pH values (8.0-9.0). In Lake Mangueira, the dense vegetation stands were already observed to promote anoxic conditions at the bottom of the stands. However, no evidences of increasing P release to the water column have been noticed at any sampling date. We assume that due to the high production of the plants and attached epiphyton, plus the high activity of the bacterioplankton, stimulated by the release of large amounts of carbon by the macrophytes (Sondergaard & Moss, 1998), nutrients are maintained at very low levels within the stand. Therefore, the vegetation beds act as phosphorous sinks during their active growth and only as a potential P source during the relatively short periods of senescence (Carpenter & Lodge, 1986, Jones, 1990). Since in tropical and subtropical systems, their production is continuous throughout the year, and senescence rates are in fact characterized by a high turnover rate (Finkler Ferreira *et al.*, 2008) the P sinking by the macrophytes tends to have a perennial effect, unless this compartment is affected .

The concentration of total solids (TS) and inorganic suspended solids (ISS) were higher at the pelagic zone. As Lake Mangueira is strongly influenced by wind, the resuspension of inorganic particles, caused by the shear stress on the bottom, is not facilitated within the stand. Densely overgrown stands are known to promote accretion and to prevent resuspension of particles in wind driven shallow lakes (James & Barko, 1990). Such reduction of resuspension (or enhancement in sedimentation) is another positive feedback associated to the occurrence of clear water within macrophyte stands (Scheffer, 1994; Van den Berg *et al.*, 1998, Van Nes *et al.*, 2003).

The mean transparency observed along the transect, expressed as light attenuation coefficient (K_d), was not higher within the macrophyte bed. In fact, it was similar to the pelagic zone. This is explained by the contribution of either humic substances or chlorophyll-

a to light extinction. In one hand, the concentration of yellow substances was strongly related to the pattern of light attenuation in the vegetated region ($R^2= 0.56$; $p<0.05$). In the other, the chlorophyll- a was correlated to a similar K_d ($R^2= 0.55$; $p<0.05$) in the pelagic waters. Therefore, the light extinction in the vegetated area was due to refraction caused by the higher concentration of yellow substances rather than by absorption by chlorophyll-a, which was very low ($<1.5 \mu\text{g.L}^{-1}$). While in the pelagic area, the opposite occurred, the K_d was determined by the light absorption by phytoplankton.

Influence of macrophytes on the phytoplankton community structure

Significant changes in the phytoplankton community structure were found along the macrophyte-pelagic gradient. Many are the aspects related to the influence of submerged beds on phytoplankton structure, as macrophytes are (1) competitors for many resources, such as nutrients and light; (2) refuge for plant-associated organisms and small fishes, which may predate phytoplankton; (3) promoters of water stability, reducing mixing and resuspension and influencing on sinking process; and (4) producers of allelopathic substances, which may poison phytoplankton.

Beyond those aspects, it is expected that the littoral zone under higher concentrations of humic substances and or dissolved organic carbon may select different phytoplankton species others than the ones to be found in the pelagic area (Wetzel, 2002). Some studies relate the lower cyanobacteria development in those areas to the poor concentrations of Fe, which is an essential element for photosynthetic activity, since it binds itself with the humic substances, becoming unavailable to the algae (Sun *et al.*, 2005; Kosakowska *et al.*, 2007). Analysis of dissolved Fe in the distinct parts of the transect showed that the concentration of this nutrient in the vegetated area ($<0.04 \text{ mg.L}^{-1}$) was 14 folds lower than in the pelagic zone (0.54 mg.L^{-1}). Therefore, beyond the complexation with humic substances, the concentration of Fe is also depleted by the submerged vegetation, attached epiphyton and bacterioplankton. Other studies reported that humic substances may compete with phytoplankton for available light underwater (Jones *et al.*, 1992). However, the influence of yellow substances on the phytoplankton growth is rather unclear (Steinberg *et al.*, 2006).

Some studies reported the reduced richness and low diversity in zooplankton, zoobenthos and primary producer's species in humic substances-rich waters (Prokhotskaya & Steinberg, 2007; Steinberg *et al.*, 2006). According to Prokhotskaya & Steinberg (2007), the poor underwater light climate may be one explanation to that. In Lake Mangueira a slight increase on specific richness and diversity of phytoplankton were observed at the pelagic zone direction. However, it seems that the light influence could be excluded since K_d values did not vary significantly among the transect extremes (ANOVA-one way, $p > 0.05$). This corroborate the fact that the light was not the first driving force for the phytoplankton distribution along the transect.

Nutritional concentration patterns were also observed following the humic substances extinction gradient along the transect. No P limitation was identified throughout the horizontal gradient and, although limitation of N was observed, any development of cyanobacteria heterocyte-bearing trichomes were registered (Reynolds, 2006). In the vegetated area, lower pH, inorganic carbon, P and N concentrations contributed to the lower biomass of blue greens. According to Shapiro (1990), rises on CO_2 concentrations and decrease of pH values do not favor cyanobacteria. In the pelagic area, higher availability of nutrients as well as the higher values of pH and HCO_3^- , at P6-P8, certainly favoured the phytoplanktonic biomass increase, especially the cyanobacteria contribution.

In the littoral area, the dense population of submerged macrophytes created a selective environment in which phytoplankton functional groups adapted to lower concentrations of nutrients and a more stagnated water column. In this zone, diatoms, especially those belonging to codon **MP**, i.e., metaphytic littoral diatoms (Padisák *et al.*, 2009) and unicellular flagellates, C-R strategists, capable of migrating through the best light and nutritional conditions and avoid sinking (functional groups **Y** and **W2**) were selected. In this region, also small species of cyanobacteria, diatoms, green algae and chrysophyceans (codons **Z**, **N**, **C**, **D**, **X2**, **X1** and **E**) were also benefited. Previous studies already reported the lower contributions of cyanobacteria and green algae and the preference of flagellates (*Cryptomonas* sp. and *Rhodomonas* sp.) in vegetated areas (van den Berg *et al.*, 1998).

In the pelagic waters, species with higher surface/volume ratios, K-selected, S-strategists were selected. Cyanobacteria functional groups **K**, **L_O**, **M**, **S_N** and **S1** contributed

more to the biomass increase in that area, followed especially by green algae groups **J**, **F** and **X3**.

Cyanobacteria were already identified as being sensible organisms to humic substances exposure (Sun *et al.*, 2005; Sun *et al.*, 2006; Steinberg *et al.*, 2006; Prokhotskaya & Steinberg, 2007; Steinberg *et al.*, 2008). Their much simpler cellular ultrastructure may justify their failure compared to coccal green algae success in humic substances enriched ecosystems (Prokhotskaya & Steinberg, 2007). Several recent studies are exploring the effects of allelopathic compounds of macrophyte as the main agent in the reduction of cyanobacteria biomass (e.g. van Donk *et al.*, 2002; Nakai *et al.*, 1999; Hilt *et al.*, 2006; Körner & Nicklisch, 2002; Lüring *et al.*, 2006; Mulderij *et al.*, 2007). Some chemical compounds as polyphenolic acids such as tellimagrandin II, produced by the macrophyte *Myriophyllum spicatum*, were already isolated and identified as having inhibitory effect on phytoplankton growth (Gross *et al.*, 1996; Leu *et al.*, 2002). Although few studies have also demonstrated phytoplankton growth inhibition *in situ*, this theory still needs more investigation. The allelopathic activity of the main submerged macrophytes from Lake Mangueira was tested, in microcosms, against a toxic strain of the cyanobacteria *Microcystis aeruginosa* (see chapter 5 of this Thesis). It was observed that *Miriophyllum aquaticum* and *Cabomba caroliniana* reduced significantly the cyanobacterial growth during direct contact, proving the occurrence of allelopathic inhibition. However, the effect of possible exudates released by the plants has not been proved yet.

It was also stressed that polyphenols, originated from lignin and cellulose decomposition of vascular plants, are able to complex chemically with many enzymes, particularly with alkaline phosphatases produced by phytoplankton and bacteria to hidrolize dissolved organic phosphorous compounds (Stewart & Wetzel., 1982b). This complexation occurs among free enzymes as well as those bound to cell surfaces. Because of the inactivation of the phosphatase activity cells experience phosphorous limitation and consequently are induced to expend greater amounts of energy to synthesize more enzymes (Wetzel, 1992). Finally, the high biomass and PVI of macrophytes may lead to shading effects on phytoplankton (Ozimek, 1990).

The zooplankton density increased five folds outwards the macrophyte beds. This suggests a higher grazing pressure at the pelagic area, where the abundance of phytoplankton

was higher. Other evidences of higher zooplankton biomass in areas uncovered by macrophytes have been found previously (Van den Berg *et al.*, 1998). This observations contrast with the fact macrophytes are used as refuge for zooplankton. Although this mechanism has been widely stressed (Shriver *et al.*, 1995) in temperate lakes, in subtropical systems, where there is a lack of large cladocerans (Meerhoff, *et al.*, 2006), such theory is still speculative. Hence, the zooplankton community showed to be mainly composed by herbivores, being more dense and diverse in the pelagic area, where the phytoplankton diversity and biomass were also higher.

The distribution of phytoplankton and cyanobacteria biomass along the littoral-pelagic gradient was clearly identified and corroborated by the ordination analysis in Lake Mangueira. Submerged macrophyte stands in the littoral area created a selective environment where stability, nutritional lower availability, humic substances and, hence dissolved organic carbon in higher concentrations determined phytoplankton composition and its lower biomass. The pelagic zone, with an unstable water column and continuous resuspension, greater availability of nutrients, higher pH and HCO_3^- selected larger species and favored the cyanobacteria development. Nevertheless, the concentration of PO_4 , although higher in the pelagic zone, was still limitant to the occurrence of blommings as mean chlorophyll-a values were still relatively low ($<4 \text{ ug.L}^{-1}$)

Ecosystem Management Implications

It became clear that the presence and high PVI of submerged macrophytes had a tantamount effect on water quality, affecting the phytoplankton community structure and its biomass production. Other changes in the food web structure of Lake Mangueira have been reported along pelagic and littoral areas (Rodrigues *et al.*, submitted) as diversity and richness of the fish community were significantly different.

The influence of submerged macrophytes on planktonic food webs and antagonistic relationships with phytoplankton were stressed in many previous studies (Jones, 1990; Scheffer *et al.*, 1994; Schriver *et al.*, 1995; Blindow *et al.*, Jasser, *et al.*, 1995; Jeppesen *et al.*, 1997; Sondergaard & Moss, 1998; Van den Berg *et al.*, 1999). An important aspect is whether macrophyte density must attain a certain threshold before they have a significant effect on the

phytoplankton community structure and biomass (Sondergaard & Moss, 1998). Schriver *et al.* (1995) noted that a threshold level of 15-20% PVI above which a sudden decrease of 60% in the biovolume of phytoplankton occurred. Vand den Berg *et al.* (1998) found the water to be more clear at a highly vegetated bed of *Chara aspera* (100%) compared with a non-vegetated area of the same lake. In that study, it was found that the water contained less chlorophyll-a, detritus and inorganic suspended solids within the beds of *C. aspera*. At macrophyte coverages from 16-50%, there were already clear evidences of reduction in density and biomass of algae, as well as shifts in the phytoplankton community. Moreover, it was observed that flagellates were likely to occur within the beds because they could escape from sedimentation, while outside there was a higher density of cyanobacteria and green algae (Van den Berg *et al.*, 1998).

In our survey, we observed that the influence of the submerged vegetation was beyond the limits of the vegetation stand. It depended on the wind intensity and direction, which determined the distribution of humics substances and other chemical components. Thus, the effects of macrophytes on water physical-chemical features and phytoplankton community were perceived over the endings of the stand (~1000m), further than the interface zone. Considering that along the 200 km of littoral in Lake Mangueira, there are hundreds of dense macrophyte beds as the one assessed, the uptake of nutrients by the plants and carbon exportation is presumably sensed in the whole lake. The high and continuous production of these plants under subtropical climate reaches over 5 kg dry w. m⁻¹ y⁻¹ (Finkler Ferreira, 2009). Thus, the large amount of nutrients trapped into plant biomass have important implications to the Lake Mangueira metabolism and conservation.

Aknowledgments

We acknowledge with sincere appreciation the assistance provided by the Instituto Brasileiro de Meio Ambiente (IBAMA- ESEC TAIM) and the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq-Long Term Ecological Research Program-Site 7) of Brazil, which fully supported this research financially. We thank Dr.Luciana Cardoso for the analysis of zooplankton.

References

- American Public Health Association (APHA). *Standard Methods for the examination of water and wastewater*, 20th ed. American Public Health Association Inc Washington D. C. 1999.
- Barko, J.W., James, W.F. (1998) Effects of submerged aquatic macrophytes on nutrient dynamics, sedimentation and resuspension. *Ecol. Stud.*, 131:197–214.
- Blindow, I. Anderson, G. Hargeby, A. & Hansson, S. 1993. Long term pattern for alternative stable states in two shallow eutrophic lakes. *Freshwater Biol.* 30, 159-167.
- Burkholder, J.M, Wetzel, R.G. (1990) Alkaline phosphatase and algal biomass on natural and artificial plants in an oligotrophic lake: re-evaluation of the role of macrophytes as a phosphorous source for epiphytes. *Limnol. Oceanogr.* 35: 736-747.
- Canfield, D.E., Shireman Jr., J.V., Colle, D.E., Haller, W.T, Watkins, I.I.C.E., Maceina, M.J. (1984) Prediction of chlorophyll *a* concentrations in Florida lakes: importance of aquatic macrophytes. *Can J Aquat Sci* 41: 497–501
- Carpenter, S.(1980) Enrichment of Lake Wingra, Wisconsin, by submersed macrophyte decay. *Ecology*, 61(5): 1145-1155.
- Carpenter, S. (1981) Submersed vegetation: an internal factor in lake ecosystem succession. *Am. Nat.*, 118: 372-383.
- Carpenter, S., Lodge, D. (1986) Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. *Aquatic Botany*, 26: 341-370.
- Cardoso, L. S., Motta Marques, D.M.L. (2003). Rate of change of the phytoplankton community at Itapeva Alke (North Coast of Rio Grande do Sul, Brazil), based on the wind driven hydrodynamic regime. *Hydrobiologia*, 497:1-12.
- Cardoso, L. S., Motta Marques, D.M.L. (2009). Hydrodynamics –driven plankton community in a shallow lake. *Aquatic Ecology*, 43:73–84.
- Crossetti, L.O., Cardoso, L.S. Callegaro, V.L.M., Alves da Silva, S.M. Werner, V.R.; Rosa, Z. M., Motta Marques, D.M.L. (2007) Influence of the hydrological changes on the phytoplankton structure and dynamics in a subtropical wetland-lake system. *Acta Limnol. Bras.* 19 (3):315-329.
- Duarte, C.M. (1992). Nutrient concentration of aquatic plants: patterns across species. *Limnol. Oceanogr.*, 37:882-889.
- Finkler Ferreira, T., Van Nes, E.H. Motta Marques, D.M.L. (2009) Continuous growth of the giant grass *Zizaniopsis bonariensis* in subtropical wetlands. *Freshwater Biology*, 54 (2): 321 - 330
- Finkler Ferreira, T. (2009) PhD Thesis. O papel das macrófitas aquáticas submersas para a dinâmica de lagos rasos subtropicais. Postgraduate Program in Water Quality Management and Environmental Sanitation, Instituto de Pesquisas Hidráulicas, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, Brazil.
- Fragoso Jr., C.R., Motta Marques, D.M.L, Collischonn, W., Tucci, C.E.M., VanNes, E.H. (2008). Modelling spatial heterogeneity of phytoplankton in Lake Mangueira, a large shallow subtropical lake in South Brazil. *Ecological Modelling*, 219: 125-137.
- Gross, E.M.; Meyer, H. & Schilling, G. 1996. Release and ecological impact of algicidal hydrolysable polyphenols in *Myriophyllum spicatum*. *Phytochemistry*, 41, 133-138.
- Hilt, S.; Ghobrial, M.G. N. & Gross, E. M. 2006. In situ allelopathic potential of *Myriophyllum verticillatum* (Haloragaceae) against selected phytoplankton species. *J. Phycol.* 42: 1189–1198.

- Hootsmans, M.J.M. & Blindow, I. 1994 Allelopathic limitation of algal growth by macrophytes. In: van Viersen, W., Hootsmans, M.J.M., Vermaat, J.E. (Eds.), *Lake Veluwe, Dynamics of a macrophyte Dominated System Under Eutrophication Stress*. Klumer Academic Publishers, The Netherlands, pp. 175-192.
- James, W.F. & Barko, J.W. 1990. Macrophytes influence on the zonation of sediment accretion and composition in a north temperate reservoir. *Arch. Hydrobiol.* 120, 129-142
- James, W.F. Barko, J.W (1991b). Littoral-pelagic phosphorous dynamics during nighttime convective circulation. *Limnol. Oceanog.* 36: 949-960.
- Jasser, I. 1995. The influence of macrophytes on a phytoplankton community in experimental conditions. *Hydrobiologia*, 306, 21-32.
- Jones, R.C. (1990) The effect of submersed aquatic vegetation on phytoplankton and water quality in the tidal freshwater Potomac river. *J. Freshwat. Ecol.*, 5: 279-288.
- Jones, R.I. 1992 . The influence of humic substances on lacustrine planktonic food chains. *Hydrobiologia* 229: 73-91.
- Jeppensen, E. Lauridsen, T.L., Kairesalo, T. Perrow, M.R. (1997). Impact of submerged macrophytes on fish-zooplankton interactions in lakes. In: Jeppensen, E. ed. *The structuring role of submerged macrophytes in lakes*. New York: Springer- Verlag. pp 91-114.
- Jeppesen, E.; Søndergaard, M.; Mazzeo, N.; Meerhoff, M.; Branco, C.; Huszar, V.; Scasso, F. (2005): Lake restoration and biomanipulation in temperate lakes: relevance for subtropical and tropical lakes. Chapter 11 in: (Ed. M.V. Reddy), *Tropical eutrophic lakes: their restoration and management*: 331-359.
- Jensen, H.S., Kristensen, P.; Jeppesen, E. Skytte, A. (2002) Iron: phosphorous ratio in surface sediment as an indicator of phosphate release from aerobic sediment in shallow lakes. *Hydrobiologia*, 235: 731-743
- Jespersen A-M, Christoffersen K (1987) Measurements of chlorophyll-a from phytoplankton using ethanol as extraction solvent. *Arch Hydrobiol* 109(3):445-454
- Körner, S. & Nicklisch, A. 2002. Allelopathic growth inhibition of selected phytoplankton species by submerged macrophytes. *J. Phycol.* 38: 862-871.
- Kosakowska, A., Nedzi, M. & Pempkowiak, J. 2007. Responses of the toxic cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* to iron and humic substances. *Plant Physiology and Biochemistry* 45: 365-370.
- Kufel, L., Kufel, I.(2002) Chara beds as nutrient sinks in shallow lakes- a review. *Aquatic Botany*, 72: 249-260.
- Lauster GH, Hanson PC, Kratz TK (2006) Gross primary production and respiration differences among littoral and pelagic habitats in northern Wisconsin lakes. *Can J Fish Aquat Sci* 63:1130-1141
- Leu, E., Krieger-Liszkay, A., Goussias, C., Gross, E.M. (2002) Polyphenolic Allelochemicals from the Aquatic Angiosperm *Myriophyllum spicatum* Inhibit Photosystem II¹. *Plant Physiol*, 130: 2011-2018.
- Lijklema, L. (1977) Interaction of orthophosphate with iron (III) and aluminum hydroxydes. *Environ.Sci.Tech.*, 5: 537-541.
- Lurling, M.; van Geest, G. & Scheffer, M. 2006. Importance of nutrient competition and allelopathic effects in suppression of the green alga *Scenedesmus obliquus* by the macrophytes chara, Elodea and *Myriophyllum*. *Hydrobiologia*, 556, 209-220.

- Mackereth, F.J.H.; Heron, J.; & Talling, J.F. *Water Analysis*. Freshwater Biological Association, Scientifica Publication, n. 36, Ambleside.120 p.1989.
- Meerhoff, M.; Fosalba, C., Bruzzone, C., Mazzeo N., Noordoven, W., Jeppesen, E. (2006) An experimental study of habitat choice by *Daphnia*: plants signal danger more than refuge in subtropical lakes. *Freshwater Biology* (51):1320-1330
- McCune, B. & Mefford, J. 1999. Multivariate analysis of ecological data. Version 4.10. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, USA.
- Mulderij, G, Van Nes E.H, Donk, E.V (2007) Macrophyte-phytoplankton interactions: the relative importance of allelopathy versus other factors. *Ecol Model* 204:85-92
- Nakai, S., Inoue, Y., Hosomi, M., Murakami, A., 1999. Growth inhibition of blue-green algae by allelopathic effects of macrophytes. *Water Sci. Technol.* 39: 47–53.
- Ozimek, T. Gulati, R.D. Van Donk, E. 1990. Can macrophytes be useful in biomanipulation of lakes? The Lake Zwemlust example. *Hydrobiologia* 200/201, 399-407.
- Padisák, J. Crossetti, L.O. & Naselli-Flores, L. 2009. Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. *Hydrobiologia* 621: 1-19.
- Prokhotskaya, V.Y. & Steinberg, C.E.W. 2007. Differential Sensitivity of a Coccal Green Algal and a Cyanobacterial Species to Dissolved Natural Organic Matter (NOM). *Env Sci Pollut Res* 14 (1): 11 – 18.
- Reynolds, C.S., Huszar, V., Kruk, C., Naselli-Flores, L. & Melo, S. 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, 24(5): 417-428.
- Reynolds, C.S. 1997. Vegetation in the pelagic: a model for ecosystem theory. In: Kinne, O. (ed.). *Excellence in Ecology*. Germany: Ecology Institute. Vol. 9, 371 p.
- Schriver, P., Bøgestrand, J., Jeppesen, E., Sondergaard, M.(1995) Impact of submerged macrophytes on fish-zooplankton interactions: large scale enclosure experiments in a shallow eutrophic lake. *Freshwater Biology*, 33: 255-270.
- Shapiro, J. 1990. Current beliefs regarding dominance by blue-greens: the case for the importance of CO₂ and pH. *Internationale Vereinigung Theoretische und Angewandte Limnologie*, 24: 38-54.
- Scheffer, M., Hosper, S.H., M.L., Moss Meijer, B., Jeppesen, E. (1993) Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends Ecol Evol* 8(8):275–279
- Scheffer, M. Van Den Berg, M. Breukelaar, A. Breukers, C. Coops, H. Doef, R. Meijer, M.L. (1994). *Vegetated areas with clear water in turbid shallow lakes*. *Aquatic Botany*, 49: 193-196.
- Sheffer M., Carpenter, S., Foley J.A., Folkes C. & Walker B. (2001) Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 413, 591-596.
- Schutten, J & Davy, A.J. 2000. Predicting the hydraulic forces on submerged macrophytes from current velocity, biomass and morphology. *Oecologia* 123, 445-452.
- Søndergaard, M. & Moss, B. (1998). Impact of submerged macrophytes on phytoplankton in shallow freshwater lakes. *Ecological Studies*. 131, 115-132.
- Steinberg, C.E.W., Kamara, S., Prokhotskaya, V.Y., Manusadzianas, L. Karasyova, T.A., Timofeyev, M.A., Jie, Z., Paul, A., Meinelt, T., Farjalla, V.F., Matsuo, A.Y.O., Burnison, B.K. & Menzel, R. 2006. Dissolved humic substances – ecological driving forces from the individual to the ecosystem level? *Freshwater Biology* 51: 1189–1210.
- Steinberg, C.E.W., Meinelt, T., Timofeyev, M.A., Bittner, M. & Menzel, R. 2008. Humic Substances, Part 2: Interactions with Organisms. *Env Sci Pollut Res* 15 (2): 128-135.

- Stewart, A.J., Wetzel, R.G. (1982b). Influence of dissolved humic materials on carbon assimilation and alkaline phosphatase activity in natural algal-bacterial assemblages. *Freshwater Biology*, 12 (4): 369- 380.
- Sun, B-k, Tanji, Y. & Unno, H. 2005. Influences of iron and humic acid on the growth of the cyanobacterium *Anabaena circinalis*. *Biochemical Engineering Journal* 24: 195–201.
- Sun, B-k, Tanji, Y. & Unno, H. 2006. Extinction of cells of cyanobacterium *Anabaena circinalis* in the presence of humic acid under illumination. *Appl Microbiol Biotechnol* 72: 823–828.
- Van den Berg, M.S, Coops, H., Simons, J., De Keizer, A. (1998). Clear water associated with dense *Chara* vegetation in the shallow and turbid Lake Veluwemeer, The Netherlands. In: Jeppesen E, Søndergaard M, Søndergaard M, Christoffersen K (eds) *The structuring role of submerged macrophytes in lakes*. Springer-Verlag Inc, New York, pp. 339-352.
- Van Donk, E. & van de Bund, W.J. 2002. Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto- and zooplankton communities: allelopathy versus other mechanisms. *Aquatic Botany* 72: 261–274.
- Van Nes, H., Scheffer, M., Van Den Berg, M. & Copps, H. (2002). “*Aquatic macrophytes: restore, eradicate, or is there a compromise?*” *Aquatic Botany*, 72, pp. 387-403.
- Van Nes, E. H., Scheffer, M., Van Den Berg, M. & Copps, H. (2003). “*Charisma: a spatial explicit simulation model of submerged macrophytes*”. *Ecol. Model.* 159, 103-116.
- Wetzel RG (1992) *Gradient-dominated ecosystems: sources and regulatory functions of dissolved organic matter in freshwaters ecosystems*. *Hydrobiologia* 229:181-198
- Wetzel, R.G., Likens, G.E. (2000) *Limnological Analyses*, 3rd edn. Springer-Verlag, New York, 429pp.

PARTE III: Estudos experimentais

Capítulo 4

Parameterization of nutrients and carbon leaching from decaying submerged macrophytes: a potential source for ecosystem enrichment

Tiago Finkler Ferreira¹, David M.L. Motta Marques¹, Daniela Lugocho¹, Natália Pietzsch¹, Fabio Pereira¹, Carlos Ruberto Fragoso, Miquel Lürling² & Egbert H. Van Nes²

(1) Laboratory of Ecotechnology and Limnology, Instituto de Pesquisas Hidráulicas- Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brazil.

(2) Aquatic Ecology and Water Quality Management Department of Wageningen University, The Netherlands

Abstract

In this work, we show the magnitude of nutrients and carbon release from decaying biomass of five species of submerged macrophytes. The species *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum spicatum*, *Cabomba caroliniana*, *Egeria densa* and *Potamogeton illinoensis* were monitored over 30 days under complete darkness to induce senescence by the lack of light. The experimental design consisted of four replicates of negative control (distilled water) and 10g (fresh weight) of each species put into 2L plastic bottles. The incubation water was collected for water chemistry analysis of nutrients as orto-phosphate, ammonium, nitrate and silicate, total phosphorous, total nitrogen, yellow substances and total carbon after 1, 5, 10, 20, 30 days of incubation. Among the macrophytes monitored, *P. illinoensis* released the larger amounts of carbon, orto-phosphate and silicate, being followed by *E. densa*, *C. caroliniana*. *M. spicatum* released more ammonium than the other species. *C. demersum* showed a great resistance to decay due to the lack of light and, therefore, its decomposition process was very slow resulting in nutrients and carbon leaching. Based on the leachate data over time, kinetic models were established for nutrients and carbon for every macrophyte. As

the leachate of variables monitored was characterized by a sigmoidal increase, we utilized the Hill function to better adjust the leachate kinetics over time. In general, the models had a high accuracy of 99% of correlation with the observed data. Given the capacity of ecosystem nutrient enrichment due to leachate of decaying macrophytes, the parameterization of the models is certainly a helpful tool in predicting environmental and trophic structure changes in macrophyte colonized lakes under anthropogenic or climate impacts.

Keywords: macrophyte decomposition, nutrient cycling, leaching kinetics, modelling parameterization, eutrophication.

Introduction

Submerged macrophytes are often considered to be nutrient sinks (Carpenter, 1981; Barko & James, 1998; Scheffer, 1998). Several species take nutrients up from the water column and turn them into biomass (Kufel & Kufel, 2002). The amount of nutrients trapped into biomass depends on the productivity rate and nutrient uptake ability of each species (Duarte, 1992). Moreover, sediments colonized by macrophytes are regarded as a net sink of phosphorous because surface sediment layers are usually oxidized by macrophytes, inducing the binding of phosphorous by iron (Lijklema, 1977; Barko & James, 1998). Epiphytes that often cover macrophytes may also contribute to the uptake of nutrients from the water column. Moreover the coupled nitrification-denitrification may be enhanced by the oxidation of sediments by macrophytes (Van Donk et al. 1993). Therefore, it is assumed that nutrients are maintained at very low levels through direct and indirect mechanisms within a submerged stand.

However, given the macrophytes capacity to mobilize nutrients from sediments directly via root uptake followed by subsequent release during senescence and decomposition, they are also a potential direct source of nutrients to the water column (Carpenter, 1980; Carpenter & Lodge, 1986, Jones, 1990). In addition, they are an important source of autochthonous carbon to the system either by exudation of photosynthates (Bertilsson & Hjeltnes, 2003) or leachates of plant material through decomposition (Mann & Wetzel, 1996). The final outcome of nutrients and carbon to the water due to metabolism and during

decaying depends on both macrophyte species and density (Duarte, 1992). The leaching of nutrients during the seasonal senescence of the vegetation in temperate systems can promote the phytoplankton growth in spring. Theoretically, this leads to a cycle of periods of clear and turbid water (Van Nes *et al.* 2007).

Few studies have quantified the amount of the nutrients released by decaying macrophytes. These studies have identified two phases of decomposition of macrophytes (Valiela, *et al.*, 1985; Longhi *et al.*, 2008): after a first phase of rapid leaching of nutrients (less than a month), a much slower microbial decay takes over, lasting up to one year depending on environmental conditions. Although several decomposition experiments have been carried out in the last decades (Wetzel, 1993), the initial phase of leaching has been little studied. This phase is important for the aquatic metabolism because it could lead to a high peak in nutrients if large amounts of macrophyte senesce together. Furthermore, the rare information available about these subjects was based on temperate macrophyte species (Wetzel & Manny, 1972, Carpenter, 1980; Carpenter & Lodge, 1986; Mann & Wetzel, 1996), therefore, little is known about tropical and subtropical species.

Considering the potential impact of decaying macrophytes on the biogeochemical cycle of nutrients and carbon (Jeppesen *et al.*, 1998), this study aims at quantifying the initial leachate originated from decaying plant material of five dominant submerged macrophyte species collected in a large subtropical Brazilian lake. In this work, we determined the rates and kinetics of nutrients and carbon release from the macrophyte tissue during decomposition.

Material and methods

Study site for macrophyte collection

The submerged macrophytes were collected in the large Lake Mangueira, southern Brazil. It is a coastal oligo-meso trophic shallow lake (max. depth 6m) situated along the Atlantic Ocean (33°31'22"S 53°07'48"W). The lake has 90 km in length and 3-10 km in width, with a total area of 820 km². The plants collected were *Potamogeton illinoensis*, *Cabomba caroliniana*, *Egeria densa*, *Ceratophyllum demersum* and *Myriophyllum spicatum*.

During summer this lake suffers from water depletion for rice crops. This is considered a threat for the macrophytes as it may lead to the mortality of large beds of submerged plants. The beds occupy a great part of the 200 km perimeter of Lake Mangueira. The production of biomass reaches over 5 kg m⁻³. Therefore, if the plants collapse, the large amounts of nutrients released might have a significant impact on the water quality and trophic structure in Lake Mangueira.

Decaying experiment

Prior to the start of the experiment, the 5 species were cultivated for one month in laboratory, with the water and sediment collected from Lake Mangueira. The experiment was conducted under controlled conditions of temperature (24°C) for over 30 days. After this period, 10 g (fresh wt) of living macrophyte tissue was put into plastic bottles with 2L of distilled water (thus 5 g macrophyte L⁻¹). The bottles were kept in total darkness to induce death due to the lack of light for photosynthesis. The bottles remained opened to avoid complete anoxia, being carefully and slightly orbitally shaken every 2 days. These procedures were done aiming to simulate real conditions of decomposition of a densely packed vegetation under relatively anoxic condition.

We used four replicates for each macrophyte species (treatments) and control (only distilled water). 180 ml of the incubation water was sampled from the bottles after 1, 5, 10, 20 and 30 days for nutrient and chemical analysis.

Water chemistry variables analysis

The incubation water was analysed for carbon, humic substances and nutrient concentration. Total carbon (TC), inorganic carbon (IC) and dissolved organic carbon (DOC) were determined in a Total Organic Carbon Analyzer (Shimadzu 5000), DOC assumed to be the fraction passing through a 450 °C pre-combusted glass fiber filter (Macherey-Nagel GF6 - 0.6 µm average particle retention size). Humic substances were determined through readings at 250 using a 1cm quartz cuvette in a spectrophotometer (Varian Cary 1E).

With respect to nutrients analysis, total nitrogen (TN), nitrate (NO_3^- -N), ammonium (NH_4^+ -N), total phosphorus (TP) and orthophosphate (PO_4^{3-} -P) were colorimetrically determined following Mackereth *et al.* (1989). Silicate (SiO_2) was quantified using a photometric method (Si Merck Spectroquant® kit for silicates -silicic acid).

Analysis of nutrients leaching

After each sampling, the volume of water collected for water chemical analysis was subtracted from the previous volume before sampling. Thereby, the macrophyte biomass was corrected for the remaining volume in each bottle. The treatment results were corrected against the controls. Finally, the results were converted to 1 g (fresh wt) of macrophyte.

The kinetics of nutrient leaching was modelled through the sigmoidal Hill function. Correlation measures were made through the Spearman rank order. The correlation measure was utilized to verify the predictability accuracy of the models. Mean value comparisons between treatments were made by variance analysis (one-way ANOVA) using the program Sigmaplot (v.11).

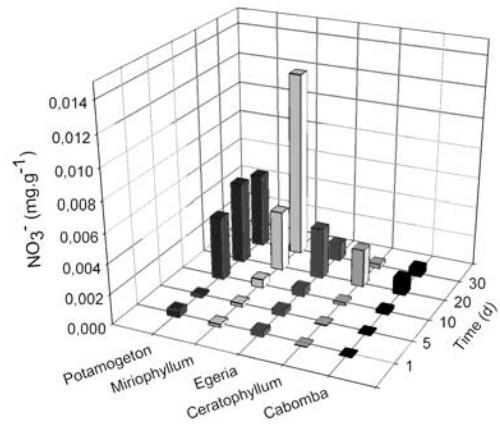
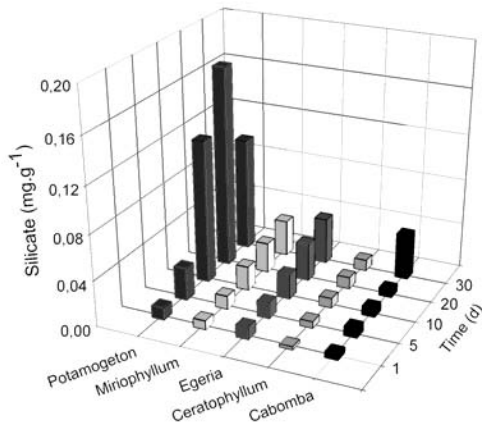
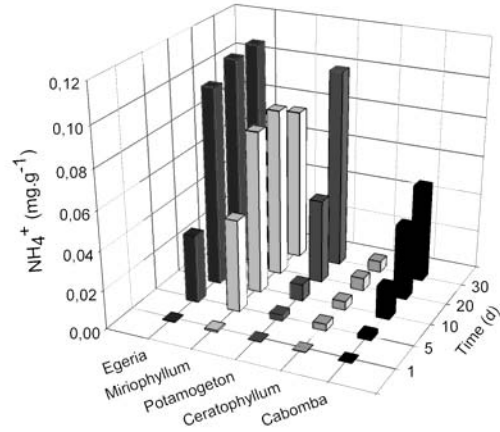
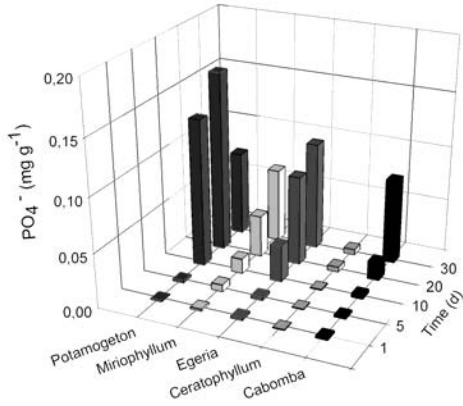
Results

Monitoring of leaching

All chemical variables assessed showed a clear increase over the incubation period (Fig.2). In general, the increase started only after 5 days of incubation, being noticed in the 10th day of sampling.

The release of nutrients as orthophosphate (PO_4^{3-}) and nitrate (NO_3^-) was not significantly different among the macrophytes, showing a similar trend of leaching in time. The concentrations of NO_3^- remained very low over the 30 days of incubation. The maximum was observed in the bottles with *Myriophyllum spicatum*: 0.012 (± 0.007) mg.g^{-1} NO_3^- . The highest concentration of PO_4^{3-} was found in the leachate of *Potamogeton illinoensis*, 0.165 (± 0.028) mg.g^{-1} , being at least one fold higher than most of the macrophytes. The release of PO_4^{3-} by the other species also reached high concentrations after 30 days of incubation, with

the exception of *Ceratophyllum demersum*, which showed a very low release of this nutrient (max. $\pm 0.005 \text{ mg.g}^{-1}$). The maximum release of PO_4^{-3} from *Cabomba caroliniana*, *Egeria densa* and *Myriophyllum spicatum* was achieved after 20 days of incubation: 0.078, 0.099 and 0.06 mg.g^{-1} , respectively.



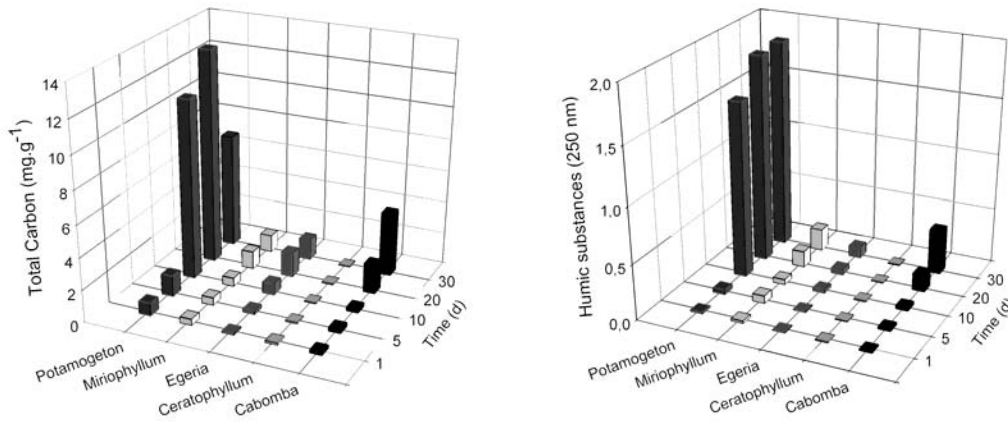


Figure 2. Release of chemical components (mg per gram) from macrophyte biomass under decaying process over 30 days of incubation.

The increasing variance of silicate and ammonium (NH_4^+) was significantly different among the macrophyte species ($F_{4,10} = 5.183$; $P < 0.01$ and $F_{4,10} = 3.032$; $P < 0.05$, respectively). *P. illinoensis* released a total of $0.176 (\pm 0.067)$ mg.g^{-1} of silicate, the highest value. The releases of this nutrient were only noticed after 5 days, however they remained relatively low for the other species, ranging from 0.005 - 0.040 mg.g^{-1} , with exception of *P. illinoensis*. On the other hand, ammonium increased faster, reaching $0.035 (\pm 0.030)$ and $0.047 (\pm 0.015)$ mg.g^{-1} , within 5 days of incubation for *E. densa* and *M. spicatum*, respectively (Fig.2). The maximum concentrations observed were from *E. densa* and *P. illinoensis* on the 30th day, $0.109 (\pm 0.074)$ and $0.101 (\pm 0.050)$ mg.g^{-1} , respectively. Comparing the maximum values of NH_4^+ and NO_3^- observed, ammonium was at least nine folds higher.

The release of total carbon (TC) varied significantly among the macrophyte species ($F_{4,10} = 5.284$; $P < 0.01$), being found significantly higher ($P < 0.01$) in the leachate of *P. illinoensis*, at $13.30 (\pm 2.082)$ mg.g^{-1} . No evident release of carbon has been observed from *C. demersum*. Similarly, the release of humics substances followed the same pattern of TC, being found in the highest concentration ($P < 0.01$) in *P. illinoensis*, $1.865 (\pm 0.477)$ nm, after 20 days of incubation, remaining constant until the 30th day.

Nutrient leachate and model kinetics

A considerable leaching of nutrients and carbon occurred during the first day of incubation. Once the plants were not dead yet, this phase characterized the excretion process derived from macrophyte's metabolism. The excretion was high compared to the leaching rates observed among all macrophytes (Tab. 1).

In general, the leaching rates of chemical compounds from all macrophytes were higher between 6 and 10 days of incubation. The leaching rates of carbon and nutrients as PO_4^{-3} and nitrate NO_3^- did not occur during same interval among all species, indicating that decaying varies from species to species. However, the highest leaching rate of NH_4^+ happened within 6 to 10 days of incubation for all macrophytes, except *P. illinoensis* (Tab.1). The excretion and highest rates of nutrients and carbon over a specific period of decaying in time are shown in Table 1.

Table 1. Excretion of carbon and nutrients from the macrophytes during the first day of incubation and the leaching rates of these compounds over 30 days.

Variables assessed	Excretion (first day)	Leaching rates (over 30 days)	
	(mg g^{-1})	max rate ($\text{mg g}^{-1} \text{d}^{-1}$)	period
PO_4^{-3}			
<i>Cabomba caroliniana</i>	0.0013	0.0061	21-30 d
<i>Ceratophyllum demersum</i>	0.0005	0.0004	11-20 d
<i>Egeria densa</i>	0.0023	0.0061	6-10 d
<i>Myriophyllum spicatum</i>	0.0017	0.0029	21-30 d
<i>Potamogeton illinoensis</i>	0.0012	0.0267	6-10 d
NH_4^+			
<i>Cabomba caroliniana</i>	0.0003	0.0028	6-10 d
<i>Ceratophyllum demersum</i>	0.0002	0.0008	6-10 d
<i>Egeria densa</i>	0.0016	0.0132	6-10 d
<i>Myriophyllum spicatum</i>	0.0009	0.0116	6-10 d
<i>Potamogeton illinoensis</i>	0.0003	0.0058	21-30 d
Silicate			
<i>Cabomba caroliniana</i>	0.0025	0.0033	20-30 d
<i>Ceratophyllum demersum</i>	0.0005	0.0007	2-5 d
<i>Egeria densa</i>	0.0150	0.0016	6-10
<i>Myriophyllum spicatum</i>	0.0010	0.0019	6-10
<i>Potamogeton illinoensis</i>	0.0110	0.0208	6-10
Total C			
<i>Cabomba caroliniana</i>	0.2184	0.2155	21-30 days
<i>Ceratophyllum demersum</i>	0.0974	0.0014	11-20 days
<i>Egeria densa</i>	0.1157	0.0976	6-10 days

<i>Myriophyllum spicatum</i>	0.3931	0.0566	11-20 days
<i>Potamogeton illinoensis</i>	0.8106	1.9715	6-10 days
NO₃⁻			
<i>Cabomba caroliniana</i>	0.0000	0.00008	11-20 d
<i>Ceratophyllum demersum</i>	0.0000	0.00023	11-20 d
<i>Egeria densa</i>	0.0004	0.00029	11-20 d
<i>Myriophyllum spicatum</i>	0.0009	0.00082	21-30 d
<i>Potamogeton illinoensis</i>	0.0003	0.00082	6-10 d

The leaching of chemical compounds from the plants' tissue was not linear over time. Such process was characterized as an increasing sigmoidal curve. In order to model properly the leaching kinetics, we employed Hill functions (Eq.1). They offer a convenient way to simulate the sigmoidal increasing in nutrients over the decomposition period. The Hill function was set to two parameters: maximum leachate L_{Max} (mg g⁻¹) and half-saturation of leachate in time H_{LT} (day). In the variable D is set the time for the leachate prediction.

$$Leachate (mg.g^{-1}) = L_{Max} \times \frac{D^p}{H_{LT}^p + D^p}$$

The exponent p defines the steepness of the function and was fitted differently to each species aiming a better adjustment according to the observed data. The parameters adjusted for the nutrient and carbon prediction over time are listed in Table 3. For most cases, the correlation between predicted and observed values was higher than 99%, indicating a high predictability derived from the kinetic models.

Table 3. Parameters adjusted for prediction of nutrients and carbon release for each macrophyte species using the Hill function. The parameters given are: maximum leachate (L_{max}), half-saturation of leachate in time (L_{HT}) and the p exponent. The half-saturation of leachate (L_H) in mg.g⁻¹ is also given, however such information it is not required for the models. The correlation coefficient represents the accuracy of the model predicatality against the observed values.

Leaching Kinetic Model (Hill function)	L_{max} (mg.g)	L_{HT} (day)	L_H (mg g)	p exponent	R²
PO₄⁻³					
<i>Cabomba caroliniana</i>	0.078	23.59	0.039	9	0.996
<i>Ceratophyllum demersum</i>	0.005	14.29	0.002	6	0.996
<i>Egeria densa</i>	0.099	13.21	0.049	4	0.993

<i>Myriophyllum spicatum</i>	0.068	18.38	0.034	4	0.978
<i>Potamogeton illinoensis</i>	0.165	8.018	0.083	7	0.999
NH₄⁺					
<i>Cabomba caroliniana</i>	0.050	13.86	0.025	3	0.996
<i>Ceratophyllum demersum</i>	0.006	4.415	0.003	1	0.985
<i>Egeria densa</i>	0.109	6.482	0.054	4	0.994
<i>Myriophyllum spicatum</i>	0.077	4.633	0.043	4	0.991
<i>Potamogeton illinoensis</i>	0.101	21.30	0.050	6	0.994
Silicate					
<i>Cabomba caroliniana</i>	0.040	23.87	0.020	11	0.975
<i>Ceratophyllum demersum</i>	0.010	3.997	0.005	2	0.957
<i>Egeria densa</i>	0.040	8.891	0.020	2	0.945
<i>Myriophyllum spicatum</i>	0.031	9.025	0.015	2	0.983
<i>Potamogeton illinoensis</i>	0.176	8.200	0.088	4	0.997
Total C					
<i>Cabomba caroliniana</i>	4.0214	20.67	2.0107	6	0.995
<i>Ceratophyllum demersum</i>	-	-	-	-	-
<i>Egeria densa</i>	1.5462	10.53	0.7731	4	0.994
<i>Myriophyllum spicatum</i>	1.0936	10.13	0.5468	5	0.913
<i>Potamogeton illinoensis</i>	13.308	7.707	6.6540	6	0.999
NO₃⁻					
<i>Cabomba caroliniana</i>	0.0012	13.53	0.0006	5	0.998
<i>Ceratophyllum demersum</i>	0.0003	8.372	0.0002	3	0.673
<i>Egeria densa</i>	0.0034	14.02	0.0017	6	0.995
<i>Myriophyllum spicatum</i>	0.0123	22.53	0.0061	8	0.999
<i>Potamogeton illinoensis</i>	0.0054	8.107	0.0027	6	0.992

In figure 3, examples of nutrients leaching using the kinetic models (Tab. 3) may be compared with observed values.

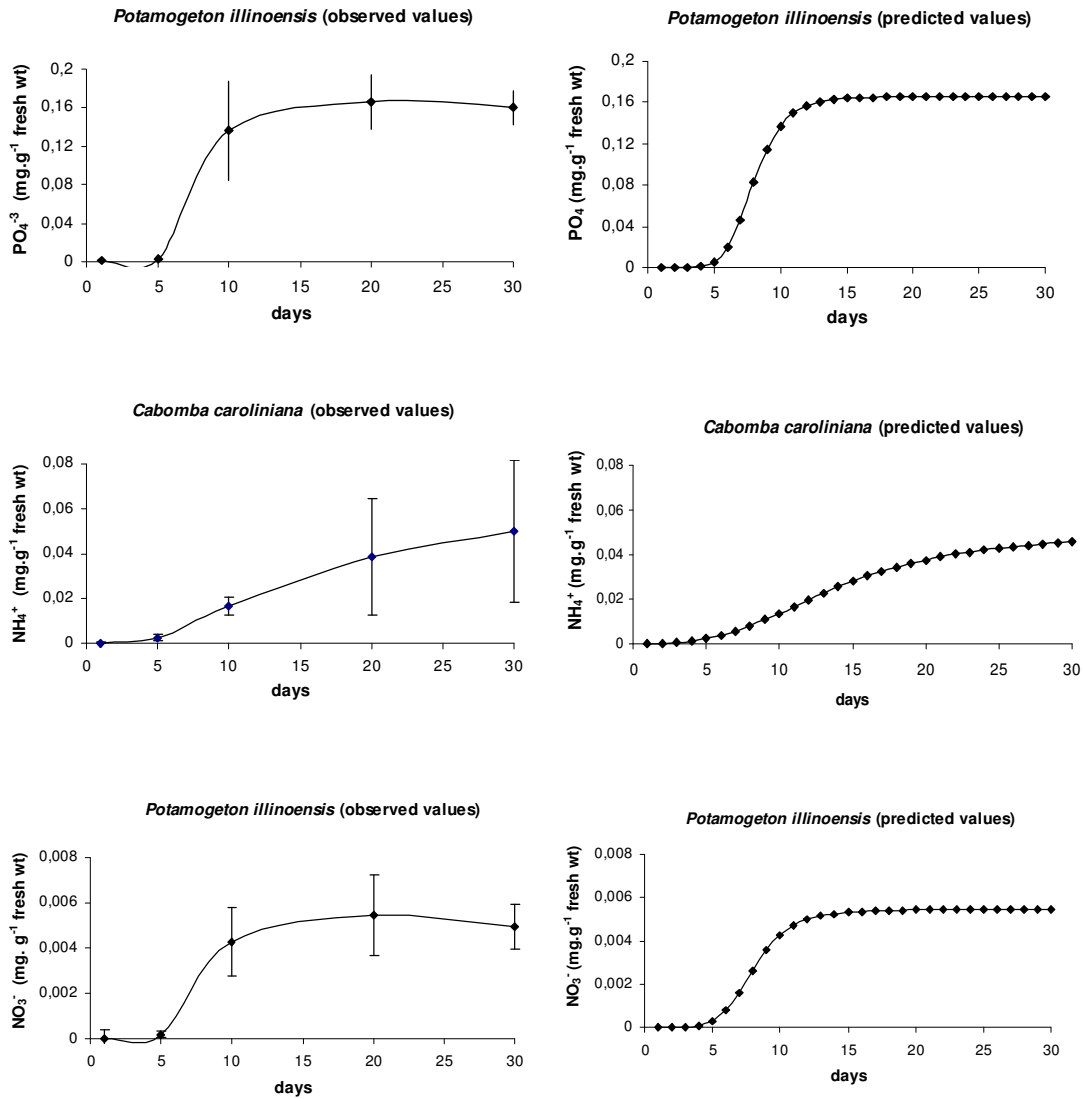


Figure 3. Examples of observed and predicted values of nutrients leaching over 30 days applying the adjusted parameters into the Hill function

Discussion

The leaching of most nutrients and carbon started to show evident increases after 5 days of incubation. The low leaching rate during the initial days represents a lag phase in which the plants are not dead still, but under stress by the lack of light. Therefore, the higher rates observed after 5 days mean that most of the plants started to actually decay. Among the

nutrients assessed, ammonium was the only to show a fast increase in concentration within 5 days. Such increase indicates that the plants were starting to decay and, due to the relative anaerobic conditions in the bottles, as the leaching of nitrogen (N) was in the form of NH_4^+ (Stumm, 1990). This was corroborated by the constant low concentration of NO_3^- over time (max. 0.005 mg.g^{-1}) compared with NH_4^+ (max 0.829 mg.g^{-1}).

The fact that leaching of NH_4^+ , silicate and carbon increased mainly after 5 days of incubation suggests that the major release of organic matter and nutrients from the plants' cells occurs within 5 to 10 days, after induced death. Otsuki and Wetzel (1974) have previously shown that such release is higher and faster during the first five days of biomass decay. As in this study the plants were put for incubation alive, we are unsure to determine the exact time for death of each species. In fact, it is very likely that the plants went through continuous senescence process promoted by the lack of luminosity. Thus, senescence and release of nutrients were dependent on each plant's metabolism, adaptation to low light climate and chemical tissue composition (Duarte, 1992, Kufel & Kufel, 2002). Although this period could not be accurately determined, our results show that conversion of biomass to dissolved nutrients occurred over 30 days, being possible to continue for a longer period for some species. This is certainly the case of *Ceratophyllum demersum*. On the other hand, *Potamogeton illinoensis* was the only species to present a decrease in both carbon and nutrients leachate on the 30th day. Thus, the maximum leachate could be underestimated for some species as *C. demersum*, which due to its high endurance to darkness, took a very long period (over 20 days) to start senescing. With respect to other species, our estimatives were very near to the maximum leachate of nutrients assumed to occur during their decay, once over 95% the biomass of all macrophytes had senesced after the incubation period. For *P. illinoensis*, the decay rate was fast and its initial biomass was totally converted to a very little amount of detritus. Previous works assume that leaching may correspond to 28% of the initial biomass (Battle & Mihuc, 2000). On the other hand, Wetzel & Manny (1972b) observed that the leaching may reach 63-85% of the total organic carbon. However, summing the compounds released by *P.illinoensis*, the amount did not reach $3\% \text{ g}^{-1}$. Therefore, the chemical composition needs to be evaluated in order to determine the percentage of nutrient and carbon stock that is indeed being converted as hydrolysed nutrients and detritus after

complete senescence. Furthermore, the monitoring should be longer than 30 days to follow complete decay of *C. demersum*.

During the decay of the macrophytes, it was observed a non linear release of carbon and nutrients, being better characterized as a sigmoidal increase. The leachate of chemical compounds remained constant after its maximum release. Of course, these compounds in the ecosystem would not perpetuate once they would be fast assimilated by phytoplankton, epiphyton and bacterioplankton (James & Barko, 1991). It is well known that the release of carbon from the decomposition of the macrophytes stimulate the activity of bacterioplankton (Sondergaard & Moss, 1998). Although there is relatively high utilization of DOC by bacterioplankton in ecosystems with great production of macrophytes, as Lake Mangueira, the amount of carbon released is not fully up taken and much of the carbon remains in the system in a recalcitrant form (Wetzel, 1992).

In Lake Mangueira, the mean biomass of the macrophytes *Egeria densa* and *Potamogeton illinoensis* is often found over 5 kg per m³. Considering the release of nutrients and carbon from such biomass of macrophytes (Tab. 3), it is possible to estimate a large enrichment of their surrounding water if they happen to senesce fastly due to water uptake from the Lake Mangueira to irrigate extensive rice crops during summer. As such leachates would be diluted and metabolized by other organisms, we cannot estimate their impact on the trophic chain, in real scale, without using complex ecological modelling to simulate scenarios.

Table 3. Estimative of chemical compounds leachate after the decay of 5 kg (fresh wt m⁻³) of the dominant species in Lake Mangueira: *Egeria densa* and *Potamogeton illinoensis*.

Macrophyte biomass 5kg (fresh wt m ⁻³)	Leachate of chemical compounds after 30 days of decay			
	<i>Egeria densa</i>		<i>Potamogeton illinoensis</i>	
	mg.g ⁻¹	mg.L ⁻¹	mg.g ⁻¹	mg.L ⁻¹
PO ₄ ⁻	0.099	0.496	0.166	0.830
NH ₄ ⁺	0.109	0.546	0.102	0.509
Silicate	0.041	0.204	0.176	0.882
TC	1.546	7.731	13.30	66.54
TN	0.669	3.347	1.567	7.834
TP	0.110	0.548	0.216	1.078

As the submerged macrophyte beds are characterized by densely packed biomass, we believe that the decay of the plants *in situ* would tend to proceed through anaerobic decomposition. Anoxia is often observed at the bottom of such beds (Finkler Ferreira *et al.*, 2009).

Although submerged macrophytes may be regarded as nutrients sinks during their active growth, we conclude that they could become a potential source of eutrophication, if affected by antropogenic actions or climate changes (Fragoso, 2009). Hence, the quantification of nutrient releases from the decaying plants are definitely tantamount for the management and conservation of shallow ecosystems with high coverage of submerged beds, such as Lake Mangureira.

References

- Barko, J.W., James, W.F. (1998) Effects of Submerged Aquatic Macrophytes on Nutrient Dynamics, Sedimentation and Resuspension.
- Bertilsson, S., Jones, Jr., J.B.(2003) Supply of dissolved organic matter to aquatic ecosystems: autochthonous sources. In: S.E.G. Findlay and R.L. Sinsabaugh (eds), *Aquatic ecosystems: Interactivity of dissolved organic matter*, Academic Press, USA, pp. 3-24.
- Barko, J.W., James, W.F. (1998) Effects of submerged aquatic macrophytes on nutrient dynamics, sedimentation and resuspension. *Ecol. Stud.*, 131:197–214.
- Battle, J.M., Mihuc, T.B. (2000) Decomposition dynamics of aquatic macrophytes in the lower Atchafalaya, a large floodplain river. *Hydrobiologia*, 418: 123-136.
- Carpenter, S. Enrichment of Lake Wingra, Wisconsin, by submersed macrophyte decay. *Ecology*, 61(5): 1145-1155.
- Carpenter, S. (1981) Submersed vegetation: an internal factor in lake ecosystem succession. *Am. Nat.*, 118: 372-383.
- Carpenter, S., Lodge, D. (1986). Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. *Aquatic Botany*, 26: 341-370.
- Chapra, S. 1997. *Surface water-quality modeling*. McGraw-Hill series in water resources and environmental engineering. Editora: McGraw-Hill.
- Duarte, C.M. (1992). Nutrient concentration of aquatic plants: patterns across species. *Limnol. Oceanogr.*, 37:882-889.
- Finkler Ferreira, T. (2009) PhD Thesis. O papel das macrófitas aquáticas submersas para a dinâmica de lagos rasos subtropicais. Postgraduate Program in Water Quality Management and Environmental Sanitation, Instituto de Pesquisas Hidráulicas, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, Brazil.
- Fragoso Jr., C.R.; Motta Marques, D.; Ferreira, T.F.; Janse, J.H. & van Nes, E.H.(2009). Trophic-structure heterogeneity in a large subtropical lake induced by bottom-up control and climate change. (submitted).

- James, W.F. & Barko, J.W. 1990. Macrophytes influence on the zonation of sediment accretion and composition in a north temperate reservoir. *Arch. Hydrobiol.* 120, 129-142
- James, W.F. Barko, J.W (1991b). Littoral-pelagic phosphorous dynamics during nighttime convective circulation. *Limnol. Oceanogr.* 36: 949-960.
- Jeppensen, E. Lauridsen, T.L., Kairesalo, T. Perrow, M.R. (1997). Impact of submerged macrophytes on fish-zooplankton interactions in lakes. In: Jeppensen, E. ed. The structuring role of submerged macrophytes in lakes. New York: Springer-Verlag, pp 91-114.
- Jones, R.C. (1990) The effect of submerged aquatic vegetation on phytoplankton and water quality in the tidal freshwater Potomac river. *J. Freshwat. Ecol.*, 5: 279-288.
- Kufel, L., Kufel, I.(2002) Chara beds as nutrient sinks in shallow lakes- a review. *Aquatic Botany*, 72: 249-260.
- Lijklema, L. (1977) Interaction of orthophosphate with iron (III) and aluminum hydroxides. *Environ.Sci.Tech.*, 5: 537-541.
- Mackereth, F.J.H.; Heron, J.; & Talling, J.F. *Water Analysis*. Freshwater Biological Association, Scientific Publication, n. 36, Ambleside.120 p.1989.
- Mann, C.J. & Wetzel, R.G. Loading and utilization of organic carbon from emergent macrophytes. *Aquatic Botany*, 53: 61-72. 1996.
- Otsuki, A. And Wetzel, R.G. (1974) Release of dissolved organic matter by autolysis of submerged macrophyte *Scirpus subterminalis*, *Limnol. Oceanogr.*, (Vol. 19), 842 - 845.
- Scheffer, M. 1998. *Ecology of shallow lakes*. Chapman and Hall, London
- Stumm, W. (1990) *Aquatic Chemical Kinetics: Reaction Rates of Processes in Natural waters*. 560 p.
- Wetzel, R.G. & Manny, B. A. Secretion of dissolved organic carbon and nitrogen by aquatic macrophytes. *Verh. Int. verein. Limnol.*, 18: 162-170. 1972a.
- Wetzel, R. G. & Manny, B. A. Decomposition of dissolved organic carbon and nitrogen compounds from leaves in an experimental hard-water stream. *Limnol. Oceanogr.* 17; 927-931. 1972b.
- Wetzel RG (1992) Gradient-dominated ecosystems: sources and regulatory functions of dissolved organic matter in freshwater ecosystems. *Hydrobiologia* 229:181-198
- Van Donk, E., Gulati, R.D., Iedema, A. & Meulemans, J.T. (1993) Macrophyte-related shifts in the nitrogen and phosphorus contents of the different trophic levels in a biomanipulated shallow lake. *Hydrobiologia*, 251, 19-26.
- Van Nes, E.H., Rip, W.J. & Scheffer, M. (2007) A theory for cyclic shifts between alternative states in shallow lakes. *Ecosystems*, 10, 17-27.

Capítulo 5

Allelopathy and phosphorous competition: effective mechanisms exerted by submerged macrophytes to reduce cyanobacterial growth

Tiago Finkler Ferreira¹, Miqüel Lüring², Natália Pieztsch¹, Marten Scheffer², David Motta Marques¹

(1) Laboratory of Ecotechnology and Limnology, Instituto de Pesquisas Hidráulicas- Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brazil.

(2) Aquatic Ecology and Water Quality Management Department of Wageningen University, The Netherlands

Abstract

In shallow lakes, submerged macrophytes exert positive feedbacks that enhance the water transparency, stabilizing the clear water state against the domination of cyanobacteria. In this work, we investigated the antagonistic relationship between submerged macrophytes and a toxic strain of the cyanobacteria *Microcystis aeruginosa* (NPLJ-4). The allelopathic and competition potential of the macrophytes *Egeria densa*, *Cabomba caroliniana*, *Ceratophyllum demersum* e *Myriophyllum spicatum* were tested in a two phase approach in microscale. In phase I, coexistence experiments with living organisms were carried out, while in phase II, macrophyte culture filtrates from phase I were tested on the cyanobacteria. Different factors of light intensity (60, 120, 240 $\mu\text{mol PAR}$ or $\text{quanta m}^{-2}\text{s}^{-1}$) and orto-phosphate concentrations PO_4 (0.25, 0.5 e 1 mg.L^{-1}) were included for both phases in order to elucidate specific thresholds of growth inhibition of cyanobacteria in the presence of the macrophytes. Moreover, measures of PO_4 concentration were conducted, during phase I, to provide additional evidences whether inhibition proceeded through allelopathy or competition for phosphorous. In phase I, the macrophytes *C. caroliniana* and *M. spicatum* reduced significantly ($P < 0.001$ e $P < 0.01$, respectively) the concentration of chlorophyll-a from 76 to

96% and 75 to 95% the cells density of *M. aeruginosa* under 60 and 120 $\mu\text{mol PAR}$ and at all PO_4 concentrations. On the other hand, the macrophytes *C. demersum* and *E. densa* did not inhibit the growth of the blue green algae. However, both macrophytes reduced drastically the concentration of PO_4 to values lower than 0.05 mg.L^{-1} in all treatments. As the uptake of PO_4 by *C. caroliniana* e *M. spicatum* was very low, we conclude that the former species inhibited the growth of *M. aeruginosa* through allelopathy while *C. demersum* and *E. densa* have the capacity to compete for phosphorous and, therefore, to stabilize oligotrophic conditions. In phase II, the culture filtrates of macrophytes did not reduce the growth of *M. aeruginosa*. Losses of allelochemicals during filtration may explain the difficulty in confirming allelopathy through exudates. Our results confirm that allelopathy is likely to occur in the presence of the macrophytes. In such situation, the large amounts of allelochemicals necessary to affect the cyanobacterial metabolism can be produced and released in the surrounding water. Such mechanisms arise as a potential alternative to prevent and control cyanobacteria blooms in eutrophied shallow lakes.

Keywords: allelochemical interactions, control of cyanobacteria, eutrophication, restoration of eutrophied ecosystems, culture filtrate, exudation.

Introduction

Submerged macrophytes are known to increase the water transparency through physical positive feedbacks and negative chemical interference with phytoplankton (Scheffer, 1998; Gross et al., 2007, Lürling *et al.*, 2006). Several mechanisms are involved in the antagonistic relationship between phytoplankton and macrophytes (Scheffer *et al.*, 2001, van Nes *et al.*, 2002,2003). Amongst them, allelopathy has been evoked as one of the steering mechanism behind mutual dominance of either submerged macrophytes or phytoplankton in shallow lakes (Hootsmans & Blindow, 1994 Sondergaard & Moss, 1988; Gross *et al.*, 2007). During the last decades, allelopathy studies have only focused on analyzing the growth inhibition caused by one species over another.

Since macrophyte's allelopathy has been confirmed experimentally, it has become a potential alternative to suppress undesired algal growth, especially cyanobacteria in eutrophied

ecosystems (Nakai, 2000). In addition, competition for nutrients has also been addressed as an effective indirect way of controlling algal growth (van Donk *et al.*, 1993, Kufel & Kufel, 2002). Together, both mechanisms are considered positive feedbacks exerted by macrophytes to inhibit or reduce phytoplankton growth, contributing to the maintenance of low phytoplankton biomass and stabilizing the clear oligotrophic water state within macrophyte beds (Scheffer, 1998; Van den Berg *et al.*, 1998).

The release of allelopathically active compounds as the algicidal polyphenol tellimagrandin by *Myriophyllum spicatum* has been already confirmed experimentally (Gross *et al.*, 1996; Nakai, 2000; Leu *et al.*, 2002). It exhibited a strong inhibitory effect action against various cyanobacteria and to a lesser extent to chlorophytes and diatoms (Gross *et al.*, 1996; Körner & Nicklish, 2002). Other species of macrophytes as *Chara globularis*, *Elodea canadensis* have shown to reduce growth of the chlorophyte *Scenedesmus obliquus* (Lürling *et al.*, 2006). Allelopathic activity of *Ceratophyllum demersum* (Körner & Nicklish, 2002; Nakai *et al.*) and *Stratiotes aloides* (Mulderij *et al.*, 2007) was also verified against cyanobacteria.

Although several species of submerged macrophytes may contain allelochemicals that suppress algal growth, the interference of nutrients and light is one of the main complications to investigate allelopathic interactions (Hilt *et al.*, 2006; Gross *et al.*, 2007). Nutrient availability might impact resource allocation of macrophytes to growth versus production of allelochemicals, as well as the competition between macrophytes and phytoplankton (Gross, 2003b). Moreover, environmental variables such as light, temperature and eutrophication levels influence the mode of interactions according to each species advantages under certain ecosystem conditions (Gross *et al.*, 2007).

Coexistence experiments in batch cultures are a convenient way to explore allelopathy and resources competition and thereby to perceive in micro-scale possible negative effects of macrophytes on phytoplankton or vice-versa (Lürling *et al.*, 2006). The use of small aquaria provide a opportunity for direct evaluation of donor-target species interactions and minimise light competition. In addition, one may include different factors (*e.g.* light and nutrients), which are important variables for gathering evidences on the modes of action of allelopathy or competition. With the evaluation of phosphorous in water in the short term (days), at which allelopathy experiments are often performed, the determination of net foliar uptake by the

plants could (Lombardo & Cooke, 2003) contribute to the understand the magnitude and importance of such mechanism. As nutrient determinations (especially orto-phosphate) in batch mediums are seldom adressed directly, these measurements coupled with the analysis of growth inhibition of phytoplankton may bring light on the search for competitive or alleopathic macrophyte species (Gross *et al.* 2007).

In this approach, the potential alleopathic effects of four macrophyte species, inhabitants of subtropical and tropical ecosystems, were tested in a two phase experiment against a toxic strain of the cyanobacteria *Microcystis aeruginosa*. In order to understand the modes of action of allelopathy, coexistence experiments were carried out in small aquaria testing the physical presence of the macrophytes under three levels of light intensity and orthophosphate concentrations. In addition to standart monitoring of growth and phostosynthesis, measurements of ortophosphate were carried out to address the ocurrence and strength of competitive like interspecific interactions. Based on the experimental outcome, we aimed at verifying above which nutrient and light thresholds allelopathy or competition are likely to inhibit the growth of this cyanobacteria.

Material and Methods

Cyanobacteria culture

The cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* (NPLJ4) was obtained from the brazilian collection available in the Laboratory of Ecophysiology and Toxicology of Cyanobacteria of the Institut of Biophysics Carlos Chagas, Federal University of Rio de Janeiro. The strain corresponds to the degree of acute toxicity with $DL50_{24h}$ for total Microcistin (MC) of 24.2 $\mu\text{g kg}^{-1}$ corporal weight and concentration of MCs in the dry material higher than 1.0 $\mu\text{g mg}^{-1}$ dry wt (between 1.64 and 1.86 $\mu\text{g mg}^{-1}$ dry wt) (Kuroda *et al.*, 2007).

The cultures were kept in 1L cellulose plug stoppered Erlemeyer flasks on ASM-1 medium (Gorham *et al.*, 1964) under controled temperature (23-24°C), light 120 $\mu\text{mol PAR m}^{-2}\text{s}^{-1}$ and 12:12h photoperiod.

Macrophyte collection

The submerged macrophytes species utilized for the coexistence experiment with the cyanobacteria were *Cabomba caroliniana*, *Egeria densa*, *Ceratophyllum demersum* and *Myriophyllum spicatum*. The plants were collected from the large Lake Mangueira, located in southern Brazil. Lake Mangueira is a coastal shallow lake (max. depth 6m) situated along the Atlantic Ocean (33°31'22"S 53°07'48"W). It has a length of 90 km and width of 3-10 km. The macrophytes collected belonged to large beds of submerged vegetation that occupy a great part of the lake's littoral.

The plants were washed with tap water and cultivated in 2 L aquaria with modified medium ASM-1, the same utilized for the maintenance of the cyanobacteria culture, for over three months. The sediment used was collected from Lake Mangueira.

Allelopathy experiments

The experiments were divided in two phases: (I) one based on coexistence experiments to examine the physical presence effect of macrophytes on the growth of the cyanobacterium *M. aeruginosa* and; (II) a second to test the effect of the macrophyte filtrates from the first phase on the cyanobacterial growth. Thereby, the modes of actions, either allelopathy or competition, could be distinguished.

(I) Coexistence experiments

At the first phase, we tested the physical presence effect of macrophytes on the growth of the cyanobacteria under three levels (factors) of light and orthophosphate concentration in the incubation medium. The three levels of light intensity were: 60, 120 and 240 $\mu\text{mol PAR}$ ($\text{quanta m}^{-2}\text{s}^{-1}$), chosen to represent low, medium and high luminosity, respectively. The three concentrations of orthophosphate ($\text{PO}_4^{-}\text{-P}$) were 0.25, 0.5 and 1 mg L^{-1} . The $\text{PO}_4^{-}\text{-P}$ concentrations were chosen to verify the potential of allelopathy and/or competition mechanisms within an eutrophic gradient.

For the light factor experiment, the incubation medium had the intermediate PO_4 concentration of 0.5 mg.L^{-1} ; while for the $\text{PO}_4\text{-P}$ factor experiment, we set the aquaria under the medium light intensity of $120 \mu\text{mol PAR}$.

Prior to the start of the experiment, the plants and sediment were carefully washed with distilled water in order to remove attached periphyton. Then, 10 g (fresh wt) of the macrophytes were reintroduced in 450 g of sediment (wet weight) in the aquaria containing 2L of modified culture medium ASM 1 for the desired PO_4 concentrations, with pH correction to 7.5.

The aquaria were inoculated with $50 \mu\text{g.L}^{-1}$ of chlorophyll-a (aprox. 3.0×10^4 particles mL^{-1}) of exponentially growing *M. aeruginosa*. Three replicates aquaria were used for controls and treatments. The positive controls were free-plant aquaria containing only the modified ASM-1 medium and *M. aeruginosa*. In order to evaluate the possible shading effect, plastic ceratophyllum-like plants were added in the same weight (10 g fresh wt) as real macrophytes. At total, the experimental design comprised 54 aquaria with 2L medium each, divided into plots with 18 aquaria for each factor (Fig. 1).



Figure 1. Experimental design: aquaria containing submerged macrophytes and controls (without macrophytes and plastic plants) after the inoculation of $30 \mu\text{g.L}^{-1}$ of *Microcystis aeruginosa*.

The aquaria were incubated for over a week (7-8 days) under controlled climate conditions of temperature ($23\text{-}24 \text{ }^\circ\text{C}$) and photoperiod (12:12h). The cyanobacteria growth was monitored daily analysing chlorophyll-a (Chl-a), photosystem II efficiency (Φ_{PSII}) and algal density in each aquarium. The Chl-a content ($\mu\text{g.L}^{-1}$) and the Φ_{PSII} efficiency was

determined using the PHYTO-PAM[®] phytoplankton analyser (Walz, Germany). The density of cells was estimated using the CASY[®] cell counter (Innovatis, Germany) with capillary of 100 μm orifice width. Daily, the incubation water was slightly mixed to avoid sedimentation of the cyanobacteria.

Analysis of orthophosphate concentration in the culture mediums were done before the start of the experiments to confirm the PO_4 concentration. After that, we monitored the PO_4^- -P in two aquaria of each treatment after 48 and 168 hs, after the start of the experiment. The analyses of PO_4 were done according to Mackereth *et al.* (1989), after filtration of the incubation water (GF-5, \varnothing 47mm)

Growth rates were calculated from the increase in Chlo-a data, transformed to natural logarithm. Comparisons of growth rates, Chlo-a concentration, density and Φ_{PSII} efficiency between treatments and control were performed using One-Way Repeated Measures ANOVA followed by Tukey tests.

(II) *Macrophyte culture filtrates*

At the end of the first phase (7-8 days), the incubation water from two aquaria *per* treatment were filtrated in glass fibre filter (GF/F) to remove particles (cyanobacteria). The plastic plant treatment was not included in the second phase. After determination of remaining PO_4 concentration, the filtered was transferred to erlenmeyers flasks to serve as medium culture for the second phase. In general, circa of 80-120 mL of the filtrate were transferred to the flasks being replenished by culture medium and distilled water until reaching 250 ml at the desired PO_4^- -P concentration. For the light factor, the mediums were set to 0.5 mg.L^{-1} in the second phase. For the PO_4^- -P factor, the medium was added to reach the same PO_4^- -P concentrations utilized in the first phase (0.25, 0.5 and 1 mg L^{-1}). The PO_4 concentration in the inoculum was also considered in order to guarantee the final concentration in the medium. The experimental design consisted of two replicates for each factor. The flasks were inoculated with 50 $\mu\text{g.L}^{-1}$ of Chlorophyll-a (aprox. 3.0×10^4 particles mL^{-1}) of exponentially growing *M. aeruginosa*.

The flasks were incubated for 3 days under controlled climate conditions of temperature (23-24 $^{\circ}\text{C}$), light of 120 $\mu\text{mol PAR}$, photoperiod of 12:12h and orbital shaking of

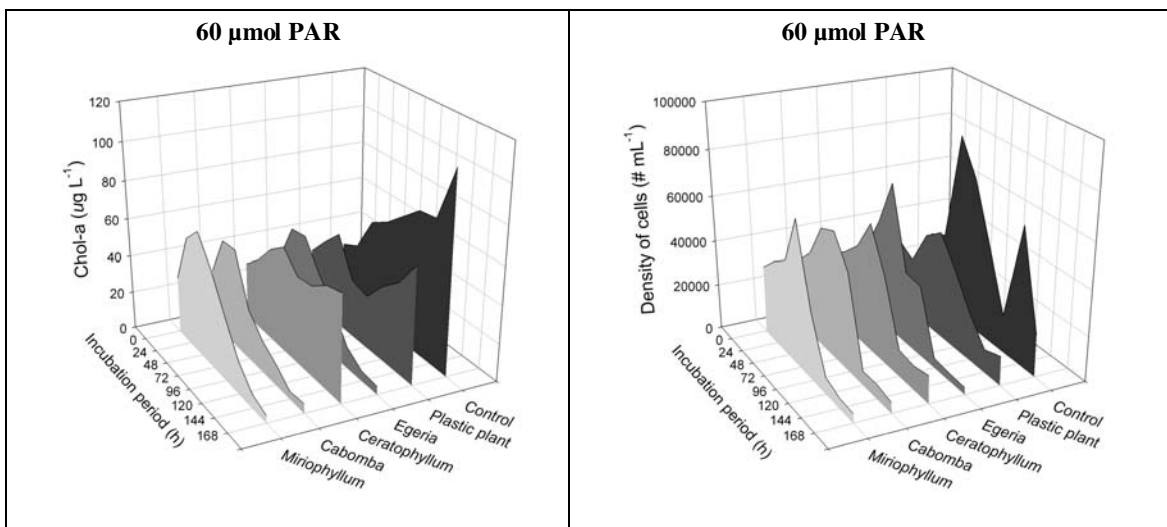
50 rpm. The cyanobacteria growth was monitored daily by analysis of chlorophyll-a (Chlo-a), photosystem II efficiency (Φ_{PSII}) and algal density in each aquarium. Growth rates were calculated in the same way as described for the first phase. Comparisons of growth rates, Chlo-a concentration, density and Φ_{PSII} efficiency between treatments and control were performed using One-Way Repeated Measures ANOVA followed by Tukey tests.

Results

Physical presence of macrophytes

Light Factor

Under the three different light regimes, the presence of macrophytes clearly affected the growth of *M.aeruginosa* over the incubation period (Fig.1). Such effect was corroborated by the significant variance in chlorophyll-a (Chlo-a) concentrations among the treatments under 60 ($F_{6,14}= 4.556$; $P=0.01$), 120 ($F_{6,14} =5.438$; $P<0.001$) and 240 $\mu\text{mol PAR}$ ($F_{6,14} =6.647$; $P<0.001$) (Fig.1). Similarly, the macrophytes caused a reduction in density compared to the control, being statistically significant for the lowest and highest light intensity ($F_{6,14} =3.075$, $P<0.05$; $F_{6,14} = 5.387$, $P<0,001$, respectively).



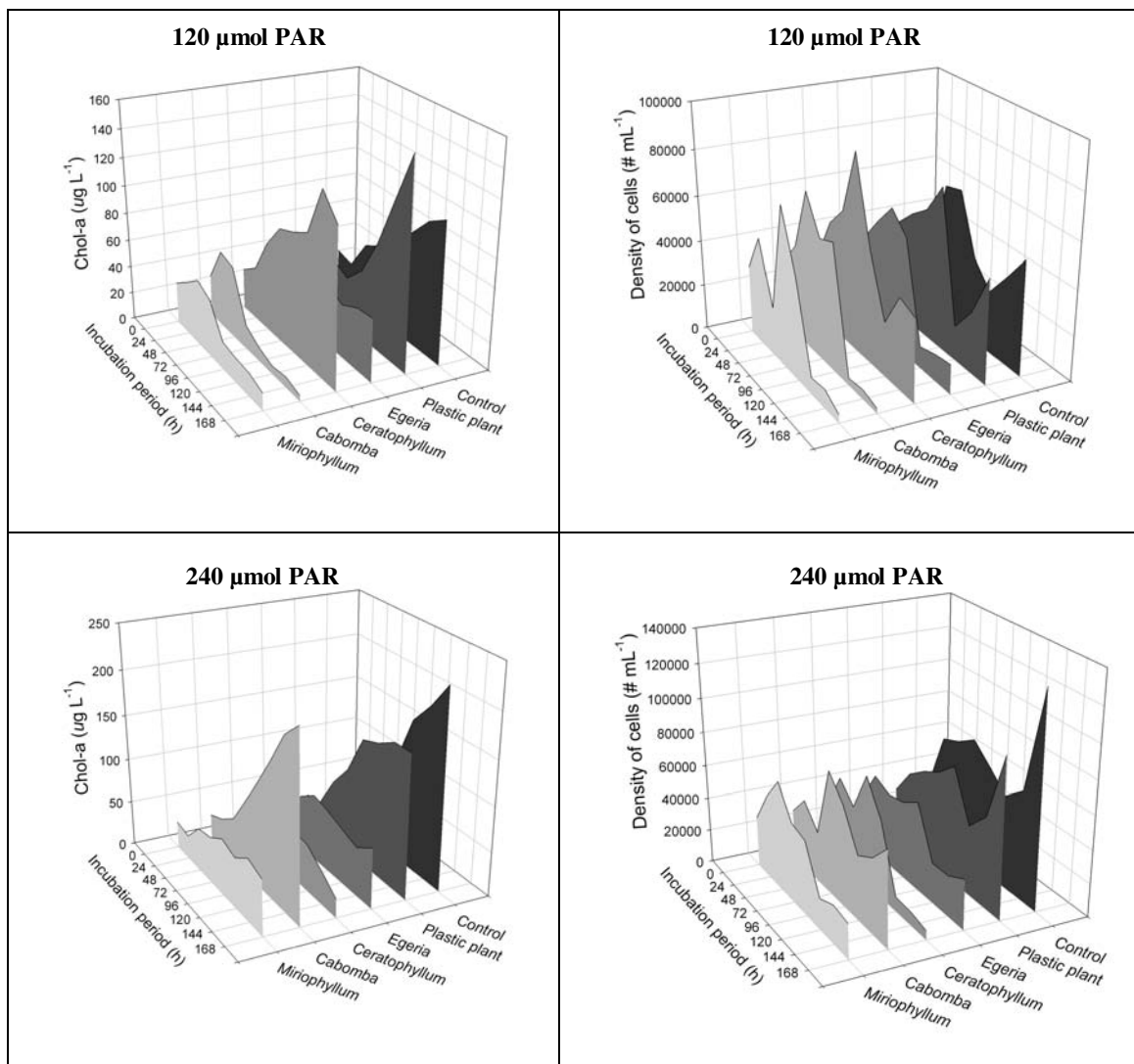


Figure 2. Chlorophyll-a concentration and density of *Microcystis aeruginosa* in the presence of the macrophytes and in controls for each light intensity: 60, 120 and 240 μmol PAR.

In general, both control and plastic plant treatments reached high Chlo-a concentrations in the aquaria (Fig. 2). On the other hand, under low to intermediate light, there was a large reduction in Chlo-a and density promoted by the macrophytes (Tab.1).

Among the treatments, the macrophytes *Myriophyllum spicatum* and *Cabomba caroliniana* reduced 87.8-96.3% and 95.3-96.3 % of Chlo-a under 60 and 120 μmol PAR, respectively. At 240 μmol PAR, the Chlo-a was most reduced by *Ceratophyllum demersum* (> 90%), being followed by 71% reduction in the presence of *Myriophyllum spicatum* (Tab.1). Both reductions were significant ($P < 0.05$) compared to the control.

Table 1. Effects of the macrophyte treatments on chlorophyll-a and density values of *Microcystis aeruginosa* after 7 days of incubation under three light levels.

Light factor	Final values (after 7 days)		Reduction compared to control (%)		Significance (Tukey-test) Control x Treatments	
	Chlo-a (ugL)	Density (n)	Chlo-a	Density	Chlo-a	Density
60 µmol PAR						
Control	106.1	18803.3				
Plastic plant	62.5	13086.7	41.2	30.4	-	-
<i>Egeria</i>	4.3	3070.3	95.9	83.7	P<0.01	P<0.05
<i>eratophyllum</i>	56.8	12416.7	46.5	34.0	-	-
<i>Cabomba</i>	5.0	4655.7	95.3	75.2	P<0.01	-
<i>Myriophyllum</i>	3.9	4061.7	96.3	78.4	P<0.05	P<0.05
120 µmol PAR						
Control	104.0	51240.0				
Plastic plant	152.1	46786.7	0	8.7	-	-
<i>Egeria</i>	46.7	13200.0	55.1	74.2	-	-
<i>Ceratophyllum</i>	114.6	37000.0	0.0	27.8	-	-
<i>Cabomba</i>	4.0	2093.0	96.2	95.9	P< 0.05	-
<i>Myriophyllum</i>	12.7	3636.3	87.8	92.9	P< 0.05	-
240 µmol PAR						
Control	223.5	128670.0				
Plastic plant	161.2	95810.0	27.9	25.5	-	-
<i>Egeria</i>	68.6	30667.3	69.3	76.2	-	P<0.01
<i>Ceratophyllum</i>	21.2	5497.7	90.5	95.7	P< 0.05	P<0.01
<i>Cabomba</i>	210.3	58227.3	5.9	54.7	-	-
<i>Myriophyllum</i>	63.0	21171.7	71.8	83.5	P< 0.05	P<0.01

The average chlorophyll-a based growth rates of *M. aeruginosa* were higher in the controls (Fig. 2). In the presence of macrophytes, the growth rates were attenuated and reached negative values with *C. caroliniana* and *M. spicatum* under low and medium light intensity. At 240 µmol PAR, the mean growth rate was only negative in the presence of *C. demersum*, -0,05 ln Chl-a d⁻¹.

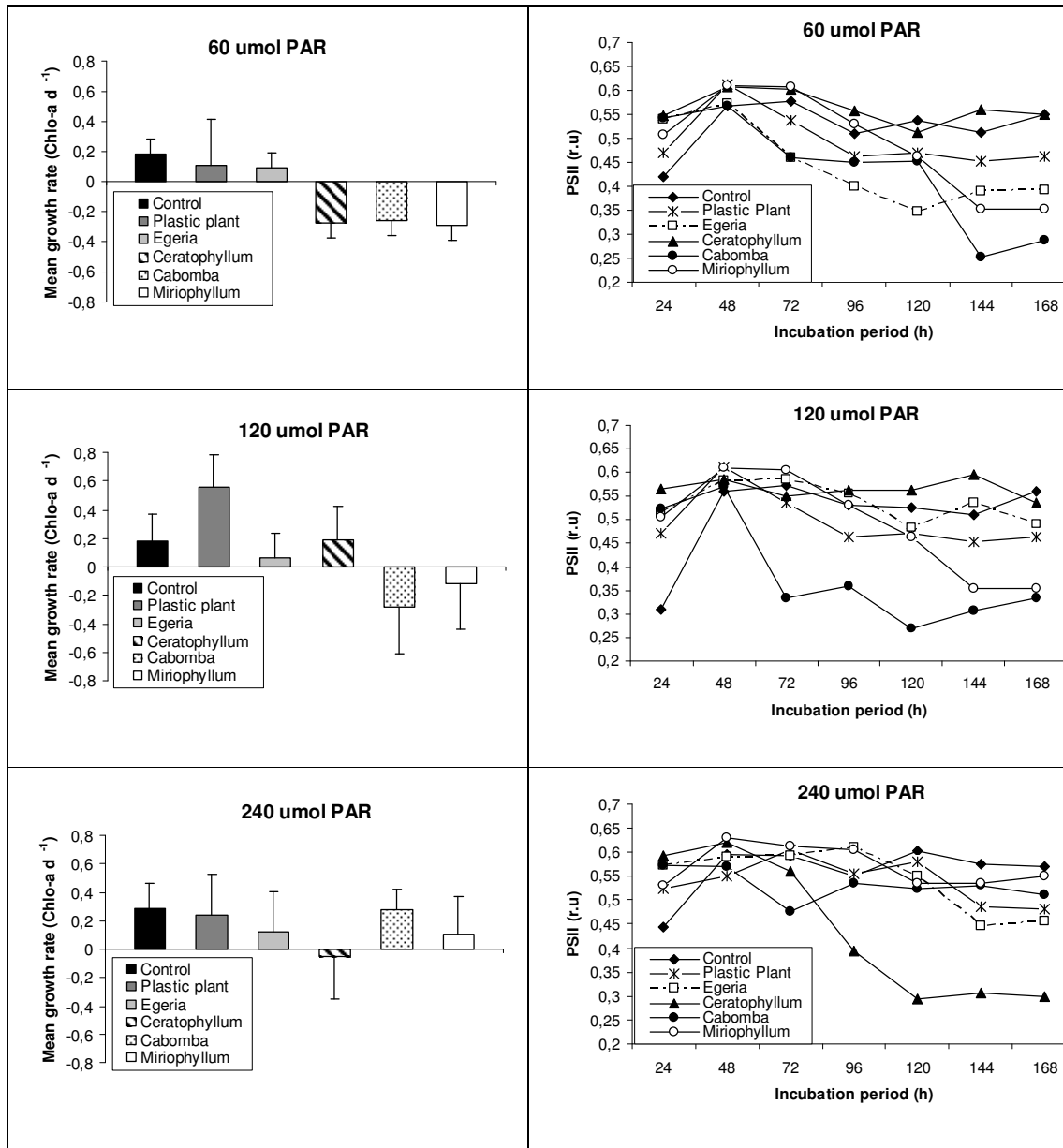
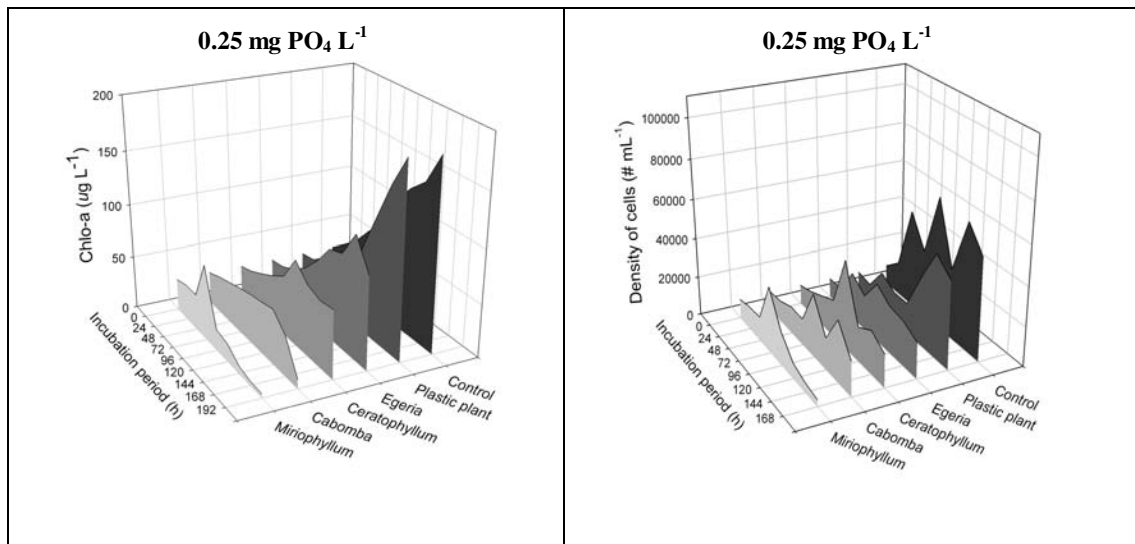


Figure 3. Left panels: mean growth rates based on the increase in chlorophyll-a concentration of *Microcystis aeruginosa* in the treatments with macrophytes and controls. Right panel: Photosystem II efficiency (Φ_{PSII}) of *Microcystis aeruginosa* in the treatments and controls over the incubation period.

The photosystem II (Φ_{PSII}) efficiency of the cyanobacteria varied significantly among the treatments under 60 ($F_{6,14} = 4.606$; $P < 0.01$), 120 ($F_{6,14} = 6.110$; $P < 0.001$) and 240 $\mu\text{mol PAR}$ ($F_{6,14} = 3.520$, $P < 0.05$). The Φ_{PSII} was significantly attenuated ($P < 0.05$) by *Cabomba* under 120 $\mu\text{mol PAR}$ and by *Ceratophyllum* ($P < 0.05$) under 220 $\mu\text{mol PAR}$.

Orto-phosphate factor

The variation in concentration of PO_4 in the incubation medium clearly influenced the strenght of the macrophytes' effect on the growth of *M.aeruginosa* (Fig. 4). The variances in Chlo-a concentration among the treatments were statically significant at 0.25 ($F_{6,14}= 6.531$; $P<0.001$), 0.5 ($F_{6,14}=9.895$; $P<0.001$) and 1 mg.L^{-1} of PO_4 ($F_{6,14}=6.900$; $P<0.01$). That was corroborated by the significant variances in density at the lower concentrations of PO_4 at 0.25, 0.5 and 1 mg.L^{-1} ($F_{6,14}=6.617$, $P<0.001$, $F_{6,14}=4.018$, $P<0.01$, $F_{6,14}=3.266$, $P<0.05$, respectively).



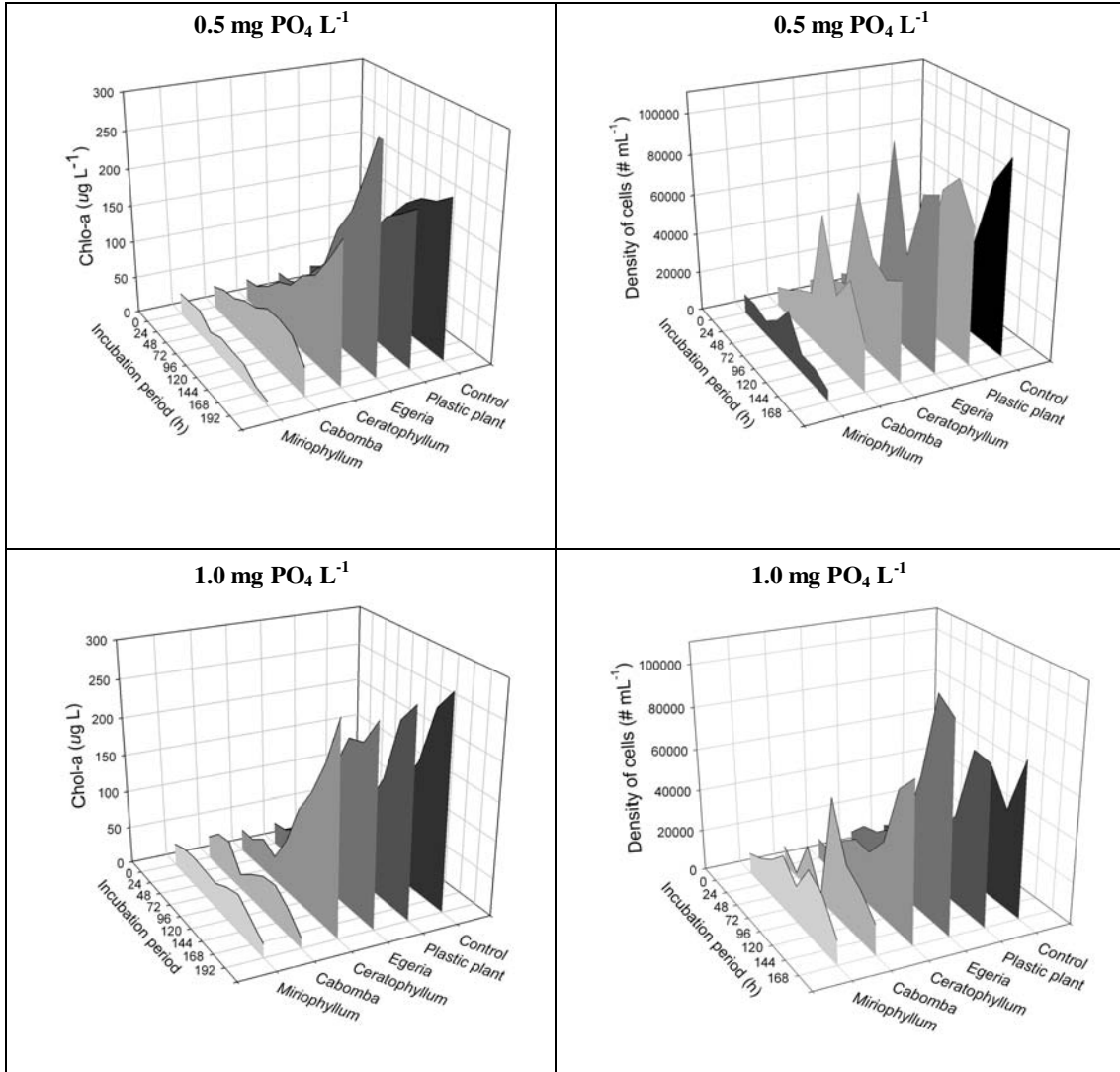


Figure 4. Chlorophyll-a concentration (left panel) and density (right panel) of *Microcystis aeruginosa* in the presence of macrophytes and in the controls at three PO_4 concentrations: 0.25, 0.5 and 1 mg L^{-1} .

At the lowest PO_4 concentration, the density of the cyanobacteria was significantly attenuated by the four macrophyte species (Tab.2). However, only *Miriophyllum* and *Cabomba* reduced Chl-a and density values significantly at all PO_4 concentrations (Fig.5. Tab. 2.).

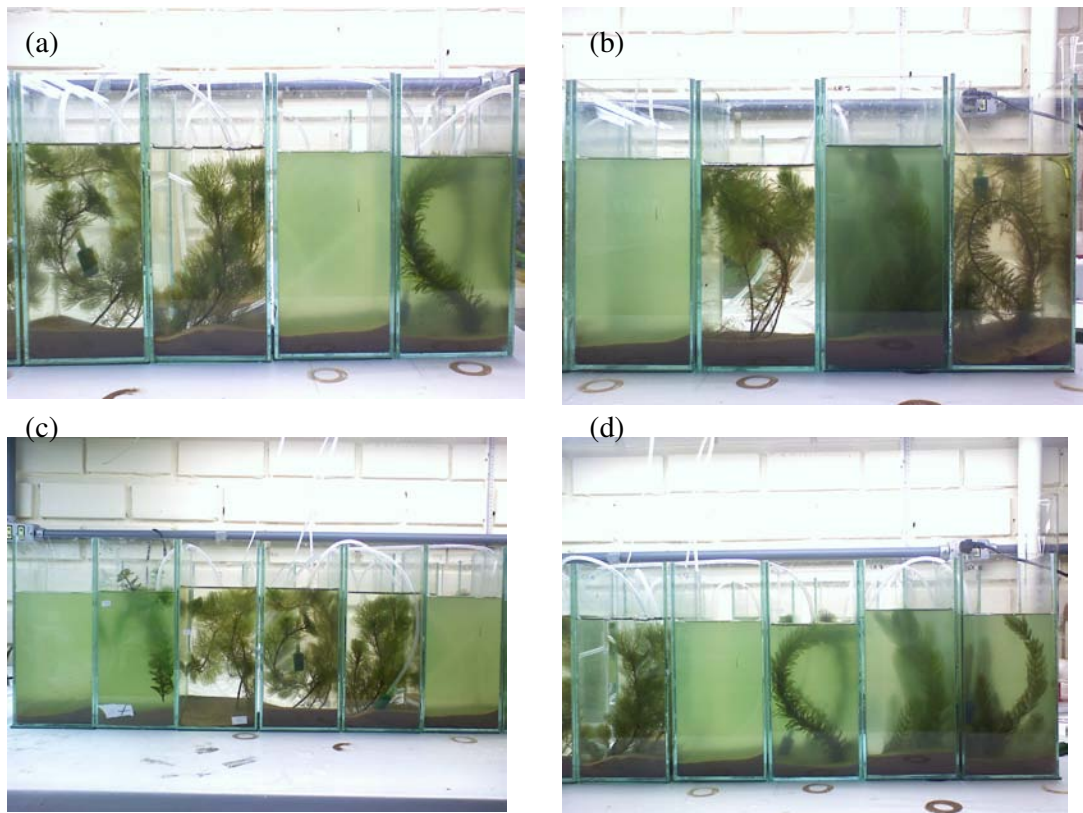


Figure 5. Evidences of allelopathy after 7 days of incubation: Chlo-a reduction in the treatments with the macrophytes *Cabomba caroliniana* (Fig.5a) and *Myriophyllum spicatum* (Fig.5b) compared to the controls. In contrast, *Ceratophyllum demersum* (Figs. 5b and 5d) and *Egeria densa* (Figs. a and d) did not promote the same effect.

Table 2. Effects of the macrophyte treatments on chlorophyll-a and density of *Microcystis aeruginosa* after 7 days of incubation at three levels of PO₄.

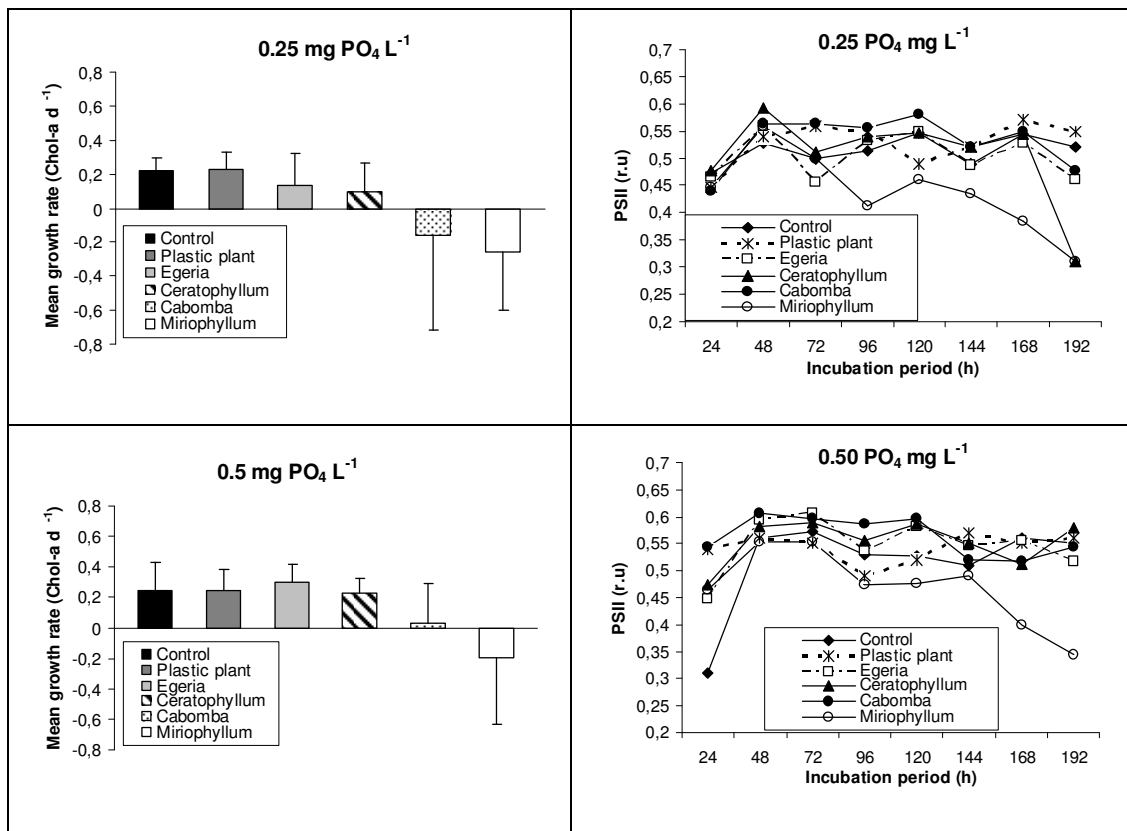
PO ₄ factor	Final values (after 7 days)		Reduction compared to control (%)		Significance (tukey-test) Control x Treatments	
	Chlo-a (ugL)	Density (n)	Chlo-a	Density	Chlo-a	Density
0.25 mg.L⁻¹						
Control	179	52223				
Plastic plant	182	45000	-	13.8		
<i>Egeria</i>	88.0	18357	51.0	64.8		P<0.01
<i>Ceratophyllum</i>	64.8	16895	64.0	67.6		P<0.01
<i>Cabomba</i>	8.65	17740	95.2	66.0	P<0.01	P<0.01
<i>Myriophyllum</i>	3.69	3269	97.9	93.7	P<0.001	P<0.001
0.5 mg.L⁻¹						
Control	216	96380				
Plastic plant	210	67600	2.8	29.9	-	-
<i>Egeria</i>	319	85463	0.0	11.3	-	-

<i>Ceratophyllum</i>	191	49755	11.3	48.4	-	-
<i>Cabomba</i>	38.9	24313	82.0	74.8	P < 0.01	-
<i>Miriophyllum</i>	6.11	5494	97.2	94.3	P < 0.001	P < 0.05

1.0 mg.L⁻¹

Control	282	75000			-	-
Plastic plant	274	76130	0.0	0.0	-	-
<i>Egeria</i>	263	98406	0.0	0.0	-	-
<i>Ceratophyllum</i>	275	76260	0.0	0.0	-	-
<i>Cabomba</i>	13.5	14867	92.5	80.2	P < 0.01	-
<i>Miriophyllum</i>	18.4	11747	89.8	84.3	P < 0.01	-

The average chlorophyll-a based growth rates of *M. aeruginosa* were negative in the presence of the macrophytes *C. caroliniana* and *M. spicatum* at all PO₄ concentrations, while the other macrophytes did not promote the same effect (Fig.6).



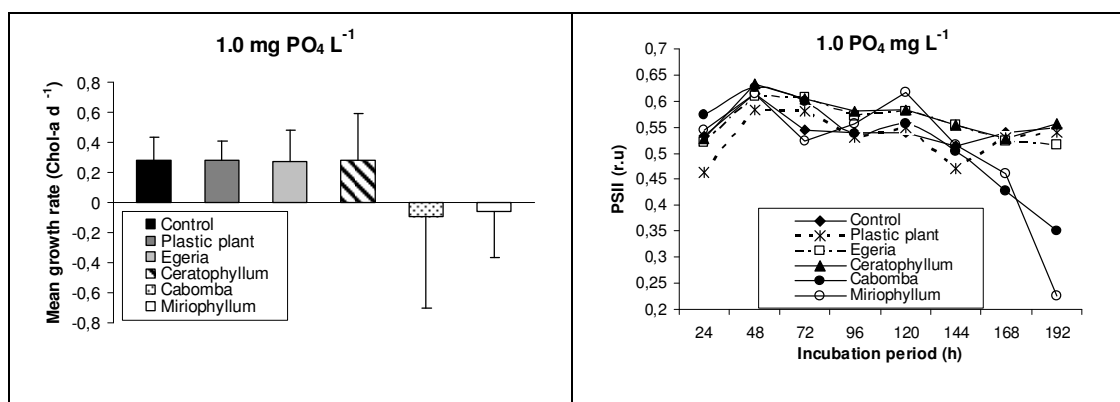


Figure 6. Left panels: mean growth rates based on the increase in chlorophyll-a concentration of *Microcystis aeruginosa* in the treatments with macrophytes (*Egeria densa*, *Ceratophyllum demersum*, *Cabomba caroliniana*, *Myriophyllum spicatum*) and controls (absence of plants and plastic plants). Right panel: Photosystem II efficiency (Φ_{PSII}) of *Microcystis aeruginosa* in the treatments and controls over the incubation period.

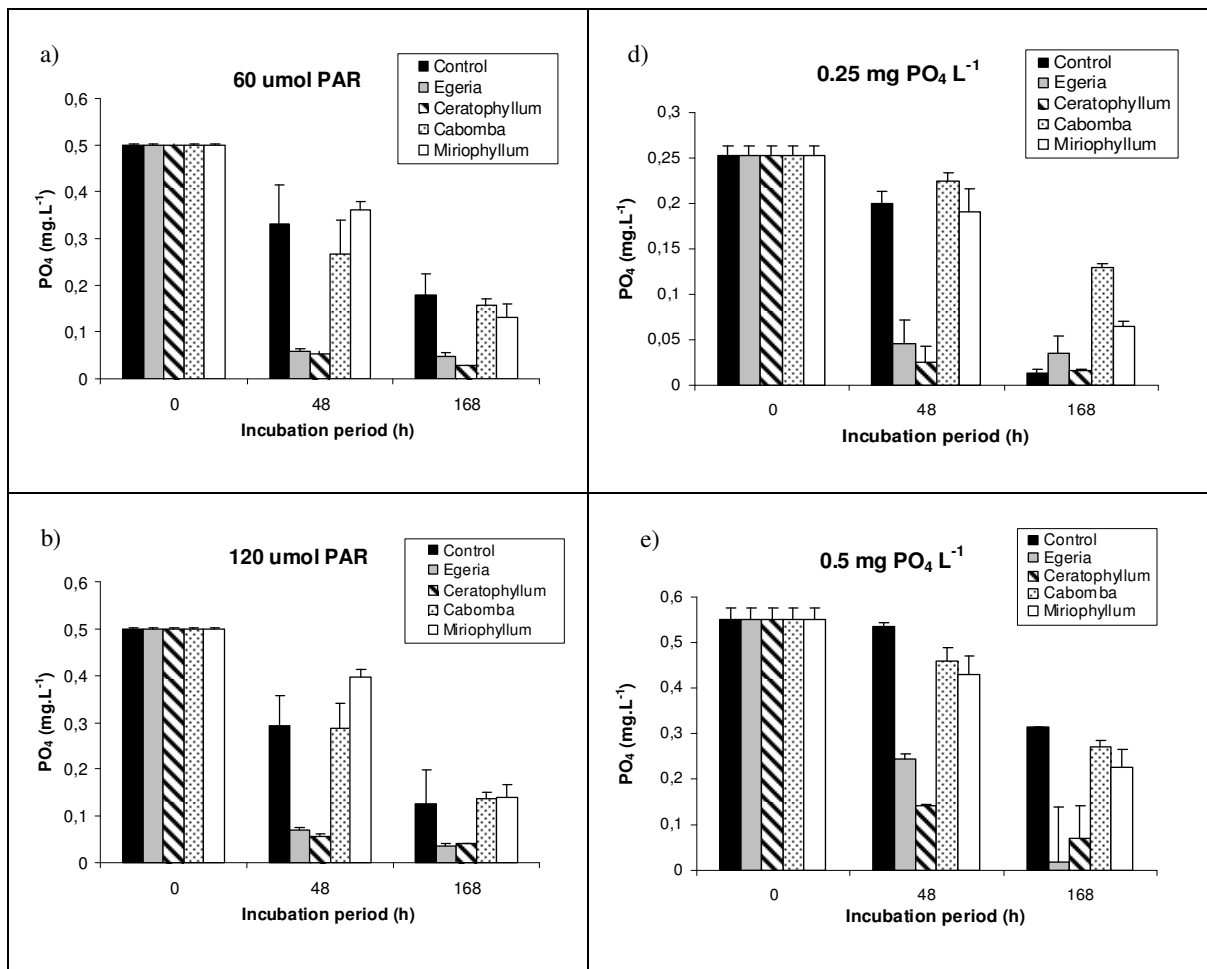
The photosystem II (Φ_{PSII}) varied significantly among the treatments at 0.25 and 0.5 mg.L⁻¹ of PO₄ ($F_{6,14}= 4.388$; $P<0.01$ and $F_{6,14}=4.707$; $P<0.01$, respectively). *Myriophyllum* was the only species to reduce the Φ_{PSII} significantly ($P<0.05$) at 0.25 mg.L⁻¹ PO₄.

Orto-phosphate Consumption by Macrophytes

The cyanobacterium *M. aeruginosa* consumed large amounts of PO₄ at both light and PO₄ levels. In general, the macrophytes *Ceratophyllum* and *Egeria* assimilated at least 2 folds more PO₄ than *Cabomba* and *Myriophyllum* within 48 h under low light. Such consumption was even higher under higher light intensities (Fig.7a). With similar mean uptake of this nutrient (~0.03 mg g⁻¹ d⁻¹, Tab.3), *Ceratophyllum* and *Egeria* depleted approximately 0.15 mg L⁻¹d⁻¹ of PO₄ in their aquaria within 48h. Because of their high PO₄ absorption ability, plus the cyanobacteria uptake, the PO₄ pool was depleted to less than 0.06 mgL⁻¹ after 48h of incubation even under low light. After 7 days of incubation, the concentration was depleted to 0.027 and 0.047 mg.L⁻¹ in the *Ceratophyllum* and *Egeria* treatments, respectively. However, during the 2nd and 7th day, the mean uptake rates decreased (Tab. 3) because most of the PO₄ was already consumed.

At medium and high light intensities, the PO₄ consumption by the macrophytes followed the same pattern, with *Ceratophyllum* and *Egeria* having a much higher PO₄ uptake

rate than *Cabomba* and *Myriophyllum* (Tab.3). Although, the PO_4 concentration in the aquaria with *Myriophyllum* and *Cabomba* was depleted to less than 0.1 mgL^{-1} under $240 \mu\text{mol PAR}$ (Fig. 7c) after 7 days, the depletion was mainly exerted by the cyanobacteria that grew much better under high luminosity (Fig.3). Because of its great PO_4 uptake, the cyanobacterium showed a the decay in Chlo-a (Fig.2) in the aquaria with *Ceratophyllum* under higher luminosity. As the PO_4 was also consumed by the plant, the nutrient in this treatment was first extinguished leading *M. aeruginosa* to suffer first. The attenuation in the Φ_{PSII} efficiency (Fig. 3) of the cyanobacteria corroborated such hypothesis.



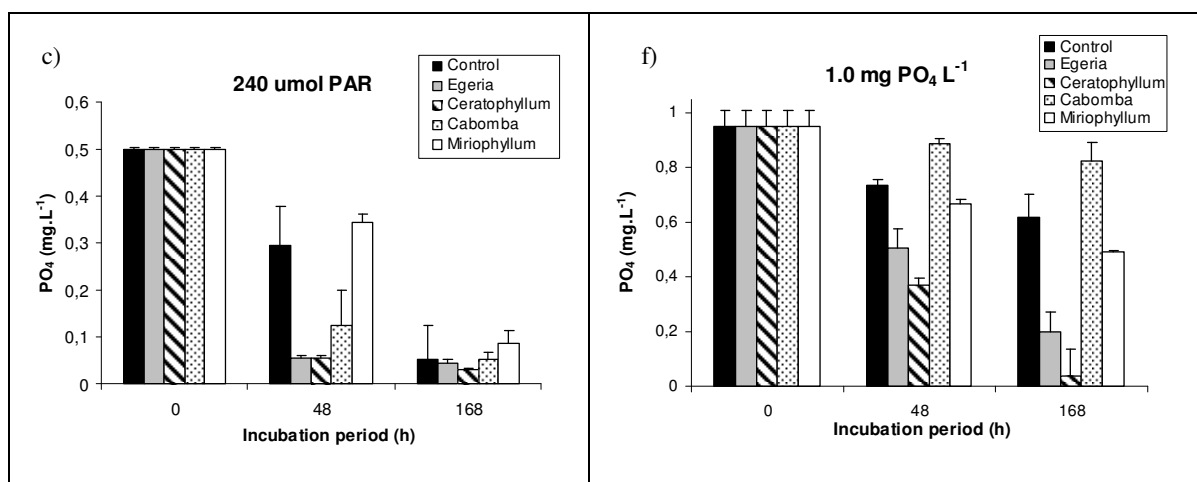


Figure 7. Left panel: mean PO₄ concentrations in the aquaria after 48 and 128hs under 60, 120 and 240 μmol PAR (figures a, b and c, respectively). Right panel: mean PO₄ concentrations in the aquaria after 48 and 128 hs at 0.25, 0.5 and 1.0 mg PO₄L⁻¹ in the culture mediums (figures d,e,f, respectively).

Table 3. Orto-phospahte (PO₄) uptake by the macrophytes under the three light and PO₄ levels.

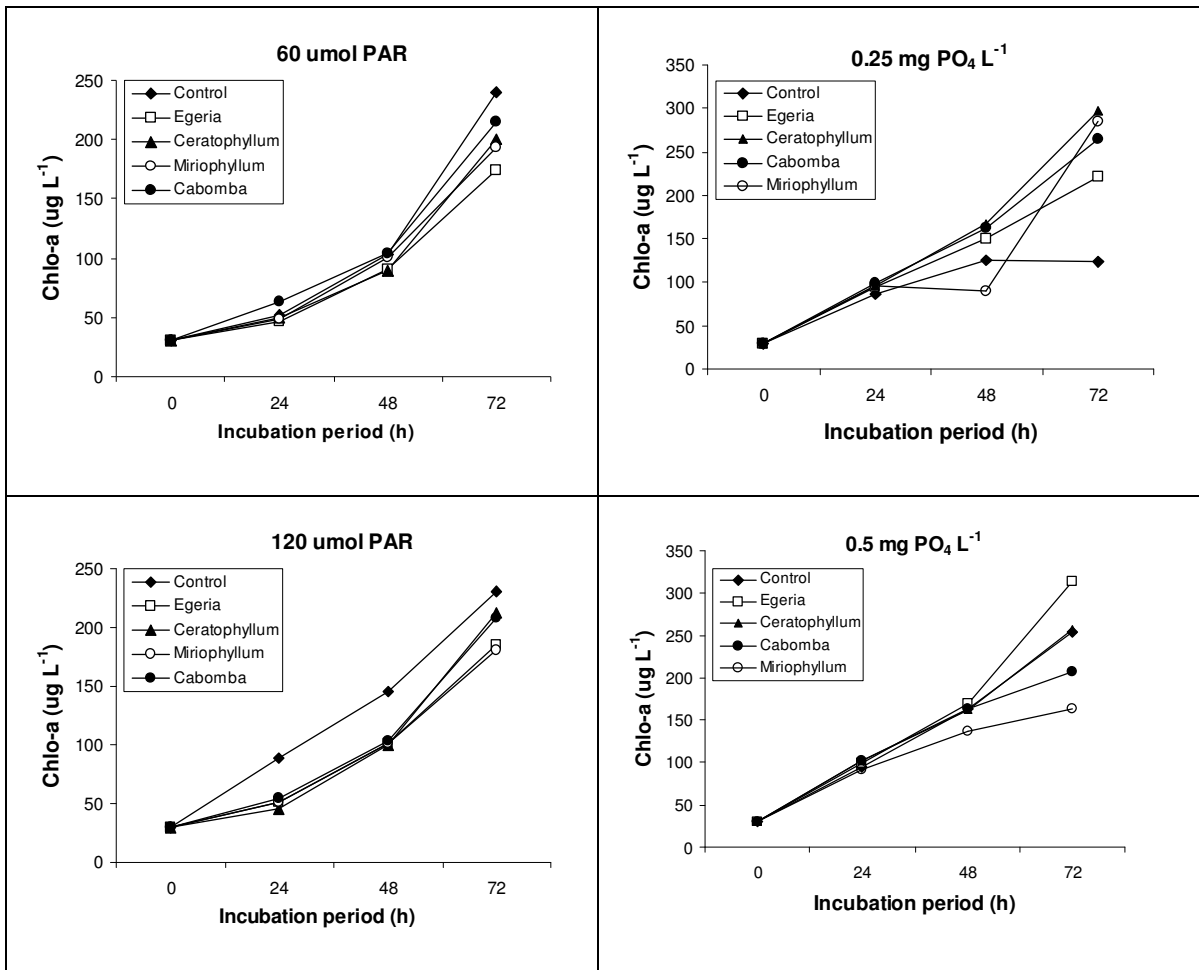
Light factors (μmol PAR)	Mean PO ₄ ⁻ uptake in 2 days			Mean PO ₄ ⁻ uptake in 7 days		
	40-60	120-140	220-240	40-60	120-140	220-240
Treatments	Uptake by plants (mg g ⁻¹ d ⁻¹)			Uptake by plants (mg g ⁻¹ d ⁻¹)		
<i>C. demersum</i>	0.0304	0.0236	0.0240	0.0043	0.0024	0.0006
<i>E. densa</i>	0.0284	0.0224	0.0242	0.0038	0.0026	0.0002
<i>M. spicatum</i>	0.0020	0	0	0.0014	0	0
<i>C.caroliniana</i>	0.0017	0.0006	0.0170	0.0007	0	0
PO ₄ factors (mg L ⁻¹)	Mean PO ₄ ⁻ uptake in 2 days			Mean PO ₄ ⁻ uptake in 7 days		
	0.25	0.5	1.0	0.25	0.5	1.0
Treatments	Uptake by plants (mg g ⁻¹ d ⁻¹)			Uptake by plants (mg g ⁻¹ d ⁻¹)		
<i>C. demersum</i>	0.0175	0.0394	0.0367	0	0.0070	0.0166
<i>E. densa</i>	0.0149	0.0291	0.0231	0	0.0085	0.0120
<i>M. spicatum</i>	0.0008	0.0104	0.0069	0	0.0025	0.0037
<i>C.caroliniana</i>	0	0.0076	0	0.0032	0.0013	0

In the PO₄ factor experiment, *Ceratophyllum* and *Egeria* showed the higher uptake rate of this nutrient, being higher with higher availability of PO₄ (Tab.3). It became clear that these macrophytes are able to consume PO₄ within the range of 0.2 to 0.4 (mg g⁻¹ d⁻¹) under

eutrophication conditions. Consequently, such ability allows them reduce large amounts of phosphorous from the water column within short periods.

Filtrate Cultures- Phase II

Over the the second phase, the filtrates from the aquaria with macrophytes (phase I) did not reduce the Chlo-a concentration, density and Φ_{PSII} efficiency of *M. aeruginosa* either under different light intensities or PO_4 concentrations (Fig.7). The filtrate of *Miriophyllum* was the only one to reduce slightly chlorophyll-a values at 0.5 and 1 mg $PO_4 L^{-1}$, however it was not significant (Fig.7).



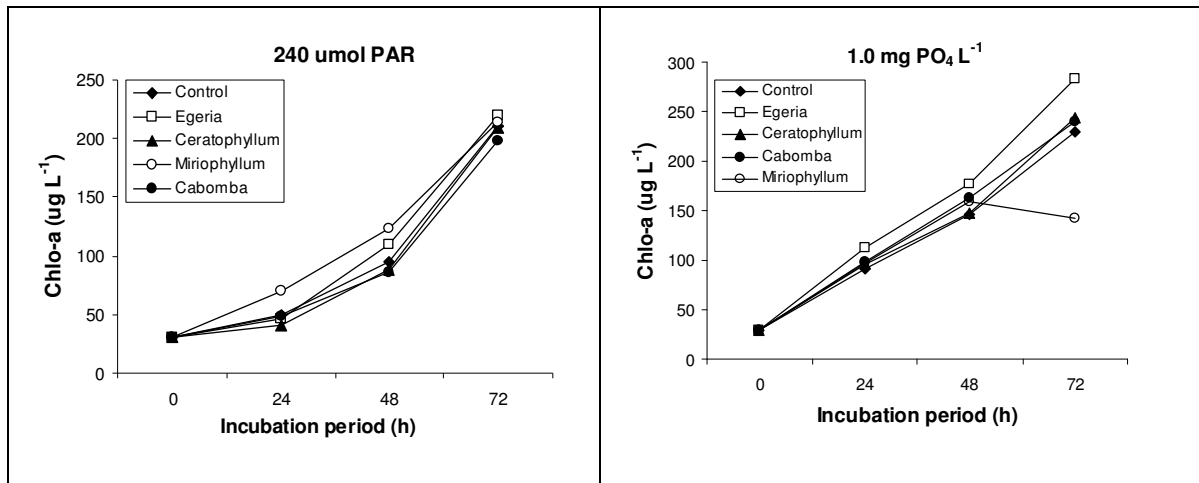


Figure 7. Mean chlorophyll-a values of *Microcystis aeruginosa* in the treatments with filtrates from macrophytes and control after phase I (with PO₄ replenishment) under different factors of light (left panel) and PO₄ concentrations (right panel).

Discussion

The coexistence experiments (phase I) provided clear evidences that, in the presence of the submerged macrophytes, the growth of the *M. aeruginosa* was inhibited. The monitoring of PO₄ in the aquaria over the incubation period allowed us to determine whether the reduction in growth was provoked by allelopathy or competition mechanisms.

In phase I, among the macrophytes tested, the presence of both *Myriophyllum* and *Cabomba* showed to reduce strongly the chlorophyll-a (82 to 98%), affecting the Φ_{PSII} of *M. aeruginosa*, under low and intermediate light intensity and under all concentrations of PO₄. The density of cyanobacteria was also strongly reduced by these plants (66-96%) at all factors, except at 240 μmol PAR, corroborating the Chlo-a values. Although Chlo-a was reduced 71% by *Myriophyllum* under 240 μmol PAR m⁻²s⁻¹, it was not significant. For the same light factor, *Cabomba* reduced only 6% of chlorophyll-a, while *Ceratophyllum* showed the highest and significant reduction (P<0.05) of 90.5% of Chlo-a and 91.7% of density of *M. aeruginosa*. Similarly, *Egeria* reduced 69.3 of Chlo-a and 76.6% of the cyanobacteria density under high luminosity.

Orto-phosphate competition

The mode of action of controlling cyanobacteria by the macrophyte species could be addressed by analysing the PO₄ pool in the aquaria. Several authors (Van Donk et al., 1993; Kufel & Ozimek, 1994; Sondergaard & Moss, 1998) hypothesized that macrophytes may limit phytoplankton growth by nutrient uptake from the water. *Ceratophyllum* and *Egeria* indicated such ability, reducing 0.04 and 0.03 mg g⁻¹ d⁻¹ of PO₄ from the incubation water, respectively.

Because of *Ceratophyllum* higher ability for PO₄ uptake, plus the assimilation by the cyanobacteria, the PO₄ concentration under 240 μmol PAR m⁻²s⁻¹ was depleted to <0.03 mgL⁻¹ within 7 days. Although the same reduction in PO₄ was observed at 60 μmol PAR, the metabolism of the cyanobacteria was unaffected under low light, as it maintained a low mean growth rate of 0.180 ln Chlo-a d⁻¹ over the 7 days. However, at higher luminosity, the growth rates enhanced to 0.285 LogChol-a d⁻¹, leading the cyanobacteria to replicate faster. As *M. aeruginosa* utilizes large amounts of phosphorous for replication (Reynolds, 2006) the higher light intensity induced a greater growth which could not be sustained by the cyanobacteria at lower PO₄ concentration. The fact that *M. aeruginosa* had utilized its phosphorous reserves was corroborated by the significant decrease (P<0.05) in the efficiency of Φ_{PSII} (see Fig.3), which resulted in a negative mean growth rate (-0.04 ln Chlo-a), and a significant drop in Chlo-a (P<0.05) in the presence of *Ceratophyllum*, under high light intensity. *Egeria* also reduced significantly (P<0.05) Chlo-a values under 60 μmol PAR, suggesting that it might also inhibit the algae indirectly under low light. As both species did not affect significantly the growth of *M. aeruginosa* at any PO₄ factor, competition would be the main mode of action involved in controlling cyanobacteria by these plants, which could be determinant in natural conditions if PO₄ incomings were excluded. Such hypothesis was previously observed in field by Mjelde & Faafeng (1997), illustrated the high ability of *C. demersum* in reducing nutrient concentrations and hampering phytoplankton development in some small Norwegian lakes over a wide range of phosphorous concentrations and geographical latitude. Considering that the PO₄ concentration utilized in the incubation mediums are representative of very eutrophicated conditions, it is likely that *Ceratophyllum* would have a stronger effect in stabilizing oligotrophic conditions, especially in subtropical and tropical ecosystems where they grow continuously throughout the year (Finkler Ferreira *et al.*, 2009).

On the other hand, the macrophytes *Cabomba* and *Myriophyllum* showed very low mean uptake of phosphorous ($0.01 \text{ mg g}^{-1} \text{ d}^{-1}$). The explanation for such contrast among these species remain on the fact that *Ceratophyllum* and *Egeria* may live in free floating forms, without anchoring in the sediment (Irgang & Gastal, 1998). This enabled them, evolutionary, to better absorb nutrients by foliar uptake from the water column. In contrast, *Myriophyllum* and *Cabomba* count with developed rhizomes through where they obtain most of their nutrients from the sediment. Therefore, their development and strength against competitors depend on their previous establishment in the system.

Allelopathy

The significant reduction in growth of *M. aeruginosa* in the presence of *Myriophyllum* and *Cabomba* (see Tab.1 and 2) indicated the allelopathic potential of these macrophytes. About *Cabomba*, there is only one previous documentation of its allelopathy on phytoplankton growth (Nakai *et al.*, 1999). In such study, *C. caroliniana* affected negatively two species of cyanobacteria: *Microcystis aeruginosa* and *Anabaena flos-aquae*. In this same study, *Egeria densa* was also found as having significant negative effect on both cyanobacteria. However, in our study, despite the fact that *Egeria* consumed large amounts of phosphorous from the water, it even enhanced the growth of *M. aeruginosa* more than in the controls in some cases (Fig.4). Our findings may differ from the previous ones probably because the first study was carried out by applying plant extracts on algae cultures *in vitro*. This type of approach, although useful for preliminar tests, not always represent accurately what the effects might be in real interactions (Gross *et al.*, 2007). Therefore, our data suggests that, at least against *M. aeruginosa*, *Egeria* would not have direct effects on controlling the blue-green algae. In the case of *Cabomba*, our results showed strong evidences of allelopathy, hence this species is interesting for further isolation of possible allelochemical compounds.

With respect to *Ceratophyllum*, it has been extensively evoked as having allelopathic effects against phytoplankton and epiphyton (Van donk & Gullati, 1995). Wium-Andersen *et al.*(1983) isolated from *Ceratophyllum demersum*, a sulphur compound with allelopathic properties. Jasser (1995) concluded that the release of organic compounds contributed to a decline of cyanobacteria by changing the phytoplankton structure. However our results did

not corroborate such expectations. It is likely that the possible allelochemicals produced by this species are not sufficiently effective against *M. aeruginosa*. Perhaps further experiments testing other cyanobacteria species with *Ceratophyllum* might lead to similar endpoints as found in previous works.

The allelopathic effects of *Myriophyllum* has been well described by other studies (Gross *et al.*, 1996; Leu *et al.*, 2002; Nakai *et al.*, 1999; Hilt *et al.*, 2006; Körner & Nicklisch, 2002), including the isolation and identification of the polyphenolic acid tellimagrandin II, which has confirmed inhibitory effects on cyanobacterial growth (Gross *et al.*, 1996; Leu *et al.*, 2002; Hilt *et al.*, 2006). These compounds had a much smaller effect on green algae and diatoms. Such difference in sensitivity of taxonomic groups to allelopathic substances is likely to influence the competitive balance between cyanobacteria and other algae (Van donk & van den Bund, 2002). It was also stressed that polyphenols, originated from lignin and cellulose decomposition of vascular plants, are able to complex chemically with many enzymes, particularly alkaline phosphatases produced by phytoplankton and bacteria to hydrolyze dissolved organic phosphorous compounds (Stewart & Wetzel, 1982b). This complexation occurs among free enzymes as well as those bound to cell surfaces. Because of the inactivation of the phosphatase activity the cells experience phosphorous limitation and consequently are induced to expend greater amounts of energy to synthesize more enzymes (Wetzel, 1992).

At the end of the experiment, *Myriophyllum* and *Cabomba* released large amounts of humic substances (>10 mg.L⁻¹ of dissolved carbon) which were accumulated turning the incubation water brownish. The release of humic substances is an evidence that chemicals are being released in the water by the plants. However, if allelochemicals are released through continuous metabolic excretion or only after contact with phytoplankton is still an important subject to be evaluated (Hilt *et al.*, 2006). Furthermore, the effect of humic substances, in general, on phytoplankton is an aspect rather contradictory. Some studies observed cyanobacteria to be sensitive to exposure to humic acids (Sun *et al.*, 2005; Sun *et al.*, 2006; Steinberg *et al.*, 2006; Prokhotskaya & Steinberg, 2007; Steinberg *et al.*, 2008). Their much simpler cellular ultrastructure would justify their failure compared to coccal green algae success in humic substances enriched ecosystems (Prokhotskaya & Steinberg, 2007). In

contrast, Kosakowska *et al.* (2007) found that filtered humic substances could enhance the growth of *Microcystis sp.* even under lower iron concentrations.

Macrophyte filtrates

The allelopathic activity of *Myriophyllum* and *Cabomba* was not clearly observed during phase II, as the chlorophyll-a and density values of *M. aeruginosa* were not reduced significantly. In the same way, the strength of allelochemicals on the Φ_{PSII} efficiency could not be noticed in the treatments with *Cabomba* and *Myriophyllum*.

The difficulty in confirming allelopathy in filtrates has been previously documented (Lürling *et al.*, 2006). In such work, the growth inhibition of *Scenedesmus oliquous* in contact with macrophyte filtrates could not be reproduced in the same proportion as observed while in the presence of the macrophytes. Possible factors that could explain the absence of growth inhibition are (i) the degradation of bioactive allelochemicals by bacteria (ii) chemical changes in the structure of allelochemicals by photolysis or oxidation (Groos *et al.*, 2007), (iii) adsorption to filters or (iv) evaporation during filtration (Lürling *et al.*, 2006). Moreover, Nakai *et al.* (1999) suggests that the inhibition effect depends on continuous secretion of these unstable allelopathic compounds.

Field observation of macrophyte's influence on phytoplankton

In the subtropical shallow lake Mangueira, the dense macrophyte beds from where these macrophytes were collected affected significantly the phytoplankton community structure in comparison with pelagic waters free of macrophytes. Within the beds, a large amount of humic substances was present and low chlorophyll-a values were observed ($<3 \text{ ug.L}^{-1}$). In addition, lower concentrations of nutrients as orto-phosphate and iron were found within the beds (see chapter 3 of this Thesis). Because of such conditions, a significant increase in the phytoplankton biomass was observed outwards the submerged vegetation stand, having cyanobacteria as the main responsible for the phytoplankton biomass increase. In the vegetated area, small species (C-R strategists), unicellular flagellates were selected, whereas in the pelagic zone, larger species of blue green occurred (Finkler Ferreira *et al.*,

2009). The results clearly indicated that the high coverage and metabolism of submerged macrophytes influenced the water chemistry and nutrient regime in Lake Mangueira. Consequently, such changes affected negatively the phytoplankton community, which showed significantly biomass reduction and structure variation in response to the macrophyte presence. Therefore, our experimental results clearly corroborated the antagonistic relationship between macrophyte and phytoplankton, especially cyanobacteria.

Conclusions for ecosystem management

Based on the coexistence experiments in micro real scale, the evidences of growth inhibition of the cyanobacteria *Microcystis aeruginosa* either through allelopathy or competition could be elucidated. Such understanding was only possible by monitoring the PO₄ concentration in the aquaria during the experiments.

In conclusion, we may summarize two groups of macrophytes exerting distinct types of mechanisms to inhibit cyanobacterial growth: (1) allelopathy, by *Myriophyllum* and *Cabomba*; and (2) PO₄ competition, by *Egeria* and *Ceratophyllum*. Although *Egeria densa* showed a similar uptake of PO₄ from the water column, *Ceratophyllum* is certainly more effective in sequestering phosphorous. Furthermore, this species has been previously confirmed as an allelopathic species against phytoplankton (Nakai *et al.*, 1999). These results contributed to the understanding of the occurrence, strength and factors involved in such complex interactions, and therefore have a high applicability to the management, restoration and conservation of shallow lakes. For instance, at natural occurrences of blue green algae blooms, the introduction of macrophytes such *Cabomba* and *Myriophyllum* could be applied to reduce cyanobacteria density even at chlorophyll concentration of 30-50 ug.L⁻¹. After such reduction, the implementation of *Ceratophyllum* would serve as an opportunity to reduce and stabilize phosphorous availability in the water. Consequently, phytoplankton richness and diversity would increase (Reynolds, 2006, Crossetti & Bicudo, 2005), being supported by the clear water vegetated state (Scheffer *et al.*, 1998).

References

- Crossetti, L.O., Bicudo, C.E.M. Structural and functional phytoplankton responses to nutrient impoverishment in mesocosms placed in a shallow eutrophic reservoir (Garças Pond), São Paulo, Brazil. *Hydrobiologia*, v. 541, p. 115-123. 2005.
- Finkler Ferreira, T., Van Nes, E.H. Motta Marques, D.M.L. (2009) Continuous growth of the giant grass *Zizaniopsis bonariensis* in subtropical wetlands. *Freshwater Biology*, 54 (2): 321 - 330
- Gorham, P.R., McLahan, U.T., Hammer, U.T., Kim, W.K. *Isolation and culture of toxic strains of Anabaena flos-aquae (Lygnb.) de Bréb.* Verh. Int. Verein. Theor Angnew. Limnology, v. 15, p. 796-804. 1964.
- Gross, E.M.; Meyer, H. & Schilling, G. 1996. Release and ecological impact of algicidal hydrolysable polyphenols in *Myriophyllum spicatum*. *Phytochemistry*, 41, 133-138.
- Gross, E. M. (2003b) Differential response of tellimagrandin II and total bioactive hydrolysable tannins in a aquatic angiosperm to changes in light and nitrogen. *Oikos*, 103, 497-504.
- Gross, E.M., Hilt, S., Lombardo, P., Mulderij, G. 2007. Searching for allelopathic effects of submerged macrophytes on phytoplankton - state of the art and open questions. *Hydrobiologia*, 584:77-88.
- Hilt, S.; Ghobrial, M.G. N. & Gross, E. M. 2006. In situ allelopathic potential of *Myriophyllum verticillatum* (Haloragaceae) against selected phytoplankton species. *J. Phycol.* 42: 1189–1198.
- Hootsmans, M.J.M. & Blindow, I. 1994 Allelopathic limitation of algal growth by macrophytes. In: van Viersen, W., Hootsmans, M.J.M., Vermaat, J.E. (Eds.), *Lake Veluwe, Dynamics of a macrophyte Dominated Sytem Under Eutrophication Streess*. Klumer Academic Publishers, The Netherlands, pp. 175-192.
- Irgang, B. E. E Gastal Jr., C.S. *Macrófitas aquáticas da Planície Costeira do RS*. Porto Alegre. 1996. 290p.
- Körner, S. & Nicklisch, A. 2002. Allelopathic growth inhibition of selected phytoplankton species by submerged macrophytes. *J. Phycol.* 38: 862–871.
- Kosakowska, A., Nedzi, M. & Pempkowiak, J. 2007. Responses of the toxic cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* to iron and humic substances. *Plant Physiology and Biochemistry* 45: 365-370.
- Kufel, L., Kufel, I.(2002) Chara beds as nutrient sinks in shallow lakes- a review. *Aquatic Botany*, 72: 249-260.
- Kufel, L., Ozimek, T. 1994. Can *Chara* control phosphorus cycling in Lake Łuknajno (Poland)? *Hydrobiologia* 275/276:277–283
- Kuroda, E.K.; Minillo, A.; Rocha, O.; Filho, E.R.; Di Bernardo, L. *Avaliação da toxicidade aguda de uma cepa de Microcystis spp. por meio de testes com camundongos*. Eng. Sanit. Ambient. v.12, p.24-31.2007.
- Leu, E., Krieger-Liszkay, A., Goussias, C., Gross, E.M. (2002) Polyphenolic Allelochemicals from the Aquatic Angiosperm *Myriophyllum spicatum* Inhibit Photosystem II¹. *Plant Physiol*, 130: 2011-2018.
- Lombardo, P., Cooke, G.D. (2003) *Ceratophyllum demersum*: phosphorous interactions in nutrient enriched aquária. *Hydrobiologia* 497, 79-90.
- Lurling, M.; van Geest, G. & Scheffer, M. 2006. Importance of nutrient competition and allelopathic effects in suppression of the green alga *Scenedesmus obliquus* by the macrophytes chara, Elodea and *Myriophyllum*. *Hydrobiologia*, 556, 209-220.

- Mackereth, F.J.H.; Heron, J.; & Talling, J.F. *Water Analysis*. Freshwater Biological Association, Scientifica Publication, n. 36, Ambleside.120 p.1989.
- Mjelde, M., Faafeng, B. (1997) *Ceratophyllum demersum* (L.) hampers phytoplankton development in some small Norwegian lakes over a wide a range of phosphorous level and geographic latitude. *Freshwater Biology*, 37, 355-365.
- Mulderij, G, Van Nes E.H, Donk, E.V (2007) Macrophyte-phytoplankton interactions: the relative importance of allelopathy versus other factors. *Ecol Model* 204:85-92
- Nakai, S., Inoue, Y., Hosomi, M., Murakami, A., 1999. Growth inhibition of blue-green algae by allelopathic effects of macrophytes. *Water Sci. Technol.* 39: 47–53.
- Nakai, S., Inoue, Y., Hosomi, M., Murakami, A. (2000) *Myriophyllum spicatum*-released allelopathic polyphenols inhibiting growth of blue gree alage *Microcystis aeruginosa*
- Ozimek, T. Gulati, R.D. Van Donk, E. 1990. Can macrophytes be useful in biomanipulation of lakes? The Lake Zwemlust example. *Hydrobiologia* 200/201, 399-407.
- Prokhotskaya, V.Y. & Steinberg, C.E.W. (2007). Differential Sensitivity of a Coccal Green Algal and a Cyanobacterial Species to Dissolved Natural Organic Matter (NOM). *Env Sci Pollut Res* 14 (1): 11 – 18.
- Reynolds, C. *Ecology of Phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge, 535p. 2006.
- Scheffer, M., Hosper, S.H., M.L., Moss Meijer, B., Jeppesen, E. (1993) Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends Ecol Evol* 8(8):275–279
- Sheffer M., Carpenter, S., Foley J.A., Folkes C. & Walker B. (2001) Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 413, 591-596.
- Scheffer, M. 1998. Ecology of shallow lakes. Chapman and Hall, London.
- Søndergaard, M. & Moss, B. (1998). Impact of submerged macrophytes on phytoplankton in shallow freshwater lakes. *Ecological Studies*. 131, 115-132.
- Steinberg, C.E.W., Kamara, S., Prokhotskaya, V.Y., Manusadzianas, L. Karasyova, T.A., Timofeyev, M.A., Jie, Z., Paul, A., Meinelt, T., Farjalla, V.F., Matsuo, A.Y.O., Burnison, B.K. & Menzel, R. 2006. Dissolved humic substances – ecological driving forces from the individual to the ecosystem level? *Freshwater Biology* 51: 1189–1210.
- Steinberg, C.E.W., Meinelt, T., Timofeyev, M.A., Bittner, M. & Menzel, R. 2008. Humic Substances, Part 2: Interactions with Organisms. *Env Sci Pollut Res* 15 (2): 128-135.
- Stewart, A.J., Wetzel, R.G. (1982b). Influence of dissolved humic materials on carbon assimilation and alkaline phosphatase activity in natural algal-bacterial assemblages. *Freshwater Biology*, 12 (4): 369- 380.
- Sun, B-k, Tanji, Y. & Unno, H. 2005. Influences of iron and humic acid on the growth of the cyanobacterium *Anabaena circinalis*. *Biochemical Engineering Journal* 24: 195–201.
- Sun, B-k, Tanji, Y. & Unno, H. 2006. Extinction of cells of cyanobacterium *Anabaena circinalis* in the presence of humic acid under illumination. *Appl Microbiol Biotechnol* 72: 823–828.
- Van den Berg, M.S, Coops, H., Simons, J., De Keizer, A. (1998). Clear water associated with dense *Chara* vegetation in the shallow and turbid Lake Veluwemeer, The Netherlands. In: Jeppesen E, Søndergaard M, Søndergaard M, Christoffersen K (eds) The structuring role of submerged macrophytes in lakes. Springer-Verlag Inc, New York, pp. 339-352.
- Van Donk, E., R.D. Gulati, A. Iedema And J. Meulemans (1993). Macrophyte-related shifts in the nitrogen and phosphorus contents of the different trophic levels in a biomanipulated shallow lake. *Hydrobiologia* 251: 19-26.

- Van Donk, E. & van de Bund, W.J. 2002. Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto- and zooplankton communities: allelopathy versus other mechanisms. *Aquatic Botany* 72: 261–274.
- Van Nes, H., Scheffer, M., Van Den Berg, M. & Copps, H. (2002). “*Aquatic macrophytes: restore, eradicate, or is there a compromise?*” *Aquatic Botany*, 72, pp. 387-403.
- Van Nes, E. H., Scheffer, M., Van Den Berg, M. & Copps, H. (2003). “*Charisma: a spatial explicit simulation model of submerged macrophytes*”. *Ecol. Model.* 159, 103-116.
- Wetzel RG (1992) Gradient-dominated ecosystems: sources and regulatory functions of dissolved organic matter in freshwater ecosystems. *Hydrobiologia* 229:181-198

PARTE IV: Modelagem Ecológica

Capítulo 6

Ecological modelling of submerged macrophytes in subtropical shallow lakes: insights on resilience enhancement

Tiago Finkler Ferreira¹, Carlos Ruberto Fragoso Jr.¹, Egbert Van Nes², Marten Scheffer², David Motta Marques¹

(1) Laboratory of Ecotechnology and Limnology, Instituto de Pesquisas Hidráulicas- Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brazil.

(2) Aquatic Ecology and Water Quality Management Department of Wageningen University, The Netherlands

Artigo a ser submetido *Brazilian Journal of Biology*

Abstract

Submerged macrophytes have positive feedbacks with water quality. They reduce nutrients in the water column, promoting particles sedimentation and inhibiting growth of algae through allelopathy. Because of those positive aspects they enhance the resilience of oligo to mesotrophic conditions, promoting a clear water state within the context of alternative stable states in lakes. However, all concepts related to the role of submerged vegetation regarding alternative equilibrium are developed for temperate systems and therefore there is still a gap in knowledge regarding the dynamics of tropical and subtropical shallow lakes. One of the most important differences is that vegetation grows continuously throughout the year due to subtropical mild climate changes, instead of limited-specific growing seasons observed in temperate lakes. The aim of this study was to evaluate submerged vegetation growth in subtropical lakes in order to verify its effects on ecosystem resilience. We utilized the ecological model Charisma which simulates macrophytes' growth, taking into account its effects on nutrients uptake and turbidity, and also to predict alternative equilibria. Simulating continuous growth of the submerged vegetation under subtropical conditions in comparison to

temperate ones, we suggest that resilience of the clear-water state is larger in subtropical lakes because of the perennial positive effects of plants on water quality.

Key words: water quality, submerged macrophytes; submerged vegetation growth modeling; ecosystem resilience, alternative stable states

Introduction

Shallow lakes form one of the most fragile ecosystem types on earth, and they are generally the first to perish under development activities (Barbier *et al.*, 1997). Because of their complex ecological structures and high rate of productivity, they support the bulk of diversity associated with freshwaters (Jeppesen *et al.*, 1997a). Eutrophication of shallow lakes is often associated with abundant phytoplankton biomass, increasing turbidity, and resulting in rapid decline of submerged macrophytes (Scheffer, 1998; Hootsmans & Blindow, 1994). Evidence of such changes and theory of ecosystem stability gave rise to the well developed theory of alternative states in shallow lakes (Scheffer *et al.*, 1993). This concept is based on the shifts between alternative equilibria in lakes. It represents one of the most studied and dramatic changes in aquatic ecosystems, being characterized by the sudden loss of water transparency and vegetation due to phytoplankton proliferation (Moss *et al.*, 1997). Turbid waters create light conditions that are unsuitable for the establishment of submerged plants, yet if the water becomes clear the improved light conditions allow the development and persistence of abundant vegetation (Blindow *et al.*, 1993).

Submerged aquatic plants are known to increase water clarity, thereby enhancing their own growing conditions. This causes the clear state to be self-stabilizing alternative to the turbid situation and therefore influences resilience of the system against environmental changing conditions (Scheffer *et al.*, 1998). The positive feed back mechanisms of submerged macrophytes over water transparency actuate reducing the concentration of nutrients (Blindow *et al.*, 1993), stabilizing sediments (James & Barko, 1990), supporting epiphyton that sequesters nutrients (Wetzel, 1993) and producing allelopathic compounds that inhibit the growth of the algae (Gross *et al.*, 2007).

There is increasing evidence that clear and turbid water are alternative stable states at moderately high nutrient loading (Scheffer, 1998). However, despite of the well developed

concepts concerning alternative states of equilibria and their use for biomanipulation of lakes, there is still a lack of information of such process in tropical and subtropical ecosystems because most of the formulated concepts are based on temperate systems. For instance, growth dynamics of primary producers in subtropical lakes differ since their photosynthetic activity is permanent during the whole year (Finkler Ferreira *et al.*, 2009). Thus, differently from temperate climate, the lack of marked seasonality does not promote specific growing seasons, but only influences senescence of vegetation during winter and additionally affect emergence of new shoots (Finkler Ferreira *et al.*, 2009).

Evidences of clear water due to the presence of extensive submerged macrophyte beds were found in the shallow lake Mangueira, in southern Brazil. This indicates the possibility of alternative equilibria in this system. *In situ* monitoring revealed that among the macrophyte beds, there is less nutrients, chlorophyll-a and phytoplankton biomass (see chapter 2 of this Thesis). Therefore, this confirmed the positive feedbacks of submerged macrophytes to water quality and antagonistic relationship with phytoplankton, specially cyanobacteria.

Considering the potentially of these plants to reduce the chlorophyll-a and phytoplankton, thereby enhancing the water transparency, this work aimed to evaluate the influence of the aquatic vegetation on alternative states in the subtropical lake Mangueira in comparison with temperate lakes. As the submerged vegetation grows continuously along the year in low latitude system, we aimed at verifying if that would have different effects on the subtropical ecosystems' resilience compared to temperate ones where the vegetation dies every winter.

Methodology

Research Area

The study site is a large shallow lake in South Brazil named Mangueira. The lake has a total area of 1597 km² situated at 32°20' and 33°30' S; 52°20' and 52°45'. The lake has 90km and 3-10 km wide following the Atlantic Ocean. Along its shoreline, the lake is characterized by the formation of several sand benches. These structures are suitable of periodic changes promoted by wind and waves over a 90 km fetch and are broad populated by submerged macrophytes communities.

Ecological Modelling

The ecological modelling of submerged macrophytes growth was made using the simulation model Charisma 2.0 (Van Nes *et al.* 2003), a spatial explicit model for submerged macrophytes. Charisma describes the seasonal cycle of macrophytes. Much of the formulations of this model are based on an earlier model (Scheffer *et al.* 1993). It uses a fixed integration step of 1 day, but the photosynthetical rate for each day is determined by a three point Gaussian integration (Goudriann, 1986) both over depth profile and time. The physiological rules of the model as growth of plants depend on photosynthesis and respiration. Respiration is formulated as a fixed maintenance respiration, only dependent on temperature by a Q_{10} formulation (the default value of Q_{10} is 2). The extra respiration needed for the plants to grow, is accounted for in the maximum gross photosynthesis rate (P_{max}). The gross photosynthesis (g AFDW sprout d^{-1}) on a certain spot on the sprout of the plants is affected by *in situ* light (I), temperature (T), bicarbonate (C) and the distance (D) between the top of the plant and the considered location.

$$P = P_{max} f(I, T, C, T) \quad (1.1)$$

The effect of each factor is formulated as a simple Monod saturation function with the exception of the saturation function used (Scheffer *et al.*, 1993a). Three mortality causes are explicitly included in the model: wave damage, mortality due to competition at high plant densities and seasonal die off. Optionally, an additional background mortality can be used. Respiration exceeding production also leads to a loss of biomass (Hootsmans, 1994). Mortality due to competition at high densities is modeled using the thinning law, which relates spatial density of plants to their individual weight (Westoby, 1984). Thus, it is assumed that the losses in numbers are compensated by a faster growth of the remaining plants. This is done in the model by adjusting the individual weight of the remaining plants in such a way that there is no loss in overall biomass. Photosynthesis depends on the biomass distribution of the growing plant over the vertical gradient of light in the water column. Population regulation results from self-shading and competition for inorganic carbon. A positive feedback of plants on their own growth is included by allowing vegetation to reduce

water turbidity. Due to this effect, the model has alternative stable states over a certain range of vertical light attenuation coefficients and nutrient concentrations (Van Nes *et al.*, 2003). Thus, if a system has potential to have alternative equilibria, this model can show the response of the ecosystem to all changes in conditions, leading to hysteresis (Van Nes *et al.*, 2003).

Chara sp. was the macrophyte selected for the simulations, it can be found in either subtropical and temperate ecosystems. Once, this model simulation is based on the seasonal cycle of individual aquatic plants, the life cycle processes applied in the simulations were representative of temperate and subtropical climate conditions. Under temperate seasonality, in autumn the vegetation dies off to survive the winter as underground structures. In spring, growth is initiated and the overwintering structures are transformed into vegetation. In subtropical conditions, the simulation of plants did not go through the seasonal die-off, for that the temperature was adjusted for the subtropical condition observed in Lake Mangueira (10-26°C). This allowed the vegetation to grow continuously during the year, being only attenuated by the lower temperature in winter. The light intensity was also enhanced according to the seasonal variation observed for the subtropical latitude. The trophic condition was set to eutrophic ($0.1 \text{ mg.L}^{-1} \text{ P}$) for both scenarios

Results and Discussion

Simulations using Charisma were tested in order to compare the ecosystems resilience between temperate and subtropical lakes. The analysis considered different growth periods of macrophytes, which includes the longevity of plants, differences in temperature and higher photosynthetic active radiation (PAR) because of solar angle declination according to the latitude. The simulation environment consisted of a shallow lake with 1m depth.

In temperate systems, where plants have a limited life cycle (175 days), modelled as a seasonal die-off, the macrophytes showed a positive effect clearing the water, with a initial light attenuation coefficient (K_d) of 5. However, the positive effect was not strong enough to maintain the water clear (Fig 1.a). That happened because the vegetation collapsed due to lower temperatures every winter. Therefore, the positive feedback of the macrophytes to the water transparency is cyclic and only effective during their lifespan, which was short (~9-10 months). In this sense, when the system has a high initial K_d as 5, the submerged macrophyte

had lower chances to promote the equilibrium of the clear water state in temperate systems, under eutrophic conditions.

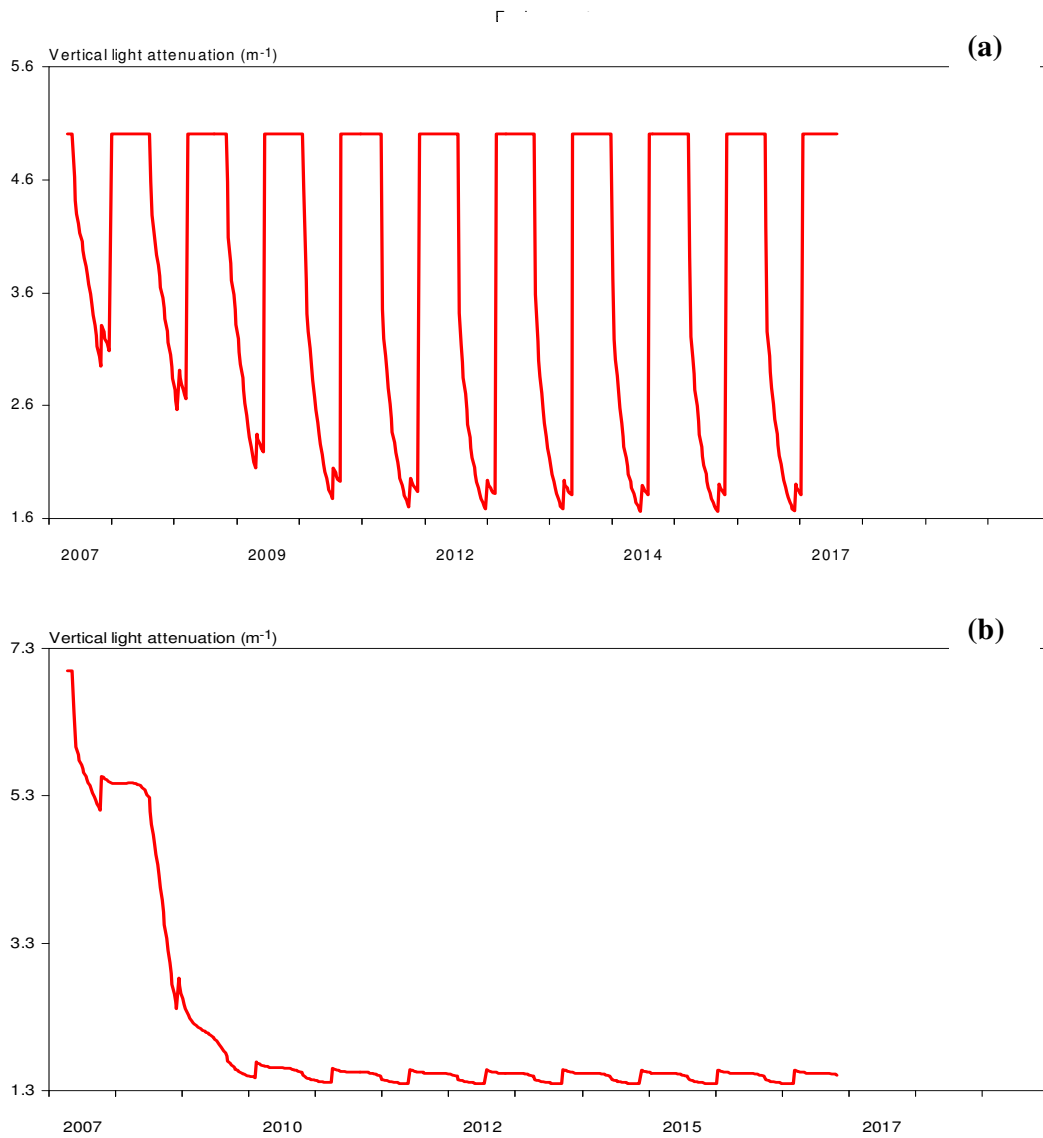


Figure 1. (a) Simulation of macrophyte growth effect on light coefficient attenuation (K_d) within temperate boundary conditions; (b) Simulation of macrophyte growth effect on light coefficient attenuation within subtropical boundary conditions.

On the other hand, within the same short term growth simulation (10 years) under subtropical conditions, there is a clear positive effect of the vegetation on the water transparency (Fig 1.b). At this time, starting the simulation with a high initial K_d of 7, the clear positive effect is stronger than in temperate systems, contrasting with the observations in

the temperate system. Hence, because of the macrophyte continuous growth, the systems' resilience against eutrophication tend to be greater. That evidence is remarkable and still not deeply investigated. Clear states are not frequently found in the tropics, where because of higher temperatures and lack of phytoplanktivorous fishes, blue-green- algae are able to grow faster. However, once the vegetation is already established, internal production of humic substances by the plants could enhance the control of cyanobacteria due to light shortage (Mazzeo *et al.*, 2003) and allelochemicals (Lürling *et al.*, 2006) and phosphorous competition (see chapter 5 of this Thesis).

A parameter analysis using Charisma provided a dendrogram in order to evaluate the sensitivity of selected parameters in relation to the simulation outcome (Fig.3). Each parameter was set to vary 10% from its initial value. Particular parameteres such as temperature and light intensity varied between maximum and minimum values respective to their extremes encountered in sub-tropical and temperate conditions. Parameters which were found to have the higher sensitivity are considered the ones most important for the simulation's outcome.

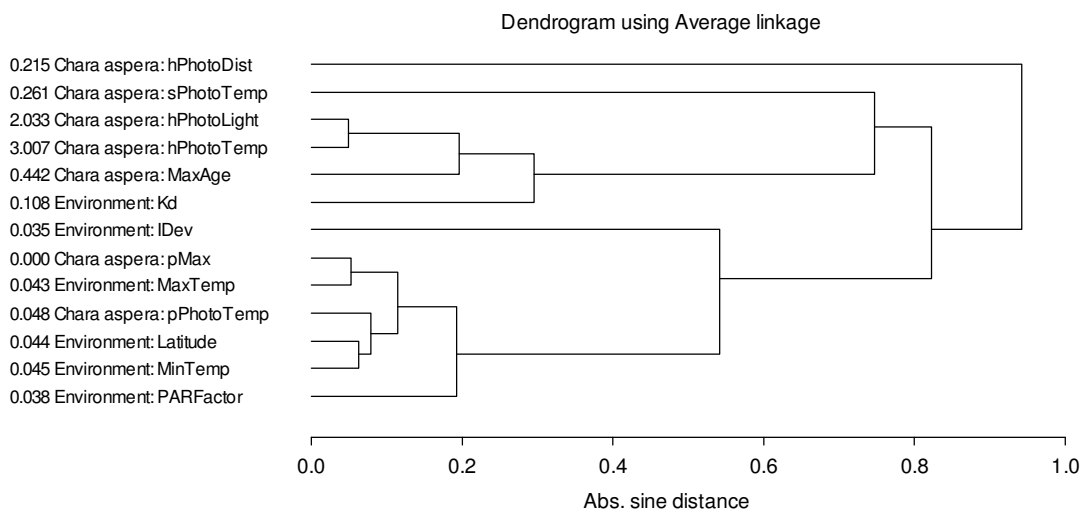


Figure 3. Dendrogram of the parameter analysis. The values before each parameter represent its sensitivity for the simulation outcome. (C.aspera hPhotoDist = distance from plant top at which the photosynthesis is reduced; C. aspera: sPhotoTemp = scaling of temperature effect for photosynthesis; C.aspera: hPhotoLight= half-saturation of light intensity (PAR) for photosynthesis; C. aspera: hPhotoTemp = half-saturation of temperature for photosynthesis; C. aspera: MaxAge = maximum age of plants; Environment: Kd= light attenuation coefficient; Environment: Idev= Factor of deviation of irradiance; C. aspera: pMax =maximal

gross photosynthesis; Environment: MaxTemp= maximal temperature; C. aspera: pPhotoTemp= half-saturation temperature for photosynthesis; Environment: Latitude(degrees); Environment: MinTemp= Minimal temperature; Environment: PAR Factor= conversion from total irradiance to PAR (0.5).

Light and temperature showed to regulate the main mechanisms of the plant production, being clearly represented by the sensitivity of the parameters as half-saturation of light intensity for photosynthesis (hPhotoLight) and half-saturation of temperature for photosynthesis (hPhotoTemp). They showed the highest sensitivity values as 2.033 and 3.007, respectively. Those are therefore essential parameters for primary production, hence variations in maximum and minimum light/temperature values have direct effects on plants' metabolism efficiency. Also, the maximum age (MaxAge) resulted to have a high importance (0.442) to the scenarios simulated. That corroborated the idea that the higher longevity and continuous growth, allowed only by mild temperature changes, tends to have great implications for the dynamics of alternative stable states in subtropical ecosystems.

In this way, the management of submerged macrophytes in lakes and reservoirs aiming the improvement of the clear water state are mainly dependent on the principal latitudinal climate variables as temperature and light intensity which influence plant's turnover, primary production and consequently maintenance of positive effect on the water quality.

Conclusions

Latitudinal variances in temperature and irradiance due to solar angle declination clearly influence growth dynamics of submerged macrophytes. That has direct consequences to the stability of these biological compartments in the water systems and their contribution to oligotrophication. Therefore, under an holistic point of view, subtropical plants have a stronger effect in reducing turbidity because of continuous growth. Furthermore, when clear conditions are reached, it is then assumed that the ecosystem's resilience may be increased against eutrophication. However, other aspects regarding the complexity of trophic cascading interactions in the tropics and subtropics are still not well understood. Consequently, there is a common sense that the higher diversity of organisms and net interactions presumably difficult techniques of biomanipulation and could hide or confuse managers about the direct effects

that the plants would have on the environment. Thereby, further investigations about the role of submerged macrophytes, their interactions with all trophic levels and particular effect on internal nutrient cycling are fundamental for the application of these plants in restoration of aquatic ecosystems.

To achieve both understanding and application of the submerged vegetation in restoration, it is necessary to parameterize models with specific ecophysiological aspects of subtropical macrophyte species. Once a model is parameterized, it can provide a useful management tool and thinking pad for decision making in lakes and reservoirs.

References

- Barbier, E.B., Acreman, M., Knowler, D. 1997. Economic valuation of wetlands: a guide for policy makers and planners. Ramsar Convention Bureau, Switzerland.
- Blindow, I. Anderson, G. Hargeby, A. & Hansson, S. 1993. Long term pattern for alternative stable states in two shallow eutrophic lakes. *Freshwater Biol.* 30, 159-167.
- Finkler Ferreira, T., Van Nes, E.H. Motta Marques, D.M.L. (2009) Continuous growth of the giant grass *Zizaniopsis bonariensis* in subtropical wetlands. *Freshwater Biology*, 54 (2): 321 - 330
- Gross, E.M., Hilt, S., Lombardo, P., Mulderij, G. 2007. Searching for allelopathic effects of submerged macrophytes on phytoplankton - state of the art and open questions. *Hydrobiologia*, 584:77-88.
- Hootsmans, M.J.M & Blindow, I. 1994. Allelopathic limitation of algal growth by macrophytes, Lake Veluwe, a macrophyte dominated system under eutrophicated stress, eds. W. Van Vierssen, M.J.M. Hootsmans & J. Vermaat, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 175-192 pp.
- James, W.F. & Barko, J.W. 1990. Macrophytes influence on the zonation of sediment accretion and composition in a north temperate reservoir. *Arch. Hydrobiol.* 120, 129-142
- Jeppensen, E. Lauridsen, T.L., Kairesalo, T. Perrow, M.R. 1997. Impact of submerged macrophytes on fish-zooplankton interactions in lakes. In: Jeppensen, E. ed. The structuring role of submerged macrophytes in lakes. New York: Springer- Verlag, p 91-114.
- Lurling, M.; van Geest, G. & Scheffer, M. 2006. Importance of nutrient competition and allelopathic effects in suppression of the green alga *Scenedesmus obliquus* by the macrophytes chara, Elodea and Myriophyllum. *Hydrobiologia*, 556, 209-220.
- Mazzeo, N., Rodriguez-Galego, L., Fruk, C., Meerhoff, M., Gorga, J. Lacerot, G., Quintans, F., Loureiro, M., Larrea, D. & García-Rodríguez, F. Effects of *Egeria densa* Planch. beds on a shallow lake without piscivorous fish. 2003. *Hydrobiologia*, 506-509: 591-602.
- Moss, B. Madgwick, J. & Philips, G. 1997. A guide to the restoration of nutrient enriched shallow lakes. W.W. Ahwes, united Kingdom: 180p

- Motta Marques, D.M.L., Tucci, C.E.M., Calazans, D., Callegaro, V.L.M. & Villanueva, A. 2002. O Sistema Hidrológico do Taim – Site 7. *In*: Seeliger, U.; Cordazzo, C. & barbosa, F. (ed.). Os Sites e o Programa Brasileiro de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração. Belo Horizonte. 184 p.il.
- Scheffer, M. Bakema, A.H. , Wortelboer, F. G., 1993. MEGA-PLANT- a simulation model of the dynamics of submerged plants. *Aquat. Bot.* 45, 341-356.
- Scheffer, M. 1998. Ecology of shallow lakes. Chapman and Hall, London.
- Van Nes, E. H., Scheffer, M., Van den Berg, M. & Coops, H. 2002. Aquatic macrophytes: restore, eradicate, or is the a compromise? *Aquatic Botany*, 72: 387-403.
- Van Nes, E. H., Scheffer, M., Van den Berg, M. & Coops, H. 2003. Charisma: a spatial explicit simulation model of submerged macrophytes. *Ecol. Model.* 159, 103-116.
- Westoby, M., 1984. The self thinning rule. *Adv. Ecol. Res.*14, 167-225.
- Wetzel, R. G. 1993. *Limnology*. 2nd.ed. Saunders, Coll.Publ., Fort Worth
- Wium-Andersen, S. 1987. Allelopathy among aquatic plants. *Archiv. Hydrobiologie Beith.*, 27: 167-172.

Capítulo 7

Gestão da Lagoa Mangueira:

Efeitos da liberação de nutrientes por plantas aquáticas na dinâmica de estados alternativos da comunidade fitoplanctônica em um lago raso subtropical

Tiago Finkler Ferreira¹, Carlos Ruberto Fragoso Jr.¹ & David Motta Marques¹

(1) Laboratory of Ecotechnology and Limnology, Instituto de Pesquisas Hidráulicas- Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brazil.

Publicado na Revista Brasileira de Recursos Hídricos, v. 13, p. 151-160, 2008.

Resumo

Flutuações no regime hídrico de lagos rasos tendem a gerar distúrbios na qualidade da água. O rebaixamento do nível da água pode afetar funções ecológicas de compartimentos biológicos como plantas aquáticas e fitoplâncton. Isto causa alterações na ciclagem interna de nutrientes, que podem induzir um lago de águas oligotróficas a eutróficas dominadas por cianobactérias. Este estudo investiga a possibilidade de estados alternativos de qualidade da água na Lagoa Mangueira (RS), um sistema raso subtropical, onde a retirada intensiva de água para irrigação pode eventualmente causar a mortalidade da vegetação submersa, e com isso liberar grandes quantidades de nutrientes solúveis oriundas da biomassa vegetal em decomposição. Para alcançar uma aproximação integrada do sistema, dados experimentais e levantados em campo foram implementados num modelo ecológico complexo. Simulações da lixiviação de orto-fosfato de macrófitas indicaram a possibilidade de transformação do sistema a dois tipos de estados eutrofizados: um dominado por cianobactérias e outro pela cobertura de plantas flutuantes. A análise da estruturação dos grupos de fitoplâncton ao longo do gradiente crescente de orto-P, sugeriu um limiar crítico de resiliência em torno de 0.05 mg

L^{-1} , a partir do qual lagos rasos subtropicais podem passar para um estado de dominância de cianobactérias.

Abstract

Water fluctuations may affect severely ecological functions within submerged macrophyte and phytoplankton communities in shallow lakes. This may cause changes in internal nutrient cycling inducing a shift from clear water state (oligotrophic) to turbid eutrophicated state dominated by cyanobacteria. Such shifts in the water quality have been investigated by the theory of alternative stable in shallow lakes. This study evaluates the possibility of alternative states in Lake Mangueira (RS), a shallow subtropical system which suffers of intensive water uptake for irrigation. A drastic depletion in the water level of the system may cause the mortality of submerged vegetation and leaching of large amounts of dissolved nutrients from decaying biomass. To achieve the comprehension of such effects in the system, experimental analysis of nutrient leaching and biomass data obtained from field survey were applied in an complex ecological model to predict possible shifts in the water state. Simulations of orthophosphate leaching from macrophytes indicated possible shifts either to a cyanobacterial dominated state or a floating plant dominate coverage. Both representing eutrophicated conditions. Analysis of phytoplankton community structure within an increasing orto-P concentration suggested a critical resilience threshold of 0.05 mg L^{-1} for a cyanobacterial dominated state in subtropical lakes.

Palavras-chave: ciclagem de nutrientes, modelagem ecológica, estados de qualidade da água.

Introdução

Lagos rasos constituem um dos tipos mais frágeis de ecossistemas do planeta e geralmente são os primeiros a perecer sob o impacto de atividades antrópicas (Barbier *et al.*, 1997). Populações ribeirinhas dependem das condições destes lagos e principalmente de sua produtividade, a qual é determinada pela biodiversidade e complexidade da rede de interações tróficas (Jeppensen *et al.*, 1997). Entretanto, existe um número incontável de atividades humanas que têm causado a deterioração destes sistemas nas últimas décadas (Sondergaard *et al.*, 2000). Dentre os possíveis tipos de deterioração, destacam-se os efeitos de flutuações no

nível da água e eutrofização, os quais podem induzir um estado de águas claras, oligotróficas (dominado pela vegetação aquática submersa) para um estado turbido, eutrofizado (dominado pelo fitoplâncton) (Moss, 1990; Scheffer, 1998). Esta transformação na qualidade da água tem sido abordada pela limnologia nas últimas décadas, e assim como em outros ecossistemas terrestres, a possibilidade de ambientes existirem em mais de um estado configurável de equilíbrio tem sido investigada (Sutherland, 1990), dando origem à teoria dos estados alternativos estáveis (Jackson, 2003).

Os estudos com lagos rasos proveram uma oportunidade excelente de explorar e testar a teoria de estados alternativos de qualidade da água, pois estes são, na sua maioria, polimíticos e relativamente fáceis para amostrar. No entanto, pelo fato de lagos rasos estarem situados geralmente em terras planas adequadas à agricultura, eles tendem a ser afetados por tal atividade (Gunerlap & Barlas, 2003). Os impactos mais comuns ocorrem em função do retorno difuso de fertilizantes ou devido à tomada da água para irrigação que pode causar o comprometimento de funções ecológicas, tais como da vegetação aquática submersa e outros organismos, decorrente da drástica depleção no nível da água. Uma vez que compartimentos biológicos dependentes do nível da água no sistema são afetados, a ciclagem interna de nutrientes é também alterada. Tal alteração pode afetar drasticamente a estrutura funcional do corpo hídrico como a qualidade da água influenciando compartimentos bióticos como desenvolvimento do fitoplâncton (cianobactérias) e estoques pesqueiros. Sob esta perspectiva, o objetivo deste estudo consistiu em explorar este tema emergente para a Lagoa Mangueira (RS), um ecossistema subtropical situado ao sul do Brasil, onde foram detectados indícios da existência de estados alternativos em função da presença de densos estandes de vegetação submersa. Atualmente, este sistema vem sendo investigado pelo Ministério Público Federal e pesquisadores do Instituto de Pesquisas Hidráulicas/UFRGS em parceria com IBAMA e Associação de Produtores de Arroz da Lagoa Mangueira, em função da exigência do licenciamento para rizicultura. Assim, procura-se chegar a um entendimento para o uso do recurso água sem promover alterações não recuperáveis do sistema hídrico da Lagoa Mangueira.

Para alcançar a compreensão da dinâmica da ciclagem de nutrientes e seus potenciais impactos, promovidos pela variação no regime hídrico, sobre estados alternativos de

qualidade da água, este estudo se baseou em experimentos e levantamentos de variáveis bióticas e abióticas *in situ* em associação ao uso da modelagem ecológica como ferramenta de gestão. Neste contexto, a análise do compartimento de macrófitas aquáticas é fundamental para o estudo de alterações na qualidade da água do sistema, pois é responsável por toda regulação do metabolismo no ambiente lacustre e manutenção da cadeia trófica (Wetzel, 1993; Scheffer, 1998; Sondergaard *et al.*, 2000). Sendo assim, grande parte da ciclagem depende da produção primária e decomposição destas plantas.

A decomposição destas plantas ocorre inicialmente através lixiviação de compostos orgânicos que se tornam prontamente disponíveis para a massa da água na forma dissolvida (Finkler Ferreira *et al.*, 2003). Por outro lado, os restos de tecidos lignificados das plantas aquáticas contribuem para a cadeia de detritos, disponibilizando carbono na forma particulada, o qual conseqüentemente vem a se tornar disponível para níveis tróficos primários e superiores após o processo mais lento de degradação do carbono detrital e mineralização (Esteves, 1998). Portanto, assume-se que a sustentabilidade ecológica da Lagoa Mangueira depende em grande parte da ciclagem de nutrientes oriunda das comunidades de macrófitas aquáticas nela estabelecidas, em enormes quantidades de biomassa, nas extremidades sul e norte (Motta Marques *et al.*, 1997). Uma vez que a estabilidade e oligotrofia da lagoa depende destes produtores primários, objetivou-se analisar a influência deste compartimento, quando impactado, sobre a dinâmica trófica do sistema .

Considerando a área coberta por tais plantas na Lagoa Mangueira, utilizou-se a modelação ecológica para investigar possíveis efeitos internos da lixiviação de nutrientes, oriundos da decomposição da biomassa vegetal, no sentido de prever uma mudança para um estado eutrofizado, representado pela dominância do fitoplâncton. Assim, este artigo apresenta o efeito trófico ascendente decorrente do aporte de nutrientes oriundos da decomposição de produtores primários, ocasionado por um possível rebaixamento drástico do nível da água do ecossistema. Esta aproximação através do uso da modelação ecológica embasada no levantamento de dados de campo e laboratoriais demonstra a possibilidade de junção de disciplinas biológicas e matemáticas visando a gestão lagos tropicais e subtropicais. Além disso, este estudo visa contemplar diretrizes para a exploração adequada e conservação da qualidade da água da Lagoa Mangueira, e suas múltiplas funções para à população do entorno.

Estados Alternativos Estáveis em Lagos Rasos

A teoria de estados alternativos estáveis foi inicialmente desenvolvida e alcançada através do uso de modelos, os quais demonstraram que equilíbrios alternativos podem surgir de interações de processos não lineares (Jackson, 2003). Evidências de estados alternativos estáveis foram obtidas tanto em experimentos laboratoriais com uso de mesocosmos aquáticos constituídos por algas fitoplanctônicas e zooplâncton herbívoros como *Daphnia* sp. (McCauley *et al.*, 1999) entre outros estudos com microcosmos (Chase, 1999). Porém, desde que Connel & Sousa (1983) desafiaram ecologistas a procurar por estados alternativos estáveis em comunidades naturais, exemplos têm sido encontrados na dinâmica de diversos sistemas, como: sucessão de florestas (Frelich & Reich, 1999), savanas africanas (Dublin *et al.*, 1990), recifes de corais, desertos e estoques pesqueiros no pacífico (Hare & Mantua, 2000), incluindo até sistemas que têm seu clima regulado por correntes marinhas (Rahmsfort, 1997).

A existência dos estados alternativos em lagos está associada à transparência da água ou turbidez e conseqüentemente aos níveis de interações tróficas em cascata no sistema (Jeppensen *et al.*, 1997). O estado de água turbida é decorrente da proliferação de algas fitoplanctônicas e cria condições desfavoráveis ao estabelecimento de plantas submersas, pois a turbidez impede a penetração da luz nas camadas mais profundas inibindo o crescimento das mesmas (Van den Berg *et al.*, 1998). Porém, um estado claro de transparência da água permite o desenvolvimento e sucessão da vegetação submersa (Blindow *et al.*, 1993; Scheffer *et al.*, 1994). Isto favorece condições meso a oligotróficas, maior equilíbrio entre níveis tróficos (equitabilidade e diversidade de organismos), prevenindo a dominância do fitoplâncton e, portanto, promovendo a valoração do ambiente para fins paisagísticos e recreacionais (Van Nes *et al.*, 2002).

Portanto, tais conceitos possuem implicações muito importantes para o manejo de lagos e reservatórios, pois possibilitam prever mudanças tróficas no sistema em resposta a alterações antrópicas ou até mesmo estressores naturais como agentes externos de larga escala (e.g. alterações climáticas) (Van Nes *et al.*, 2003).

Os processos que podem governar lagos entre dois estados alternativos distintos operam em uma variedade de escalas temporais e freqüências. Os mecanismos hipotéticos que conduzem a mudança destes estados podem ser separados em agentes internos e externos.

Quando os agentes atuantes sobre o sistema são externos de larga escala (*e.g.* clima regional ou homogeneidade regional entre bacias hidrográficas), a amostragem de um grande número de lagos numa mesma região resultaria num mesmo estado para todos os lagos. Alternativamente, se os agentes forem internos para cada lago (*e.g.* ciclagem de nutrientes), a população de lagos em uma área limitada poderia existir em dois estados (Jackson, 2003).

A mudança entre os dois estados pode ser tamponada por mecanismos intrínsecos que previnem a mudança mesmo que as condições sejam favoráveis. Esta resistência derivada da complexidade de interações tróficas expressa a resiliência do sistema frente a distúrbios, ou seja, sua capacidade de amortecer impactos evitando assim que este passe a outro estado configurável de equilíbrio (Jeppensen *et al.* 1997; Scheffer,1998). A resistência dos mecanismos de amortecimento depende de fatores como a liberação de nutrientes do sedimento, magnitude e duração da entrada de cargas externas de nutrientes, taxas de escoamento hidráulico, tempo de residência, rede trófica e sua ligação com ciclagem interna de nutrientes (Scheffer *et al.*, 1994; Jeppensen *et al.*, 1997). Todos estes fatores possuem implicações importantes para a gestão de lagos e reservatórios (Van Nes *et al.*, 2003), entretanto, dentre estes, a diminuição na cobertura da vegetação submersa exerce o maior efeito para concentração de nutrientes no sistema (Blindow *et al.*, 1993).

Na atualidade, a teoria de estados alternativos tem sido abordada através de modelos ecológicos desenvolvidos por Van Nes *et al.* (2002). Estes modelos têm como base a produção primária de macrófitas aquáticas submersas e os fenômenos de retro-alimentação positiva decorrentes de sua interação com processos hidrodinâmicos e organismos aquáticos (James & Barko, 1990; Scheffer, 1994). Estes fenômenos ocorrem em função do estabelecimento e crescimento da vegetação submersa e auxiliam na manutenção de águas relativamente claras e oligotróficas de várias formas: (1) reduzindo forças hidrodinâmicas e conseqüentemente diminuindo a ressuspensão de sedimentos (James & Barko, 1990), o que termina assim por abafar uma das principais fontes de fósforo para o sistema; (2) servindo de refúgio para grandes espécies zooplâncton (Jeppensen *et al.*, 1997) que predam algas fitoplanctônicas em altas taxas (Jeppensen *et al.*, 2005); (3) produzindo substâncias alelopáticas que reduzem ou inibem o crescimento de fitoplâncton (Wium-Andersen, 1987); (4) reduzindo a concentração de nutrientes disponíveis na massa da água a partir da produção

primária (Van Donk *et al.*, 1993). Portanto, a presença de vegetação aquática promove alterações radicais no funcionamento de lagos rasos.

A passagem de um estado de águas claras dominadas pela vegetação de macrófitas para um estado de águas túrbidas dominado pelo fitoplâncton ocorre através de um processo não-linear, caracterizado por uma inversão drástica dos estados, uma vez que o nível crítico de eutrofização do sistema é atingido (Fig.1) (Scheffer *et al.*, 1998).

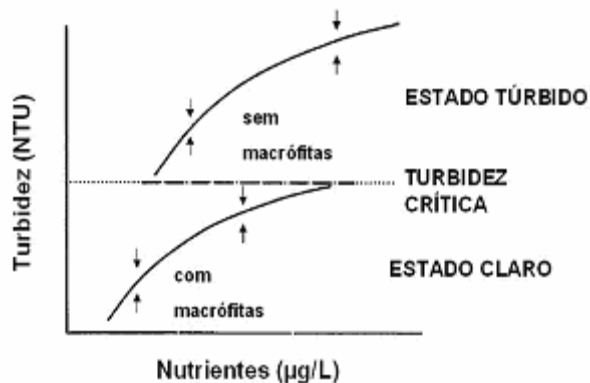


Figura 1. Modelo conceitual de condições alternativas como clara e túrbida em lagos rasos. Adaptado de Scheffer *et al.* (1993). O modelo original assume que acima de um nível crítico de turbidez, as macrófitas submersas se tornariam ausentes no sistema. As linhas sólidas representam estados estáveis alternativos. As flechas indicam o ponto de equilíbrio para cada estado após uma perturbação no sistema. A linha pontilhada representa a turbidez crítica que separa os dois estados alternativos.

Este fenômeno é denominado histerese e expressa a resiliência do ecossistema a alterações ambientais. Por exemplo, uma vez que um lago tenha passado para um estado eutrofizado de águas túrbidas, para retornar a condição inicial representada pelo domínio da vegetação submersa, a concentração de nutrientes deve ser reduzida a um nível muito abaixo do limiar crítico em que a população de macrófitas colapsou (Van Nes *et al.* 2002, 2003).

Materiais E Métodos

Área de Estudo

A Lagoa Mangueira é um sistema raso (profundidade máxima de 6 metros) e possui uma área aproximada de 820 km² ao longo do Oceano Atlântico no sul do Estado do Rio

Grande do Sul (Fig 2). Este ecossistema é caracterizado como um binômio Lagoa-Banhado, o qual faz parte do Sistema Hidrológico do Taim (SHT). Esta região é representativa de ambientes lacustres costeiros de água doce tipicamente complexos no que diz respeito a biodiversidade e dinâmica de interações tróficas (Finkler Ferreira *et al.*, 2007).

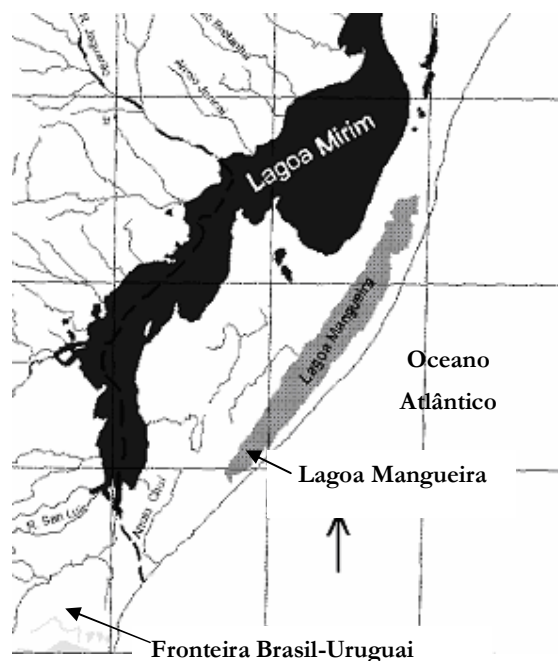


Figura 2. Região Hidrográfica da Lagoa Mirim-Inserção do Sistema Hidrológico do Taim-Lagoa Mangueira, CNPq/PELD-Sítio 7.

O alto índice de biodiversidade característico de regiões de baixa latitude como nos subtropicais difere amplamente dos sistemas aquáticos de climas temperados onde a teoria dos estados alternativos foi concebida (Sondegard *et al.*, 2000; Jeppensen *et al.*, 1997). Estas variações estão presentes tanto por parte de produtores primários e consumidores secundários e terciários que possuem hábitos alimentares, na sua maioria, não restritos (onivoria) e acabam aumentando a complexidade de interações tróficas, o que por sua vez torna a biomanipulação destes ambientes aquáticos ainda um desafio (Jeppensen *et al.*, 1997).

Devido à peculiaridade climática, edáfica e morfológica da planície costeira do Rio Grande do Sul, as lagoas de água doce estão associadas à cultura do arroz irrigado (*Oriza sp.*). A cultura de *Oriza sp.* nesta região é altamente tecnificada, no que tange às práticas agrícolas em si, e usa quantidades substanciais de água para manter a cultura. Para o Sistema

Hidrológico do Taim como um todo, o consumo de água na época de irrigação pode atingir o valor de $100\text{m}^3.\text{s}^{-1}$ (Motta Marques & Villanueva, 2000), sendo que o ecossistema mais afetado devido ao intenso bombeamento de água (estruturas com capacidade individual de até $11\text{ m}^3.\text{s}^{-1}$) é a Lagoa Mangueira. A intensa extração de água da Lagoa Mangueira mesmo durante o verão, quando naturalmente o nível da Lagoa tende a diminuir em função dos baixos índices de precipitação sazonal, promove a concentração de nutrientes na massa da água (Motta Marques & Villanueva, 2000).

Experimentação e Levantamentos in situ

Em laboratório, foram realizados experimentos para verificar a lixiviação de nutrientes da biomassa de plantas aquáticas submersas. Este processo ocorre nos primeiros dias de decomposição da biomassa em função da lise celular, liberando para água nutrientes solúveis. Para esta análise foi considerada então a decomposição inicial de macrófitas aquáticas coletadas na Lagoa Mangueira e subsequente lixiviação de nutrientes. Através da incubação da biomassa vegetal (~10g peso fresco) em garrafas âmbar, a 20°C e com 432mL de água pura (tipo 1), obtiveram-se amostras da água para quantificação da lixiviação após cinco dias. Para cada amostra foram quantificadas concentrações de fósforo total, orto-fosfato (orto-P) solúvel, nitrogênio total, amônia e sílica de acordo com Mackereth *et al.*(1989). Estas análises permitiram estimar a lixiviação de nutrientes relacionada à quantidade de biomassa vegetal através do ajuste de equações de regressão entre estas variáveis.

Com base na relação biomassa vegetal *versus* concentração de nutrientes encontrada na água da amostra, pôde-se estimar a lixiviação de nutrientes relativa à área coberta por macrófitas submersas na Lagoa Mangueira. Para tanto, a biomassa existente na área coberta por plantas foi interpolada para determinar a biomassa média por m^2 , sendo esta convertida para nutrientes lixiviados para a massa da água por ajuste de regressão.

In situ, a avaliação da cobertura e biomassa foi realizada através de grades com pontos amostrais aleatoriamente distribuídos em áreas litorâneas e pelágicas. Em cada ponto amostral, a cobertura de plantas submersas foi estimada pelo método de PVI (Porcentagem de volume infestado), o qual é dado por uma amostragem visual de classes de cobertura (1, 1-5; 6-15; 16-25; 26-50; 51-75; 76-100%) e medida de comprimento de cada planta.

Concomitantemente, a biomassa de plantas foi pesada e depois seu peso fresco convertido a peso seco.

Modelagem Ecológica da Ciclagem de Nutrientes e Estados Alternativos

A modelagem ecológica dos efeitos da lixiviação de nutrientes sobre estados alternativos de qualidade da água da Lagoa Mangueira foi realizada através de um modelo computacional, IPH-ECO (Fragoso *et al.*, 2007) voltado especialmente para entendimento dos processos físicos, químicos e biológicos de corpos d'água rasos e profundos, tais como, lagos, reservatórios e estuários de uma maneira integradora. Este modelo possui um módulo hidrodinâmico acoplado com módulos de qualidade da água e biológico, com a finalidade de auxiliar o entendimento comportamental de um determinado ecossistema aquático. Matematicamente, o modelo é composto por um grande número de equações diferenciais acopladas a variáveis de estado. Fatores ambientais, tais como, luz, temperatura, radiação solar, vento, precipitação e evaporação também podem ser levados em consideração no modelo. Especificações detalhadas do modelo estão contidas em Fragoso Jr. *et al.*, (2007).

Para as simulações realizadas neste estudo não foram utilizados todos os módulos bióticos disponíveis pelo *software*, apenas os módulos de qualidade da água, fitoplâncton e macrófitas aquáticas. Processos biogeoquímicos e abióticos inerentes ao ecossistema aquático estiveram efetivos durante todas as simulações. Os componentes na água são sujeitos a processos de transporte por advecção e difusão. O módulo de fitoplâncton descreve o crescimento e perdas de três grupos funcionais (i.e. cianobactérias, diatomáceas e clorofíceas). Foi assumida uma razão constante entre clorofila-a e peso seco de fitoplâncton de acordo com Janse (2005). A produção depende da taxa de crescimento, temperatura, luz e nutrientes (para diatomáceas a sílica é outro fator). Os processos de perda por manutenção da respiração e mortalidade são descritos como processos de primeira ordem dependentes da temperatura. As macrófitas aquáticas foram simuladas divididas em três grupos (e.g. submersas, emergentes e flutuantes). A produção de biomassa, respiração e excreção são modeladas semelhantemente ao fitoplâncton. A presença de vegetação submersa produz impactos em alguns componentes do sistema, tais como, atenuação da ressuspensão, e, portanto exerce uma influência positiva na transparência da água.

No que tange a simulação da lixiviação de nutrientes, foi considerado apenas o incremento na concentração de orto-fosfato solúvel (PO_4^3) oriundo da decomposição da

biomassa de três espécies de macrófitas predominantes no sistema (*Potamogeton illinoensis*, *Egeria densa* e *Cabomba carolineana*). Para avaliar o efeito do orto-fosfato sobre o crescimento do fitoplâncton e possíveis estados alternativos foram simuladas diferentes concentrações deste nutriente dentro do espectro de valores observados experimentalmente referentes à lixiviação média de PO₄ por 1g (peso seco) de biomassa vegetal.

Resultados

Com base nas análises experimentais da relação entre lixiviação de orto-P e biomassa vegetal obtidas com as três espécies de macrófitas incubadas foi estabelecido a seguinte equação de regressão (3.1).

$$\text{Orto-P (mg/L)} = 0,0345 * \text{biomassa vegetal (mg peso seco)} \quad (3.1)$$

($p < 0.05$; $R^2 = 0.958$)

Posteriormente, esta relação foi atribuída à estimativa de biomassa vegetal existente na área amostrada ao sul da Lagoa Mangueira. A área coberta por macrófitas nesta região está apresentada segundo o índice de PVI (porcentagem de volume infestado). A maior porcentagem de cobertura foi encontrada nas regiões mais rasas e litorâneas (Fig 3.b). Estas regiões com densa cobertura estão de acordo com o gradiente de profundidade da área (Fig 3.c) ao sul da Lagoa (Fig 3.a).

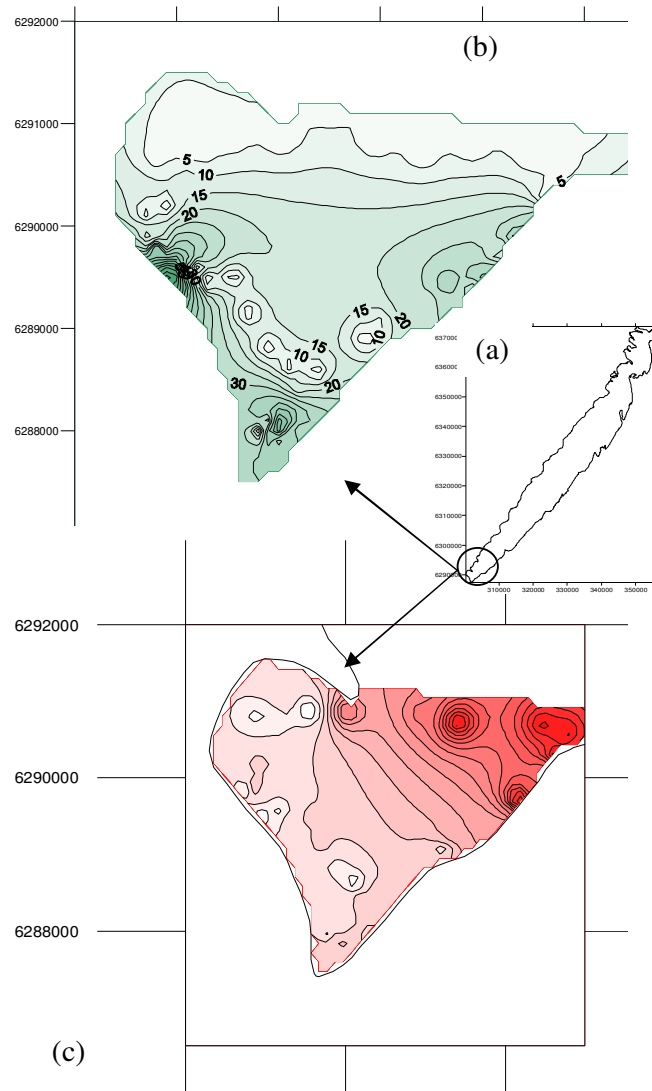


Figura 3. (a) Lagoa Mangueira, em destaque a extremidade sul do sistema; (b) Valores de cobertura (PVI) interpolados (c) Gradiente de profundidade.

A partir da biomassa média por m^2 , estimou-se a lixiviação de orto-P referente 1g de biomassa (peso seco). Em função da variação de biomassa dentro da área amostrada foi estimada uma variação na lixiviação da ordem de 20-60 mg orto P m^{-3} . Essa variação foi implementada nas simulações e com isso se verificou o efeito de diferentes concentrações deste nutriente sobre a cadeia trófica.

As simulações ecológicas para estados alternativos foram realizadas considerando a possibilidade de dois cenários. O primeiro cenário considera o efeito do aporte crescente de orto-P e sua assimilação através da produção primária pelo fitoplâncton. Portanto, neste

cenário, o sistema não teria mais a presença de vegetação submersa nem a possibilidade de assimilação destes nutrientes por outros grupos de macrófitas. Sendo determinado o florescimento do fitoplâncton sem competição pelo recurso. Com o incremento de orto-P na ordem de 0.01 a 0.5 mg L⁻¹, no sistema, evidenciaram-se alterações na estrutura da comunidade fitoplanctônica representada por três classes principais: diatomáceas, clorofíceas e cianobactérias (Fig 4 a). No início da simulação, já é possível observar o decaimento da biomassa e desaparecimento da classe de clorofíceas, seguida por diatomáceas no decorrer da simulação. Com o continuado incremento de orto-P e mortalidade destas classes de algas, ocorre o aumento substancial de cianobactérias, as quais dominam a coluna da água, aumentando conseqüentemente o coeficiente de atenuação da luz (Kd). Este coeficiente representa a penetração de luz na coluna da água e valores acima da ordem de 4 já são considerados altos e, portanto representativos de águas túrbidas (Scheffer, 1998).

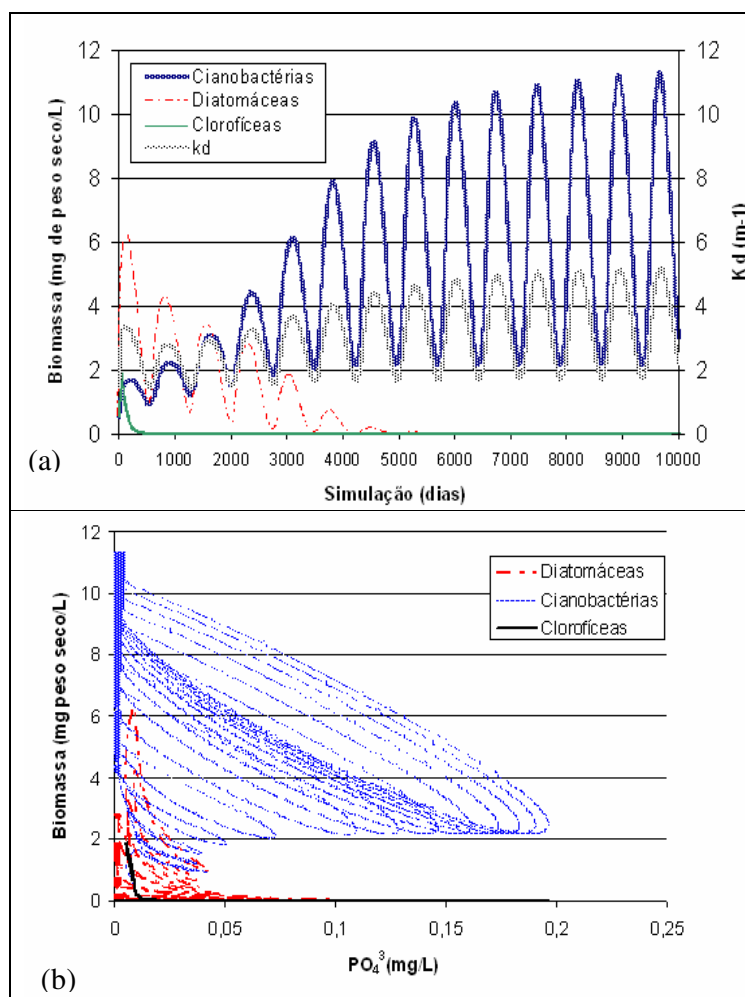


Figura 4. (a) Simulação do crescimento do fitoplâncton e seu efeito sobre o K_d em função do incremento de orto-P oriundo da biomassa vegetal submersa: evidência de estado alternativo eutrofizado-túrbido dominado por cianobactérias; (b) Espectro dos possíveis valores de biomassa do fitoplâncton ao longo do gradiente de orto-P.

A dominância de cianobactérias e aumento do K_d em função da biomassa destas algas constituiriam um estado alternativo túrbido (eutrofizado) para o sistema, no qual uma série de interações tróficas viriam a sucumbir uma vez que a diversidade de produtores primários seria alterada. Isto levaria presumivelmente a uma diminuição na produção pesqueira.

O espectro de possíveis valores de produção do fitoplâncton em função do aporte de orto-P (Fig. 4.b) mostra que incrementos acima de 0.025 mg L^{-1} já são suficientes para prejudicar a classe de diatomáceas, sendo que a classe de clorofíceas é ainda mais suscetível, decaindo com valores acima de 0.01 mg L^{-1} .

Dentro da variação 0.01-0.05 mg L⁻¹, diferentes valores de biomassa podem ser encontrados para as classes de diatomáceas e cianobactérias. Entretanto, acima deste valor, há somente a proliferação de cianobactérias. Isto sugere que o limiar crítico para inversão do sistema a um estado túrbido seja acima deste intervalo.

Como estes resultados refletem simulações matemáticas, existe a necessidade de comparar valores de biomassa simulados com os observados *in situ*. Na Lagoa Mangueira, a concentração média anual de clorofila-a (representativa da concentração total de fitoplâncton) varia entre aproximadamente 9.0 e 14.5 mg m⁻³ (Fragoso *et al.*, 2008). Os valores de clorofila-a no início da simulação estão na mesma ordem de grandeza dos valores registrados *in situ*. Porém, após a liberação de orto-P, a variação anual de clorofila-a aumenta substancialmente para 30-165 mg m⁻³, equivalente (após conversão) a 0 -11 mg peso seco L⁻¹ (Fig. 4.a). Sendo assim, os resultados simulados demonstram que a concentração de fitoplâncton na Lagoa certamente excederia bastante as variações anuais de clorofila-a observadas no ecossistema.

Num segundo cenário, considerando as mesmas condições de contorno do primeiro cenário, foram incluídos os grupos de macrófitas aquáticas. A resultante da simulação, neste caso, em função do aumento na concentração de orto-P, foi a dominância de macrófitas aquáticas flutuantes, alcançando aproximadamente 500 mg.L⁻¹ (Fig. 5 a).

Este tipo de planta, por criar uma densa cobertura na superfície da coluna da água, impede a passagem total de luz, portanto os valores de Kd são ainda mais altos. O estado alternativo dominado por este tipo de vegetação também é deletério ao sistema, causando o comprometimento dos usos múltiplos da água. Isto sugere que no caso de um sistema fechado, pequenos incrementos de orto-P são capazes de alterar a estruturação do sistema, e desta forma a dinâmica de interações tróficas. Pois, uma vez que esta camada de plantas flutuantes inibe a passagem da luz, a produção primária na coluna da água decai acentuadamente prejudicando a respiração dos organismos aquáticos. Avaliando a biomassa de flutuantes e fitoplâncton ao longo do gradiente de concentrações de orto-P (Fig. 5.b), é visível o predomínio da biomassa das plantas frente ao decaimento abrupto do fitoplâncton. Neste sentido, assume-se a forte competição entre estes compartimentos por recursos, impossibilitando a ocorrência de ambos grupos no mesmo habitat.

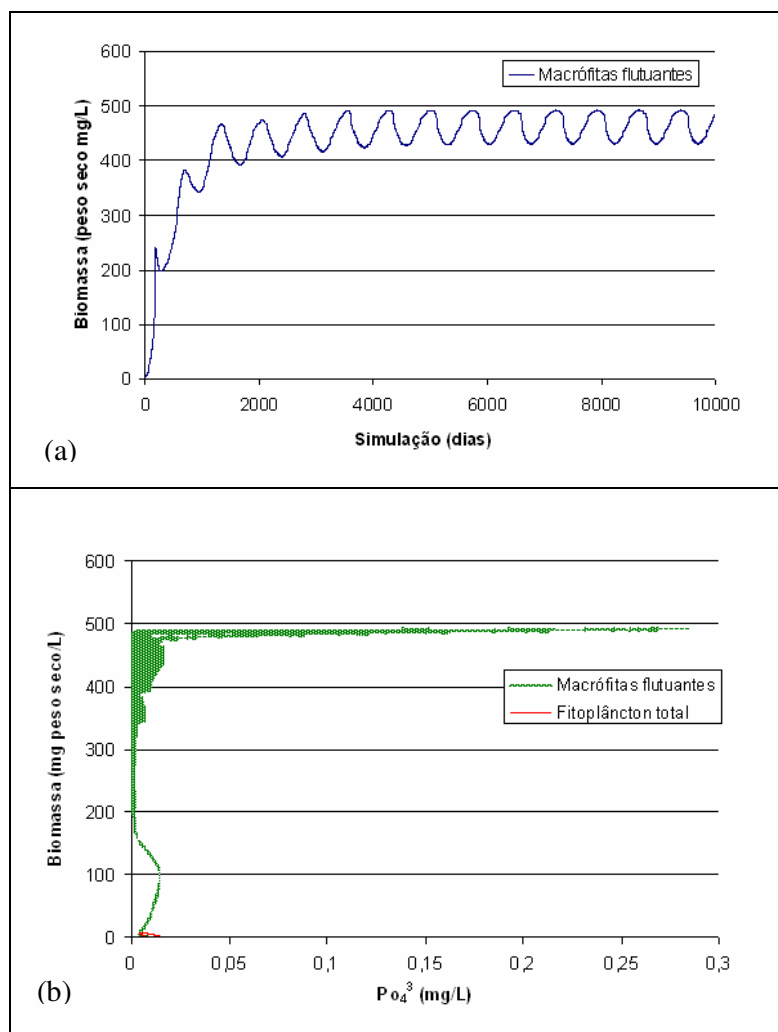


Figura 5. (a) Simulação do biomassa de macrófitas aquáticas de acordo com o incremento de orto-P no sistema: estado alternativo eutrofizado por macrófitas flutuantes; (b) Espectro dos possíveis valores de biomassa de macrófitas flutuantes e fitoplâncton ao longo do gradiente crescente de orto-P: evidência de competição e dominância de macrófitas.

Discussão

Foi evidenciado que uma alteração na ciclagem interna de nutrientes da Lagoa Mangueira, decorrente da decomposição da vegetação submersa ocasionada por um rebaixamento drástico no nível do sistema, pode induzir o sistema a dois estados alternativos distintos. Um deles seria a eutrofização resultante da proliferação do fitoplâncton, tendo como estágio final o domínio total por cianobactérias e, conseqüentemente um estado de turbidez. O outro estado seria a dominância exercida por macrófitas flutuantes, as quais tenderiam a afetar a estrutura trófica e qualidade da água do sistema, uma vez que são capazes de impedir

qualquer penetração de luz, podendo causar grandes mortalidades de peixes. Portanto, ambos estados induzidos pelo aumento de orto-P implicariam comprometimento das funções ecológicas. Entretanto, a dominância de determinados compartimentos biológicos é, via de regra, dependente de variáveis abióticas de contorno no sistema, as quais devem ser consideradas no intuito de prever reais alterações no ambiente.

No caso da Lagoa Mangueira, condições de vento devem ser consideradas em próximas simulações, pois são essenciais para hidrodinâmica e determinantes para a estruturação das comunidades de produtores primários (Fragoso Jr. 2005). A discretização espacial associada ao conhecimento da dinâmica de fatores abióticos condicionantes do sistema é importante para a avaliação do transporte da biomassa seja de fitoplâncton ou plantas flutuantes. Por causa do regime severo de ventos da Lagoa, existe uma grande restrição ao estabelecimento de plantas flutuantes, as quais no caso, no início de proliferação seriam certamente arrastadas para uma das extremidades da lagoa em função da orientação SO-NE dos ventos predominantes (Motta Marques, *com. pessoal*). O estado alternativo representado pela presença de macrófitas flutuantes seria apenas passível de ocorrência sob a ausência de ventos em ambientes lênticos relativamente estagnados. Portanto, a hipótese de florações de cianobactérias seria mais plausível de ocorrência, embora ventos também sejam prejudiciais a estabilização de suas populações (Moss, 1990).

Considerando as limitações das simulações preliminares, visa-se a incorporação dos condicionantes de larga escala, tais como regime de ventos e hidrodinâmica para o melhor entendimento da distribuição das comunidades biológicas no sistema e possíveis alterações das mesmas em função da atuação destes agentes. Além disso, a ciclagem interna de nutrientes também é regida pelo fator vento, capaz de ressuspender partículas e com elas o fósforo reativo ao sistema. Porém, no caso de estabelecimento de plantas aquáticas submersas ou emergentes, há uma redução potencial das taxas de ressuspensão de partículas (James & Barko, 1999). Estas comunidades atuam como tampões, aumentando a resiliência do sistema contra inversões drásticas pela ação de ventos e eutrofização (Scheffer, 1994). Porém uma vez que estes compartimentos são atingidos, como pela depleção no nível da água, o ambiente se torna mais suscetível a alterações na qualidade da água (Van Nes *et al*, 1999, 2002). Assim, o conhecimento global das funções e distribuição espacial de produtores primários dentro do

corpo aquático são importantes para a previsão dos efeitos de forças externas e internas atuantes.

Apesar de preliminar, as simulações sugerem um limiar crítico para inversão de estados em torno de $0.05 \text{ (mg L}^{-1}\text{)}$ de orto-P. Este nutriente é geralmente o principal limitante para florações de cianobactérias, sendo o responsável por processos acelerados de eutrofização (Sondergaard *et al.*, 2000). No entanto, assume-se que o nível crítico de resiliência em lagos rasos subtropicais tende a ser maior do que lagos temperados, uma vez que a complexidade de interações tróficas é maior (Jeppesen, *et al.*, 2005) e o crescimento e efeito positivo da vegetação aquática é contínuo durante todo o ano, diferentemente de ambientes temperados (Finkler Ferreira *et al.*, 2007). Como os valores críticos de mudança do sistema foram obtidos através de uma simulação computacional, experimentos sob condições controladas são necessários e estão previstos para a parametrização do modelo e confirmação dos limiares de resiliência estimados para lagos subtropicais.

Estudos similares utilizando a modelagem ecológica de compartimentos biológicos para predição de qualidade da água são ainda incipientes também para ecossistemas temperados. Isto ocorre porque cada ecossistema necessita de calibrações e parametrizações específicas em função da sua diversidade e complexidade de interações tróficas. E, a obtenção de um banco de dados consistente para parametrização demanda estudos de longa duração. Apenas, recentemente, modelos ecológicos complexos vêm sendo parametrizados para previsão de mudança de estados alternativos em ecossistemas temperados (Fragoso Jr. *et al.*, submetido). Porém, a calibração de modelos nestes ambientes é facilitada em função do monitoramento limnológico de séries históricas extensas (> 30 anos), o que torna plausível comparar efetivamente variáveis bioquímicas simuladas e observadas.

Em resumo, este estudo demonstrou que em ecossistemas aquáticos subtropicais submetidos à carga de nutrientes estão sujeitos a uma troca de estado caso o distúrbio ultrapasse um limiar crítico (como visto também em ecossistemas temperados). Em futuros estudos, pretende-se intensificar as simulações ecológicas e estender nosso banco de informações para ecossistemas subtropicais com a finalidade de aperfeiçoar a predição deste modelo ecológico.

Referências

- Barbier, E.B., Acreman, M., Knowler, D. (1997). "Economic valuation of wetlands: a guide for policy makers and planners". In Ramsar Convention Bureau, Switzerland, 1997.
- Blindow, I. Anderson, G. Hargeby, A. & Hansson, S. (1993). "Long term pattern for alternative stable states in two shallow eutrophic lakes". *Freshwater Biol.* 30, pp. 159-167.
- Chase, J.M. (1999). "To grow or to reproduce? The role of life-history plasticity in food web dynamics". *Am. Nat.* 154, pp. 571-860.
- Connell, J.H. Sousa, W.P.(1983). "On the evidence needed to judge ecological stability or persistence". *Am. Nat.* 121, pp. 789-824.
- Dublin, H.T. Sinclair, A.R.E., Mcglade, J. (1990). "Elephants and fire as causes of multiple stable states in Serengeti-Mara woodplants". *J. Animal Ecol.*, 59, pp. 1147-64.
- Esteves, F.A.(1998). *Fundamentos de Limnologia*. 2ªed. -Rio de Janeiro: Interciência/FINEP, Rio de Janeiro. 602p.
- Finkler Ferreira, T.F; Motta Marques, D.M.L & Vilanueva, A. "O Hidroperíodo de Banhado e a Carga de Matéria Orgânica Dissolvida de *Scirpus Californicus* (C.A.May) Steud". Anais do Congresso Brasileiro de Limnologia, Minas Gerais Agosto, 2003, pp. 154-155.
- Finkler Ferreira, T.F, Van Nes, E, Scheffer, M. & Motta Marques, D.M.L. (2007). "Ecological modeling of submerged macrophytes in subtropical systems: could year-round growth of macrophytes increase resilience of the clear-water state?". Anais do International Conference of Pollution Diffusion, Belo Horizonte, Ago. 2007. (submetido).
- Frelich, L.E. & Reich, P.B. (1999). "Neighborhood effects, disturbance severity and community stability in forests". *Ecosystems* 2, pp. 151-66.
- Fragoso Jr., C.R.(2005). "Simulações da dinâmica de fitoplâncton na Lagoa Mangueira". Dissertação de Mestrado. Programa de Pós Graduação em Recursos Hídricos e Saneamento Ambiental/Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 151p.
- Fragoso Jr., C.R., Collischon, W. & Motta Marques, D.M.L., (2007). "Simulação ecológica e os estados alternativos em lagos, estuários e reservatórios". In Anais do XVII Simpósio Brasileiro de Recursos Hídricos, São Paulo, Nov. 2007.
- Fragoso Jr., C.R., Jeppensen, E. And Motta Marques, D., 2008. Test of a dynamic ecological model on data from biomanipulated Lake Engelsholm 1989-2001. *Ecol. Model.* Submitted.
- Fragoso Jr., C.R., Motta Marques, D.M.L, Collischonn, W., Tucci, C.E.M., VanNes, E.H. (2008). Modelling spatial heterogeneity of phytoplankton in Lake Mangueira, a large shallow subtropical lake in South Brazil. *Ecological Modelling*, 219: 125-137.
- Gunerlap, B., Barlas, Y. (2003). "Dynamic modelling of a shallow freshwater lake for ecological and economic sustainability". *Ecological Modelling*, 167, pp. 115-138
- Hare, S.R. Mantua, N.J. (2000). "Empirical evidence of North Pacific regime shifts in 1977 and 1989". *Prog. Oceanogr.* 47, pp. 103-45.
- Holling, C.S. (1973). "Resilience and stability of ecological systems". *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 4, pp. 1- 23.
- Jackson, L.J. (2003). "Macrophyte- dominated and turbid states of shallow lakes: evidence from Alberta Lakes". *Ecosystems*, 6. pp. 213-223.
- James, W.F. & Barko, J.W. (1990). "Macrophytes influence on the zonation of sediment accretion and composition in a north temperate reservoir". *Arch. Hydrobiol.* 120, pp. 129-142.

- Janse, J.H., 2005. *Model studies on the eutrophication of shallow lakes and ditches*, Wageningen University, Wageningen, 376 pp.
- Jeppensen, E.; Laurindsen, T.L.; Kairesalo, T.; Perrow, M.R. (1997). "Impact of submerged macrophytes on fish-zooplankton interactions in lakes". In: Jeppensen, E. ed. The structuring role of submerged macrophytes in lakes. New York: Springer-Verlag, p 91-114.
- Jeppesen, E.; Søndergaard, M.; Mazzeo, N.; Meerhoff, M.; Branco, C.; Huszar, V.; Scasso, F. (2005): "Lake restoration and biomanipulation in temperate lakes: relevance for subtropical and tropical lakes". Chapter 11 in: (Ed. M.V. Reddy), Tropical eutrophic lakes: their restoration and management: 331-359.
- Maccauley, E., Nisbet, R.M., Murdoch, Ww, Deroos, A.M., Gurney, W.S.C. (1999). "Large-amplitude cycles of *Daphnia* and its algal prey in enriched environments". Nature 402, pp. 653-6.
- Mackereth, F.J.H.; Heron, J.; & Talling, J.F. (1989). *Water Analysis*. Freshwater Biological Association, Sciencedifica Publication No. 36, Ambleside.120p.
- Moss, B. (1990). "Engineering and biological approaches to the restoration from eutrophication of shallow lakes in which aquatic plant communities are important components". Hydrobiologia, 275/276, 1-14.
- Motta Marques, D.M.L., Irgang, B. Giovannini, S.G.T. (1997). "A importância do hidroperíodo no gerenciamento de água em terras úmidas (wetlands) com uso múltiplo o caso da Estação Ecológica do Taim" In Anais do XII Simpósio Brasileiro de Recursos Hídricos, Vitória, Nov. 1997, pp 1-8.
- Motta-Marques, D. Da & Villanueva, A. (2000). "Regime hidrológico de banhados e sua conservação". C. Pesquisa, Sér. Bio. 13, (1): 63-79.
- Rahmsfort, S. (1997). "Bifurcations of the thermohaline circulation in response to changes in hydrological cycle". Nature 387, pp. 165-7.
- Scheffer, M. Van Den Berg, M. Breukelaar, A. Breukers, C. Coops, H. Doef, R. Meijer, M.L. (1994). "Vegetated areas with clear water in turbid shallow lakes". Aquatic Botany, 49: 193-196.
- Scheffer, M. 1998. *Ecology of shallow lakes*. Chapman and Hall, London.
- Sondergaard, M. Jeppensen, E. Pensen, J.P. & Laurindsen, T. 2000. Lake restoration in Denmark. Lakes & reservoirs: Research and Management, 5: 151-159
- Sutherland, J.P. 1990. Perturbations, resistance and alternative views of the existence of multiple stable points in nature. Am. Nat. 136: 270-5.
- Van Den Berg, M. S., Coops, H., Meijer M. L. Scheffer, M. & Simons, J. (1998). "Clear water associated with a dense *Chara* vegetation in the shallow and turbid Lake Veluwemeer". In: Jeppensen, E., Søndergaard, M., Christoffersen, K. (eds) The Structuring role of submerged macrophytes in lakes. Ecological Studies 131, Springer, Erlin Heidelberg New York, pp. 339-352.
- Van Donk, E., Gulati, R.D. Iedema, A. & Meulemans. (1993). "Macrophyte-related shifts in the nitrogen and phosphorous contents of the different trophic levels in a biomanipulated shallow lake". Hydrobiologia 251, pp. 19-26.
- Van Nes, H., Scheffer, M., Van Den Berg, M. & Copps, H. (2002). "Aquatic macrophytes: restore, eradicate, or is there a compromise?" Aquatic Botany, 72, pp. 387-403.
- Van Nes, E. H., Scheffer, M., Van Den Berg, M. & Copps, H. (2003). "Charisma: a spatial explicit simulation model of submerged macrophytes". Ecol. Model. 159, 103-116.
- Wetzel, R. G. 1993. *Limnology*. 2nd.ed. Saunders, Coll.Publ., Fort Worth.

Wium-Andersen, S. 1987. "Allelopathy among aquatic plants". *Archiv. Hydrobiologie Beith.*, 27, pp. 167-172.

PARTE V: Conclusões

Capítulo 8

Considerações Finais

Com base nas informações obtidas nos capítulos constituintes desta Tese, foi possível alcançar um entendimento sobre o papel das macrófitas aquáticas submersas em lagos rasos subtropicais quanto a sua importância para a (i) qualidade da água (ii) estruturação da comunidade fitoplanctônica (iii) estabilidade do estado alternativo de águas claras (iv) decomposição e ciclagem de nutrientes (v) conservação e restauração. Somente através da união de disciplinas como limnologia, ecologia aplicada e modelagem-matemática essas questões puderam ser elucidadas. Para tanto, o trabalho contou uma série de abordagens, como levantamentos de campo, etapas experimentais e uso de modelos ecológicos para avaliar a influência de macrófitas sobre a dinâmica do ecossistema de estudo, a Lagoa Mangueira (RS).

A partir do levantamento de campo na Lagoa Mangueira foram descobertos os efeitos da vegetação submersa sobre a regulação biogeoquímica do meio aquático e comunidade fitoplanctônica. Estas observações reforçaram a expectativa de investigar interações como alelopatia e competição por fósforo em escala experimental. Da mesma forma, surgiu a necessidade de investigar o possível efeito inverso das plantas no ambiente, no caso de haver um colapso da vegetação submersa em função de impactos antropogênicos, como uma depleção drástica do nível da água na Lagoa Mangueira para irrigação da rizicultura. Para isto, tornou-se necessário quantificar as taxas da lixiviação de compostos das principais espécies de macrófitas do sistema durante sua decomposição visando parametrizar um modelo que representasse a cinética de liberação de nutrientes e carbono para a massa da água do tecido vegetal. Esta etapa de parametrização possibilitou levar a cabo estudos de modelagem ecológica com uma maior aproximação da realidade. Com base nos modelos ecológicos utilizados, os quais consideram o efeito positivo de macrófitas submersas sobre a qualidade da água, foram simulados cenários hipotéticos estimando o potencial das plantas para a estabilidade de do estado de águas claras em lagos rasos subtropicais comparativamente a lagos temperados. E, por fim, visando gerar subsídios para uma gestão do uso de recurso hídrico da Lagoa Mangueira, foram obtidos *insights* sobre o crescimento do fitoplâncton em função do colapso da vegetação submersa e possibilidade de deriva de estados alternativos. Para concluir, esses tópicos são analisados de forma integrada a seguir.

Efeitos de retro-alimentação positiva e relação antagônica com o fitoplâncton: conceitos para restauração e conservação de lagos rasos subtropicais

A análise de campo, em conjunto com experimentos em laboratório, permitiu concluir que as macrófitas submersas nativas estudadas exercem mecanismos de retro-alimentação positiva, os quais influenciam características físico-químicas da água afetando também a estrutura da comunidade fitoplanctônica. Através de mecanismos como alelopatia e competição por nutrientes, comprovados experimentalmente, as macrófitas são capazes de inibir direta e indiretamente o crescimento excessivo do fitoplâncton, principalmente de cianobactérias.

A grande produção de ácidos húmicos, seja pela excreção ou decomposição, é um fator determinante para a estruturação da comunidade fitoplânctônica (Steinberg *et al.*, 2007). Ácidos húmicos contêm uma diversidade de compostos, incluindo polifenóis potencialmente alelopáticos que são secretados pelas macrófitas ou originados da decomposição de seu tecido (Hilt *et al.*, 2006; Sun *et al.*, 2005; Sun *et al.*, 2006). Há trabalhos que citam a suscetibilidade de cianobactérias a ácidos húmicos devido à sua simples estrutura celular comparada a clorofíceas, mais adaptadas a se desenvolver sob tais condições (Prokhotskaya & Steinberg, 2007). Outro suposto efeito dos ácidos húmicos para inibir o crescimento do fitoplâncton seria de forma indireta, em função da sua capacidade de complexação com a enzima fosfatase alcalina. Esta enzima é liberada por certas espécies de fitoplâncton para hidrolizar o fósforo orgânico dissolvido no meio aquático (Stewart & Wetzel, 1982b). A complexação ocorre tanto com enzimas livres na água como com aquelas atachadas à superfície das algas. Devido à inativação da enzima pela complexação com o ácido húmico, a alga sofre limitação de fósforo e conseqüentemente é induzida a gastar energia para sintetizar mais enzimas (Wetzel, 1992). Além disso, fatores físicos como absorção da luz pela presença elevada de ácidos húmicos e estagnação da água, em função da densa vegetação submersa, criam um ambiente altamente seletivo. Em áreas com vegetação submersa, são selecionados grupos funcionais de fitoplâncton adaptados a estas condições, sendo basicamente representados por espécies de diatomáceas metafíticas litorâneas e flagelados unicelulares, estrategistas C-R, capazes de migrar buscando melhores condições de luz e nutrientes, evitando a sedimentação (Padisák *et al.*, 2009). Outras pequenas espécies de diatomáceas, clorofíceas, crisofíceas e cianobactérias são também encontradas. Estudos anteriores reforçam a preferência de flagelados (*Cryptomonas* sp. e *Rhodomonas* sp.) e baixa contribuição de cianobactérias e clorofíceas em áreas com vegetação submersa

(van den Berg *et al.*, 1998). Por outro lado, na zona pelágica da Lagoa Mangueira, espécies com maior proporção área/volume (K, S-estrategistas), como grandes cianobactérias e clorofíceas foram responsáveis pelos maiores valores de biomassa e clorofila-a observados em comparação com a área vegetada.

Os testes experimentais para investigar o mecanismo de alelopatia revelaram quais espécies são potencialmente alelopáticas ou competidoras por nutrientes. As macrófitas *Myriophyllum spicatum* e *Cabomba caroliniana* demonstram capacidade para reduzir diretamente o crescimento de cianobactérias por contato. Por outro lado, espécies como *Ceratophyllum demersum* e *Egeria densa* exerceram alta capacidade de absorção de PO₄ da água. Desta forma, o manejo dessas macrófitas em ambientes eutrofizados pode ser conduzido de forma alternada. Enquanto as espécies alelopáticas são introduzidas no sistema para reduzir diretamente a densidade de cianobactérias, as sequestradoras de fósforo podem ser aplicadas, posteriormente, para reduzir a concentração de nutrientes disponíveis na massa da água, estabilizando condições oligotróficas, mesmo tendo em vista futuros inluxos de fósforo no sistema. Esta forma de manejo possibilitaria uma aproximação a condições reais em lagos naturais, onde estandes monoespecíficos coexistem de forma aglomerada na mesma área, como na Lagoa Mangueira. Pelo fato das plantas se desenvolverem em conjunto com grande quantidade de biomassa, é natural que os mecanismos de inibição sejam amplificados, aumentando ainda mais o efeito contra a dominância de cianobactérias.

Conforme os resultados obtidos com a modelagem ecológica (Modelo Charisma 2.0, Van nes *et al.*, 2003), os efeitos de retro-alimentação positiva sobre a transparência da água tende a ser maior em ecossistemas de baixa latitude, onde o crescimento da vegetação é contínuo ao longo do ano. Em lagos temperados com presença de vegetação submersa, a sazonalidade acentuada provoca um ciclo de crescimento que se caracteriza pela senescência e morte da vegetação, no outono/inverno, devido às baixas temperaturas. Em função disto, lagos temperados relativamente eutrofizados tendem a apresentar florações no início da primavera, pois como as plantas necessitam rebrotar, elas não conseguem competir com o fitoplâncton (Van Nes *et al.*, 2002). Havendo disponibilidade de nutrientes, o sistema é dominado pelas algas caracterizando o estado de águas turvas (Scheffer *et al.*, 1998). Eventualmente, este quadro pode ser revertido após o crescimento da vegetação, se as condições não forem demasiadamente eutróficas. Assim, é comum verificar-se dois estados alternativos dentro de um ciclo anual (Van nes *et al.*, 2003). Por outro lado, em ambientes subtropicais e tropicais, as

plantas crescem continuamente e, conseqüentemente, o estado de águas claras tende a perpetuar, a não ser que ocorram alterações, *e.g.*, depleção no nível da água, mudanças climáticas e, principalmente, aportes excessivos de nutrientes. Se a ocorrência destas alterações exceder frequentemente a resistência do estado de águas claras, a resiliência é diminuída e o sistema pode sofrer uma inversão de estados (Scheffer *et al.*, 2001).

O alto índice de biodiversidade característico de regiões de baixa latitude, como no caso da Lagoa Mangureira, difere amplamente dos sistemas aquáticos de climas temperados onde foi concebida a maioria das teorias atuais em limnologia, como a teoria de estados alternativos (Moss, 1990; Sondeergard *et al.*, 2000; Angeler *et al.*, 2003; Jeppesen *et al.*, 1997). Sendo assim, embora estes conceitos tenham reconhecimento em lagos temperados, foram pouco explorados em ambientes subtropicais e tropicais (Mazzeo *et al.*, 2003; Meerhoff *et al.*, 2006). As diferenças entre estes dois tipos de ambientes, além da riqueza e ciclo de vida de macrófitas, reside também na diversidade de nichos dos organismos aquáticos. Por exemplo, consumidores secundários e terciários possuem hábitos alimentares, na sua maioria, não restritos (onivoria) e acabam aumentando a complexidade de interações tróficas. Além de tornar o entendimento dos processos de interações mais difícil (Jeppesen *et al.*, 1997), isto dificulta também qualquer possibilidade de biomanipulação para se obter um estado de águas claras. Além disso, o controle de algas por grandes espécies de zooplâncton (*Daphnia sp.*) não é representativo, pois há uma relativa ausência destes organismos em ambientes tropicais e subtropicais (Meerhof *et al.*, 2006). Tampouco há uma relação significativa entre o zooplâncton e sua predação por peixes, em função da onivoria. Isto constitui outro fator restritivo ao emprego de técnicas de controle de algas por mecanismos de *top-down* (Jeppesen *et al.*, 2007), isto é, alterando a comunidade de peixes para se obter, através de um efeito em cascata, redução na densidade de algas. Portanto, o fato de comprovar a influência de macrófitas sobre o *pool* de nutrientes, disponibilidade de luz, e relação antagônica com o fitoplâncton, especialmente com cianobactérias, demonstra que o manejo de macrófitas é uma alternativa mais viável para estabilizar e alcançar um estado de águas claras em lagos subtropicais e tropicais. Além disso, a confirmação dos efeitos de retro-alimentação positiva por parte das macrófitas é um indício de que estados alternativos podem ocorrer também em ecossistemas de baixa latitude.

Gestão da Lagoa Mangureira

A partir dos levantamentos de campo na Lagoa Mangueira, concluiu-se que as macrófitas submersas se estabelecem em função de um gradiente de profundidade e, principalmente, em função da velocidade da água. A Lagoa Mangueira originou-se a partir do último evento de transgressão-regressão, ocorrido há 5.000 anos e, portanto, sua litologia consiste basicamente de areia e restos calcários de conchas. Como a velocidade da água determina também o padrão de transporte de sedimentos, formam-se bancos de areia ao longo da costa que acabam gerando pontais, recortes e zonas rasas. Estas áreas facilitam o estabelecimento de macrófitas emergentes, que por sua vez, atenuam a velocidade da água, permitindo o estabelecimento da vegetação submersa. Os estandes de macrófitas emergentes, compostos principalmente por *Scirpus californicus* e *Zizaniopsis bonariensis*, possuem a capacidade de atenuar em até 70 % os ventos predominantes da região (Paz *et al.*, 2005), criando de fato um local abrigado, com águas relativamente estagnadas. Somente assim, as macrófitas submersas conseguem se estabelecer, uma vez que a composição de seu tecido extramente lábil, para facilitar a troca gasosa, é muito menos resistente comparado às emergentes, que são compostas basicamente por fibras e grandes lacunas de tecido aerenquimatoso (Finkler Ferreira, 2005). Da mesma forma, a estrutura de ancoragem de submersas também tende a ser muito mais frágil do que a das emergentes, as quais conseguem se estabelecer mesmo sob intensa força de cisalhamento. Por outro lado, após o estabelecimento de um banco de vegetação submersa, sua própria biomassa reforça a atenuação das ondas e correntes. Isto sugere outro efeito de retro-alimentação positiva necessário para sua distribuição dentro do corpo hídrico.

A Lagoa Mangueira possui águas com condições oligo a mesotróficas e se localiza numa região subtropical, cuja variação térmica é mais tênue do que em ambientes temperados. Estas variações climáticas afetam relativamente pouco a produção primária durante o inverno e verão. Há apenas um leve aumento na produção do fitoplâncton no verão, deixando as águas pelágicas relativamente mais turbidas (Fragoso *et al.*, 2009). No entanto, ao longo das campanhas de campo, observou-se que as áreas ocupadas por vegetação de macrófitas submersas apresentam águas com baixíssima clorofila-a ao longo de todo ano, sugerindo a influência positiva sobre a qualidade da água.

Embora as macrófitas submersas tenham a capacidade de aumentar a transparência da água através de seus diversos mecanismos de retro-alimentação positiva, estas plantas podem também prover grandes quantidades de nutrientes e carbono para a coluna da água através da decomposição de sua biomassa. A decomposição de restos de tecidos lignificados de macrófitas aquáticas contribui para a cadeia de detritos, disponibilizando carbono na forma particulada de forma lenta para níveis tróficos primários e superiores (Wetzel, 1993). Porém, conforme visto experimentalmente, durante a primeira fase de decomposição ocorre a lixiviação de grandes quantidades de compostos orgânicos que se tornam prontamente disponíveis para a massa da água na forma dissolvida. A lixiviação destes compostos foi maior após cinco dias de incubação, ou seja, em função da lise celular durante a senescência, seguindo uma função sigmoideal. Esta fração dissolvida é responsável pela maior parte do seston presente na Lagoa Mangueira (Schutz & Motta Marques, 2004). Assim, assume-se que o metabolismo da Lagoa depende em boa parte da ciclagem de nutrientes oriunda das comunidades de macrófitas aquáticas. Em lagos rasos com dominância de vegetação submersa em zonas litorâneas, como a Lagoa Mangueira, é reconhecido que este compartimento exerce enorme influência sobre o metabolismo de águas pelágicas (Wetzel, 1992). Portanto, alterações no nível da água exacerbadas tanto por uso do recurso (retirada da água/estressor antrópico) como condições extremas de clima (estressor natural) podem efetivamente afetar o compartimento de plantas aquáticas causando alterações sobre a estrutura trófica do corpo hídrico (Sondergaard *et al.*, 2000) afetando, em última instância, estoques pesqueiros. A probabilidade de estressores climáticos provocarem danos neste sentido estaria vinculada a um evento de seca associado ao uso da água para rizicultura. Portanto, o impacto mais provável é de fato a depleção no nível da água no sistema.

Com base na aplicação da modelagem ecológica na Lagoa Mangueira, foram vislumbrados cenários de eutrofização, em função do colapso da vegetação submersa, devido à tomada da água do sistema para rizicultura. Como as macrófitas submersas se encontram nas áreas mais rasas, elas seriam certamente afetadas pela redução do nível da água. Os resultados desta modelagem indicaram uma diminuição da transparência da água e inversão de estados, em função da concentração de orto-P no sistema, decorrente da lixiviação das macrófitas em decomposição. Considerando a composição de grupos funcionais do fitoplâncton, ao longo de um gradiente crescente de orto-P na Lagoa Mangueira, as simulações sugeriram um limiar crítico para a floração de cianoobactérias

em torno de 0.05 mg L^{-1} . A partir deste limiar o sistema poderia passar para um estado dominado por cianobactérias. Embora essas respostas tenham sido obtidas após a calibração prévia do modelo para a água de estudo, os resultados servem apenas para especular cenários visando a gestão do ecossistema. Portanto, vale salientar a importância de aliar a modelagem ecológica ao levantamento de dados de campo e laboratoriais para verificar a real possibilidade de ocorrência de cenários simulados. Linhas de pesquisa neste sentido são inovadoras, pois são o resultado da junção de disciplinas biológicas e matemáticas em prol do entendimento global de um ecossistema. Somente desta forma, torna-se exequível gerar elementos para uma gestão abrangente de usos da água e conservação de lagos, como no caso da Lagoa Mangueira. No contexto de grande escala, o Sistema Hidrológico do Taim.

Referências Bibliográficas

- Angeler, D. G., Chow-Fraser, P., Hanson, M.A., Sánchez-Carrillo & Zimmer, K.D. (2003) Biomaniplulation: a useful tool for freshwater wetland mitigation? *Freshwater biology*, 48, 2203-2213.
- Fragoso Jr., C.R., Motta Marques, D.M.L, Collischonn, W., Tucci, C.E.M., Van Nes, E.H. (2008) Modelling spatial heterogeneity of phytoplankton in Lake Mangueira, a large shallow subtropical lake in South Brazil. *Ecological Modelling*, 219, 125-137.
- Finkler Ferreira, T.F; Motta Marques, D.M.L & Vilanueva, A. (2003) O Hidroperíodo de Banhado e a Carga de Matéria Orgânica Dissolvida de *Scirpus Californicus* (C.A.May) Steud. Anais do Congresso Brasileiro de Limnologia. UFJF. Minas Gerais.
- Finkler Ferreira, T. (2005) Ecologia e aplicabilidade e métodos para avaliação da produção primária de *Zizaniopsis bonariensis*, uma macrófita aquática emergente, no Sistema Hidrológico do Taim, RS. Dissertação de Mestrado. Programa de Pós Graduação em Ecologia/Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 142p
- Hilt, S.; Ghobrial, M.G. N. & Gross, E. M. 2006. In situ allelopathic potential of *Myriophyllum verticillatum* (Haloragaceae) against selected phytoplankton species. *J. Phycol.* 42: 1189–1198.
- Jeppensen, E. Laurindsen, T.L., Kairesalo, T. Perrow, M.R. (1997) Impact of submerged macrophytes on fish-zooplankton interactions in lakes. In: Jeppensen, E. ed. *The structuring role of submerged macrophytes in lakes*. New York: Springer- Verlag. p 91-114.
- Mazzeo, N., Rodriguez-Galego, L., Fruk, C., Meerhoff, M., Gorga, J. Lacerot, G., Quintans, F., Loureiro, M., Larrea, D. & García-Rodríguez, F. Effects of *Egeria densa* Planch. beds on a shallow lake without piscivorous fish. 2003. *Hydrobiologia*, 506-509: 591-602.
- Meerhoff, M.; Fosalba, C., Bruzzone, C., Mazzeo N., Noordoven, W., Jeppesen, E. (2006) An experimental study of habitat choice by *Daphnia*: plants signal danger more than refuge in subtropical lakes. *Freshwater Biology* 51,1320-1330

- Moss, B. (1990). Engineering and biological approaches to the restoration from eutrophication of shallow lakes in which aquatic plant communities are important components. *Hydrobiologia* 200/201, 367-377.
- Padisák, J. Crossetti, L.O. & Naselli-Flores, L. 2009. Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. *Hydrobiologia* 621: 1-19.
- Paz, A. R. ; Villanueva, A. O. N. ; Schettini, E. B. C. (2005) The influence of spatial vegetation distribution on Taim Wetland hydrodynamics. In: Dynamics and biochemistry of river corridors and wetlands, 2005, Foz do Iguacu. Proceedings of symposium held during the VIIth IAHS Scientific Assembly.
- Prokhotskaya, V.Y. & Steinberg, C.E.W. (2007). Differential Sensitivity of a Coccal Green Algal and a Cyanobacterial Species to Dissolved Natural Organic Matter (NOM). *Env Sci Pollut Res* 14 (1): 11 – 18.
- Scheffer, M. 1998. Ecology of shallow lakes. Chapman and Hall, London.
- Sheffer M., Carpenter, S., Foley J.A., Folkes C. & Walker B. (2001) Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 413, 591-596.
- Søndergaard, M. & Moss, B. (1998). Impact of submerged macrophytes on phytoplankton in shallow freshwater lakes. *Ecological Studies*. 131, 115-132.
- Steinberg, C.E.W., Kamara, S., Prokhotskaya, V.Y., Manusadzianas, L. Karasyova, T.A., Timofeyev, M.A., Jie, Z., Paul, A., Meinelt, T., Farjalla, V.F., Matsuo, A.Y.O., Burnison, B.K. & Menzel, R. 2006. Dissolved humic substances – ecological driving forces from the individual to the ecosystem level? *Freshwater Biology* 51: 1189–1210.
- Steinberg, C.E.W., Meinelt, T., Timofeyev, M.A., Bittner, M. & Menzel, R. 2008. Humic Substances, Part 2: Interactions with Organisms. *Env Sci Pollut Res* 15 (2): 128-135.
- Schütz, A.R., & Motta Marques, D. (2003). Exportação de Seston e MOD do Sistema Hidrológico do Taim. In: MOTTA MARQUES, D. da (Coord.). Sistema hidrológico do Taim: projeto integrado UFRGS, FURG, FZB. Porto Alegre. 2 f. (CNPq. Pesquisas Ecológicas de Longa Duração. Sítio 7).
- Søndergaard, M. Jeppensen, E. Pensen, J.P. & Lauridsen, T. (2000) Lake restoration in Denmark. *Lakes & reservoirs: Research and Management*, 5, 151-159.
- Stewart, A.J., Wetzel, R.G. (1982b). Influence of dissolved humic materials on carbon assimilation and alkaline phosphatase activity in natural algal-bacterial assemblages. *Freshwater Biology*, 12 (4): 369- 380.
- Sun, B-k, Tanji, Y. & Unno, H. 2005. Influences of iron and humic acid on the growth of the cyanobacterium *Anabaena circinalis*. *Biochemical Engineering Journal* 24: 195–201.
- Sun, B-k, Tanji, Y. & Unno, H. 2006. Extinction of cells of cyanobacterium *Anabaena circinalis* in the presence of humic acid under illumination. *Appl Microbiol Biotechnol* 72: 823–828.
- Van Nes, H., Scheffer, M., Van Den Berg, M. & Copps, H. (2002) Aquatic macrophytes: restore, eradicate, or is there a compromise? *Aquatic Botany*, 72, 387-403.
- Van Nes, E. H., Scheffer, M., Van Den Berg, M. & Copps, H. (2003) Charisma: a spatial explicit simulation model of submerged macrophytes. *Ecol. Model.* 159, 103-116.
- Wetzel, R.G. (1992) Gradient-dominated ecosystems: sources and regulatory functions of dissolved organic matter in freshwater ecosystems. *Hydrobiologia* 229,181-198.

