

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ  
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

MÁRCIO JOSÉ DA SILVEIRA

**Como fatores bióticos e abióticos podem influenciar a capacidade de resistência dos habitats às invasões e o potencial invasor de espécies não-nativas de macrófitas aquáticas submersas**

Maringá  
2014

MÁRCIO JOSÉ DA SILVEIRA

**Como fatores bióticos e abióticos podem influenciar a capacidade de resistência dos habitats às invasões e o potencial invasor de espécies não-nativas de macrófitas aquáticas submersas**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada do Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Biologia das Interações Orgânicas.

**Orientador:** Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz

Maringá  
2014

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)  
(Biblioteca Central - UEM, Maringá, PR, Brasil)

S587c Silveira, Márcio José da  
Como fatores bióticos e abióticos podem influenciar a capacidade de resistência dos habitats às invasões e o potencial invasor de espécies não-nativas de macrófitas aquáticas submersas / Márcio José da Silveira. -- Maringá, 2014.  
95 f. : il., figs., tabs.

Orientador: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz.  
Tese (doutorado) - Universidade Estadual de Maringá, Centro de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada, 2014.

1. Interação herbívoro-planta. 2. Predação. 3. Plantas - Morfologia. 4. Filtros ambientais. 5. Mudanças globais. I. Thomaz, Sidinei Magela, orient. II. Universidade Estadual de Maringá. Centro de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada. III. Título.

CDD 22.ed. 581.76

SOI-002044

# FOLHA DE APROVAÇÃO

MÁRCIO JOSÉ DA SILVEIRA

## **Como fatores bióticos e abióticos podem influenciar a capacidade de resistência dos habitats às invasões e o potencial invasor de espécies não-nativas de macrófitas aquáticas submersas**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada do Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Biologia das Interações Orgânicas pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

### COMISSÃO JULGADORA

Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz  
Universidade Estadual de Maringá (Orientador)

Prof. Dra. Priscila Carvalho  
Universidade Federal de Goiânia

Prof. Dr. Edson Fontes de Oliveira  
Universidade Técnica Federal do Paraná (Campus Londrina)

Prof. Dra. Sandra Andréia Pierini  
Unicesumar

Prof. Dra. Karina Fidanza Rodrigues  
Universidade Estadual de Maringá

Aprovada em: 26 de março de 2014.

Local de defesa: Anfiteatro Nupélia, Bloco G90, campus da Universidade Estadual de Maringá.

## DEDICATÓRIA

*Dedico esta tese a meus pais Ivo e Maria, que mesmo com o pouco conhecimento nunca imaginaram em ter um filho doutor, mas me incentivaram a correr atrás dos meus sonhos e chegar cada vez mais longe.*

## AGRADECIMENTO(S)

*A Deus criador e dono de tudo, por ter me guiado neste novo caminho em minha vida, me dado força nas horas difíceis e que nunca me abandona.*

*Ao meu orientador e grande amigo, Dr. Sidinei Magela Thomaz, pela oportunidade, confiança, apoio, entendimento, pelas risadas, e pelo excelente profissional que conheci.*

*Aos membros da banca, Dr. Edson Fontes de Oliveira, Dra. Priscila de Carvalho, Dra. Sandra Andréia Pierini e Dra. Karina Fidanza Rodrigues pela participação na banca e as pertinentes considerações feitas ao manuscrito. E pelos professores Dr. Luiz Antônio de Sousa e Dra. Cláudia Costa Bonecker, que aceitaram ser suplentes em minha banca de tese.*

*A meus pais Ivo e Maria que sempre me deram apoio em tudo mesmo nas horas mais difíceis. Aos meus irmãos e cunhadas e sempre acreditaram em mim, e a meu sobrinho e sobrinhas que no decorrer desse doutorado vieram ao mundo para me alegrar.*

*A minha esposa Vanessa que sempre esteve em meu lado em tudo, me amando e compreendendo as horas difíceis.*

*A toda família da minha esposa, Osvaldo, Olécia, Dalma e Evandro*

*Aos meus amigos do Grupo de Oração Servos do Pai, que me ajudaram a crescer espiritualmente.*

*A Márcia Leonel, secretária do PGB, por todo o auxílio e, principalmente, pela paciência.*

*Por suprir minhas necessidades bibliográficas, agradeço aos queridos Maria Salete Ribelatto Arita e João Fábio Hildebrandt, bibliotecários do Nupélia. E à Salete, em especial, pela grande confiança, e me suprir de palavras carinhosas.*

*Aos amigos e amigas, Heloísa, Du, Fernando, Wilson, Eduardo, Thamis, Fabielle, Camila, Thaisa, Roger companheiros de laboratório espetaculares, que fizeram com que eu encontrasse um lar no meu local de trabalho.*

*Ao laboratório de Limnologia e de zoobentos pelo auxílio para a realização das análises de sedimento e água*

*Ao NUPÉLIA/UEM pelo aporte logístico.*

*A todos funcionários do Nupélia que me acolheram com muito carinho.*

*Aos professores do PGB e PEA, que sempre me apoiaram com ensinamentos conselhos.*

*Ao Valdenir e gazo que tando que ajudaram em coletas de campo, aos funcionários da base avançada de pesquisas do Nupélia em Porto Rico/PR. pela prontidão e grande apoio em campo.*

*Ao programa de pós-graduação em Biologia Comparada (PGB) da Universidade Estadual de Maringá, PR.*

*À Capes pela concessão dos 48 meses da bolsa de estudos durante o curso de doutorado.*

*Ao CNPq pela concessão de grants para o professor Dr. Sidinei Magela Thomaz, possibilitando a realização de coletas, experimentos e análises.*

*“Se você acreditar verás  
a gloria de Deus”  
(JO 11, 40)*

# **Como fatores bióticos e abióticos podem influenciar a capacidade de resistência dos habitats às invasões e o potencial invasor de espécies não-nativas de macrófitas aquáticas submersas**

## **Resumo**

Introduções de espécies exóticas tornaram-se um problema proeminente que ecólogos e gestores ambientais têm enfrentado nos últimos anos, e as introduções têm aumentado dramaticamente nas últimas décadas. Além disso, uma preocupação emergente é que com as mudanças climáticas essas introduções podem se agravar, acarretando diversos impactos sobre a biodiversidade. Portanto, a compreensão dos mecanismos que levam as espécies não-nativas a invadir os diferentes ecossistemas é de extrema importância, a fim de minimizar as causas e os possíveis impactos decorrentes das invasões. Plantas aquáticas têm se espalhado rapidamente e invadido diversos ambientes, onde já têm causado severos impactos sobre a biodiversidade e funções ecológicas. Portanto, um grande desafio para a pesquisa de plantas invasoras é desenvolver a capacidade de prever o potencial invasor das espécies e a capacidade de resistência dos habitats às invasões. Algumas hipóteses baseadas em teorias ecológicas podem explicar o sucesso ou o insucesso nas introduções de espécies não-nativas em diferentes habitats. Alguns pesquisadores tem direcionado seus estudos em responder como as relações planta-herbívoros podem influenciar o estabelecimento e a propagação de plantas não-nativas. Isso porque há estudos indicam que os herbívoros podem desempenhar um importante papel no processo de invasão de espécies. As condições ambientais e a disponibilidade de recursos impõem limitações aos organismos que demandam dos indivíduos diferentes estratégias ecológicas condicionadas a restrições evolutivas e históricas. Logo, condições restritivas como fatores abióticos e bióticos (por exemplo, características do sedimento, temperatura, competição com espécies nativas, etc.) atuam como filtros ambientais que podem diminuir as chances de invasão e estabelecimento de espécies não-nativas em diversas regiões. Entretanto, as respostas plásticas demonstradas por algumas espécies podem ser um dos principais meios de adaptação à heterogeneidade ambiental, fator este que pode aumentar a invasão de espécies não-nativas. Embora diversas hipóteses sejam sugeridas e testadas para as invasões biológicas, os resultados acerca dos diferentes mecanismos relacionados ao potencial invasor e à qualidade dos habitats ainda são contraditórios e estão longe de ser elucidados. Porém, é sabido que diferentes mecanismos devem agir conjuntamente sobre as invasões. Neste trabalho, realizamos estudos experimentais e observações de campo, testando essas hipóteses separadamente e em conjunto para melhor entender os processos que levam à invasão de uma espécie não-nativa em um novo ecossistema.

**Palavras chaves:** interações predador-presa, plasticidade fenotípica, filtros ambientais, mudanças climáticas



## **How abiotic and biotic factors influence the resistance of the habitats to invasions of non-native species of aquatic macrophytes**

### **Summary**

Introductions of exotic species have become a prominent problem that ecologists and environmental managers have confronted in the last years, and the introductions have increased dramatically in recent decades. In addition, an emerging concern is that with climate change these introductions can exacerbate, causing several impacts on biodiversity. Therefore, understanding the mechanisms which lead non-native species to invade the different ecosystems is extremely important in order to minimize the causes and potential impacts of invasions. Aquatic plants have spread rapidly and invaded several environments, where they have caused severe impacts on biodiversity and ecological functions. Therefore, a great challenge for research on invasive plants is to develop the ability to predict the invasive potential of the species and the resistance of the habitats to invasions. Some hypotheses based on ecological theories can explain the success or failure in the introductions of non-native species in different habitats. Some researchers have directed their studies to answer as plant-herbivore relationships can influence the establishment and spread of non-native plants. There are several studies indicating that herbivores may play an important role in the process invasion species. Environmental conditions and the availability of resources impose limitations to the different organisms that require of the individual's ecological strategies conditioned by historical and evolutionary restrictions. Therefore, restrictive conditions such as abiotic and biotic factors (e.g. sediment characteristics, temperature, competition with native species, etc.) operate as environmental filters that can reduce the chances of invasion and establishment of non-native species in various regions. However, the plastic responses demonstrated by some species can be a main means of adaptation to environmental heterogeneity, and this factor may increase the invasion potential of non-native species. Although several hypotheses are suggested and tested for biological invasions, the results about of the different mechanisms related to the invasive potential and quality of habitats are still contradictory and are far from being elucidated. However, different mechanisms might act jointly and sometimes synergistically on invasions. In this thesis, we carried out experimental and field observations to test these hypotheses separately and together to better understand the processes that lead to the invasion of non-native species in a new ecosystem.

**Keywords:** prey-predator interactions, phenotypic plasticity, environmental filters, climate change

## LISTA DE TABELAS

### **A macrófita submersa invasiva *Egeria densa* Planch é mais vigorosa em seus habitats introduzidos do que em seus nativos?**

**Tabela 1:** Locais amostrados em diferentes tipos de corpos d'água em ambas as regiões (Brasil e França), coordenadas e número de amostra por local amostrado.

**Tabela 2:** Resultados das características físicas e químicas da água entre o Brasil e França (média  $\pm$  desvio padrão e valores de *P*).

### **Temperatura e densidade de plantas afetam o potencial invasor de três espécies não-nativas de planta aquática altamente invasivas**

**Tabela 1:** Resultados da ANOVA bifatorial para os efeitos de densidades (D) (baixa 2 e alta 4) e temperatura (T) (16 e 19 graus), e suas interações, para a TCR do comprimento da planta, número de ramos laterais e número de raízes, para os tratamentos em monocultura separadamente para cada espécie *E. canadensis*, *E. densa* e *L. major*.

**Tabela 2:** Resultados da ANOVA trifatorial para os efeitos da temperatura (T) (16 °C 19 °C), espécies vizinhas (EV) (*E. canadensis* ou *E. densa* ou *L. major*) e densidades (D) (1:1, 2:2, 3:1, 1:3) e suas interações, para a TCR do comprimento da planta, número de ramos laterais e número de raízes para os tratamentos em cultura mista separadamente para cada espécie *E. canadensis*, *E. densa* e *L. major*.

### **As respostas da macrófita invasora *Hydrilla verticillata* diferem da nativa *Egeria najas* em relação às concentrações de matéria orgânica e lama do sedimento**

**Tabela 1:** Médias e desvio padrão das variáveis abióticas da água mensuradas nos tanques durante a realização do experimento.

**Tabela 2:** Resultado das equações com os melhores modelos para os atributos de comprimento da planta (cm), número de ramos laterais, massa seca (g/raízes) e massa seca (g/planta) para as espécies *Egeria najas* e *Hydrilla verticillata*.

## LISTA DE FIGURAS

### **A macrófita submersa invasiva *Egeria densa* Planch é mais vigorosa em seus habitats introduzidos do que em seus nativos?**

**Figura 1:** Porcentagem de plantas danificadas por herbívoros no Brasil e na França (a) e, separadamente, para cada tipo de corpo d'água (b).

**Figura 2:** Correlações entre porcentagem de plantas danificadas pela herbivoria e a as concentrações de nitrogênio (a) e fósforo (b) para o Brasil (○) e França (▲).

**Figura 3:** Diferenças morfológicas entre as populações de *Egeria densa* no Brasil (barras pretas) e na França (barras vazias).

**Figura 4:** Atributos morfológicos de populações de *Egeria densa* em diferentes tipos de corpos d'água do Brasil (barras pretas) e França (barras vazias). As diferentes letras acima das colunas indicam diferenças significativas entre os ambientes.

### **Temperatura e densidade de plantas afetam o potencial invasor de três espécies não-nativas de planta aquática altamente invasivas**

**Figura 1:** Valores médios e erro padrão dos atributos: TCR do comprimento da planta, número de ramos laterais e número de raízes separadamente para as espécies *E. canadensis* - *Ec* (a,d,g), *E. densa* - *Ed* (b,e,h) e *L. major* - *Lm* (c,f,i) em monoculturas e nas diferentes densidades (baixa-2 e alta-4) para temperaturas de 16 °C (barras pretas) e 19 °C (barras brancas). Letras maiúsculas diferentes são usadas para indicar a diferença significativa entre as densidades e as diferentes letras pequenas acima das colunas são utilizados para indicar a diferença significativa entre as temperaturas.

**Figura 2:** Valores médios e erro padrão dos atributos: comprimento da planta, número de ramos laterais e número de raízes separadamente para as espécies *E. canadensis* - *Ec* (a,d,g), *E. densa* - *Ed* (b,e,h), e *L. major* - *Lm* (c,f,i) em culturas mistas nas diferentes densidades (1:1, 2:2, 1:3, 3:1 - o primeiro número refere-se à densidade da espécie alvo) para ambas as temperaturas 16 °C (símbolos brancos) e 19 °C (símbolos pretos), combinado com as diferentes espécies vizinhas *E. canadensis* (□) ou *E. densa* (○) ou *L. major* (Δ). Letras maiúsculas diferentes são usadas para indicar a diferença significativa entre as densidades, diferentes letras pequenas são utilizadas para indicar a diferença significativa entre as temperaturas, e o símbolo (\*) mostra a diferença significativa entre as espécies vizinhas.

**As respostas da macrófita invasora *Hydrilla verticillata* diferem da nativa *Egeria najas* em relação às concentrações de matéria orgânica e lama do sedimento**

**Figura 1:** Matriz de adições com as porcentagens de matéria orgânica total (MO) e lama (L), adicionadas ao sedimento das unidades amostrais. \*Níveis aproximados de MO e lama encontrado no sedimento onde ocorrem ambas as espécies de macrófitas em ambiente natu: IV

**Figura 2:** Médias e desvio padrão do nitrogênio total (NT) e fósforo total (PT) do sedimento analisados para todos os tratamentos em (mg/gPS). \*Níveis de (NT) e (PT), encontrado no sedimento onde ocorrem ambas as espécies em ambiente natural.

**Figura 3:** Efeitos das concentrações de MO e lama sobre os atributos mensurados de *Egeria najas*: comprimento da planta (a), número de ramos laterais (b), massa seca raiz (c) e massa seca da planta (d).

**Figura 4:** Efeitos das concentrações de MO e lama sobre os atributos mensurados de *Hydrilla verticillata*: comprimento da planta (a), número de ramos laterais (b), massa seca raiz (c) e massa seca da planta (d).

# SUMÁRIO

Resumo.....	I
Summary.....	II
Lista de tabelas.....	III
Lista de Figuras.....	IV
<b>CAPÍTULO 1.....</b>	<b>12</b>
Introdução .....	12
Revisão Bibliográfica.....	12
Interação predador-presa.....	12
Plasticidade fenotípica .....	14
Filtros ambientais (abióticos e bióticos) .....	16
Mudanças climáticas .....	19
Conclusão.....	20
Referências.....	21
<b>CAPÍTULO 2.....</b>	<b>30</b>
A macrófita submersa invasiva <i>Egeria densa</i> Planch é mais vigorosa em seus habitats introduzidos do que em seus nativos?.....	30
<b>CAPÍTULO 3.....</b>	<b>53</b>
Temperatura e densidade de plantas afetam o potencial invasor de três espécies não-nativas de planta aquática altamente invasivas.....	53
<b>CAPÍTULO 4.....</b>	<b>76</b>
As respostas da macrófita invasora <i>Hydrilla verticillata</i> diferem da nativa <i>Egeria najas</i> em relação às concentrações de matéria orgânica e lama do sedimento.....	76

### Revisão bibliográfica

#### Introdução

Introduções de espécies exóticas têm se tornado um problema proeminente que ecólogos e gestores ambientais têm enfrentado nos últimos anos (Ehrenfeld, 2003; D'Antonio e Hobbie, 2005). Com isso, a compreensão acerca dos mecanismos relacionados aos processos de invasão de espécies não-nativas nos diferentes ecossistemas é de extrema importância, a fim de minimizar as causas e os possíveis impactos decorrentes das invasões (Tanentezap e Bazely, 2009).

Espécies de plantas aquáticas têm se espalhado rapidamente e invadido diversos ambientes (Carpenter e Lodge, 1986; Jeppesen *et al.*, 1997). Essas espécies invasoras já constituem um grande problema em várias regiões do mundo (Riis *et al.*, 2012) e têm causado severos impactos sobre a biodiversidade e funções ecológicas em diversos ecossistemas aquáticos (Clayton e Edwards, 2006; Thomaz e Esteves, 2011). Sendo assim, um grande desafio para a pesquisa de plantas invasoras é desenvolver a capacidade de prever o potencial invasor das espécies e a capacidade de resistência dos habitats às invasões (Kareiva, 1996).

Diversos mecanismos estão relacionados com as introduções e as invasões de espécies não-nativas nos diferentes habitats. Assim, ecólogos têm proposto inúmeras hipóteses baseadas em teorias ecológicas que podem explicar substancialmente o sucesso ou o insucesso nas introduções de espécies não-nativas (Elton, 1958). Estas incluem: interação predador-presa, plasticidade fenotípica, filtros ambientais (bióticos e abióticos), mudanças climáticas, entre outras.

#### Interação predador-presa

As relações predador-presa, como entre herbívoro e planta, são exemplos de interações consumidor-recurso, que organizam as comunidades biológicas em diversos níveis (Rickfles, 2011). Os herbívoros são organismos que utilizam plantas inteiras ou parte delas. No ponto de vista das relações consumidor-recurso, os herbívoros funcionam como predadores quando consomem plantas inteiras, e como parasitas

quando comem tecidos vivos sem matar suas vítimas (Rickfles, 2011). A interação predador-presa pode ser considerada uma luta evolutiva pela sobrevivência, pois os predadores melhoram suas habilidades de captura, enquanto as presas melhoram suas habilidades de fuga (Ferrari *et al.*, 2010). Não surpreendente, uma forte evidência para o impacto dos hospedeiros pode ser encontrada em vários estudos de caso. Entretanto, estes efeitos são particularmente mais evidentes em estudos relacionados à planta-herbívoros (Hoffman e Schubert 1984; Torchin *et al.*, 2001).

Invertebrados herbívoros são organismos comumente associados às macrófitas aquáticas, sendo assim, a teoria tem abordado como as interações entre herbívoros e plantas podem agravar ou retardar o estabelecimento e a propagação de plantas não-nativas em diversos ambientes (Colautti *et al.*, 2004). A pressão predatória pelos invertebrados herbívoros em ecossistemas de água doce pode desempenhar um papel-chave nas estruturas de comunidades de macrófitas (Sheldon 1987, Gross *et al.*, 2001). Isso porque a atividade diferencial da herbívora pelos invertebrados em macrófitas é influenciado pela defesa das plantas (físicas e químicas), ou por seu conteúdo nutricional (Lodge *et al.*, 1998, Newman *et al.*, 1996). Assim, as formas pelas quais as presas evitam a predação são tão diversas quanto as táticas de caça de seus predadores, fator este, que pode determinar o sucesso ou insucesso das espécies em diversos ecossistemas.

Estudos indicam que os herbívoros podem desempenhar um importante papel no processo de invasão de espécies (Crawley, 1997; Maron e Vila, 2001; Keane e Crawley, 2002). No entanto as relações entre planta-herbívoros podem ser alteradas pelas espécies não-nativas (Estes *et al.*, 2011). Por exemplo, estudos indicam que as espécies de plantas exóticas na região introduzidas apresentam um decréscimo na regulação por herbívoros, assim a probabilidade de herbivoria deveria ser menor na região introduzida do que em locais onde a espécie é considerada nativa, resultando no incremento na distribuição e na abundância da espécie (Hipótese do escape do inimigo, Keane e Crawley, 2002). Apesar disso, outros estudos indicam que herbívoros nativos podem co-evoluir e conseqüentemente adquirir adaptações no qual podem aumentar o consumo por plantas não-nativas (Becerra, 2007; Morrison e Hay, 2011). Trabalhos prévios têm corroborado essa hipótese, indicando uma preferência de herbívoros nativos generalistas por espécies de plantas não-nativas (Ricciardi e Ward, 2006; Parker *et al.*, 2006).

Sendo assim, é fato que as interações planta-herbívoros são um fator importante no processo de invasão, podendo agravar ou retardar a invasão de espécies não-nativas em diversos habitats. Portanto, estudar essas relações é de extrema importância em estudos ecológicos relacionados à invasão biológica, podendo fornecer de antemão informações sobre quais tipos de inimigos naturais podem afetar ou não a invasão de plantas não-nativas nos diferentes habitats.

### **Plasticidade fenotípica**

Uma questão importante na biologia evolutiva é determinar a taxa evolutiva demonstrada pelas espécies nos diferentes habitats (Duckworth, 2009). Através de seu comportamento, organismos determinam onde vivem e se reproduzem, quais recursos utilizam e como os selecionam em resposta aos diferentes competidores e predadores (Mayr, 1963; Bateson, 1988; Wcislo, 1989; Huey *et al.*, 2003). Assim, alguns autores indicam que a elevada plasticidade fenotípica demonstrada pelas espécies tem um papel chave em seus processos evolutivos (Wyles *et al.*, 1983; Wcislo, 1989; Huey *et al.*, 2003; West-Eberhard, 2003; Sol *et al.*, 2005).

Plasticidade fenotípica é definida como a mudança na expressão fenotípica de um genótipo sendo um dos principais meios de adaptação à heterogeneidade ambiental (Bradshaw e Hardwick, 1989; Schlichting, 1986). É amplamente conhecido que os indivíduos são capazes de modificar seus fenótipos em resposta às mudanças ambientais (Bradshaw e Hardwick, 1989; Schlichting, 1986), além disso, estas respostas plásticas podem acarretar a benefícios da aptidão (ou seja, plasticidade fenotípica adaptativa; Pigliucci, 2001) podendo em muitas ocasiões ter efeitos significativos em diferentes níveis de organização ecológica (Miner *et al.*, 2005).

A plasticidade fenotípica de caracteres vegetativos é uma característica encontrada em diversas espécies de plantas aquáticas (Di Nino *et al.*, 2007). Muitos desses caracteres vegetativos ocorrem em habitats caracterizados pelos fortes gradientes ambientais, e em muitas ocasiões exibem respostas distintas pela mudança nas características físicas químicas da água (por exemplo, temperatura, nutrientes entre outras) ou dos níveis tróficos (Gerber e Les, 1994; Garbey *et al.*, 2004, Dorken e Barret, 2004).

Estudos indicam que plantas não-nativas demonstram maior plasticidade fenotípica em relação as espécies nativas (Davidson *et al.*, 2011). Sendo assim, alguns



autores sugerem que a plasticidade fenotípica é um ingrediente importante no potencial invasor de plantas não-nativas em diversos ambientes aquáticos (Daehler, 2003; Thiébaud e Di Nino, 2009). Isso porque a plasticidade fenotípica permite aos invasores ter um maior sucesso em uma ampla gama de recursos ambientais nos diferentes habitats (Daehler, 2003).

Essa teoria faz sentido porque é baseado em várias suposições plausíveis. Em primeiro lugar, uma planta invasora geralmente chega a um novo habitat com poucos indivíduos (em geral, relativamente com baixa diversidade genética) e enfrenta um ambiente diferente daquele em que ela se evoluiu (Davidson *et al.*, 2011). Os elevados níveis de plasticidade fenotípica devem permitir a espécie colonizar e lidar com estas novas condições oferecidas pelo novo habitat, o que levará conseqüentemente ao estabelecimento dessas espécies nessas novas áreas (Schlichting e Levin, 1986). De fato, a amplitude ecológica está positivamente correlacionada com a plasticidade de algumas espécies (Sultan, 2001, Pohlman *et al.*, 2005). Em segundo lugar, a capacidade de tirar proveito das flutuações ambientais através de plasticidade fenotípica adaptativa eleva não somente a habilidade da planta se tornar estabelecida em um novo ambiente, mas também a sua capacidade de superar a vegetação existente, ou seja, o seu sucesso como um invasor (Murray *et al.*, 2002; van Kleunen e Richardson 2007).

A capacidade da planta em se estabelecer em um novo habitat com diferentes condições ambientais através da plasticidade fenotípica, pode ajudar a planta ser mais vigorosa em diversos ambientes. Sendo assim, estudos indicam que espécies não-nativas podem ter melhor desenvolvimento de todos os seus atributos e ser mais vigorosa em sua região introduzida do que em locais onde elas são nativas (Thiébaud e Simberloff, 2001; Thiébaud, 2007). Isso porque o melhor vigor e o sucesso das espécies não-nativas em áreas onde foram introduzidas tem sido atribuída a elevada plasticidade fenotípica demonstrada por estas espécies as diferentes condições ambientais (Crawley, 1997).

Embora vários estudos tenham considerado que a plasticidade fenotípica pode incrementar o vigor das espécies de plantas aquáticas não-nativas em sua região introduzida em comparação as espécies nativas (Thiébaud e Simberloff, 2001; Thiébaud, 2007), o que pode conseqüentemente aumentar o potencial invasor (Richards *et al.*, 2006, Pyšek e Richardson, 2007, Funk, 2008), as evidências acerca do papel da plasticidade fenotípica em espécies de plantas invasoras ainda não são conclusivas. Há

estudos que mostraram resultados contrários ao que é frequentemente assumido, ou seja, que as espécies de plantas invasoras e as espécies nativas ou não-invasivas mostram níveis similares de plasticidade fenotípica, sendo igualmente capazes de apresentar respostas funcionais a heterogeneidade ambiental (Richards *et al.*, 2006; Matesanz *et al.*, 2010; Palacio-López e Gianoli, 2011).

Outro fator é que as plantas podem sofrer grande impacto por herbívoros nativos nesta nova região, assim, mesmo a planta demonstrando uma elevada plasticidade fenotípica aos diversos fatores ambientais (Bradshaw e Hardwick, 1989; Schlichting, 1986), as interações negativas com a comunidade biótica (predação pela fauna aquática) local pode levar ao insucesso da planta.

Entretanto, embora os estudos da plasticidade fenotípica tenham uma longa história em ecologia vegetal (Bradshaw, 1965) e ser este um fenômeno ecológico de suma importância (Miner *et al.*, 2005; Nussey *et al.*, 2007). Estudos indicam que dificilmente a plasticidade fenotípica pode ser observada na natureza (Di Nino *et al.*, 2007; Gianoli e Valladares, 2012). Assim, abordagens experimentais em diferentes escalas espaciais têm se tornado cada vez mais expressivas (Gianoli e Valladares, 2012) para tentar identificar como as espécies respondem através da plasticidade às diferentes condições ambientais (abióticas e bióticas). Nestas abordagens experimentais as diferentes condições ambientais encontradas *in situ*, podem ser manipuladas e controladas com maior facilidade.

### **Filtros ambientais (abióticos e bióticos)**

As condições ambientais e a disponibilidade de recursos impõem limitações aos organismos (Begon *et al.*, 2006) que demandam dos indivíduos diferentes estratégias ecológicas condicionadas a restrições evolutivas e históricas (Begon *et al.*, 2006). Logo, condições restritivas como fatores bióticos e abióticos (por exemplo, características do sedimento, competição com espécies nativas etc.) atuam como filtros ambientais (Keddy, 1992; Keddy, 2000) que podem diminuir as chances de invasão e estabelecimento de espécies não-nativas em diversas regiões.

Os filtros ambientais podem ser tanto abióticos como bióticos, e em muitos casos são os principais responsáveis em estruturar as comunidades em ambientes aquáticos (Keddy, 1992; McGill *et al.*, 2006). Entretanto, pouco se conhece sobre o papel das condições abióticas para o sucesso no estabelecimento das espécies não-

nativas, nem sobre seu papel relativo, comparativamente às interações interespecíficas (Zhang e Liu, 2011).

Em se tratando dos filtros abióticos (por exemplo; disponibilidade de luz, nutrientes, sedimentação da matéria orgânica, entre outros), esses podem assumir um papel importante para o sucesso ou insucesso no estabelecimento de espécies não-nativas em diferentes habitats (Irfanullah e Moss, 2004; Liu *et al.*, 2004). Por exemplo, espécies de macrófitas aquáticas submersas enraizadas que dependem da radiação subaquática para se desenvolver, podem ser introduzidas em um ecossistema, mas não se instalar devido à elevada turbidez. A elevada turbidez tem sido considerada um fator importante evitando a invasão em lagoas da região subtropical pela espécie exótica *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle (Sousa *et al.*, 2009).

Juntamente com a turbidez, as características do sedimento relacionadas ao enriquecimento orgânico é um fator que pode inibir o crescimento e a taxa de sobrevivência de diferentes espécies de plantas aquáticas submersas enraizadas (Barko e Smart, 1986; Wijcka *et al.*, 1992; Terrados *et al.*, 1999). Essa inibição ocorre porque os sedimentos podem apresentar limitações relacionadas à quantidade de nutrientes e oxigênio necessários para o desenvolvimento das plantas. Por exemplo, a decomposição da matéria orgânica no sedimento de ecossistemas aquáticos tende a resultar na geração de carbono, nitrificação do dióxido de carbono, amônia e ou a fermentação do metano (Sousa *et al.*, 2009). Além disso, a decomposição anaeróbica da matéria orgânica no sedimento pode gerar substâncias tóxicas como o metano e o sulfeto, cujos efeitos tóxicos afetam o desenvolvimento de organismos vivos (Wetzel, 1983). Assim, as condições abióticas do sedimento relacionadas às concentrações de matéria orgânica também podem ser responsáveis pelo não estabelecimento de diversas espécies de macrófitas aquáticas (Sousa *et al.*, 2009, 2011). Entretanto, apesar da resistência abiótica oferecida pela turbidez, pelas concentrações da matéria orgânica no sedimento, entre outros, deve-se considerar que esses processos atuam em conjunto com a resistência biótica. Assim, muitas vezes espécies não nativas podem não se estabelecer nem se dispersar nos novos habitats por enfrentarem a resistência biológica (filtro biótico).

Dois fatores bióticos, que atuam como filtros que dificultam a invasão, têm recebido maior atenção: a diversidade de espécies e a densidade de plantas nativas. O primeiro fator recebeu grande atenção de C. Elton (1958). Segundo esse autor, locais

com maior número de espécies devem ser mais resistentes a invasões, em função da maior ocupação de nichos. Já a densidade de espécies pode também reduzir a invasibilidade de um ecossistema (Williamson e Lonsdale, 2004; Lortie *et al.*, 2009). Por exemplo, alguns autores têm sugerido que locais com alta densidade de plantas pode afetar o desenvolvimento e a sobrevivência de outras plantas juvenis em fase inicial de crescimento (Thompson *et al.*, 1990; Creed *et al.*, 1997). Outros estudos indicam que o número de locais invadidos por espécies exóticas de macrófitas aquáticas foi negativamente afetado pela densidade de espécies nativas em lagos norte-americanos (Capers *et al.*, 2007). Porém, esses resultados foram obtidos somente para algumas espécies exóticas encontradas na região, sendo que outras não foram correlacionadas com a densidade.

Ambas as teorias (diversidade ou densidade de espécies) relacionadas às invasões, sugerem que o efeito das espécies residentes sobre as invasoras é negativo, e que o mesmo envolve principalmente mecanismos de competição direta por espaço ou uso dos recursos. A competição surge como um resultado da exigência partilhada pelas plantas para o uso de um recurso limitado, o que leva à diminuição do crescimento, sobrevivência e /ou o sucesso reprodutivo dos indivíduos concorrentes (Weigelt e Jolliffe, 2003).

As espécies que conseguem resistir a todos esses filtros (abióticos e bióticos) passam a incorporar as assembleias locais. Vale ressaltar que esses filtros variam em diferentes ecossistemas aquáticos de uma região ou em diferentes locais de um mesmo ecossistema. Além disso, variações temporais ocorrem em função de alterações sazonais ou de longo prazo em um ecossistema, como por exemplo, a eutrofização e o aquecimento global (Rahel, 2002, Thomaz e Esteves, 2011), que podem alterar essas relações entre os filtros ambientais e a invasão de espécies.

No geral, resultados contraditórios entre o potencial invasor e a diversidade ou densidade de espécies demonstram que o papel dos filtros ambientais ou biológicos está longe de ser elucidado e sugerem, ao mesmo tempo, que os atributos das espécies, e os vários filtros abióticos e bióticos devem agir conjuntamente sobre as invasões biológicas.

## **Mudanças climáticas**

As mudanças climáticas e as invasões de espécies são dois dos aspectos mais difundidos das mudanças ambientais globais (Rahel e Olden, 2008; Hellmann *et al.*, 2008). Uma preocupação emergente é que as mudanças climáticas vão agravar a extensão e os impactos das invasões de plantas em diferentes continentes e a sinergia entre esses dois fatores foi identificada como uma possível nova ameaça para a biodiversidade (Hellmann *et al.*, 2008). Estudos indicam que a mudança climática global está progredindo a um ritmo mais rápido do que o registrado anteriormente, principalmente em regiões temperadas (IPCC, 2007). Além disso, os severos impactos das atividades humanas têm acelerado esse processo gradativamente (Webb e Nobilis, 1994,1995).

Na ausência de esforços de mitigação, e com as mudanças climáticas globais é esperado um aumento na temperatura média entre 1,8-4,0 °C até 2100 (IPCC, 2007), resultando em mudanças generalizadas aos ambientes terrestres e aquáticos (Dale *et al.*, 2001; Cotton, 2003). Portanto, identificar as possíveis consequências das mudanças climáticas como um condutor para mudanças nas interações entre espécies e do crescimento populacional de espécies introduzidas, tem se tornado um dos objetivos mais prementes em estudos ecológicos (Zeidberg e Robison, 2007; Gilman *et al.*, 2010; Hillebrand *et al.*, 2010).

Sabemos que os ambientes aquáticos são altamente diversificados e seus processos ecossistêmicos são modulados por forças ecológicas que respondem às mudanças climáticas (Roland *et al.*, 2012). Assim a mudança climática irá influenciar os organismos aquáticos, tanto diretamente através das mudanças na temperatura da água, como indiretamente, através das mudanças na química da água, por exemplo, a ciclagem e a disponibilidade de nutrientes e carbono (Carpenter *et al.*, 1992; Mulholland *et al.*, 1997; Poff *et al.*, 2002; Hellmann *et al.*, 2008; Rahel e Olden, 2008; Roland *et al.*, 2012).

A temperatura é um importante fator abiótico que influencia o crescimento e a produção de macrófitas (Haag e Gorham, 1997; Santamaria e Van Vierssen, 1997). Uma preocupação emergente é que as mudanças climáticas vão agravar a extensão e os impactos nas invasões de plantas em diferentes ecossistemas aquáticos (Hellmann *et al.*, 2008). Alguns autores indicam que, com o incremento da temperatura, as comunidades de plantas aquáticas principalmente na Europa serão afetadas pelas mudanças climáticas

(Netten *et al.*, 2010), fator este que também contribuirá para a invasão de espécies não-nativas em diversos habitats de regiões temperadas (Patrick *et al.*, 2012).

Outro fator associado às mudanças climáticas está relacionado ao volume de chuvas, que pode aumentar em algumas regiões. Consequentemente, o transporte e escoamento de sólidos em suspensão e nutrientes da terra para a água, estimulará o crescimento de várias espécies de macrófitas aquáticas (Mensing *et al.*, 1998; Egertson *et al.*, 2004). Assim, com o aumento das temperaturas as taxas de crescimento de algumas espécies invasoras podem duplicar em relação a outras (Baruch e Jackson, 2005). Portanto, espécies pré-adaptadas a essas condições futuras e em condição de realizar rápida absorção de nutrientes, podem adquirir uma vantagem ecológica sobre outras espécies, ou seja, ter as taxas de crescimento aumentadas resultantes do aumento na disponibilidade de nutrientes, o que favorecerá a invasão dessas espécies nos diferentes habitats.

Sendo assim, apesar dos filtros ambientais serem considerados como um importante fator que pode determinar as interações (intra ou interespecíficas) determinando o sucesso ou insucesso nas invasões, estudos indicam que com o aumento da temperatura essas relações entre as espécies podem ser intensificadas (Breeuwer *et al.*, 2009). Portanto, desenvolver estudos experimentais para medir os possíveis impactos e as consequências que as mudanças climáticas e as invasões de espécies poderão acarretar aos diversos organismos nos ambientes aquáticos, tem se tornado cada vez mais desafiador para os ecólogos e gestores ambientais.

## **Conclusão**

Embora diversas hipóteses sejam sugeridas e testadas para as invasões biológicas, resultados contraditórios entre os diferentes mecanismos relacionados ao potencial invasor e à qualidade dos habitats estão longe de ser elucidados, e sugerem ao mesmo tempo que as relações entre os diferentes mecanismos devem agir conjuntamente sobre as invasões. Portanto, realizar e desenvolver experimentos fatoriais ou até mesmo observações de campo em longo prazo que possam testar essas ideias em conjunto, se torna cada vez mais desafiador e de extrema importância para melhor entender os processos que levam à invasão de um novo ecossistema.

## Referências bibliográficas

- Barko JW, Smart RM (1986) Sediment-related mechanisms of growth limitation in submersed macrophytes. *Ecology* 65: 1328–1340.
- Bateson P (1988) *The active role of behaviour in evolution*. In: Ho MW, Fox SW (eds) *Evolutionary processes and metaphors*. John Wiley and Sons, Ltd., New York.
- Baruch Z, Jackson RB (2005) Responses of tropical native and invader C4 grasses to clipping, fire, and increased CO2 concentration. *Oecologia* 145: 522-532.
- Becerra JX (2007) The impact of herbivore-plant coevolution on plant community structure. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 7483-7488.
- Begon M, Townsend CR, Harper JL (2006). *Ecology: from individuals to ecosystems*. Blackell Publishing, Oxford.
- Bradshaw AD (1965). Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances Genetic* 13: 115–155.
- Bradshaw AD, Hardwick K (1989). Evolution and stress genotypic and phenotypic components. *Biological Journal of the Linnean Society* 37: 137–155.
- Breeuwer A, Heijmans MPD, Robroek BJM Berendse F (2009) The effect of temperature on growth and competition between *Sphagnum* species. *Oecologia*, 156: 155-167.
- Capers RS, Selsky R, Bugbee GJ, White JC (2007). Aquatic plant community invasibility and scale-dependent patterns in native and invasive species richness. *Ecology* 88: 3135–3143.
- Carpenter SR, Lodge DM (1986) Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. *Aquatic Botany* 26:341–370.
- Carpenter SR, Fisher SG, Grimm NB, Kitcheli JF 1992. Global change and freshwater ecosystems. *Annual Review Ecology System* 23: 119–139.
- Clayton J, Edwards T (2006) Aquatic plants as environmental indicators of ecological condition in New Zealand lakes. *Hydrobiologia* 570: 147-151.
- Colautti RI, Ricciardi A, Grigorovich IA, Maclsaac HJ (2004) Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters* 7: 721-733
- Crawley MJ 1997. *Plant Ecology*. Blackwell Scientific.

- Creed JC, Norton TA, Kain JM (1997) Intraspecific competition in *Fucus serratus* germlings: the interaction of light, nutrient and density. *Journal Experimental Marine Biology and Ecology* 212: 211–223.
- Cotton PA (2000) Avian migration phenology and global climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100: 12219–12222.
- Daehler CC (2003) Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: implications for conservation and restoration. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34: 183-211.
- Dale VH, Joyce LA, McNulty S, Neilson RP, Ayres MP, Flannigan MD, Hanson PJ, Irland LC, Lugo AE, Peterson CJ, Simberloff D, Swanson FJ, Stocks BJ, Wotton BM (2001) Climate Change and Forest Disturbances. *Bioscience* 51:723-734
- Davidson AM, Jennions M, Nicotra AB (2011) Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. *Ecology Letters* 14: 419-431.
- Di Nino F, Thiébaud G, Muller S (2007) Phenology and phenotypic variation of genetically uniform populations of *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St John at sites of different trophic states. *Fundamental and Applied Limnology* 168: 335-343.
- Dorken ME, Barrett SCH (2004) Phenotypic plasticity of vegetative and reproductive traits in monoecious and dioecious populations of *Sagittaria latifolia* (Alismataceae): a clonal aquatic plant. *Journal of Ecology* 92: 32–44.
- D'Antonio CM, Hobbie SE (2005) Plant species effects on ecosystem processes: insights from invasive species. In: Sax DF, Stachowicz JJ, Gaines SD (org). *Species invasions: insights into ecology, evolution and biogeography*. Sunderland: Sinauer Associates, p. 65–84.
- Duckworth RA (2009) The role of behavior in evolution: a search for mechanism. *Ecology and Evolution* 23:513–531.
- Edgerton BF, Hettonen P, Jussila J, Mannonen A, Paasonen P, Taugbol T, Edsman L, Souty-Grosset C (2004) Understanding the causes of disease in European freshwater crayfish. *Conservation Biology* 18: 1466–1474.
- Ehrenfeld JG (2003) Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. *Ecosystems*. 6: 503–523.



- Estes JA, Terborgh J, Brashares JS, Power ME, Berger J, Bond WJ, Carpenter SR, Essington TE, Holt RD, Jackson JBC, Marquis RJ, Oksanen L, Oksanen T, Paine R. T, Pikitch EK, Ripple WJ, Sandin SA, Scheffer M, Schoener TW, Shurin JB, Sinclair ARE, Soulé ME, Virtanen R, Wardle DA (2011) Trophic Downgrading of Planet Earth. *Science* 333: 301-306.
- Elton CS (1958) *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen, London. Reprinted 2000 by The University of Chicago Press.
- Ferrari MCO, Wisenden BD, Chivers DP (2010) Chemical ecology of predator-prey interactions in aquatic ecosystems: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 88: 698-724.
- Funk JL (2008) Differences in plasticity between invasive and native plants from a low resource environment. *Journal of Ecology* 96: 1162 – 1173.
- Garbey C, Thiébaud G, Muller S (2004) Morphological plasticity of a spreading aquatic macrophyte, *Ranunculus peltatus*, in the NE of France. *Plant Ecology* 173: 125–137.
- Gerber DT, Les DH (1994) Comparison of leaf morphology among submersed species of *Myriophyllum* (Haloragaceae) from different habitats and geographical distributions. *American Journal of Botany* 81: 973–979.
- Gianoli E, Valladares F (2012) Studying phenotypic plasticity: the advantages of a broad approach. *Biological Journal of the Linnean Society* 105: 1-7.
- Gilman SE, Urban MC, Tewskbury J, Gilchrist GW, Holt RD (2010) A framework for community interactions under climate change. *Trends in Ecology and Evolution*, 25: 325–331.
- Gross EM, Johnson RL, Hairston NG (2001) Experimental evidence for changes in submersed macrophyte species composition caused by the herbivore *Acentria ephemerella* (Lepidoptera). *Oecologia* 127:105–114.
- Haag RW, Gorham PR (1977) Effects of thermal effluent on standing crop and net production of *Elodea canadensis* and other submerged macrophytes in Lake Wabamun, Alberta. *Journal Applied Ecology* 14: 835–851.
- Hellmann JJ, Byers JE, Bierwagen BG, Dukes JS (2008) Five potential consequences of climate change for invasive species. *Conservation Biology* 22: 534–543.
- Hillebrand H, Sojininen J, Snoeijs P (2010). Warming leads to higher species turnover in a coastal ecosystem. *Global Change Biology* 16: 1181–1193.

- Hoffman GL Jr, Schubert G Jr (1984) *Some parasites of exotic fishes*. In: *Distribution, Biology, and Management of Exotic Fishes* (eds Courtenay, W.R. & Stauffer, J.R.). Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp. 233–261.
- Huey RB, Hertz PE, Sinervo B (2003) Behavioral drive versus behavioral inertia in evolution: a null model approach. *American Naturalist* 161:357–366.
- IPCC (2007) Summary for policymakers. In: Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M (Eds.), *Climate Change 2007: The Physical Science Basis*. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 1–18.
- Irfanullah HM, Moss B (2004) Factors influencing the return of submerged plants to a clear-water, shallow temperate lake. *Aquatic Botany* 80: 177–191
- Jeppesen E, Søndergaard M, Søndergaard M, Christoffersen K. (1997) *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*. Ecological Studies, 131. Springer, NY: 423.
- Kareiva P (1996) Developing a predictive ecology for nonindigenous species and ecological invasions. *Ecology* 77:1651–1652.
- Keane RM, Crawley MJ (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 164-170.
- Keddy PA (1992) Assembly and response rules - 2 goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3:157–164.
- Keddy PA (2000) *Wetland ecology: Principles and conservation*. Cambridge University Press, Cambridge. 614.
- Liu X, Hu D, Chen W (2004) Studies on the submerged vegetation of Beijing. *Journal Capital Normal University (Nature Science Edition)* 25 (1), 46–50.
- Lodge DM, Cronin G, van Donk E, Froelich AJ (1998) Impact of herbivory on plant standing crop: comparisons among biomes, between vascular and non vascular plants, and among freshwater herbivore taxa. – In: Jeppesen, E., Søndergaard, Ma., Søndergaard, Mo. & Christoffersen, K. (eds): *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*. Springer-Verlag, New-York, pp. 149–174.
- Lortie CJ, Munshaw M, Zikovitz A, Hierro J (2009) Cage Matching: head to head competition experiments of an invasive plant species from different regions as a means to test for differentiation. *Plos one* 4: 4823.
- Mayr E (1963) *Animal species and evolution*. Harvard University Press, Cambridge

- Matesanz S, Gianoli E, Valladares F (2010) Global change and the evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1206: 35–55.
- Maron JL, Vila M (2001) When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos*, 95: 361–373.
- Mensing DM, Galatowitsch SM, Tester JR (1998) Anthropogenic effects on the biodiversity of riparian wetlands of a northern temperate landscape. *Journal of Environmental Management* 53: 349–377.
- Miner BG, Sultan SE, Morgan SG, Padilla DK, Relyea RA (2005) Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 685–692.
- Morrison WE, Hay ME (2011) Herbivore preference for native vs. exotic plants: generalist herbivores from multiple continents prefer exotic plants that are evolutionarily naïve. *Plos one* 6: 1-7.
- Mulholland PI, Best GR, Coutant CC, Hornberger GM, Meyer JL, Robinson PJ, Stenberg JR, Turner RE, Vera-Herrera F, Wetzel RG (1997) Effects of climate change on freshwater ecosystems of the southeastern United States and the gulf coast of Mexico. *Hydrological Processing* 11: 949–970.
- Murray BR, Thrall PH, Gill AM, Nicotra AB (2002) How plant life-history and ecological traits relate to species rarity and commonness at varying spatial scales. *Austral Ecology* 27, 291–310.
- McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecology and Evolution* 21:178-185.
- Netten JJC, Arts GHP, Gylstar R, van Nes EH, Scheffer M, Roijackers RMM (2010) Effect of temperature and nutrients on the competition between free-floating *Salvinia natans* and submerged *Elodea nuttallii* in mesocosms. *Fundamental Applied Limnology* 177:125–132.
- Newman RM, Kerfoot WC, Hanscom Z (1996) Watercress allelochemical defends high-nitrogen foliage against consumption: effects on freshwater invertebrate herbivores. *Ecology* 77: 2312–2323.
- Nussey DH, Wilson AJ, Brommer JE (2007) The evolutionary ecology of individual phenotypic plasticity in wild populations. *Journal of Evolutionary Biology* 20: 831–844.

- Parker JD, Burkepile DE, Hay ME (2006) Opposing effects of native and exotic herbivores on plant invasions. *Science* 311: 1459–1461.
- Palacio-López K, Gianoli E (2011) Invasive plants do not display greater phenotypic plasticity than their native or non-invasive counterparts: a meta-analysis. *Oikos* 120: 1393–1401.
- Patrick DA, Boudreau N, Bozic Z, Carpenter GS, Langdon DM, Lemay SR, Martin SM, Mourse RM, Prince SL, Quinn KM (2012) Effects of climate change on late-season growth and survival of native and non-native species of watermilfoil (*Myriophyllum* spp.): Implications for invasive potential and ecosystem change. *Aquatic Botany* 103: 83 – 88.
- Pigliucci M (2001) *Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture*. Baltimore, MD: The Johns Hopkins University Press.
- Pyšek P, Richardson DM (2007) Traits associated with invasiveness in alien plants: Where do we stand? In: Nentwig, W. (ed.), *Biological invasions*. Springer, pp. 97 – 125.
- Poff NL, Brinson MM, Day JW, Jr (2002) Aquatic ecosystems & Global climate change: Potential impacts on Inland Freshwater and Coastal Wetland Ecosystems in the United States. Pew Center on Global Climate Change. Arlington, VA.
- Pohlman CL, Nicotra AB, Murray BR (2005) Geographic range size, seedling ecophysiology and phenotypic plasticity in Australian Acacia species. *Journal of Biogeographic* 32, 341–351.
- Rahel FJ (2002) Using current biogeographic limits to predict fish distributions following climate change. *American Fisheries Society Symposium* 32: 99-110.
- Rahel FJ, Olden JD (2008) Assessing the Effects of Climate Change on Aquatic Invasive Species. *Conservation Biology* 22: 521–533.
- Ricciardi A, Ward JM (2006) Comment on “Opposing effects of native and exotic herbivores on plant invasions”. *Science* 313: 298
- Ricklefs R E (2011) *A economia da natureza*. 6ªed. Guanabara-Koogan, Rio de Janeiro, RJ. p.491.
- Richards CL, Bossdorf O, Muth N, Gurevitch, J, Pigliucci M (2006) Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters*, 9: 981 – 993.

- Riis T, Olesena B, Clayton JS, Lambertini C, Brix H, Sorrell BK (2012) Growth and morphology in relation to temperature and light availability during the establishment of three invasive aquatic plant species. *Aquatic Botany* 102: 56 – 64.
- Roland F, Huszar VLM, Farjalla VF, Enrich-Prast A, Amado AM, Ometto JPHB (2012) Climate change in Brazil: perspective on the biogeochemistry of inland waters. *Brazilian Journal of Biology* 72: 709-722.
- Santamaria L, Van Vierssen W (1997) Photosynthetic temperature responses of fresh- and brackish-water macrophytes: a review. *Aquatic Botany* 58: 135–150.
- Schlichting CD (1986). The evolution of phenotypic plasticity. *Annual Review Ecology System* 17, 667–693.
- Schlichting CD, Levin DA (1986) Phenotypic plasticity: an evolving plant character. *Biological Journal of the Linnean Society* 29: 37–47.
- Sol D, Stirling DG, Lefebvre L (2005) Behavioral drive or behavioral inhibition in evolution: subspecific diversification in Holarctic passerines. *Evolution* 59:2669–2677.
- Sousa WTZ, Thomaz SM, Murhy KJ, Silveira MJ, Mormul RP (2009) Environmental predictors of exotic *Hydrilla verticillata* L.f. Royle and a native *Egeria najas* Planch. occurrence in a sub-tropical river floodplain: the upper River Paraná, Brazil. *Hydrobiologia* 632: 65-78.
- Sousa WTZ (2011) *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae), a recent invader threatening Brazil`s freshwater environments: a review of the extent of the problem. *Hydrobiologia* 669: 1-20.
- Sultan SE (2001). Phenotypic plasticity for fitness components in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *Ecology* 82: 328–343.
- Sheldon SP (1987) The effects of herbivorous snails on submerged macrophytes communities in Minnesota lakes. – *Ecology* 68: 1920–1931.
- Tanentezap AJ, Bazely DR (2009) Propagule pressure and resource availability determine plant community invasibility in a temperate forest understorey. *Oikos*. 118: 300-308.
- Terrados J, Duarte CM, Kamp-Nielsen L, Agawin NSR (1999) Are seagrass growth and survival constrained by the reducing conditions of the sediment? *Aquatic Botany* 65:175–197.

- Torchin ME, Lafferty KD, Kuris AM (2001) Release from parasites as natural enemies: increased performance of a globally introduced marine crab. *Biol. Inv.*, 3, 333–345.
- Thebaud C, Simberloff D (2001) Are plants really larger in their introduced ranges? *American Naturalist* 157: 231-236.
- Thiébaud G, Di Nino F (2009) Morphological variations of natural populations of an aquatic macrophyte *Elodea nuttallii* in their native and in their introduced ranges. *Aquatic Invasions*, 4:311–320.
- Thiébaud G (2007) Invasion success of non-indigenous aquatic and semi-aquatic plants in their native and introduced ranges. A comparison between their invasiveness in North America and in France. *Biological Invasion* 9: 1-12
- Thompson JD, Gray AJ, Mcneilly T (1990) The effects of density on the population-dynamics of *Spartina anglica*. *Acta Oecology International Journal of Ecology* 11:669-682.
- Thomaz SM, Esteves FA (2011) Comunidade de Macrófitas Aquáticas. In: Esteves FA. *Fundamentos de Limnologia*. Interciência/Finep, Rio de Janeiro.
- Webb BW, Nobilis F (1994) Water temperature behavior in the River Danube during the twentieth century. *Hydrobiologia* 291: 105-113.
- Webb BW, Nobilis F (1995) Long term water temperature trends in Austrian rivers. *Hydroecological Sciences* 40: 83-96.
- Wetzel RG (1983) *Limnology*. 2nd ed. Saunders College Publishing, Orlando: 767 pp.
- Wigand C, Stevenson JC (1997) Effects of different submersed macrophytes on sediment biogeochemistry. *Aquatic Botany* 56: 233-244.
- Wcislo WT (1989) Behavioral environments and evolutionary change. *Annual Review Ecology System* 20:137–169.
- West-Eberhard M (2003) *Developmental plasticity and evolution*. Oxford University Press, New York.
- Weigelt A, Jolliffe P (2003) Indices of plant competition. *Journal of Ecology* 91: 707–720.
- Wijcka C, Grootb CJ, Grillas P (1992) The effect of anaerobic sediment on the growth of *Potamogeton pectinatus* L.: the role of organic matter, sulphide and ferrous iron. *Aquatic Botany* 44:31–49.
- Williamson VM, Lonsdale M (2004) Competition experiments on alien weeds with crops: lessons for measuring plant invasion impact? *Biological Invasion* 6: 59– 69.

- Wyles JS, Kunkel JG, Wilson AC (1983) Birds, behavior, and anatomical evolution. *Proceeding Natural Academy Science USA* 80:4394–4397.
- van Kleunen M, Richardson DM (2007) Invasion biology and conservation biology – time to join forces to explore the links between species traits and extinction risk and invasiveness. *Progress Physics Geographic* 31, 447–450.
- Zhang X, Liu Z (2011) Interspecific competition effects on phosphorus accumulation by *Hydrilla verticillata* and *Vallisneria natans*. *Journal Environmental Science* 23: 1274–1278.
- Zeidberg LD, Robison BH (2007) Invasive range expansion by the Humboldt squid, *Dosidicus gigas*, in the eastern north Pacific. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 12948–12950.

A macrófita submersa invasiva *Egeria densa* Planch é mais vigorosa em seus habitats introduzidos do que em seus nativos?

Artigo elaborado e formatado conforme as normas para publicação científica no periódico *Plant Ecology*



A macrófita submersa invasiva *Egeria densa* Planch é mais vigorosa em seus habitats introduzidos do que em seus nativos?

Márcio José Silveira, Sidinei Magela Thomaz e Gabrielle Thiebaut

## Resumo

O número de espécies não-nativas introduzidas em novas áreas têm aumentado dramaticamente nas últimas décadas. Duas hipóteses (escape de inimigos - HEI, e da evolução e aumento na habilidade competitiva - EAHC) têm abordado como a ação de herbívoros pode influenciar a invasão de plantas não-nativas em sua área introduzida. Neste trabalho testamos ambas as hipóteses usando a macrófita aquática submersa enraizada *Egeria densa*. Nossa hipótese é que *E. densa* demonstra menor dano por herbívoros e, conseqüentemente, melhor vigor em locais onde foi introduzida do que em locais onde é nativa, como sugerido pelas hipóteses HEI e EAHC. Comparamos plantas coletadas na França (onde é não-nativa) com plantas coletadas no Brasil (onde é nativa). Nossos resultados demonstram respostas distintas para as hipóteses aqui testadas. *E. densa* apresentou maiores níveis de herbivoria no Brasil e com exceção do número de raízes, a planta apresentou significativamente maior vigor no Brasil do que em habitats franceses. Para a região nativa a maior predação de *E. densa* pode estar relacionada à alta pressão de insetos herbívoros especialistas. Já para a região onde foi introduzida a baixa herbivoria em comparação com regiões de origem pode ajudar a explicar o sucesso de *E. densa* nestes locais. Embora nossos resultados não permitam rejeitar a hipótese de HEI, rejeitaram a hipótese EAHC, e o menor vigor na França não deve estar associado com a herbivoria. Outros fatores, como por exemplo a competição pelo uso dos recursos com espécie nativas ou possivelmente a menor variabilidade genética das populações introduzidas podem ajudar a explicar nossos resultados. Com isso, estudos futuros testando os efeitos da resistência biótica sobre o crescimento e estabelecimento de *E. densa* na França, ajudariam a elucidar as diferenças encontradas

**Palavras chave:** espécie exótica, herbivoria, Brasil, França

Does the invasive macrophyte *Egeria densa* Planch attain higher vigor in its introduced regions, compared to its native ranges?

## Summary

Non-native species introduced into novel areas have increased dramatically in the last decades. Two hypotheses (enemy release hypothesis - ERH, and evolution of increased competitive ability - EICA) have addressed how interactions between herbivores and plants influence the invasion of non-native plants in their exotic range. In this investigation we tested both hypotheses using the rooted submerged aquatic macrophyte *Egeria densa*. Our hypothesis is that *Egeria densa* suffers lower damage by herbivores and consequently has higher vigor in sites where it was introduced compared to its native sites, such as suggested by the ERH and EICA hypotheses. We compare plants sampled in France (non-native range) with plants sampled in Brazil (native range). We found mixed outcomes for both hypotheses. *E. densa* had higher levels of herbivory in Brazil and, except for number of roots, plants had significantly higher vigor in Brazil than in French habitats. For the native range the higher degree of herbivory of *E. densa* can be related to high pressure of specialist insect. Thus, the low herbivory in the exotic ranges may help explaining the success of *E. densa* in these sites. Although our results did not reject the ERH, they rejected EICA hypothesis. Thus, the lower vigor in France should not be associated with herbivory, but to other factors, like for example competition for resources use with native species or possibly to the low genetic variability of populations. Thus, future studies testing the effect of biotic resistance on growth and establishment of *E. densa* in France, would help to elucidate the differences.

**Keywords:** exotic species, herbivory, Brazil, France

## **Introdução**

Como resultado do comércio e do transporte global, o número de espécies não-nativas introduzidas em novas áreas por seres humanos tem aumentado dramaticamente nas últimas décadas (Bossdorf et al. 2005; Thiébaud 2007). Essas invasões têm causado impactos sobre a biodiversidade e as funções ecológicas dos ecossistemas terrestres e aquáticos (Clayton e Edwards 2006; Thouvenot 2012). As espécies não nativas têm sido frequentemente estudadas devido ao seu comportamento invasivo em diferentes regiões (Hyldgaard e Brix 2011).

Várias hipóteses enfocam os processos subjacentes ao sucesso das invasões, sobre a dinâmica do estabelecimento e sobre os fatores que fazem com que as invasoras se expandam rapidamente (Kolar e Lodge 2001; Hayes e Barry 2008). Duas teorias abordam como as interações entre herbívoros e plantas podem influenciar o estabelecimento e propagação de plantas não-nativas em sua área exótica. A primeira é a “hipótese do escape de inimigos” (HEI), também conhecida como o escape de herbívoros, fuga do predador ou hipótese da liberação ecológica (Elton 1958; Williamson 1996; Crawley 1997). A HEI sugere que espécies de plantas introduzidas em áreas onde não ocorriam podem experimentar uma diminuição da regulação por herbívoros e outros inimigos naturais, assim, a probabilidade de herbivoria seria menor na região introduzida do que em locais onde a espécie é nativa, o que leva ao aumento na distribuição e abundância da espécie nas regiões invadidas (Keane e Crawley 2002). Estudos recentes têm confirmado esta hipótese, demonstrando que espécies de plantas exóticas têm menos herbívoros associados em locais onde foram introduzidas do que em sua região de origem (Mitchell e Power 2003; Morrison e Hay 2011), ou são menos herbivorizadas do que as nativas (Xiong et al. 2008).

O segundo mecanismo através do qual as espécies exóticas podem se beneficiar indiretamente da falta de inimigos especialistas e se tornar invasoras está relacionado com a hipótese da “evolução e aumento na habilidade competitiva” (EAHC) (Blossey e Notzold 1995). Por um lado, estruturas de defesa (por exemplo, estímulo na produção de raízes para o rebrotamento após o ataque nas folhas, (Merillon e Ramawa 2012)), é uma característica importante de plantas invasoras (Bossdorf et al. 2005), por outro lado, o uso desses mecanismos implica em perdas energéticas. Esta hipótese sugere que na ausência de herbívoros, a seleção irá favorecer genótipos com melhores habilidades competitivas e com redução da alocação de recursos para a defesa da herbivoria.

Consequentemente, a alocação de recursos poderia ser maximizado para o crescimento vegetativo ou esforços reprodutivos dependendo do que é mais importante para o sucesso em um determinado novo ambiente (Blossey e Notzold 1995), o que acabaria por facilitar a expansão demográfica das populações na faixa introduzida. Portanto, devido à baixa pressão de inimigos em novas regiões, as espécies não-nativas podem ter melhor desenvolvimento de todos os seus atributos e ser mais vigorosas na região introduzida do que onde são nativas (Thiébaud e Simberloff 2001; Thiébaud 2007).

Diversos estudos avaliaram se as características morfológicas individuais das plantas relacionadas à plasticidade fenotípica estão associados com a probabilidade de tornar-se uma espécie invasora (Pyšek e Richardson 2007; Van Kleunen et al. 2010). Outros estudos indicam que esta é, possivelmente, o mecanismo por trás das invasões bem-sucedidas de espécies não-nativas em diferentes continentes (Thiébaud e Di Nino 2009). Por exemplo, existem algumas indicações de que as populações da macrófita submersa *Elodea nuttallii* (Planch.), nativa da América do Norte, alcançam maior sucesso na Europa do que na América (Thiébaud e Di Nino 2009) e sofrem menos impacto de herbívoros na Europa do que espécies nativas de macrófitas (Thiébaud e Gierlinski 2007). Estes resultados são possivelmente associados às alterações nas pressões de seleção de inimigos (Richards et al. 2006; Funk 2008).

No entanto, uma revisão da literatura demonstrou que não houve uma tendência para as plantas aquáticas serem mais vigorosas em sua região introduzida, em comparação aos locais onde são nativas (por exemplo; *M. spicatum* e *P. crispus*; Thiébaud 2007), e um estudo meta-analítico também não encontrou suporte para a EAHC (Felker-Quinn et al. 2013). Estudos têm mostrado que, algumas vezes, as plantas não escapam de seus inimigos quando são introduzidos em uma nova região porque os seus inimigos também podem ter sido introduzido para a mesma área (Keane e Crawley 2002). Por exemplo, o inseto *Megastigmus atedius* foi introduzido juntamente com sua planta hospedeira (*Picea sp*) no oeste da França (da Ros et al. 1993). Em casos como esse, as espécies podem sofrer um impacto similar por herbívoros nas regiões introduzidas e nativas.

Várias espécies de macrófitas aquáticas estão espalhando-se rapidamente e novas áreas tornaram-se invadidas por essas espécies (Carpenter e Lodge 1986; Jeppesen et al. 1997). Plantas aquáticas invasoras já constituem um grande problema em muitos sistemas de água doce em todo o mundo (Dugdale et al. 2012; Riis et al. 2012), e

elas têm causado impactos sobre a biodiversidade e as funções ecológicas em ecossistemas aquáticos (Clayton e Edwards 2006; Thouvenot 2012).

*Egeria densa* Planch é uma macrófita aquática submersa enraizada nativa da América do Sul pertencente à família Hydrocharitaceae. Esta espécie tem altas taxas de crescimento e sob condições ótimas pode se espalhar rapidamente e formar densas populações, tornando-se invasiva em vários continentes (Kadono et al. 1997; Dutartre et al. 1999). Esta espécie encontra-se distribuída em vários países europeus como a Grã-Bretanha, Holanda, Alemanha (Gassmann et al. 2006; Yarrow et al. 2009), e França, onde ela foi registrada pela primeira vez em 1960 (Feuillade 1961). No entanto, estudos que buscam compreender as causas da rápida propagação desta espécie são escassos.

Nesta investigação testamos ambas as hipóteses HEI e EAHC, usando como espécie modelo a macrófita aquática submersa enraizada *Egeria densa*. Nossas questões foram: (i) populações de *E. densa* de locais nativos e introduzidos diferem no que se refere à resistência a herbívoros e no vigor da planta? (ii) A resistência à herbivoria e o vigor difere entre diferentes corpos de água? Nossa hipótese é que *Egeria densa* demonstra menor dano por herbívoros e, conseqüentemente, tem melhor desenvolvimento de todos os seus atributos morfológicos em locais onde foi introduzida do que em locais onde é nativa, como sugerido pelas hipóteses HEI e EAHC, independentemente do tipo de corpo de água onde que a espécie se desenvolve. Para alcançar nossos objetivos, comparamos plantas coletadas na França (onde é não-nativa) com plantas coletadas no Brasil (onde é nativa).

## **Material e métodos**

### *Características morfológicas de Egeria densa*

*Egeria densa* é macrófita perene encontrada em ambientes lóticos e lênticos (Yarrow et al. 2009). Esta é uma espécie formadora de dossel, enraizada no sedimento de lagos de água doce ou à deriva em sub-superfície da água como fragmentos. O caule pode crescer até 3 metros, mas é comumente encontrada com menos de 1m (Kadono et al. 1997; Darrin 2009). Os detalhes sobre a sua morfologia e outras características biológicas podem ser encontrados em outros trabalhos (por exemplo; Haynes 1988; Yarrow et al. 2009).

*E. densa* ocorre em uma faixa de profundidade ideal entre 1,5-3 m, mas pode colonizar profundidades entre 1 e 9 m (Darrin 2009; Carrillo et al. 2006), e a média

ótimo de pH é 7,6, mas pode colonizar águas com pH entre 5,5-7,9 (Mony et al. 2007). *E. densa* raramente coloniza habitats aquáticos em que o coeficiente de atenuação da luz (k) é superior a 1,5 m<sup>-1</sup>, mas pode sobreviver em uma ampla gama de condições de luz (Bini e Thomaz 2005). As temperaturas ideais estão entre 16 e 28 °C (Barko e Smart 1981; Riss et al. 2012).

#### *Teste das hipóteses HEI e EAHC*

Para testar as duas hipóteses, foram coletadas plantas na primavera nos diferentes ambientes aquáticos. Nossas primeiras amostras foram realizadas em novembro de 2012, em 19 locais distribuídos em cinco reservatórios do Sudeste do Brasil (Tab. 1), onde a espécie é nativa. Em abril e maio de 2013, foram amostradas as plantas em 15 locais distribuídos em diferentes ambientes aquáticos na França (Tab. 1), onde a espécie é exótica e invasora.

**Tabela 1:** Locais amostrados em diferentes tipos de corpos d'água em ambas as regiões (Brasil e França), coordenadas e número de amostra por local amostrado.

Países	Tipos de corpos d'água	Nome	Coordenadas	Amostras
Brasil	Reservatórios	Rosana	S22°39'19" W052°46'72"	7
		Taquaruçu	S22°33'22" W051°55'18"	4
		Canoas I	S22°57'73" W050°13'43"	2
		Canoas II	S22°56'40" W050°27'19"	2
		Salto Grande	S22°54'19" W049°58'54"	4
França	Lagoas	Guéméné Penfao	S47°37'58" W01°53'23"	3
		St Martin Sur Oust	S47°44'44" W02°15'05"	2
		La ville Eloy	S47°45'59" W02°14'57"	1
	Canais	La Chapelle de Brain	S47°41'20" W01°55'37"	2
		Canal le Don	S47°37'39" W01°51'35"	1
		Canal de Rance	S48°22'56" W01°59'31"	1
Rios	Thouet	S46°50'58" W00°08'56"	1	
	Fontenay le compte	S46°27'28" W00°48'36"	1	
	Jalle de Blanquefort	S44°53'18" W00°42'38"	1	
Lagos	Lacanau	S44°58'46" W01°07'15"	1	
	Biscarrosse	S44°21'04" W01°09'58"	1	

Em cada local de amostragem foram coletados vinte indivíduos adultos. No laboratório, as plantas foram lavadas para remover invertebrados, algas e detritos. Em primeiro lugar, foi medida a presença ou ausência de herbivoria nos 20 fragmentos de *E. densa* recolhidos em cada local em ambas as regiões. A herbivoria foi expressa em

porcentagem de plantas que apresentavam sinais claros de danos por herbívoros em suas folhas. Depois, os seguintes atributos morfológicos foram medidos: (1) comprimento da planta, (2) número de ramos laterais, (3) comprimento dos ramos, (4) número de raízes; (5) área de uma folha localizada no sexto verticilo e (6) biomassa da planta (fragmento + ramos laterais + raízes). O peso seco da planta foi obtido após a secagem da planta numa estufa, a 60 ° C, até peso constante. Posteriormente, as plantas foram moídas em micromoinho e encaminhadas aos laboratórios, para análise do nitrogênio e fósforo nelas presentes. Para o nitrogênio utilizamos o método Kjeldahl (Bremer 1965), e o fósforo foi mensurada em espectrofotômetro após digestão nitro-perclórica usando ácido ascórbico (Zagato et al. 1981). Também as diferenças físicas e químicas da água foram mensuradas em ambos os ambientes.

#### *Análise de dados*

As diferenças nas características físicas e químicas da água entre o Brasil e França foram testadas por meio de uma ANOVA unifatorial. Nós usamos a incidência de herbivoria nas plantas para estimar a porcentagem de herbivoria por site nas populações amostradas em ambas as regiões (Brasil e França), e separadamente para cada ambiente aquático. Para calcular a porcentagem de herbivoria dividimos o número de fragmentos danificados pelo número de fragmentos por site. Nós comparamos o percentual de herbivoria entre Brasil e França e separadamente para cada tipo de corpo de água, com uma análise de variância. Para analisar a qualidade nutricional das plantas em relação à porcentagem de herbivoria, empregamos uma correlação entre a porcentagem de herbivoria e as concentrações de nitrogênio e fósforo das plantas em ambas as regiões.

Por fim, para verificar as diferenças morfológicas das espécies nas diferentes regiões (Brasil *versus* França), uma ANOVA unifatorial foi usada. Também a ANOVA unifatorial foi aplicado para verificar as diferenças morfológicas entre os diferentes ambientes (reservatórios, lagoas, canais, rios e lagos). Para cada diferença significativa ( $p < 0,05$ ), foi realizado um teste post-hoc HSD de *Tukey* para identificar quais ambientes diferiram.

## Resultados

### Características físico e químicas

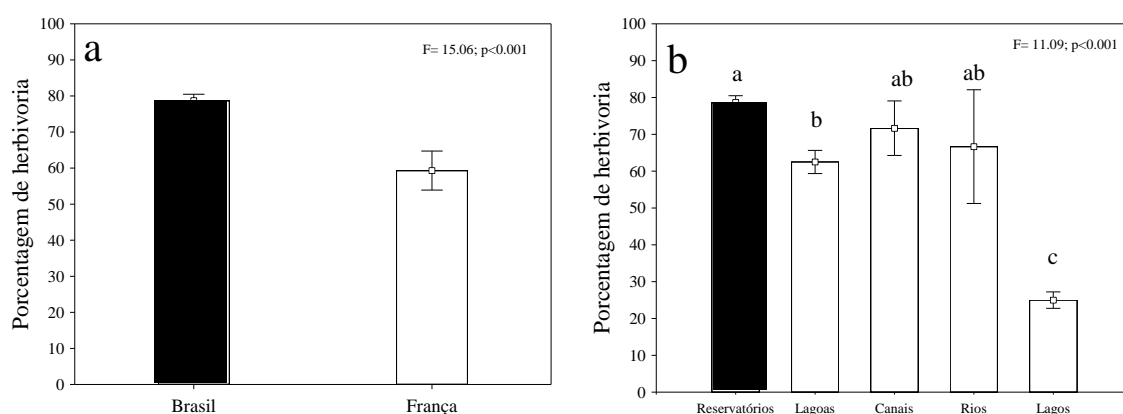
As características da água diferem entre Brasil e França, com exceção do pH e ortofosfato (Tab. 2). Ambientes franceses foram mais ricos em nutrientes do que ambientes brasileiros.

**Tabela 2:** Resultados das características físicas e químicas da água entre o Brasil e França (média  $\pm$  desvio padrão e valores de *P*).

Variáveis abióticas	Brasil	França	<i>F</i>	<i>p</i>
Temperatura °C	28,6 $\pm$ 2,1	15,4 $\pm$ 1,7	262,8	<0,001
Condutividade ( $\mu$ S/cm)	63,6 $\pm$ 5,3	356,8 $\pm$ 208,4	38,5	<0,001
pH	7,8 $\pm$ 0,74	8,2 $\pm$ 0,53	3,1	0,085
Oxigênio (%)	108,8 $\pm$ 16,1	33,5 $\pm$ 5,4	214,9	<0,001
Nitrato (mg/l)	0,16 $\pm$ 0,04	1,73 $\pm$ 1,04	44,4	<0,001
Amônia (mg/l)	0,01 $\pm$ 0,006	0,46 $\pm$ 4,02	0,60	<0,001
Ortofosfato (mg/l)	0,007 $\pm$ 0,001	0,011 $\pm$ 0,014	0,09	0,753

### Pressão de herbivoria e resistência à herbivoria

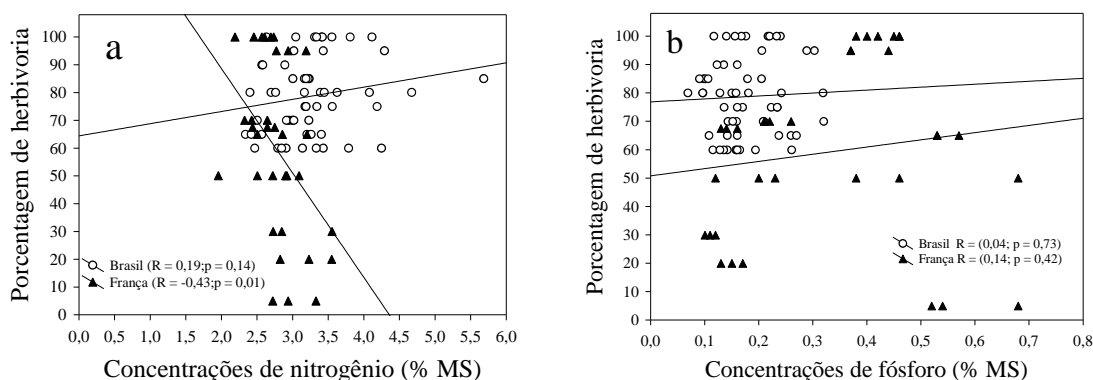
Populações de *E. densa* coletadas em ambas as regiões apresentaram elevada porcentagem de herbivoria (Fig. 1). No entanto, plantas coletadas no Brasil demonstraram significativamente maior porcentagem de herbivoria do que as coletadas na França (Fig. 1a). Considerando apenas os corpos de água da França, lagos apresentaram os menores níveis de herbivoria, seguido de lagoas (Figura 1b).



**Figura 1:** Porcentagem de plantas danificadas por herbívoros no Brasil e na França (a) e, separadamente, para cada tipo de corpo d'água (b).



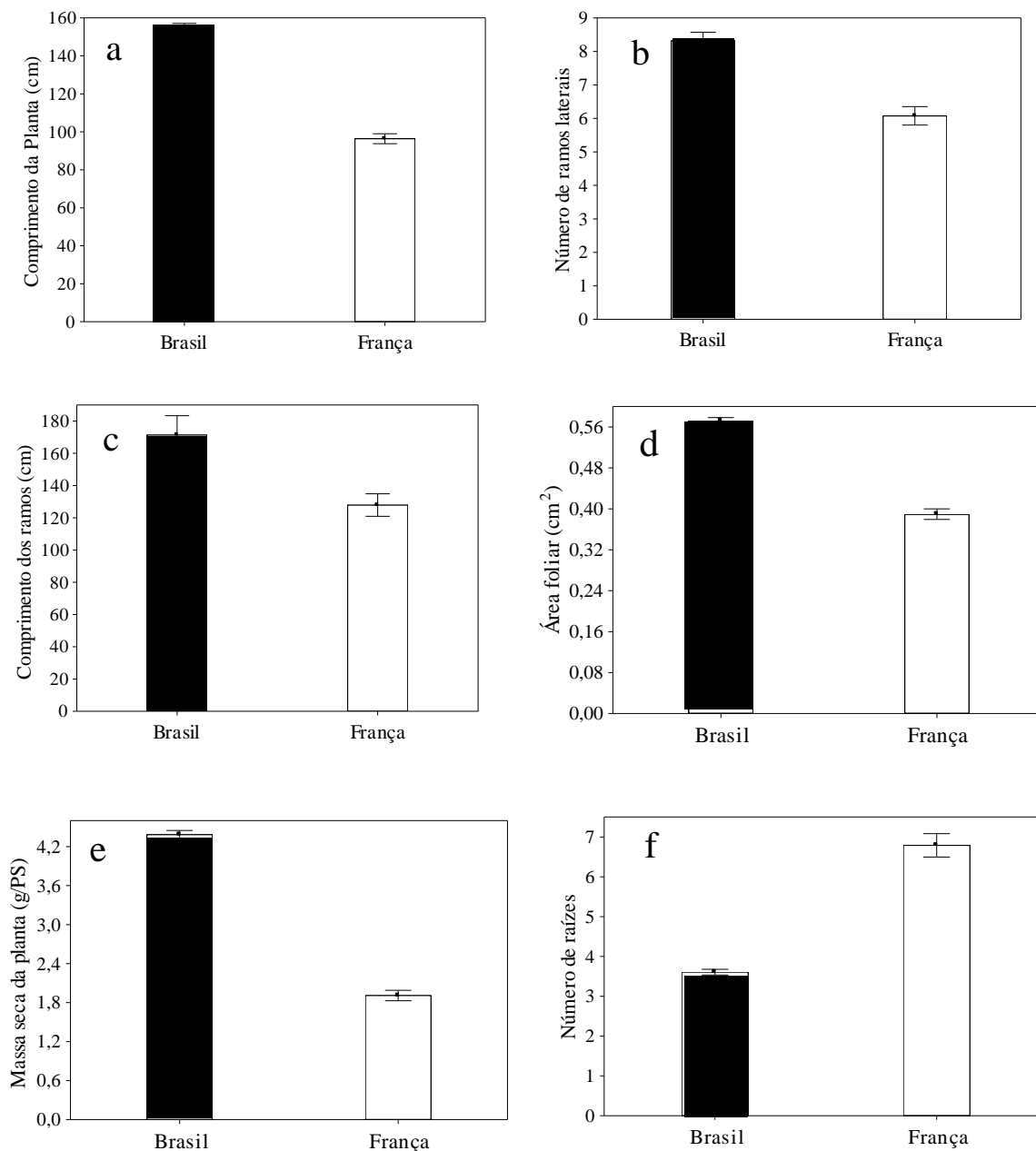
As concentrações N das plantas coletadas no Brasil não foram significativamente correlacionadas com a porcentagem de plantas danificadas pela herbivoria (Fig. 2a). No entanto, a herbivoria diminuiu significativamente com o aumento do N nos habitats Franceses (Fig. 2a). Já para os valores de P nas populações coletadas no Brasil e na França, não foram correlacionadas com a porcentagem de herbivoria nas plantas (Fig. 2b).



**Figura 2:** Correlações entre porcentagem de plantas danificadas pela herbivoria e a as concentrações de nitrogênio (a) e fósforo (b) para o Brasil (○) e França (▲).

#### *Variação morfológica de E. densa no Brasil e na França (Vigor)*

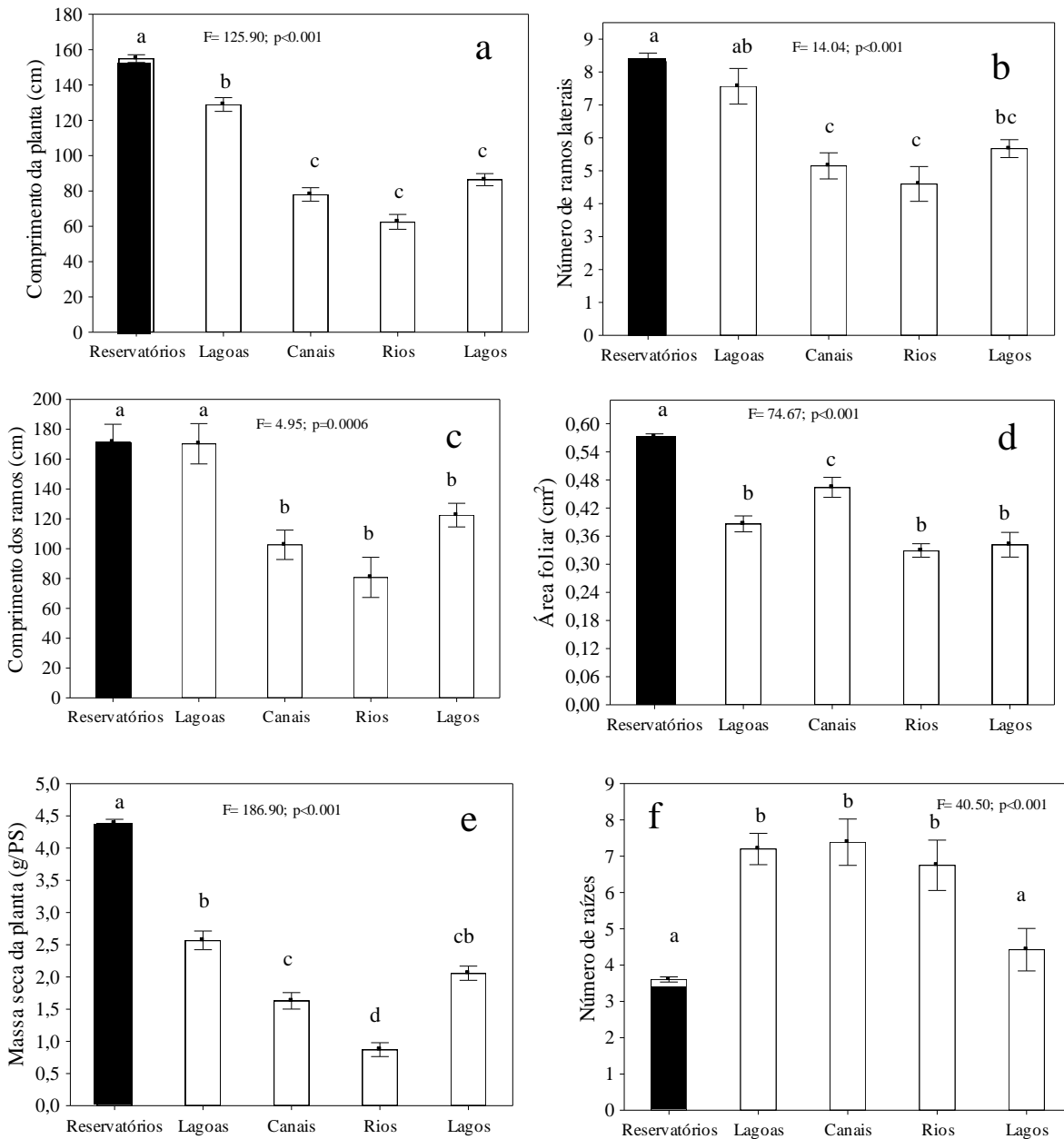
Em relação aos parâmetros indicativos de vigor das plantas, os resultados mostraram que todos os atributos morfológicos foram significativamente diferentes entre as populações coletadas no Brasil e França. *E. densa* apresentou valores significativamente mais elevados do comprimento planta ( $F=299.21$ ;  $p<0.001$ ), número de ramos laterais ( $F=35.11$ ;  $p<0.0001$ ), comprimento dos ramos ( $F=8.64$ ;  $p=0.003$ ), área foliar ( $F=251.05$ ;  $p<0.001$ ) e biomassa da planta ( $F=598.77$ ;  $p<0.001$ ) no Brasil do que em populações francesas (Fig. 3 a-e). Estes resultados demonstram que as populações amostradas na região onde a planta é nativa apresentou maior vigor do que as populações de locais onde foram introduzidas. Por outro lado, as plantas coletadas na França, mesmo demonstrando um baixo dano por herbívoros, alocaram mais energia para a defesa (por exemplo; maior número de raízes do que populações brasileiras ( $F=135.74$ ;  $p<0.001$ ; Fig. 3f).



**Figura 3:** Diferenças morfológicas entre as populações de *Egeria densa* no Brasil (barras pretas) e na França (barras vazias).

Quando os dados foram analisados considerando os diferentes tipos de corpos de água, os resultados também mostraram diferenças significativas para todos os atributos morfológicos mensurados (Fig. 4). O teste pos-hoc de *Tukey* demonstrou que as populações amostradas de reservatórios brasileiros, apresentaram maior comprimento da planta, área foliar e massa seca da planta do que as populações encontradas em todos os ambientes Franceses (Fig. 4a,d,e), já reservatórios e lagoas diferiram significativamente entre canais e rios para o número de ramos laterais (Fig. 4b) e de

canais, rios e lagos para comprimentos dos ramos (Fig. 4c). Não houve diferença significativa para o número e comprimento dos ramos laterais entre reservatórios e lagoas (Fig. 4b,c), e para o número de raízes entre reservatórios e lagoas (Fig. 4f). Reservatórios e lagoas foram os ambientes com a menor produção de raízes (Fig. 4f), e os rios foram os ambientes com menores valores de massa seca da planta (Fig. 4e).



**Figura 4:** Atributos morfológicos de populações de *Egeria densa* em diferentes tipos de corpos d'água do Brasil (barras pretas) e França (barras vazadas). As diferentes letras acima das colunas indicam diferenças significativas entre os ambientes.

## Discussão

Apesar de as hipóteses HEI e EAHC proporem que espécies de plantas introduzidas devem experimentar uma diminuição na regulação por herbívoros (Keane e Crawley 2002) e, conseqüentemente ser mais vigorosas na região introduzida do que em locais onde a espécie é considerada nativa (Blossey e Notzold 1995), nossos resultados demonstram respostas distintas para essas duas hipóteses. Por um lado, *E. densa* apresentou maiores níveis de herbivoria no Brasil, em comparação com a França (ver, Fig. 1), indicando que ela é menos predada nos habitats onde foi introduzida. Por outro lado, com exceção do número de raízes, todos os atributos morfológicos foram significativamente maiores no Brasil, onde é nativa (ver, Fig. 3), e resultados semelhantes foram encontrados quando os ambientes foram analisados individualmente (ver, figs. 1 e 4). Assim, o dano por herbívoros em populações coletadas na França foi significativamente menor do que em plantas coletadas no Brasil (corroborando a hipótese HEI), mas os atributos da planta foram maiores no Brasil do que na França (refutando a hipótese EAHC).

A elevada herbivoria encontrada em populações amostradas em locais nativos (Brasil) pode estar relacionada principalmente com a alta diversidade da fauna aquática existentes nos trópicos (Vieira 1984), o que resultaria em maior predação por estes organismos. Outra hipótese é que *E. densa* sofre uma alta pressão de insetos herbívoros especialistas nesta região. Por exemplo, alguns autores demonstraram que na presença do inseto especialista *Hydrellia sp.*, *E. densa* apresentou maior dano na planta em sua região nativa em comparação com outras espécies (Cabrera et al. 2013).

Em relação aos ambientes franceses, o baixo dano por herbívoros ocorreu em plantas coletadas em lagoas e principalmente em lagos, (ver, fig. 1b). Os lagos amostrados em nosso estudo estão localizados na região da Aquitainie (Sudoeste da França), enquanto os outros corpos d'água amostrados encontram-se na região da Bretanha (oeste da França). Assim, parece que há uma variação na resistência das plantas para a herbivoria, o que provavelmente está associado a uma variação genética para essa resistência entre essas populações amostradas.

Apesar da baixa herbivoria encontrada nas populações amostradas na França, não houve diferença significativa entre as populações amostradas em reservatórios no Brasil e em canais e rios na França, quando os diferentes corpos d'água foram analisados separadamente (ver, Fig. 1b). Os elevados níveis de herbivoria encontrados em populações amostradas nesses ambientes podem estar relacionados principalmente a

maior abundância de herbívoros supostamente encontrados nestes habitats comparado aos outros ambientes.

Alguns estudos sugerem que os altos níveis de dano por herbívoros em plantas estão relacionados principalmente com a sua qualidade nutricional (Lodge et al. 1998, Newman et al. 1996). Estudo com diferentes espécies de macrófitas, por exemplo, demonstraram que o grau de herbivoria aumenta com as concentrações de N dos tecidos vegetais (Kornijow et al. 1995; Martínez et al. 2013). Esta hipótese foi descartada em nosso estudo, pois não houve uma correlação significativa entre a porcentagem de herbivoria e as concentrações de N para amostras coletadas no Brasil, e uma diminuição significativa da porcentagem de herbivoria com o aumento das concentrações de N foram encontradas para as populações francesas (ver, Fig. 2). Entretanto, nossos resultados devem ser analisados com cautela, pois em outro estudo realizado *in situ* e em experimentos laboratoriais, os autores demonstraram que *E. densa* foi a espécie mais predada e suscetível a herbívoros em comparação com outras espécies nativas, o que foi atribuído à baixa qualidade nutricional das outras espécies em comparação com *E. densa* (Cabrera et al. 2013). Além disso, a relação entre herbivoria e N sofre a interferência de outros fatores. Por exemplo, a preferência por habitat pelos invertebrados associados. Em um estudo realizado por Wheeler e Center (2007), os autores demonstraram que os tubérculos no qual apresentaram baixas concentrações de nitrogênio em relação aos ramos, foram os mais herbivorizados, isso porque essas estruturas foram as mais adequadas para a colonização desses herbívoros. Em nosso estudo as plantas coletadas na França sofreram maior dano pelos herbívoros principalmente nas folhas (possível habitat dos herbívoros). Sendo assim, a diminuição na herbivoria com o aumento do nitrogênio nas plantas encontrada em populações francesas, pode ser explicada supostamente pela maior abundância de predadores de *E. densa* residindo em habitats no qual as plantas apresentam baixas concentrações de nitrogênio, fator este que não impede a planta de ser predada. Em relação ao fósforo nas plantas, não encontramos nenhuma relação com a herbivoria, resultados semelhantes a estes foram encontrados por outros autores (Martínez et al. 2013). Portanto, isso indica que o nitrogênio nas plantas pode incrementar o valor nutricional nas plantas (Morehouse e Rutowshi 2010), entretanto, somente esse ganho nutricional não pode ser atribuído a maior predação pelos herbívoros como demonstrado em nossos resultados.

Alguns autores indicaram que os herbívoros podem ter um papel importante afetando as invasões de plantas (Crawley 1997; Maron e Vila 2001; Keane e Crawley 2002), sendo assim, a baixa herbivoria em comparação com regiões de origem pode ajudar a explicar o sucesso de *E. densa* em habitats Franceses. Embora vários estudos sugiram que as plantas são menos afetadas por herbívoros em sua amplitude não-nativa do que nativa (Wolfe 2002; Mitchell e Power 2003), outros estudos têm rejeitado a hipótese de HEI (Reinhart et al. 2003; Beckstead e Parker 2003; Callaway et al. 2004). Portanto, a correlação entre a predação por herbívoros e danos em plantas é um problema que requer estudos adicionais.

Os resultados também mostraram que, ao contrário da hipótese EAHC (Blossey e Notzold 1995), populações amostradas em locais onde a espécie é considerada nativa foram mais vigorosas, o que é sugerido pelo crescimento vegetativo superior, exceto para o número de raízes (ver fig. 3). Curiosamente, este maior vigor ocorreu em conjunto com a alta percentagem de herbivoria na faixa nativa (ver Fig. 1 e 2). Estes resultados corroboram outros estudos que mostram que nem todas as plantas exóticas demonstram melhor desempenho na faixa não-nativa (Thébaud e Simberloff 2001).

Alguns estudos demonstram que plantas introduzidas podem apresentar maior vigor em locais onde foram introduzidas comparada aos locais onde são nativas (Blossey e Notzold 1995). Outros estudos, no entanto, demonstraram que populações invasoras têm mostrado um decréscimo na capacidade competitiva (Bossdorf et al. 2004; Bossdorf et al. 2005), demonstrando menor vigor em relação às taxas de crescimento e ramificação secundária em populações introduzidas (Handley et al. 2008), contradizendo a hipótese EAHC. Em nossos resultados, o maior vigor foi claramente evidenciado em populações amostradas no Brasil (ver Fig. 2 a,b,c,d,e), por outro lado, na França *E. densa* desenvolveu uma maior capacidade para o desenvolvimento de atributos de defesa, por exemplo, maior número de raízes (ver, fig. 2g). Resultado semelhante foi encontrado ao analisar os diferentes corpos de água de forma individual, pois lagos apresentaram o menor percentual de herbivoria, mas não evidenciaram maior vigor do que reservatórios e lagoas, locais onde quase todos os atributos morfológicos foram maiores (ver Fig. 4). A maior produção de raízes é um estímulo de defesa que as plantas apresentam em resposta aos ataques pelos herbívoros nas folhas (Merillon e Ramawa 2012). Este estímulo na produção de raízes pode auxiliar a sobrevivência e o rebrotamento das plantas em condições futuras mais favoráveis. Entretanto, nossos

resultados indicaram situações distintas, pois as populações francesas apresentaram um elevado número de raízes, porém uma baixa herbivoria, ao contrario das populações amostras no Brasil, no qual foram mais herborizadas, porém apresentaram um baixo número de raízes (ver fig. 1a e 3g). Sendo assim, a elevada produção de raízes nas plantas coletadas na França e a baixa produção demonstrada em populações amostradas no Brasil, indicam que possivelmente os nutrientes do sedimento podem estar direcionando o crescimento dessas raízes em ambas as regiões. Isso porque por mais que os ambientes franceses tenham demonstrado elevados valores de nutrientes na água (ver, tab.2), os mesmos podem ser escassos no sedimento o que estimula a produção de raízes (Postma et al. 2012).

Nossos resultados contradizem os de Blossey e Notzold (1995), que mostraram que as plantas em áreas com baixa pressão por herbívoros demonstraram um aumento no crescimento vegetativo. Isso ocorre porque há outros fatores além do escape de herbívoros, que também podem afetar o desenvolvimento de espécies não-nativas em locais introduzidos, como por exemplo o nível de estresse. A presença de toxinas e temperaturas extremas, por exemplo, são as tensões típicas que podem limitar o metabolismo ou a aquisição de recursos. Em muitos casos, o clima mais frio no norte é a razão pela qual as espécies não-nativas tropicais e subtropicais não conseguem alcançar sucesso. Um exemplo típico é o da macrófita enraizada submersa *Myriophyllum aquaticum*, que é comum em diversos ambientes aquáticos no sul dos Estados Unidos e no sul da França, mas é escassa em regiões mais frias da América do Norte e na França (Thiébaud 2007). Entretanto, a temperatura não parece ser um fator limitante para o sucesso *E. densa* na França, já que em alguns habitats (por exemplo, lagoas) ela se desenvolveu tão bem como em suas gamas nativas, pelo menos em termos de comprimento e número de ramos laterais, que neste caso é um indicativo da capacidade de dispersão (ver, Fig. 4).

Outra hipótese que pode explicar nossos resultados refere-se à escassez de fósforo e nitrogênio, que pode limitar o desenvolvimento de espécies de plantas em vários habitats (Barko et al. 1991; Carr e Chambers 1998). No entanto, parece que estes elementos não limitaram o desenvolvimento de *E. densa* em ambas as regiões, porque foram encontradas concentrações elevadas de fósforo e nitrogênio na água nos habitats franceses (ver, tab. 2). Neste sentido, até mesmo as baixas concentrações encontradas em suas regiões nativas não são limitantes, pois esses nutrientes podem ser abundantes

nos sedimentos, onde *E. densa* e outras espécies de macrófitas aquáticas submersas enraizadas obtém esses recursos com maior eficiência (Carignan e Kalff 1980). Assim, assume-se que os nutrientes da água não explicam as diferenças entre Brasil e França encontradas no nosso trabalho. Com efeito, embora os nutrientes da água foram mais elevados na França do que em habitats brasileiros, o número de raízes em plantas foram menores nos últimos, evidenciando que as plantas não são limitadas por nutrientes do sedimento nestes locais.

Alguns autores demonstraram que o carbono inorgânico também pode limitar o crescimento de macrófitas de água doce em diversas regiões (Madsen e Sand-Jensen, 1987; Titus 1992). A acumulação de biomassa vegetal resulta do equilíbrio entre o ganho de carbono fotossintético e perdas de carbono respiratórias. Algumas espécies submersas, incluindo *E. densa*, demonstram vantagens competitivas, porque elas são capazes de absorver o bicarbonato, além do CO<sub>2</sub> (Larcher 2000; Pierini e Thomaz 2004). Estas características permitem que a espécie possa colonizar com maior sucesso uma grande variedade de habitats aquáticos. Nossos resultados demonstraram que os elevados valores de condutividade elétrica (ver, Tab. 2), registrado em ambientes franceses, indicam que esses corpos d'água podem ter elevadas concentrações de carbono na água, portanto, não sendo o carbono limitante para o crescimento de *E. densa* nesta região.

Outro fator a ser considerado o qual pode explicar o menor vigor de populações de *E. densa* na França, está relacionado com a variação genética nas plantas (Sakai et al. 2001). Estudos indicam que populações em locais onde foram introduzidas apresentam menor variação genética comparada com populações que ocorrem em seu local de origem (Brown e Marshall 1981; Barrett e Richardson 1986; Husband e Barrett 1991). Alguns autores indicaram que não existe uma variação genética em populações de *E. densa* em sua região introduzida, sugerindo que as populações de *E. densa* foram provenientes de um mesmo clone introduzido (Kadono et al. 1997). Essa menor variabilidade genética se torna uma desvantagem para as espécies na região introduzida, isso porque a alta variação genética favorece a adaptação a ambientes heterogêneos e a colonização de ambientes com diferentes condições ambientais daquelas experimentadas na área nativa (Sakai et al. 2001). Alguns autores indicam que populações que apresentam uma baixa variabilidade genética podem também demonstrar uma baixa porcentagem de sucesso nas invasões (Sakai et al. 2001; Reed e



Frankham 2003; Dlugosch e Parker 2008; Kinziger et al. 2011). Por outro lado, a maior variabilidade genética demonstrada pela espécie em seu habitat nativo (Martins et al. 2003), pode ser o fator que explique o maior vigor de *E. densa* em seus locais de origem demonstrado em nossos resultados. Outra explicação é que possivelmente os fragmentos que invadiram ambientes franceses provêm de uma linhagem genética que produza plantas menores, fator este que pode levar a produção de plantas menos resistentes aos diferentes fatores ambientais encontrados na França, o que conseqüentemente pode gerar indivíduos com menor vigor comparados a populações brasileiras de *E. densa*.

Embora nossos resultados não permitam rejeitar a hipótese de HEI, mas rejeitaram a hipótese EAHC, outros estudos têm aceitado ambas as hipóteses, o que demonstra um escape de herbívoros e melhor vigor de espécies não-nativas em locais introduzidos (ver, Thiébaud e Di Nino 2009; Lieurance e Cipollini 2013). Entretanto, o menor vigor na França não deve estar associado com a herbivoria, porém outros fatores devem explicar, como por exemplo, a competição pelo uso dos recursos com espécie nativas ou possivelmente a menor variabilidade genética das populações, já que os nutrientes e o carbono provavelmente não explicam esses resultados. Com isso, estudos futuros testando os efeitos da comunidade biótica sobre o crescimento e estabelecimento de *E. densa* na França, ajudariam a elucidar as diferenças encontradas.

## Referências

- Barko JW, Smart MR (1981) Comparative influences of light and temperature on the growth and metabolism of selected submersed freshwater macrophytes. *Ecol Mono* 51: 219–235
- Barko JW, Gunnison D, Carpenter SR (1991) Sediment interactions with submerged macrophyte growth and community dynamics. *Aquat. Bot.* 41: 41–65
- Barret SCH, Richardson BJ (1986) Genetic attributes of invading species. In R. H. Groves and J. J. Burdon [eds.], *Ecology of biological invasions*, 21–33. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Beckstead J, Parker IM (2003) Invasiveness of *Ammophila arenaria*: Release from soil-borne pathogens? *Ecology* 84: 2824–2831
- Bini LM, Thomaz SM (2005) Prediction of and *Egeria densa* occurrence in a large subtropical reservoir (Itaipu Reservoir, Brazil-Paraguay). *Aquat Bot* 83:227–238
- Blossey B, Nötzold R (1995) Evolution of increased competitive ability in invasive non indigenous plants: a hypothesis. *J Ecol* 83: 887-889
- Bossdorf O, Prati D, Auge H, Schmid B (2004) Reduced competitive ability in an invasive plant. *Ecol Lett* 7: 346-353

- Bossdorf O, Auge H, Lafuma L, Rogers WE, Siemann A, Prati D (2005) Phenotypic and genetic differentiation between native and introduced plant populations. *Oecologia* 144: 1-11
- Bremner JM (1965) Total Nitrogen. Methods of soil analysis Part 2- Chemical and Microbiological Properties, number 9 in the series Agronomy. American Society of Agronomy, Inc., Publisher USA, p.1149-1178.
- Brown AHD, Marshall DR (1981) Evolutionary changes accompanying colonization in plants. In G. C. E. Scudder and J. L. Reveal [eds.], *Evolution today*, Proceedings of the Second International Congress of Systematic and Evolutionary Biology, 351–363. Hunt Institute for Botanical Documentation, Pittsburgh, Pennsylvania, USA
- Cabrera WG, Dalto YM, Mattioli FM, Carruthers RI, Anderson LW (2013) Biology and ecology of Brazilian elodea (*Egeria densa*) and its specific herbivore, *Hydrellia sp.*, in Argentina. *Biol Control* 58:133–147
- Callaway RM, Thelen GC, Rodriguez A, Holben WE (2004) Soil biota and exotic plant invasion. *Nature* 427: 731–733
- Carpenter SR, Lodge DM (1986) Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. *Aquat Bot* 26:341–370
- Carr GM, Chambers PA (1998) Macrophyte growth and sediment phosphorus and nitrogen in a Canadian prairie river. *Fresh Biol* 39:525–536
- Carignan R, Kallf J (1980) Phosphorus sources for aquatic weeds – water or sediments? *Science* 207: 987–989
- Carrillo Y, Guarin A, Guillot G (2006) Biomass distribution, growth and decay of *Egeria densa* in a tropical high-mountain reservoir (NEUSA, Columbia). *Aquat Bot* 85:7-15
- Clayton J, Edwards T (2006) Aquatic plants as environmental indicators of ecological condition in New Zealand lakes. *Hydrobiologia*, 570: 147-151
- Crawley MJ (1997) *Plant Ecology*. Blackwell Scientific.
- da Ros N, Ostermeyer R, Roques A, Raimbault P (1993) Insect damage to cones of exotic conifer species introduced in arboreta. Interspecific variations within the genus *Picea*. *J App Ento* 115: 113-133.
- Darrin H (2009) Brazilian Elodea, *Egeria densa*, *Anacharis*, *Philotria densa*, Giant Elodea, Brazilian waterweed. *FISH* 423: Olden
- Dugdale TM, Clements D, Hunt TD, Butler KL (2012) Survival of a submerged aquatic weed (*Egeria densa*) during lake drawdown within mounds of stranded vegetation. *Lake reser manag* 28: 153-157
- Dutartre A, Haury J, Jigorel A. (1999) Succession of *Egeria densa* in a drinking water reservoir in Morbihan (France). *Hydrobiologia* 415: 243–247
- Dlugosch KM, Parker IM (2008) Founding events in species invasions: genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions. *Mol Ecol* 17:431-49
- Elton CS (1958) *The ecology of invasions.*–Methuen.

- Felker-Quinn E, Schweitzer JA, Bailey JK (2013) Meta-analysis reveals evolution in invasive plant species but little support for Evolution of increased competitive ability (EICA). *Ecol Evol* 3: 739-751
- Feuillade J (1961) Une plante aquatique nouvelle pour la France *Elodea densa* (Planch.) *Casp Bull Soc Linn Nor* 10: 47–51
- Funk JL (2008) Differences in plasticity between invasive and native plants from a low resource environment. *J Ecol* 96:1162 – 1173
- Gassmann A, Cock MJW, Shaw R, Evans HC (2006) The potential for biological control of invasive alien aquatic weeds in Europe: a review. *Hydrobiologia* 570:217–222
- Handley RJ, Steinger T, Treier UA, Muller-Sharer H (2008) Testing the evolution of increased competitive ability (EICA) hypothesis in a novel framework. *Ecology* 89: 407-417
- Haynes RR (1988) Reproductive Biology of Selected Aquatic Plants. *Annals M Bot G* 75: 805-810
- Hayes KR, Barry SC (2008) Are there any consistent predictors of invasion success? *Biol Inv* 10: 483–506
- Hyldgaard B, Brix H (2011) Plasticity in carbon acquisition of the heterophyllous *Luronium natans*: An endangered freshwater species in Europe. *Aquat Bot* 94: 127–133
- Husband BC, Barrett SCH (1991) Colonization history and population genetic structure of *Eichhornia paniculata* in Jamaica. *Heredity* 66: 287–296
- Jeppesen E, Søndergaard M, Søndergaard M, Christoffersen K. (eds), (1997) The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes. *Ecological Studies*, Vol. 131. Springer, NY: 423.
- Kadono Y, Nakamura T, Suzuki T (1997) Genetic uniformity of two aquatic plants, *Egeria densa* Planch. and *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John, introduced in Japan. *J Limn* 58: 197–203
- Keane RM, Crawley MJ (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends Ecol Evol* 17: 164-170
- Kinziger AP, Nakamoto RJ, Anderson EC, Harvey BC (2011) Small founding number and low genetic diversity in an introduced species exhibiting limited invasion success (speckled dace, *Rhinichthys osculus*). *Ecol Evol* 1: 73–84
- Kolar CS, Lodge DM (2001) Progress in invasion biology: predicting invaders. *TREE* 16: 199–204
- Kornijow R, Gulati RDT, Ozimek T (1995) Food preference of freshwater invertebrates: comparing fresh and decomposed angiosperm and a filamentous alga. – *Fresh Biol* 33: 205–212
- Larcher W (2000) *Ecofisiologia vegetal*. RIMA, São Carlos
- Lieurance D, Cipollini D (2013) Exotic *Lonicera* species both escape and resist specialist and generalist herbivores in the introduced range in North America. *Biol Inv* 15: 1713–1724

- Lodge DM, Cronin G, van Donk E, Froelich AJ (1998) Impact of herbivory on plant standing crop: comparisons among biomes, between vascular and non vascular plants, and among freshwater herbivore taxa. – In: Jeppesen E, Søndergaard MA, Søndergaard MO, Christoffersen K. (eds): *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*. –Springer-Verlag, New-York, pp. 149–174
- Merillon JM, Ramawa KG (2012) *Plant Defence: Biological Control*: springer.
- Madsen TV, Sand-Jensen K (1987) Photosynthetic capacity, bicarbonate affinity and growth of *Elodea canadensis* exposed to different concentrations of inorganic carbon. *Oikos* 50: 176–182
- Martins D, Cardoso LR, Mori ES, Tanaka RH (2003) Caracterização genética de acessos de *Egeria* (*Egeriaspp.*) coletados no estado de São Paulo utilizando RAPD<sup>1</sup> *Planta Daninha* 21: 1–6
- Martinez SF, Franceschini MC, Poi A (2013). Preferencia alimentaria de *Neochetina eichhorniae* (Coleoptera: Curculionidae) en plantas acuáticas de diferente valor nutritivo. *R. Colombiana Entomol* 39: 81-87
- Maron JL, Vila M (2001) When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos* 95: 361–373
- Mitchell CE, Power AG (2003) Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature* 421: 625–627
- Mony C, Koschinick TJ, Haller WT, Muller S (2007) Competition between two invasive Hydrocharitaceae (*Hydrilla verticillata* (L. f.) Royle and *Egeria densa* Planch.) as influenced by sediment fertility and season. *Aquat Bot* 86: 236–242
- Morehouse NI, Rutowski RL (2010) Developmental responses to variable diet composition in the cabbage white butterfly, *Pieris rapae*: the role of nitrogen, carbohydrates and genotype. *Oikos* 119: 636-645
- Morrison WE, Hay ME (2011) Herbivore Preference for Native vs. Exotic Plants: Generalist Herbivores from Multiple Continents Prefer Exotic Plants That Are Evolutionarily Naïve. *Plos one* 6: 3
- Newman RM, Kerfoot WC, Hanscom Z (1996) Watercress allelochemical defends high-nitrogen foliage against consumption: effects on freshwater invertebrate herbivores. – *Ecology* 77: 2312–2323
- Pierini SA, Thomaz SM (2004) Effects of inorganic carbon source on photosynthetic rates of *Egeria najas* Planchon and *Egeria densa* Planchon (Hydrocharitaceae). *Aquat Bot* 78:135–146
- Postma PA, Lynch JP (2012) Complementarity in root architecture for nutrient uptake in ancient maize/bean and maize/bean/squash polycultures. *An Bot* 110: 521-534
- Pyšek P, Richardson DM (2007) Traits associated with invasiveness in alien plants: Where do we stand? In: Nentwig, W. (ed.), *Biological invasions*. Springer, pp. 97 – 125.

- Reinhart KO, Packer A, Van der Putten WH, Clay K (2003) Plant–soil biota interactions and spatial distribution of black cherry in its native and invasive ranges. *Ecol Lett* 6: 1046–1050.
- Richards CL, Bossdorf O, Muth N, Gurevitch J, Pigliucci M (2006) Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecol Lett* 9: 981 – 993
- Riis T, Olesena B, Clayton JS, Lambertini C, Brix H, Sorrell BK (2012) Growth and morphology in relation to temperature and light availability during the establishment of three invasive aquatic plant species. *Aquat Bot* 102: 56 – 64
- Reed DH, Frankham R. (2003) Correlation between fitness and genetic diversity. *Conserv Biol* 17:230–237
- Sakai AK, ET AL. 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32: 305–332
- Thébaud C, Simberloff D (2001) Are plants really larger in their introduced ranges? *Am Nat* 157: 231-236
- Thiébaud G, Gierlinski P (2007) Gammarid (Crustacea: Amphipoda) herbivory on native and alien freshwater macrophytes. In: Tokarska-Guzik B, Brock JH, Brundu G, Child L, Daehler CC, Pyšek P (eds), *Plant Invasions: Human perception, ecological impacts and management*, Backhuys Publishers, Leiden, pp 333-340
- Thiébaud G (2007) Invasion success of non-indigenous aquatic and semi-aquatic plants in their native and introduced ranges. A comparison between their invasiveness in North America and in France. *Biol Inv* 9: 1-12
- Thiébaud G, Di Nino F (2009) Morphological variations of natural populations of an aquatic macrophyte *Elodea nuttallii* in their native and in their introduced ranges. *Aquat Inv* 4:311–320
- Thouvenot L, Haury J, Thiébaud G (2012) Responses of two invasive macrophyte species to salt. *Hydrobiologia* 686: 213 – 223
- Titus JE (1992) Submersed macrophyte growth at low pH II. CO<sub>2</sub>, sediment interactions. *Oecologia* 92: 391-398
- Yarrow M, Marin VH, Finlayson M, Tironi A, Delgado LE, Fischer F (2009) The ecology of *Egeria densa* Planchon (Liliopsida: alismatales): a wetland ecosystem engineer? *Rev Chil Hist Nat* 82:299–313
- Wheeler GS, Center TD (2007) Hydrilla stems and tubers as hosts for three *Bagous* species: Two introduced biological control agents (*Bagous hydrillae* and *B. affinis*) and one native species (*B. restrictus*). *Environ Entomol* 36: 409–415
- Williamson M (1996) *Biological Invasions*. Chapman and Hall, London
- Wolfe LM (2002) Why alien invaders succeed: Support for the Escape-from-Enemy Hypothesis. *Am Nat* 160: 705–711
- Van Kleunen M, Weber E, Fisher M (2010) A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecol Lett* 13: 235 – 245
- Vieira AL (1984) Aspectos do metabolismo lipídico do curimatá *Prochilodus scrofa* (Steindachner, 1881). *Boletim do Instituto de Pesca, São Paulo* 11: 63-68

- Xiong W, Yu D, Wang Q, Liu C, Wang L (2008) A snail prefers native over exotic freshwater plants: implications for the enemy release hypotheses. *Fresh Biol* 53: 2256-2263
- Zagato EAG, Jacintho AO, Reis BF, Krug FJ, Bergamin H, Pessenda LC, Mortatti RJ, Giné MF (1981) Manual of analysis of plants using systems injection of flow. – USP/CENA. 45 pp

Temperatura e densidade de plantas afetam o potencial invasor de três espécies não-nativas de planta aquática altamente invasivas

Artigo elaborado e formatado conforme as normas para publicação científica no periódico *Ecohydrology*

Temperatura e densidade de plantas afetam o potencial invasor de três espécies não-nativas de planta aquática altamente invasivas

Márcio José Silveira, Gabrielle Thiébaud e Sidinei Magela Thomaz

## Resumo

As mudanças climáticas e as invasões de espécies são dois dos aspectos mais difundidos das mudanças ambientais globais. Uma preocupação emergente é que a sinergia entre esses dois fatores pode ser uma nova ameaça para a biodiversidade. A densidade de plantas é conhecida também por influenciar a invasão de várias espécies. Neste estudo investigamos experimentalmente o efeito do aumento da temperatura e da densidade de plantas em monoculturas e em culturas mistas sobre a competição entre três espécies não-nativas de macrófitas aquáticas. Nossa hipótese é que com o aumento da temperatura, espécies não-nativas de regiões mais quentes terão maior sucesso independentemente da densidade de plantas. Nós testamos em laboratório o crescimento de três espécies não-nativas de macrófitas aquáticas submersas (*Elodea canadensis*, *Egeria densa* e *Lagarosiphon major*) sob elevação da temperatura em 3°C e sob diferentes densidades de plantas vizinhas. Os resultados demonstraram que a densidade de plantas foi o principal fator que influenciou o crescimento de todas as espécies em ambas as culturas. Já a temperatura e a identidade da espécie vizinha (neste caso em cultura mista), também demonstram que podem influenciar o desenvolvimento das espécies, entretanto em um menor grau comparado com a densidade. *E. canadensis* foi a espécie que as melhores respostas à diferentes condições, demonstrando maior vigor, em comparação com as outras espécies. Em conclusão, os resultados demonstraram que talvez *E. canadensis* seja a espécie com maior potencial competitivo entre as três espécies aqui testadas, e que a temperatura pode também desempenhar um papel importante na condução do potencial invasivo destas três espécies. No entanto, apenas o aumento da temperatura não foi suficiente para estimular um maior crescimento das espécies, indicando que seus efeitos podem ser minimizados em locais com alta densidade de plantas.

**Palavras chaves:** espécies exóticas, macrófita submersa, hydrocharitaceae, aquecimento global



Temperature and plant density affect the invasiveness of three species of non-native invasive macrophytes

### **Summary**

Climate change and invasions of species are two of the most pervasive aspects of global environmental changes. An emerging concern is that the synergies between these two factors is a possible new threat to biodiversity. Plant density is also known to influence the invasion of several species. In this study we investigated experimentally the effect of increased temperature and plant density in monocultures and in mixed cultures on the competition between three non-native species. Our hypothesis is that with the increased temperature, non-native species from tropical regions will have greater success independently of plant neighbor density. We tested in laboratory the growth of three non-native species of submerged macrophytes, *Elodea canadensis*, *Egeria densa* and *Lagarosiphon major* on a temperature increased in 3°C and different plant densities and neighboring species. The results showed that plant density was the main factor that influenced the growth of all exotic species in both cultures. Temperature and neighboring species (in this case mixed cultures) influenced the development of the species, but at lesser degree than density. *E. canadensis* was the better adapted species to different conditions demonstrating best vigor among the three species. In conclusion, the results demonstrated that *E. canadensis* is the species with the highest competitive ability among the three species tested here and that the temperature also can play an important role driving the invasive potential of these three species. However, only the temperature increase was not enough to promote better growth of the species in both cultures, indicating that its effects may be minimized in sites with high plants density.

**Keywords:** exotic species, submerged macrophytes, hydrocharitaceae, global change

## Introdução

As mudanças climáticas e as invasões de espécies são dois dos aspectos mais difundidos das mudanças ambientais globais (Rahel e Olden, 2008; Hellmann *et al.*, 2008). Uma preocupação emergente é que as mudanças climáticas vão agravar a extensão e os impactos das invasões de plantas em diferentes continentes e a sinergia entre esses dois fatores foi identificada como uma possível nova ameaça para a biodiversidade (Hellmann *et al.*, 2008).

O aumento nas temperaturas previsto pelos cenários atuais da mudança climática global afetará diretamente os diferentes corpos de água, assim como as diferentes comunidades de plantas aquáticas pelo aquecimento na temperatura da água e pelo aumento da frequência e magnitude de perturbações (por exemplo, inundações) (Carpenter *et al.*, 1992; Mulholland *et al.*, 1997; Poff *et al.*, 2002).

Vários estudos indicam que as mudanças climáticas causarão um aumento na temperatura da água principalmente em lagos da latitude norte (Trenberth *et al.*, 2007; Rahel e Olden, 2008). Esses dados são baseados em projeções futuras que apontam um aumento nas temperaturas médias entre 1,8 e 4 °C até 2100 (IPCC, 2007).

A temperatura é um importante fator abiótico que influencia o crescimento e a produção de macrófitas (Haag e Gorham, 1997; Santamaria e Van Vierssen, 1997) o que afeta a distribuição das espécies em vários ecossistemas (Barko e Smart, 1981; Rooney e Kalff, 2000). Por exemplo, a distribuição local e os padrões sazonais de crescimento de *Elodea canadensis* Michx e *Ranunculus aquatilis* L. são fortemente influenciadas pela temperatura (Madsen e Brix, 1997). No entanto, com o aquecimento global, a distribuição e a fenologia de algumas espécies, juntamente com a produtividade dos ecossistemas aquáticos poderão ser afetadas (Parmesan, 2006; Rahel e Olden, 2008).

Alguns autores sugerem que o aquecimento global pode aumentar a invasão de espécies não-nativas e sua alta dominância em diversas regiões (Thuiller *et al.*, 2007; Netten *et al.*, 2010) devido à tolerância destas espécies aos diferentes distúrbios (Konstantinov *et al.*, 2002). Algumas espécies não-nativas são mais tolerantes a uma ampla gama de condições ambientais e também podem apresentar um crescimento sazonal mais prolongado em decorrência dos aumentos de temperatura, do que as espécies nativas, tendo assim uma vantagem competitiva sobre estas últimas (Patrick *et al.*, 2012).

Densidade de plantas é conhecida também como outro fator importante que pode influenciar a invasão e o estabelecimento de várias espécies (Elton, 1958). Muitos estudos têm demonstrado que locais com alta densidade de espécies podem afetar o desenvolvimento e a sobrevivência de plantas juvenis em fase inicial de crescimento (Thompson *et al.*, 1990; Creed *et al.*, 1997). A ocorrência de espécies de plantas não-nativas em altas densidades pode elevar a competição pela exploração de recursos, o que geralmente ocorre quando os recursos são escassos (Ren e Zhang, 2009; Barroso *et al.*, 2012), o que pode levar à inibição no crescimento de outras plantas (Brahim *et al.*, 1998; Wang *et al.*, 2005; Carniatto *et al.*, 2013).

Apesar da densidade de plantas ser um fator importante que pode determinar as interações intra ou interespecíficas, estudos indicam que com o aumento da temperatura a competição entre as espécies podem ser intensificadas (Breeuwer *et al.*, 2009), devido a alterações nas características físicas e químicas dos habitats (Stiers *et al.*, 2011; Mormul *et al.*, 2012). A competição tem sido frequentemente enfatizada como um fator importante para determinar a estrutura das comunidades vegetais em diferentes ambientes aquáticos (Bornette *et al.*, 1998; dos Santos e Thomaz, 2007; Sousa *et al.*, 2010) e assim, a composição das assembleias em um determinado local é geralmente interpretado como o resultado das interações intra e interespecíficas.

No entanto, geralmente as respostas ao aquecimento (Patrick *et al.*, 2012; Mormul *et al.*, 2012) e à densidade de plantas (Wang *et al.*, 2005; Michelan *et al.*, 2013) têm sido investigadas principalmente entre espécies nativas e não-nativas. Outra consideração importante é que poucas investigações têm descrito interações somente entre espécies não-nativas (Simberloff e Von Holle, 1999; Richardson *et al.*, 2000) e, especialmente, entre plantas com similares forma de crescimento e estratégias ecológicas (Riis *et al.*, 2012).

As macrófitas aquáticas não-nativas submersas e enraizadas da família Hydrocharitaceae *Elodea canadensis* Michx, *Egeria densa* Planch. e *Lagarosiphon major* (Rid.) Moss ex Wager, têm se tornado invasoras em diversos ecossistemas em toda a Europa (Dutartre *et al.*, 1999; Mckee *et al.*, 2002). *Elodea canadensis* é nativa para América do Norte, mas foi introduzida na Europa em 1840 (Cook e Urmi-Koning, 1985). Esta espécie pode se tornar invasiva e deslocar espécies nativas em diversos ecossistemas aquáticos (Barrat-Segretain, 2001; Barrat-Segretain e Cellot, 2007). *Egeria densa* é nativa para América do Sul. Essa espécie pode demonstrar alta taxa de

crescimento e seu comprimento pode atingir até três metros (Darrin, 2009). Em condições ideais de crescimento esta espécie pode-se espalhar rapidamente e formar densas populações o que a tornou invasora em vários continentes (Dutartre, *et al.*, 1999; Yarrow *et al.*, 2009). *Lagarosiphon major* é uma espécie nativa da África do Sul que têm invadido diversos países na Europa (Stokes *et al.*, 2004; Van Valkenburg e Pot, 2007). Essa planta é capaz de colonizar grandes áreas com densas populações (Dutartre e Oyarzabal, 1993), que podem inibir a invasão de outras espécies não-nativas.

Embora muitos estudos tenham abordado isoladamente as potenciais ameaças aos ecossistemas em resposta às mudanças climáticas (Rahel e Olden, 2008; Mormul *et al.*, 2012) e os efeitos da densidade de plantas sobre as interações competitivas (Worm e Reusch, 2000; Davis e Fourqurean, 2001), poucos estudos têm considerado as interações e os impactos destes dois fatores sobre a invasão de outras espécies não-nativas. O objetivo deste estudo foi investigar experimentalmente o efeito do aumento da temperatura e da densidade de plantas em monoculturas e em culturas mistas sobre a competição entre as três espécies não-nativas da Europa: *Elodea canadensis*, *Egeria densa* e *Lagarosiphon major*. A pergunta em nosso estudo foi: será que a invasibilidade de locais altamente colonizados por espécies não-nativas aclimatados a temperatura mais fria (por exemplo, *E. canadensis*) tornam-se mais vulneráveis à invasão por outras espécies não-nativas com o aquecimento global? Nossa hipótese é que, com o aumento da temperatura, espécies não-nativas de regiões mais quentes (por exemplo, *E. densa* ou *L. major*) terão maior sucesso com as mudanças climáticas, independentemente da densidade de plantas. Nossa principal previsão é que o crescimento de espécies exóticas originárias de latitudes mais baixas (por exemplo, *E. densa* e *L. major*) será maior do que *E. canadensis* em altas temperaturas, independentemente das densidades de plantas. Isto porque essas espécies (*E. densa* e *L. major*) já estão aclimatadas a temperaturas mais elevadas.

## Material e métodos

As espécies utilizadas no experimento foram coletadas em três lagoas localizadas na região da Bretanha, França (S01°44'25.2", W48°05'41.4"). O design experimental foi realizado em câmaras de crescimento com fotoperíodo localizada no laboratório Ecobio na Universidade de Rennes 1, na França.

Primeiramente, foram preparados os recipientes (dimensões: 8cm x 8cm x 15cm) com cerca de 3 cm de terra de jardim misturada a dois centímetros de areia. Fragmentos apicais com aproximadamente 7cm sem raízes, brotos ou ramos laterais foram lavados para remover invertebrados, algas e detritos. Depois, os seguintes atributos de todos os fragmentos foram medidos antes do plantio: comprimento do fragmento (cm), comprimento dos entrenós (cm) e número de entrenós. O comprimento dos entrenós foi medido abaixo de três centímetros do ápice do fragmento.

O delineamento experimental seguiu um modelo de série de adições (Spitters, 1983; Njambuya e Triest, 2011) que consiste em uma combinação fatorial de diferentes densidades com duas espécies de plantas competindo. Cada espécie foi plantada em monoculturas e em culturas mistas. As proporções de cada uma das espécies plantadas sozinhas ou combinada com outra espécie (neste caso, espécies vizinhas) foram: (monocultura, 2 ou 4) e (cultura mista, 1:1, 2:2, 1:3, 3:1) e cada tratamento de densidade teve cinco repetições. Nós usamos água da torneira que tem uma concentração de nutrientes moderada (Thouvenot *et al.*, 2012) para todos os tratamentos.

Todos os recipientes foram colocados aleatoriamente em câmara de crescimento a uma densidade de fluxo de fótons entre 300-500  $\mu\text{mol s}^{-1}\text{m}^2$  com um ciclo de 12 horas claro/12 horas escuro. Esta intensidade luminosa foi usada porque Riss *et al.* (2012) demonstraram que estas três espécies não-nativas podem ter um ótimo crescimento nestas condições de luz.

A temperatura utilizada neste experimento foi de 16 °C, isto porque, algumas espécies de macrófitas aquáticas começam a demonstrar um crescimento relativamente constante nestas condições de temperatura (Haramoto e Ikusima, 1988; Cook e Urmikoning, 1985). Depois, criamos também um tratamento com aumento de 3 °C para simular as condições das mudanças climáticas. O aumento da temperatura de 3 °C encontra-se no meio da gama dos aumentos previstos da temperatura média global (1,8-4 graus; IPCC, 2007; Moatar *et al.*, 2010) e, portanto, ele pode ser considerado como realista.

### *Variáveis respostas*

No final do experimento (30 dias) os seguintes atributos de cada planta foram medidos: comprimento da planta, comprimento dos entrenós, número de ramos laterais, número de raízes e número de entrenós. Para o comprimento dos entrenós foi utilizado o mesmo protocolo utilizado anteriormente (ver, métodos). A produção de entrenós foi estimada como o número final menos o número inicial de entrenós por planta.

A capacidade de crescimento das macrófitas foi medido pelas taxas de crescimento relativo (TCR) das plantas. Esta medida foi adaptada de Hunt (1990):  $TCR = (\ln L2 - \ln L1) / (T2 - T1)$ , onde *L1* e *L2* referem-se ao comprimento das plantas e comprimento dos entrenós, nos tempos 1 e 2, inicial e final respectivamente (Barrat-Segretain e Elger, 2004).

### *Análise de dados*

Primeiro, aplicamos uma ANOVA bifatorial com o teste post hoc de *Fisher's* para testar os efeitos das densidades (baixa 2 e alta 4) e temperatura (16 e 19 graus), e suas interações em monocultura separadamente para cada espécie *E. canadensis*, *E. densa* e *L. major*. Em seguida, empregou-se uma ANOVA trifatorial com teste post hoc de *Fisher's* com os tratamentos em cultura mista para testar os efeitos da temperatura (16 e 19 graus), espécies vizinhas (*E. canadensis* ou *E. densa* ou *L. major*) e densidades (1:1, 2:2, 3:1, 1:3) e suas interações.

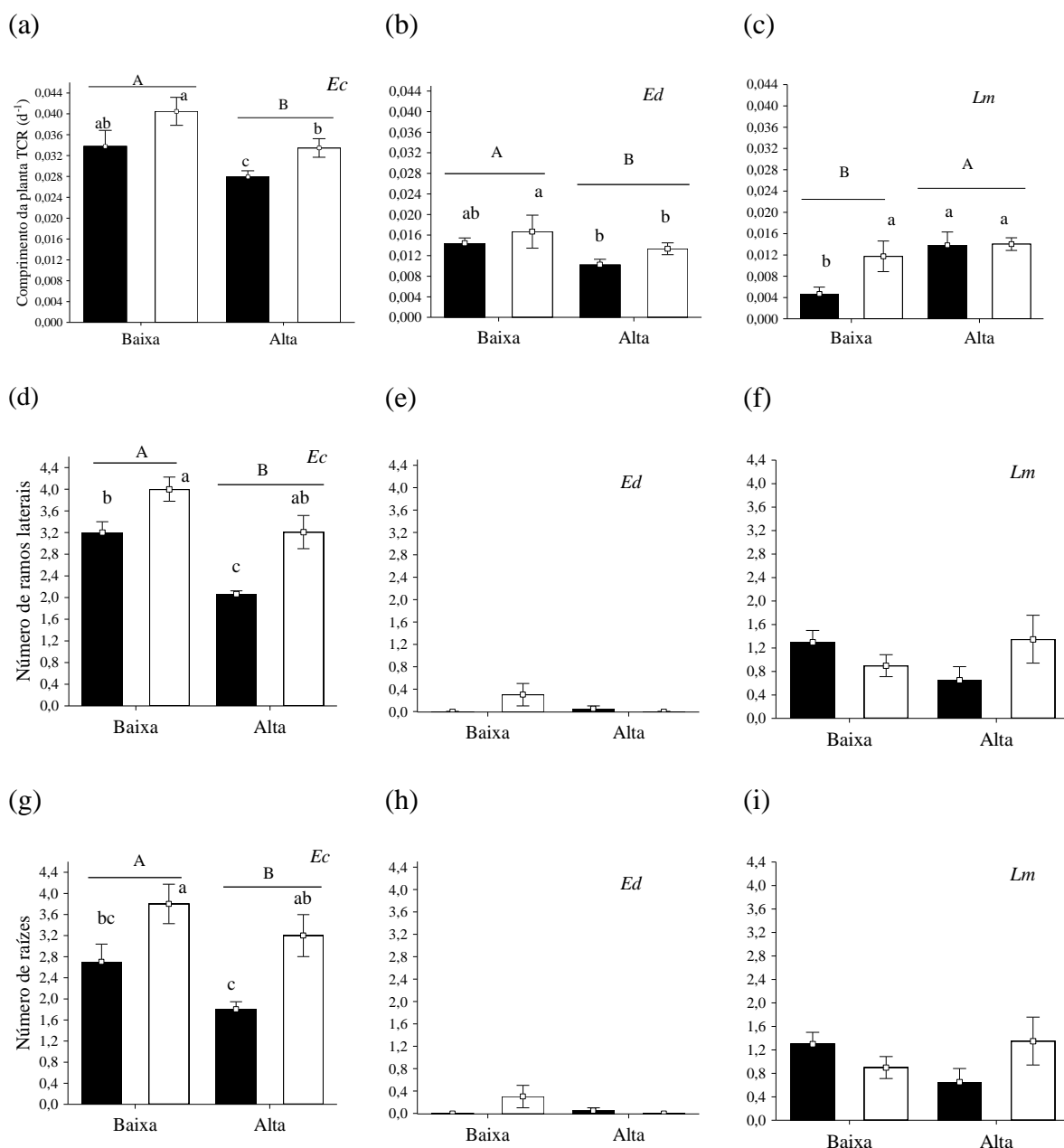
## **Resultados**

Em monocultura, os resultados demonstraram que *E. canadensis* teve um maior crescimento de todos os atributos nos tratamentos em densidades mais baixas do que nos tratamentos com densidades mais elevadas, mas em relação as diferentes temperaturas, a espécie mostrou significativamente maior crescimento de seus atributos em ambas as densidades em 19 °C do que em 16 °C (Tab. 1; Fig. 1a, d, g). Para *E. densa* observamos também um crescimento significativamente maior para quase todos os atributos (exceto para o número de ramos laterais) nos tratamentos com densidades mais baixas (Tab. 1; Fig. 1b,e,h). No entanto, considerando-se as diferentes temperaturas, apenas o número de raízes foi superior quando submetidos 19 °C do que em 16 °C (Tab. 1; Fig. 1h).

Para *L. major* a densidade também afetou significativamente o desenvolvimento de alguns de seus atributos (Tab.1). A espécie demonstrou maior TCR do comprimento da planta nos tratamentos com altas densidades e em ambas as temperaturas (Tab. 1; Fig. 1c), evidenciando uma possível facilitação para a ocorrência desta espécie em locais com alta densidade de plantas.

**Tabela 1:** Resultados da ANOVA bifatorial para os efeitos de densidades (D) (baixa 2 e alta 4) e temperatura (T) (16 e 19 graus), e suas interações, para a TCR do comprimento da planta, número de ramos laterais e número de raízes, para os tratamentos em monocultura separadamente para cada espécie *E. canadensis*, *E. densa* e *L. major*.

	<i>E. canadensis</i>			<i>E. densa</i>			<i>L. major</i>		
	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
<b>TCR do comprimento da Planta (d<sup>-1</sup>)</b>									
D	1	7,93	<b>0,012</b>	1	4,07	<b>0,049</b>	1	7,58	<b>0,014</b>
T	1	7,12	<b>0,016</b>	1	2,09	0,167	1	3,02	0,101
D x T	1	0,06	0,797	1	0,05	0,821	1	2,71	0,118
<b>Número de ramos laterais</b>									
D	1	13,76	<b>0,001</b>	1	1,47	0,242	1	0,13	0,717
T	1	19,04	<b>&lt;0,001</b>	1	1,47	0,242	1	0,30	0,588
D x T	1	0,76	0,395	1	2,88	0,108	1	4,10	0,059
<b>Número de raízes</b>									
D	1	5,17	<b>0,037</b>	1	10,30	<b>0,005</b>	1	0,03	0,862
T	1	14,36	<b>0,001</b>	1	24,74	<b>&lt;0,001</b>	1	0,77	0,390
D x T	1	0,20	0,655	1	12,19	<b>0,003</b>	1	0,28	0,603



**Figura 1:** Valores médios e erro padrão dos atributos: TCR do comprimento da planta, número de ramos laterais e número de raízes separadamente para as espécies *E. canadensis* - *Ec* (a,d,g), *E. densa* - *Ed* (b,e,h) e *L. major* - *Lm* (c,f,i) em monoculturas e nas diferentes densidades (baixa-2 e alta-4) para temperaturas de 16 °C (barras pretas) e 19 °C (barras brancas). Letras maiúsculas diferentes são usadas para indicar a diferença significativa entre as densidades e as diferentes letras pequenas acima das colunas são utilizados para indicar a diferença significativa entre as temperaturas.

Nos tratamentos em cultura mista, todos os atributos de *E. canadensis* demonstraram diferenças significativas no crescimento (Tab. 2). Para a TCR do comprimento da planta, os resultados mostraram diferença significativa entre as



densidades e uma interação significativa entre temperatura x espécies vizinhas e temperatura x densidades (Tab. 2). Esta espécie teve um menor crescimento em densidades mais altas (isto é, em recipientes com até quatro fragmentos) do que nos tratamentos com baixas densidades (Fig. 2a). No entanto, as interações significativas entre temperatura x espécies vizinhas e temperatura x densidades, mostrou que os efeitos da temperatura dependem da densidade ou da espécie vizinha que co-ocorre com *E. canadensis* (Fig. 2a, d). Já para o número de ramos laterais, houve efeito significativo da temperatura, das espécies vizinhas e da densidade (Tab. 2; Fig 2d). *E. canadensis* desenvolveu uma quantidade menor de ramos laterais na presença de *E. densa* (Tab. 2; Fig. 2d; tratamentos 2:2 e 1:3), mas desenvolveu mais ramos laterais na presença de *L. major* (Fig. 2d). Houve também uma interação significativa entre temperatura x densidades (Tab. 2), indicando que o desenvolvimento no número de ramos laterais pode ser determinado pela densidade de espécies associadas com a temperatura (Fig. 2d).

O número de raízes demonstrou também uma interação significativa entre temperatura x densidades e espécies vizinhas x densidades (Tab. 2), sugerindo que o número de raízes de *E. canadensis* é influenciado pela densidade, mas que essa associação é dependente da temperatura ou da espécie vizinha que co-ocorre com *E. canadensis*. Os resultados mostraram que em média nos tratamentos com altas densidades, as espécies demonstraram baixo número de raízes, mas isso depende da temperatura em que a espécie foi submetida (Fig. 2g). No entanto, considerando-se as espécies vizinhas x densidades, com exceção dos tratamentos nas densidades 3:1, todos os outros tratamentos demonstram maior número de raízes em 19 °C do que em 16 °C (Fig. 2g).

Para *E. densa*, a TCR do comprimento da planta demonstrou interação significativa entre temperatura x espécies vizinhas x densidades (Tab. 2), mostrando que o crescimento da planta pode diminuir em locais com alta densidade de espécies, principalmente nas baixas temperaturas, mas essa interação depende também da espécie que esteja ocorrendo com ela *E. canadensis* ou *L. major* (Fig. 2b). *E. densa* demonstrou também baixo número de ramos laterais em todos os tratamentos (Fig. 2e), e este atributo só foi influenciado pela temperatura (Tab. 2), sendo que *E. densa* desenvolveu maior número de ramos laterais a 19 °C do que em 16 °C (Fig. 2e). Para o número de raízes, os efeitos da temperatura e densidade de plantas foram significativos (Tab. 2). O

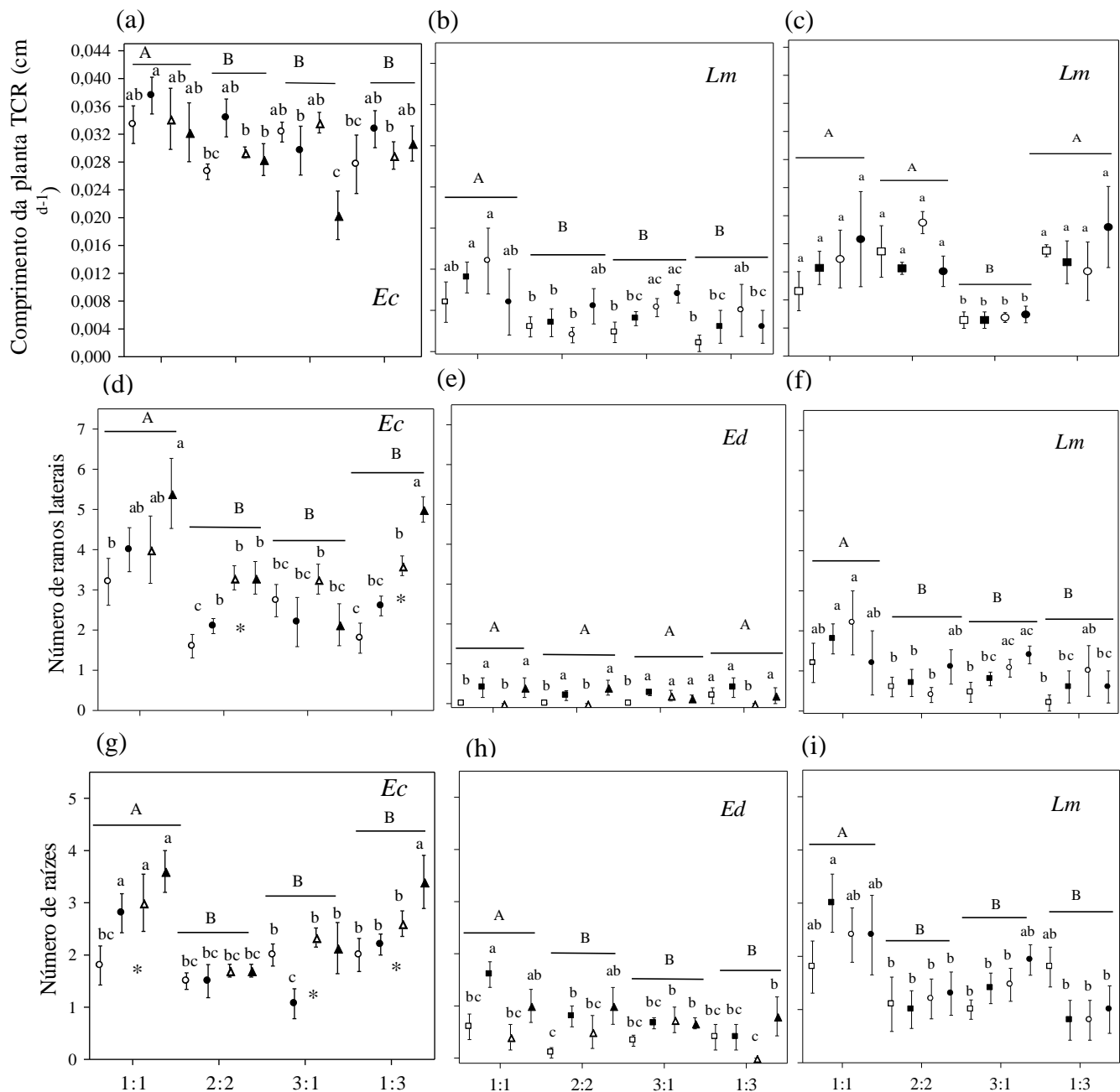
número de raízes foi maior na temperatura mais elevada (Fig. 2h) e menor nos tratamentos com altas densidades de plantas (Fig. 2h).

A densidade de plantas foi o único fator que afetou o desenvolvimento de *L. major* (Tab. 2). Os resultados demonstraram que para a TCR do comprimento da planta os menores valores ocorreram nos tratamentos com densidades 3:1 (Fig. 2c), evidenciando que essa espécie é sensível à competição interespecífica quando as outras duas espécies se encontram em densidade mais elevada. Esta espécie apresentou também menor número de ramos laterais e de raízes nos tratamentos com altas densidades (Fig. 2 f,i).

Os resultados para TCR do comprimento dos entrenós e número de entrenós demonstraram resultados semelhantes aos encontrados para a TCR do comprimento da planta em ambas as culturas mono e mistas, sendo assim eles foram suprimidos em nossos resultados.

**Tabela 2:** Resultados da ANOVA trifatorial para os efeitos da temperatura (T) (16 °C 19 °C), espécies vizinhas (EV) (*E. canadensis* ou *E. densa* ou *L. major*) e densidades (D) (1:1, 2:2, 3:1, 1:3) e suas interações, para a TCR do comprimento da planta, número de ramos laterais e número de raízes para os tratamentos em cultura mista separadamente para cada espécie *E. canadensis*, *E. densa* e *L. major*.

	<i>E. canadensis</i>			<i>E. densa</i>			<i>L. major</i>		
	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
<b>TCR do comprimento da planta (d<sup>-1</sup>)</b>									
T	1	0,00	0,982	1	24,90	<b>&lt;0,001</b>	1	0,18	0,664
EV	1	2,07	0,154	1	0,65	0,422	1	0,59	0,444
D	3	2,94	<b>0,039</b>	3	4,30	<b>0,007</b>	3	4,54	<b>0,006</b>
T x EV	1	6,41	<b>0,013</b>	1	6,21	<b>0,015</b>	1	0,005	0,941
T x D	3	3,61	<b>0,017</b>	3	1,10	0,355	3	1,00	0,395
EV x D	3	0,27	0,844	3	4,92	<b>0,003</b>	3	0,45	0,713
T x EV x D	3	0,31	0,815	3	2,78	<b>0,047</b>	3	0,62	0,599
<b>Número de ramos laterais</b>									
T	1	2,76	<b>0,101</b>	1	11,80	<b>0,001</b>	1	0,37	0,540
EV	1	25,23	<b>&lt;0,001</b>	1	0,05	0,819	1	2,25	0,138
D	3	9,37	<b>&lt;0,001</b>	3	0,15	0,924	3	4,31	<b>0,007</b>
T x EV	1	0,002	0,959	1	0,05	0,819	1	1,07	0,302
T x D	3	3,56	<b>0,018</b>	3	0,78	0,505	3	0,42	0,734
EV x D	3	2,56	0,062	3	0,78	0,505	3	0,26	0,852
T x EV x D	3	0,46	0,705	3	0,57	0,632	3	1,22	0,309
<b>Número de raízes</b>									
T	1	1,22	0,272	1	16,45	<b>&lt;0,001</b>	1	0,54	0,464
EV	1	6,84	<b>0,011</b>	1	0,04	0,834	1	0,12	0,728
D	3	11,45	<b>&lt;0,001</b>	3	2,99	<b>0,037</b>	3	7,86	<b>&lt;0,001</b>
T x EV	1	0,82	0,368	1	0,04	0,834	1	0,02	0,877
T x D	3	3,27	<b>0,026</b>	3	1,42	0,242	3	1,09	0,358
EV x D	3	3,74	<b>0,015</b>	3	1,68	0,178	3	0,76	0,515
T x EV x D	3	1,61	0,195	3	1,45	0,235	3	1,30	0,279



**Figura 2:** Valores médios e erro padrão dos atributos: comprimento da planta, número de ramos laterais e número de raízes separadamente para as espécies *E. canadensis* - *Ec* (a,d,g), *E. densa* - *Ed* (b,e,h), e *L. major* - *Lm* (c,f,i) em culturas mistas nas diferentes densidades (1:1, 2:2, 1:3, 3:1 - o primeiro número refere-se à densidade da espécie alvo) para ambas as temperaturas 16 °C (símbolos brancos) e 19 °C (símbolos pretos), combinado com as diferentes espécies vizinhas *E. canadensis* (□) ou *E. densa* (○) ou *L. major* (Δ). Letras maiúsculas diferentes são usadas para indicar a diferença significativa entre as densidades, diferentes letras pequenas são utilizadas para indicar a diferença significativa entre as temperaturas, e o símbolo (\*) mostra a diferença significativa entre as espécies vizinhas.

## Discussão

Os resultados desta investigação revelaram que a densidade de plantas foi o principal fator que influenciou o crescimento de todas as espécies exóticas testadas no experimento. Já a temperatura e as espécies vizinhas (neste caso em cultura mista), também demonstram que podem influenciar o desenvolvimento das espécies, entretanto em um menor grau comparado com a densidade. Os resultados demonstraram também que apesar de terem arquitetura similar, os fragmentos das três espécies de Hydrocharitaceae apresentaram diferentes estratégias de regeneração. *E. canadensis* foi a espécie que melhor se adaptou às diferentes condições (densidade de plantas, aumento da temperatura), demonstrando maior vigor, demonstrado pelos atributos mensurados, em comparação com as outras espécies em ambas as culturas (mono e mista), o que sugere que esta planta, provavelmente, será muito bem sucedida às diversas condições do habitat e as mudanças de temperatura. Portanto, a hipótese de que com o aumento da temperatura espécies não-nativas de regiões mais quentes (por exemplo, *E. densa* ou *L. major*) teria maior sucesso com as mudanças climáticas independentemente da densidade de espécies, foi rejeitada.

A temperatura vem sendo considerada um importante fator que influencia o desenvolvimento e a distribuição de macrófitas aquáticas em diversos ambientes (Sousa *et al.*, 2009, Boros *et al.*, 2011), mas este estudo experimental demonstrou que, em geral, seus efeitos dependem de outros fatores, como por exemplo, densidade de plantas e identidade da espécie vizinha. Estes resultados são relevantes porque demonstram que as espécies de macrófitas com estratégias ecológicas e hábitos de crescimento aparentemente semelhantes como as não-nativas que estudamos, respondem de forma diferente aos efeitos individuais da temperatura, densidade de plantas e o efeito da identidade das espécies vizinhas, ou até mesmo as interações entre esses fatores.

No entanto, os resultados mostraram que, apesar da mudança na temperatura ter influenciado significativamente o crescimento de todos os atributos das espécies, principalmente para *E. canadensis* em monocultura (ver; fig. 1 a,d,g) e *E. densa* em culturas mistas (ver, fig. 2 b,e,h), a densidade de plantas em que espécies foram submetidas demonstrou uma interferência substancial no crescimento de todas as espécies em ambas as culturas, sobrepujando os efeitos da temperatura (ver, Tab. 1 e 2; Figs. 1 e 2). O crescimento dos atributos de cada espécie diminuiu nos tratamentos com alta densidade de plantas em comparação aos tratamentos em baixas densidades.

Entretanto, podemos observar ainda que algumas espécies apresentaram respostas distintas em relação a outras em algumas situações. Por exemplo, *L. major* demonstrou maior TCR do comprimento da planta nos tratamentos em monocultura e em altas densidades (ver, Fig. 1c). Estes resultados evidenciam uma possível facilitação para a ocorrência de *L. major* em locais com alta densidade de plantas em povoamentos monoespecíficos. Já para *E. canadensis* quando foi associado com *L. major*, a espécie demonstrou um aumento no número de ramos laterais e raízes (ver, fig. 2 d,g), por sua vez, diminuiu o número de ramos laterais e raízes quando sua espécie vizinha foi *E. densa* (ver, fig. 2 d tratamento 2:2 e 3:1, e fig. 2 g tratamento 1:1 e 1:3). Os resultados demonstram que a presença de *L. major*, pode facilitar o desenvolvimento de ramos laterais e raízes, mesmo em altas densidades (ver, Fig. 2 d,g), isso pode ajudar a explicar o sucesso na invasão por *E. canadensis* em diversos ambientes aquáticos na Europa (Barrat-Segretain, 2001; Barrat-Segretain e Cellot, 2007), isso porque mesmo os locais dominados por elevadas densidades de *L. major* (Dutartre e Oyarzabal, 1993), pode favorecer o crescimento de *E. canadensis*, como demonstrado em nossos resultados. Por outro lado, *E. densa* pode limitar o desenvolvimento de ramos e raízes de *E. canadensis* (ver, fig. 2 d,g). Isso porque, a presença de *E. densa* diminuiu o crescimento dos ramos e das raízes, indicando uma interação competitiva entre estas espécies, possivelmente, pela absorção de nutrientes acima e abaixo do solo. Sendo assim, esta interferência no crescimento dos ramos laterais e das raízes, pode ser um dos principais fatores para a não invasão dessa espécie em alguns ambientes aquáticos de países da América do Sul. Por exemplo, Brasil e Argentina onde *E. densa* é nativa (Cabrera *et al.*, 2013).

Densidade de plantas é um importante fator controlando o crescimento e a sobrevivência de várias espécies de macrófitas (Xie *et al.*, 2006), e tem sido considerado um fator importante que explica o sucesso nas invasões. De fato, o efeito da densidade sobre o sucesso nas invasões foi demonstrada especialmente em trabalhos desenvolvidos em campo (Capers *et al.*, 2007), mas também em experimentos testando competições entre espécies nativas e não-nativas (Williamson e Lonsdale, 2004; Lortie *et al.*, 2009). Experimentos manipulando a densidade de plantas também demonstraram que a dominância pode ser mais importante do que a riqueza de espécies determinando a resistência de um habitat à invasões (Smith *et al.*, 2004; Michelan *et al.*, 2013). Resultados estes o quais também foi demonstrado em nosso estudo experimental.

A manipulação da densidade é a principal ferramenta para estudar as competições intra e interespecífica, pois pode modificar o crescimento das plantas, influenciando a interceptação de luz e a absorção de nutrientes (Creed *et al.*, 1997; Xie *et al.* 2006). A maioria dos estudos indicam que a alta densidade pode reduzir o crescimento da planta (Wang *et al.*, 2005; Shibata, 2006), resultado também encontrado neste estudo experimental. O rápido comprimento e o elevado número de ramos laterais e de raízes produzidas por *E. canadensis* em cultura mista, possivelmente, pode ter contribuído para a inibição da TCR do comprimento da planta e do aumento no número de ramos laterais e raízes de *E. densa* e *L. major*. Isso porque a rápida capacidade de alongamento e produção de ramos laterais exibidas por *E. canadensis*, é uma estratégia típica de espécies formadoras de dossel (Hosfra *et al.*, 1999; Mony *et al.*, 2007). Essa estratégia é especialmente vantajosa, porque a espécie pode obter um alcance mais rápido da zona eufótica, inibindo assim a radiação que possa chegar para as outras espécies vizinhas. Além disso, o elevado crescimento de ramos laterais de *E. canadensis* pode propiciar uma vantagem competitiva em relação a outras espécies, no que se refere a capacidade de dispersão e invasão, isso porque o elevado número de ramos laterais é um indicador da capacidade de dispersão para algumas espécies de hydrocharitaceae (Cook e Luond, 1982; Chadwell e Engelhardt, 2008). Sendo assim, o rápido crescimento e a possível autofragmentação desses ramos pode favorecer a invasão e o estabelecimento de *E. canadensis* em diversos ambientes (Riss *et al.*, 2012), em relação a outras espécies. Portanto, mesmo que não tenhamos avaliado as diferenças estatísticas entre as espécies neste estudo, os resultados deste experimento podem ser explicados pela forte competição intra e interespecífica causada principalmente pela disponibilidade de recursos e espaço, de acordo com o que foi relatada em outros estudos (por exemplo; Brahim *et al.*, 1998; Suter *et al.*, 2007).

A competição entre as espécies pode estar relacionada com a capacidade que algumas plantas têm para alcançar uma maior taxa de crescimento relativo em relação às outras, e essa capacidade é impulsionada por mecanismos relacionados com a fisiologia, morfologia e alocação de biomassa da planta (Pugnaire e Valladares, 2007). A rápida taxa de crescimento de *E. canadensis* pode propiciar uma vantagem ecológica em relação a *E. densa* e *L. major*, pois com o rápido crescimento a espécie é capaz de ocupar rapidamente o espaço disponível em ambientes aquáticos, assim, antecipando a aquisição de recursos e a ocupação de espaço, o que pode ajudar a inibir o

desenvolvimento de outras espécies. Indicando assim que talvez *E. canadensis* seja a espécie com maior potencial competitivo, independentemente da temperatura.

Baseado nos resultados do estudo experimental em cultura mista, podemos especular sobre o tipo de interação competitiva que ocorre entre as espécies. A mudança na abundância relativa das espécies, têm sido muitas vezes atribuído à competição interespecífica (Reader *et al.*, 1994; Peltzer e Kochy, 2001). No entanto, os resultados obtidos nos tratamentos em cultura mista foram em geral semelhantes aos encontrados em monocultura, demonstrando que os atributos mensurados também podem ter sido influenciados pela competição intra-específica. Inferimos que as diferenças reduzidas entre os resultados obtidos em culturas puras e mistas deva-se ao fato de que as espécies sejam morfológicamente semelhantes e, assim, possivelmente a competição intra-específica equivalha à competição interespecífica.

Embora a temperatura tenha tido um efeito secundário, a mesma afetou alguns atributos, elevando, por exemplo, o comprimento das plantas e o número de ramos e raízes, especialmente em baixas densidades (ver por ex., Figs. 1a,b,d,e,g,h; Figs. 2a, b, d,g). Sendo assim, por mais que o incremento da temperatura tenha demonstrado um efeito secundário no desenvolvimento de todas as espécies, é certo que as comunidades de plantas aquáticas principalmente na Europa serão afetadas pelas mudanças climáticas (Netten *et al.*, 2010), fator este que também contribuirá para a invasão de espécies não-nativas (Patrick *et al.*, 2012). Estudos sugerem uma possível alteração competitiva entre as espécies (Stiers *et al.*, 2011) e até mesmo na distribuição das espécies e na biodiversidade (Sala *et al.*, 2000; Heino *et al.*, 2009). Por exemplo, o aumento da temperatura pode aumentar as chuvas e conseqüentemente o transporte e escoamento de sólidos em suspensão e nutrientes da terra para a água, estimulando assim o crescimento de várias espécies de macrófitas aquáticas (Mensing *et al.*, 1998; Edgertson *et al.*, 2004). Além disso, com o aumento das temperaturas, as taxas de crescimento de algumas espécies invasivas podem duplicar em relação a outras (Baruch e Jackson, 2005). Assim, as espécies pré-adaptadas a essas condições futuras e em condição de realizar rápida absorção de nutrientes, podem adquirir uma vantagem ecológica sobre outras espécies, ou seja, ter as taxas de crescimento aumentadas resultantes do aumento na disponibilidade de nutrientes, o que favorecerá a invasão dessa espécie nos diferentes habitats.

No entanto, apesar dos resultados encontrados nessas investigações (maior crescimento de *E. canadensis* com o aumento da temperatura), esperávamos inicialmente, que o desenvolvimento de *E. canadensis* poderia ser afetado pelo aumento da temperatura por ser uma espécie nativa de regiões mais frias (América do Norte) e que, principalmente, *E. densa* ou *L. major* originados em regiões quentes (América e África do Sul) demonstraria maior crescimento de todos os seus atributos nas temperaturas mais elevadas.

De fato, nossos resultados indicaram que o aumento em 3 graus na temperatura sugerido pelas mudanças climáticas, ainda é insuficiente para que esta temperatura seja estressante para *E. canadensis*. Além disso, os padrões observados de aquecimento climático, demonstram um aquecimento maior sobre a terra do que sobre as águas (IPCC, 2007), e isso vai ajudar a essa espécie da região temperada a não desaparecer e dar lugar para as espécies de regiões tropicais. Assim, a capacidade de *E. canadensis* em manter um elevado desempenho nos diferentes tratamentos, sugere uma elevada plasticidade fenotípica dessa espécie em relação à temperatura. Resultados similares para esta mesma espécie foram encontrados por Riis *et al.* (2012). Seus resultados, em conjunto com estes, indicam que *E. canadensis* pode ser mais generalista em relação as outras espécies, fato que, para o processo de colonização é de extrema importância. Ser generalista faz *E. canadensis* ser considerada uma espécie pioneira em vários ambientes (Howard-Williams *et al.*, 1987; Riis *et al.*, 2012) e certamente, iria fornecer uma vantagem competitiva em relação a outras espécies não-nativas em cenários futuros do aquecimento climático.

Em conclusão, os resultados deste estudo (maior crescimento das plantas em temperaturas mais elevadas) indicam que a temperatura pode também desempenhar um papel importante na condução do potencial invasivo destas três espécies. No entanto, parece que apenas o aumento da temperatura não foi suficiente para estimular um melhor crescimento das espécies em ambas às culturas (mono e mista), indicando que os efeitos do aumento da temperatura, tal como sugerido para as projeções futuras com o aquecimento global pode ser minimizada em locais com alta densidade de plantas. Além disso, os resultados demonstraram claramente que entre as três espécies não-nativas aqui testadas, *E. canadensis* poderia demonstrar maior habilidade competitiva em relação as outras espécies, independente do aumento nas temperaturas, fator este, que poderia aumentar a dominância dessa espécie nos diferentes habitats.



## Bibliografia

- Barko JW, Smart RM 1981. Comparative influences of light and temperature on the growth and metabolism of selected submersed freshwater macrophytes. *Ecological Monographs* **51**: 219–236.
- Baruch Z, Jackson RB 2005 Responses of tropical native and invader C4 grasses to clipping, fire, and increased CO2 concentration. *Oecologia* **145**: 522–532.
- Barrat-Segretain MH 2001: Biomass allocation in three macrophyte species in relation to the disturbance level of their habitat. *Freshwater Biology* **46**: 935–945.
- Barrat-Segretain MH, Elger A 2004. Experiments on growth interactions between two invasive macrophytes species. *Journal of Vegetation Science* **15**: 109–114.
- Barrat-Segretain MH, Cellot B 2007. Response of invasive macrophyte species to drawdown: the case of *Elodea* sp. *Aquatic Botany* **87**:255–261.
- Barroso AAM, Yamauti MS, Nepomuceno MP, Alves PLCA 2012. Effect of the Density and Distance of Slender Amaranth and Milkweed on the Common Bean (*Phaseolus vulgaris*). *Planta Daninha* **30**:47–53.
- Bornette G, Amoros C, Lamouroux N 1998. Aquatic plant diversity in riverine wetlands: the role of connectivity. *Freshwater Biology* **39**: 267–283.
- Boros G, Sondergaard M, Takacs P, Vari A, Tatrai I 2011. Influence of submerged macrophytes, temperature, and nutrient loading on the development of redox potential around the sediment–water interface in lakes. *Hydrobiologia* **665**: 117–127.
- Brahim K, Ray DT, Dierig DA 1998. Growth and yield characteristics of *Lesquerella fendleri* as a function of plant density. *Ind. Crop. Prod.* **9**: 63–71.
- Breeuwer A, Heijmans MPD, Robroek BJM, Berendse F 2009. *Oecologia*, **156**: 155–167.
- Boros, G., Sondergaard, M., Takacs, P., Vari, A., Tatrai, I. 2011. Influence of submerged macrophytes, temperature, and nutrient loading on the development of redox potential around the sediment-water interface in lakes. *Hydrobiologia*, **665**: 117–127.
- Capers RS, Selsky R, Bugbee GJ, White JC 2007. Aquatic plant community invasibility and scale-dependent patterns in native and invasive species richness. *Ecology* **88**: 3135–3143.
- Cabrera WG, Dalto YM, Mattioli FM, Carruthers RI, Anderson LW (2013) Biology and ecology of Brazilian elodea (*Egeria densa*) and its specific herbivore, *Hydrellia* sp., in Argentina. *Biological Control* **58**:133–147
- Carniatto N, Thomaz SM, Cunha ER, Fugui R 2013. Effects of an Invasive Alien Poaceae on Aquatic Macrophytes and Fish Communities in a Neotropical Reservoir. *Biotropica* **45**: 747–754.
- Carpenter SR, Fisher SG, Grimm NB, Kitcheli JF 1992. Global change and freshwater ecosystems. *Annual Review Ecology System* **23**: 119–139.

- Chadwell TB, Engelhardt KA 2008. Effects of pre-existing submersed vegetation and propagule pressure on the invasion success of *Hydrilla verticillata*. *Journal Applied of Ecology* **45**:515-523.
- Cook CDK, Urmi-König K 1985. A revision of the genus *Elodea* (Hydrocharitaceae). *Aquatic Botany* **21**:111–156.
- Cook CDK, Luond R 1982. A revision of the genus *Hydrilla* (Hydrocharitaceae). *Aquatic Botany* **13**: 485-504.
- Creed JC, Norton TA, Kain JM, 1997. Intraspecific competition in *Fucus serratus* germings: the interaction of light, nutrient and density. *Journal Experimental Marine Biology and Ecology* **212**: 211–223.
- Davis BC, Fourqurean JW 2001. Competition between the tropical alga, *Halimeda incrassata*, and the seagrass, *Thalassia testudinum*. *Aquatic Botany* **71**: 217-232.
- Darrin H 2009. Brazilian *Elodea*, *Egeria densa*, *Anacharis*, *Philotria densa*, Giant *Elodea*, Brazilian waterweed. *Fish Olden* **423**
- dos Santos AM, Thomaz SM 2007. Aquatic macrophytes diversity in lagoons of a tropical floodplain: the role of connectivity and water level. *Austral Ecology* **32**: 177–190.
- Dutartre A, Oyarzabal J 1993. Gestion des plantes aquatiques dans les lacs et les étangs landais. *Hydroécologie Appliquée* **5**: 43–60.
- Dutartre A, Haury J, Jigorel A. 1999. Succession of *Egeria densa* in a drinking water reservoir in Morbihan (France). *Hydrobiologia* **415**: 243–247.
- Edgerton BF, Hettonen P, Jussila J, Mannonen A, Paasonen P, Taugbol T, Edsman L, Souty-Grosset C 2004. Understanding the causes of disease in European freshwater crayfish. *Conservation Biology* **18**: 1466–1474.
- Elton CS 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen, London. Reprinted 2000 by The University of Chicago Press.
- Haag RW, Gorham PR 1977. Effects of thermal effluent on standing crop and net production of *Elodea canadensis* and other submerged macrophytes in Lake Wabamun, Alberta. *Journal Applied Ecology* **14**: 835–851.
- Heino J, Virkala R, Toivonen H 2009. Climate change and freshwater biodiversity: detected patterns, future trends and adaptations in northern regions. *Biological Reviews* **84**: 39–54.
- Hellmann JJ, Byers JE, Bierwagen BG, Dukes JS 2008. Five potential consequences of climate change for invasive species. *Conservation Biology* **22**: 534–543.
- Hofstra DE, Clayton J, Gree JD, Auger M 1999: Competitive performance of *Hydrilla verticillata* in New Zealand. *Aquatic Botany* **63**: 305–324.
- Howard-Williams C, Clayton JS, Coffey BT, Johnstone IM 1987. Macrophyte invasions. In: Viner AB (Ed.), *Inland Waters of New Zealand*. DSIR Bulletin 241. Department of Scientific and Industrial Research Science Information Publishing Centre, Wellington, New Zealand, pp. 307–331.
- Hunt, R., 1990. *Basic Growth Analysis*. Unwin Hyman, London.
- IPCC 2007. Summary for policymakers. In: Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M (Eds.), *Climate Change 2007: The Physical Science Basis*. Contribution

- of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Inter governmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 1–18.
- Konstantinov AS, Pushkar VY, Averyanova OV 2002. Effects of fluctuations of abiotic factors on the metabolism of some hydrobionts. *Biology Bulletin* **30**: 610–616.
- Lortie CJ, Munshaw M, Zikovitz A, Hierro J 2009. Cage Matching: head to head competition experiments of an invasive plant species from different regions as a means to test for differentiation. *PLoS one* **4**: 4823.
- Madsen TV, Brix H 1997. Growth, photosynthesis and acclimation by two submerged macrophytes in relation to temperature. *Oecologia* **110**:320–327.
- Mensing DM, Galatowitsch SM, Tester JR 1998. Anthropogenic effects on the biodiversity of riparian wetlands of a northern temperate landscape. *Journal of Environmental Management* **53**: 349–377.
- Mckee D, Hatton K, Eaton JW, Atkinson D, Atherton A, Harvey I, Moss B 2002. Effects of simulated climate warming on macrophytes in freshwater microcosm communities. *Aquatic Botany* **74**: 71–83.
- Michelan TS, Thomaz SM, Bini LM 2013. Native Macrophyte Density and Richness Affect the Invasiveness of a Tropical Poaceae Species. *Plos one* **8**:3.
- Moatar F, Ducharne A, Thiéry D, Sauquet E, Vidal JP, Bernard A 2010. Impact du Changement Climatique sur l'hydrosystème Loire : Hydrologie, Régime thermique, qualité des eaux. Rapport final, ICC-HYDROQUAL.
- Mony C, Koschnick TJ, Haller WT, Muller S 2007. Competition between two invasive Hydrocharitaceae (*Hydrilla verticillata* L. f. and *Egeria densa* (Planch)) as influenced by sediment fertility and season. *Aquatic Botany* **86**:236–242.
- Mormul RP, Ahlgren J, Ekvall MK, Hansson LA, Bronmark C 2012. Water brownification may increase the invisibility of a submerged non-native macrophyte. *Biological Invasions* **11**: 147–160.
- Mulholland PI, Best GR, Coutant CC, Hornberger GM, Meyer JL, Robinson PJ, Stenberg JR, Turner RE, Vera-Herrera F, Wetzel RG 1997. Effects of climate change on freshwater ecosystems of the southeastern United States and the gulf coast of Mexico. *Hydrological Process* **11**: 949–970.
- Netten JJC, Arts GHP, Gylstar R, van Nes EH, Scheffer M, Roijackers RMM 2010. Effect of temperature and nutrients on the competition between free-floating *Salvinia natans* and submerged *Elodea nuttallii* in mesocosms. *Fundamental Applied Limnology* **177**:125–132.
- Njambuya J, Stiers I, Triest L 2011. Competition between *Lemna minuta* and *Lemna minor* at different nutrient concentrations. *Aquatic Botany* **94**: 158-164.
- Parmesan C 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **37**:637–669.
- Patrick DA, Boudreau N, Bozic Z, Carpenter GS, Langdon DM, Lemay SR, Martin SM, Mourse RM, Prince SL, Quinn KM 2012. Effects of climate change on late-season growth and survival of native and non-native species of watermilfoil (*Myriophyllum* spp.): Implications for invasive potential and ecosystem change. *Aquatic Botany* **103**: 83 – 88.

- Peltzer DA, Kochy M 2001. Competitive effects of grasses and woddy plants in mixed-grass prairie. *Journal of Ecology* **89**: 519–527.
- Poff NL, Brinson MM, Day JW, Jr 2002. Aquatic ecosystems & Global climate change: Potential impacts on Inland Freshwater and Coastal Wetland Ecosystems in the United States. Pew Center on Global Climate Change. Arlington, VA.
- Pugnaire FI, Valladares F 2007. Functional Plant Ecology, 2nd ed. CRS Press, Taylor & Francis Group, Boca Raton, London.
- Rahel FJ, Olden JD 2008. Assessing the Effects of Climate Change on Aquatic Invasive Species. *Conservation Biology* **22**: 521–533.
- Reader RJ, Wilson SD, Belcher JW, Wisheu I, Keddy PA, Tilman D, Morris EC, Grace JB, McGraw JB, Olf H, Turkington R, Klein E, Leung Y, Shipley B, Hulst R., Johannsson ME, Nillson C, Gurevitch J, Grigulis K, Beisner BE 1994. Plant competition in relation to neighbour biomass: an inter-continental study with *Poa pratensis*. *Ecology* **75**: 1753–1760.
- Ren MX, Zhang QG 2009. The relative generality of plant invasion mechanisms and predicting future invasive plants. *Weed Research* **49**: 449–460.
- Richardson DM, Pysek P, Rejmanek M, Barbour MG, Panetta FD, West CJ 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity Distributions* **6**: 93–107.
- Riis T, Olesen B, Clayton JS, Lambertini C, Brix H, Sorrell B 2012. Growth and morphology in relation to temperature and light availability during the establishment of three invasive aquatic plant species. *Aquatic Botany* **102**: 56–64.
- Rooney N, Kalff J. 2000. Inter-annual variation in submerged macrophyte community biomass and distribution: the influence of temperature and lake morphometry. *Aquatic Botany* **68**: 321–335
- Sala OE, Chapin FS, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, Kinzig A, Leemans R, Lodge DM, Mooney HA, Oesterheld M, Poff NL, Sykes MT, Walker BH, Walker M, Wall DH 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* **287**: 1770–1774.
- Santamaria L, Van Vierssen W 1997. Photosynthetic temperature responses of fresh- and brackish-water macrophytes: a review. *Aquatic Botany* **58**: 135–150.
- Simberloff D, Von Holle B 1999. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biology Invasions* **1**: 21–32.
- Smith MD, Wilcox JC, Kelly T, Knapp AK 2004. Dominance not richness determines invasibility of tallgrass prairie. *Oikos* **106**: 253–262.
- Sousa WTZ, Thomaz SM, Murphy KJ, Silveira MJ, Mormul RP 2009. Environmental predictors of the occurrence of exotic *Hydrilla verticillata*(L.f.) Royle and native *Egeria najas* Planch. in a sub-tropical river floodplain: the Upper River Parana', Brazil. *Hydrobiologia* **632**:65–78.
- Sousa WTZ, Thomaz SM, Murphy KJ 2010. Response of native *Egeria najas* Planch. and invasive *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle to altered hydroecological regime in a subtropical river. *Aquatic Botany* **92**:40-48.

- Spitters CJT 1983. An alternative approach to the analysis of mixed cropping experiments. 1. Estimation of competition effects. *Netherlands Journal of Agricultural Sciences* **31**: 1–11.
- Stiers I, Njambuya J, Triest L 2011. Competitive abilities of invasive *Lagarosiphon major* and native *Ceratophyllum demersum* in monocultures and mixed cultures in relation to experimental sediment dredging. *Aquatic Botany* **95**: 161–166.
- Stokes K, O'Neill K, McDonald R 2004. Invasive species in Ireland. Report prepared for quercus Biodiversity and Conservation Biology
- Suter M, Ramseier D, Guesewell S, Connolly J 2007. Convergence patterns and multiple species interactions in a designed plant mixture of five species. *Oecologia* **151**: 499–511.
- Shibata S 2006. Effect of density control on tree growth at ecological tree planting sites in Japan. *Landscape Ecology and Engineer* **2**: 13–19.
- Thompson JD, Gray AJ, Mcneilly T 1990. The effects of density on the population-dynamics of *Spartina anglica*. *Acta Oecology Int. J. of Ecol.* **11**: 669-682.
- Thouvenot L, Haury J, Thiébaud G 2012. Responses of two invasive macrophyte species to salt. *Hydrobiologia* **686**: 213 – 223.
- Thuiller W, Richardson DM, Midgley GF 2007. Will climate change promote alien plant invasions? Biological invasions, ecological studies (ed. by Nentwig, W.), pp. 197–211. Springer-Verlag, Berlin and Heidelberg, Germany.
- Trenberth KE, Jones PD, Ambenje P, Bojariu R, Easterling D, Klein Tank A, Parker D, Rahimzadeh F, Renwick JA, Rusticucci M, Soden B, Zhai P 2007. Observations: surface and atmospheric climate change. In: Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt KB, Tignor M, Miller HL (ed) *Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change* Cambridge University Press, Cambridge, and New York, NY.
- Yarrow M, Marin VH, Finlayson M, Tironi A, Delgado LE, Fischer F 2009. The ecology of *Egeria densa* Planchon (Liliopsida: alismatales): a wetland ecosystem engineer? *Revista Chilena de Histotia Natural* **82**:299–313.
- Van Valkenburg JLCH, Pot R 2007. *Lagarosiphon major* (Ridl.) Moss (Verspreidbladige waterpest) nu ook gevestigd in de Groene Ruimte in Nederland. *Gorteria* **33**: 89–92
- Wang LW, Showalter AM, Ungar IA 2005. Effects of intraspecific competition on growth and photosynthesis of *Atriplex prostrata*. *Aquatic Botany* **83**: 187–192.
- Williamson VM, Lonsdale M 2004. Competition experiments on alien weeds with crops: lessons for measuring plant invasion impact? *Biological Invasion* **6**: 59– 69.
- Worm B, Reusch TBH 2000. Do nutrient availability and plant density limit seagrass colonization in the Baltic Sea? *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* **200**: 159–166.
- Xie YH, An SQ, Wu BF, Wang WW 2006. Density-dependent root morphology and root distribution in the submerged plant *Vallisneria natans*. *Environmental Experimental Botany* **57**:195-200.

As respostas da macrófita invasora *Hydrilla verticillata* diferem da nativa *Egeria najas* em relação às concentrações de matéria orgânica e lama do sedimento

Artigo elaborado e formatado conforme as normas para publicação científica no periódico *Freshwater Biology*

As respostas da macrófita invasora *Hydrilla verticillata* diferem da nativa *Egeria najas* em relação às concentrações de matéria orgânica e lama do sedimento

Márcio José Silveira e Sidinei Magela Thomaz

### Resumo

1. A eutrofização generalizada em lagos tem reduzido dramaticamente a distribuição de plantas submersas de água doce ao longo dos últimos 100 anos. Alguns estudos indicam que fatores associados ao sedimento, como por exemplo, enriquecimento orgânico e o tamanho dos seus grânulos, podem explicar o sucesso ou o insucesso no estabelecimento de algumas espécies de plantas aquáticas submersas enraizadas em diferentes habitats.
2. Neste trabalho avaliamos através de um estudo experimental, os efeitos isolados da lama (partículas < 0,062 mm) e da matéria orgânica (MO) do sedimento sobre o desenvolvimento de duas espécies de macrófitas submersas da região subtropical, a nativa *Egeria najas* e a não-nativa *Hydrilla verticillata*. Nossas hipóteses são que a matéria orgânica do sedimento é a variável que melhor explica o crescimento das plantas submersas aqui analisadas, comparativamente ao teor de lama do sedimento e que *E. najas* alcança maior sucesso do que *H. verticillata* em sedimentos mais ricos em lama e matéria orgânica, onde o crescimento dessa última é inibido.
3. Para testar essas hipóteses, foi elaborado um experimento em mesocosmos com diversas combinações de lama e matéria orgânica no sedimento. Usamos como variáveis respostas os seguintes atributos de cada planta: de comprimento da planta, número de ramos laterais, massa seca das raízes e massa seca da planta.
4. Os resultados demonstraram que tanto a MO como a lama do sedimento são determinantes do sucesso de estabelecimento das espécies de macrófitas estudadas, mas a primeira variável é mais importante do que a última. Além disso, a resposta de todos os atributos medidos frente aos incrementos de MO difere entre as duas espécies de macrófitas analisadas. *E. najas* demonstra um acréscimo contínuo do crescimento com o aumento de MO, mas *H. verticillata* responde à essa variável de forma quadrática. Esses resultados são relevantes na medida em que os efeitos da lama e da MO foram testados individualmente, o que não ocorre em estudos realizados *in situ* onde em geral ambos componentes co-variam dificultando identificar qual deles realmente afeta o sucesso de macrófitas aquáticas.
5. Em suma, nossos dados experimentais corroboram os resultados observados *in situ*, onde o sucesso invasor de *H. verticillata* limita-se a locais da calha do rio ou em canais laterais, mas a espécie não se desenvolvem em lagoas, onde o sedimento é mais orgânico. Porém, nosso experimento limitou-se a analisar os efeitos ecológicos da MO e lama do sedimento sobre o desenvolvimento de ambas as espécies. Estudos futuros que possam compreender o porque ambas as espécies respondem diferentemente à MO e lama poderão explicar a distribuição de ambas as espécies nos diferentes habitats de regiões tropicais.

**Palavras chaves:** macrófita submersa, espécie não-nativa, tipo de sedimento, sedimento anóxico

Responses to sediment organic matter and mud content differ between the invasive *Hydrilla verticillata* and the native macrophyte *Egeria najas*

**Palavras chaves:**

**Summary**

1. The eutrophication of lakes has reduced dramatically the distribution of submerged freshwater plants over the past 100 years. Some studies indicate that factors associated to the sediment, like for example organic enrichment and the size of its granules can explain the success or failure in establishing some species of submersed aquatic plants in different habitats.
2. We assessed experimentally the isolated effects of sediment mud (particles < 0.062mm) and organic matter (OM) on the development of two species of submerged macrophytes, the native *Egeria najas* and non-native *Hydrilla verticillata*. Our hypotheses are that OM is the variable that best explain the growth of both species, compared to the mud content, and that *E. najas* achieves greater success than *H. verticillata* in sediments richer in OM and mud, where the growth of the latter is inhibited.
3. Our experiment was carried out in mesocosms, and it included various combinations of organic matter and mud in the sediment. We used as response variables the following attributes of each plant: plant length, number of lateral branches, roots dry weight and plant dry weight.
4. The results showed that both OM and mud influenced the success of establishment of both species, but the former is more important than the latter. However, responses of all attributes differed between the two. *E. najas* attributes increased linearly with increasing organic OM and mud, but *H. verticillata* responses to OM followed a quadratic tendency. These results are relevant to the extent that the effects of mud and OM were tested individually, which does not occur in studies performed *in situ* where both components co-vary, making difficult to identify which one affects the success of macrophytes.
5. In summary, our experimental data support the results obtained *in situ* in the upper Paraná River floodplain, where the success of *H. verticillata* is limited to locations of the river channel or side channels, but the species does not develop in highly organic sediment lakes. Future studies that may understand why both species respond differently to these variables will help explaining the distribution of both species in different habitats of tropical regions.

**Keywords:** submerged macrophytes, non-native species, type of sediment, sediment anoxia



## Introdução

A eutrofização generalizada em lagos tem reduzido dramaticamente a distribuição de plantas submersas de água doce ao longo dos últimos 100 anos (Moss, 1998; Sand-Jensen *et al.*, 2000; Seddon, Connolly & Edyvane, 2000). Fatores associados a esse processo, como por exemplo, redução da disponibilidade de luz e aumento da sedimentação da matéria orgânica, entre outros, podem influenciar no estabelecimento e/ou no rebrotamento dessas espécies (Van, Wheeler & Center 1999; Rooney & Kalff, 2000; Irfanullah & Moss, 2004; Liu *et al.*, 2004).

Alguns estudos indicam que o enriquecimento orgânico nos sedimentos é um dos principais fatores que pode inibir o crescimento e a taxa de sobrevivência de várias espécies de plantas aquáticas submersas enraizadas (Barko & Smart, 1986; Wijcka, Grootb & Grillas, 1992; Terrados *et al.*, 1999). Estudos têm demonstrado um declínio da ocorrência de *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle na região Asiática, onde diversos ambientes foram submetidos ao processo de eutrofização com o conseqüente incremento de matéria orgânica no sedimento (Yan *et al.*, 1997; Qiu & Wu, 1998). Trabalhos indicam que essa espécie tem grande sensibilidade a altas concentrações de matéria orgânica no sedimento (Barko & Smart, 1983,1986; Wu *et al.*, 2009; Sousa *et al.*, 2009; Sousa, Thomaz & Murphy, 2010), o que tem sido um dos principais fatores inibidores no crescimento da espécie em diversos habitats (Sousa *et al.*, 2009; Sousa, Thomaz & Murphy, 2010). Em contrapartida, outros estudos demonstram que a espécie pode sobreviver em locais com diferentes níveis de matéria orgânica (Sousa, 2011). Entretanto, essa variável aparentemente não compromete o sucesso de outras espécies de macrófitas submersas enraizadas tropicais, como por exemplo *Egeria najas* (Planch) e *Cabomba sp.*, encontradas em habitats com elevadas concentrações de matéria orgânica no sedimento (Sousa *et al.*, 2009; Sousa, Thomaz & Murphy, 2010).

Outros fatores associados ao sedimento, como por exemplo o tamanho dos seus grânulos, podem explicar o sucesso no estabelecimento de algumas espécies de macrófitas em diferentes habitats. Por exemplo, várias espécies de macrófitas apresentam um crescimento limitado quando colonizam substrato arenoso, pois as concentrações de nutrientes e a difusão de nutrientes são limitadas nesse substrato, comparativamente à argila (Barko & Smart, 1986; Boeger, 1992).

Lagoas da região subtropical acumulam sedimentos com grande quantidade de lama (sedimento com tamanho inferior a <0,062mm) juntamente com altos valores de

matéria orgânica (Higuti, 2004; Rosin, Mangarotti & Takeda 2010; Ragonha *et al.*, 2013). Algumas dessas lagoas têm elevadas biomassas da espécie nativa *Egeria najas*, mas aparentam ser um local impróprio para o desenvolvimento da espécie não-nativa *Hydrilla verticillata* (Sousa *et al.*, 2009; Sousa, Thomaz & Murphy, 2010). Embora as concentrações de lama e matéria orgânica teoricamente poderiam explicar esse padrão de distribuição dessas espécies, em geral as concentrações de lama e matéria orgânica estão positivamente relacionados em sedimentos naturais, sendo difícil separar os efeitos isolados de cada um sobre a performance de macrófitas aquáticas.

Neste trabalho avaliamos através de um estudo experimental, os efeitos isolados da lama e da matéria orgânica do sedimento sobre o desenvolvimento de duas espécies de macrófitas submersas da região subtropical, a nativa *Egeria najas* e a não-nativa *Hydrilla verticillata*. Neste estudo, as seguintes questões foram propostas: (i) Qual variável abiótica relacionada ao sedimento (matéria orgânica total ou lama) é mais importante para o estabelecimento dessas espécies? (ii) Como essas espécies respondem ao aumento nas concentrações de matéria orgânica total e lama no sedimento? Nossas hipóteses são que (i) a matéria orgânica total no sedimento é a variável que melhor explica o crescimento das plantas submersas aqui analisadas, comparativamente ao teor de lama do sedimento e (ii) *Egeria najas* alcança maior sucesso do que *Hydrilla verticillata* em sedimentos mais ricos em lama e matéria orgânica, onde o crescimento dessa última é inibido. Nossas previsões são que a massa seca, o comprimento e o número de ramos laterais, que são indicativos do sucesso das plantas, não sejam limitados em elevadas concentrações de matéria orgânica para *E. najas*, mas o sejam para *H. verticillata*. Esperamos encontrar esses resultados porque na bacia do rio Paraná, recentemente invadido por *H. verticillata*, essa espécie coloniza ambientes mais pobres em matéria orgânica, enquanto a nativa *E. najas* tem sido encontrada em habitats com elevadas concentrações de matéria orgânica do sedimento (Sousa *et al.* 2009; Sousa, Thomaz & Murphy, 2010; Sousa, 2011). Além disso, estudos experimentais evidenciam que *H. verticillata* é sensível à sedimentos ricos em matéria orgânica, possivelmente em decorrência do acúmulo de gases tóxicos nesse tipo de sedimento (Barko & Smart 1983, 1986; Wu *et al.*, 2009).

## **Materiais e Métodos**

Para testar as hipóteses de como *Egeria najas* e *Hydrilla verticillata* respondem às diferentes concentrações de matéria orgânica (MO) e da lama no sedimento, foi realizado um experimento em casa de vegetação localizada na Universidade Estadual de Maringá. Porções apicais de 15 cm de *Egeria najas* e de *Hydrilla verticillata*, folhiço e sedimento, foram coletados na planície de inundação do alto Rio Paraná (22°45'S 53°15'W). As porções apicais de ambas as espécies passaram por um processo cuidadoso de lavagem para remoção do material aderido. O folhiço foi seco em estufa a 60 °C por 48h e triturado em moinho de facas a fim de se obter um pó homogêneo, o qual posteriormente foi utilizado para a manipulação da porcentagem de MO nos tratamentos. O sedimento coletado foi peneirado utilizando-se o método de Wentworth (1922) e Suguio (1973), os quais consistem na separação e classificação granulométrica do sedimento, a fim de conhecer a porcentagem de cada classe granulométrica. A lama (partículas <0,062mm), que predomina nas lagoas do alto Rio Paraná (Fujita & Takeda, 2005), foi separada por esse procedimento e utilizada posteriormente nos experimentos.

O efeito isolado da MO foi simulado com a remoção de toda a lama do sedimento através de peneiras com malha 0.062mm (Wentworth, 1922; Suguio, 1973). O sedimento foi incinerado a 560 °C durante 4 horas para eliminar toda a matéria orgânica e então adicionou-se o folhiço triturado para produzir um gradiente de 0, 2, 4, 7, 12 e 22% de MO. O efeito isolado da lama foi simulado com a remoção de MO do sedimento através de incineração (conforme descrito acima) e foi produzido um gradiente de 0, 5, 15, 25, 40 e 55% de lama. Finalmente, cada porcentagem de MO foi combinada com todas as porcentagens de lama o que totalizou 36 combinações gerando uma matriz de adições (Fig. 1). As porcentagens de MO e lama foram determinadas para representar os limites desses dois componentes registrados *in situ* (Sousa *et al.*, 2009, Sousa, Thomaz & Murhy, 2010, Rosin, Ragonha *et al.*, 2013) e a combinação entre 2% de MO e 5% de lama foi considerada controle, pois estes valores são aproximadamente aqueles registrados *in situ* onde ambas as espécies *Egeria najas* e *Hydrilla verticillata* ocorrem (Sousa, Thomaz & Murhy, 2010).

Lama (L)  
→

	0	1	2	3	4	5	
Matéria Orgânica (MO) ↓	0	0% MO 0% L	0% MO 5% L	0% MO 15% L	0% MO 25% L	0% MO 40% L	0% MO 55% L
	1	2% MO 0% L	* 2% MO 5% L	2% MO 15% L	2% MO 25% L	2% MO 40% L	2% MO 55% L
	2	4% MO 0% L	4% MO 5% L	4% MO 15% L	4% MO 25% L	4% MO 40% L	4% MO 55% L
	3	7% MO 0% L	7% MO 5% L	7% MO 15% L	7% MO 25% L	7% MO 40% L	7% MO 55% L
	4	12% MO 0% L	12% MO 5% L	12% MO 15% L	12% MO 25% L	12% MO 40% L	12% MO 55% L
	5	22% MO 0% L	22% MO 5% L	22% MO 15% L	22% MO 25% L	22% MO 40% L	22% MO 55% L

**Figura 1:** Matriz de adições com as porcentagens de matéria orgânica total (MO) e lama (L), adicionadas ao sedimento das unidades amostrais. \*Níveis aproximados de MO e lama encontrado no sedimento onde ocorrem ambas as espécies de macrófitas em ambiente natural.

As porções apicais de *Egeria najas* e *Hydrilla verticillata* sem raízes, brotos ou ramos laterais, foram plantadas em potes de (8cm x 8cm x 10cm) cada qual com as adições demonstradas na Figura 1. Cada unidade amostral recebeu uma porção apical da macrófita e a matriz de adições de cada espécie foi replicada três vezes. As unidades amostrais das matrizes foram aleatorizadas e acondicionadas em três tanques (161cm X 111,5cm X 73,5cm), de tal forma que cada tanque recebeu uma réplica, o que garantiu a independência das mesmas. Em seguida, os tanques foram preenchidos com água da torneira. A temperatura da água, oxigênio dissolvido, pH, condutividade elétrica e radiação fotossinteticamente ativa foram medidas em intervalos de dez dias. A radiação solar foi obtida junto à estação climatológica da Universidade Estadual de Maringá. Além disso, uma amostra de sedimento de cada unidade amostral foi coletada para a determinação do nitrogênio total (Mackereth, Heron & Talling, 1978) e fósforo total (Golterman, Clymo & Ohmstad, 1978).

Embora as porções apicais tenham sido lavadas, a produção de algas planctônicas poderia elevar a competição interespecífica (principalmente por luz) durante o

experimento. Dessa forma, para evitar a proliferação dessas algas, a água dos tanques foi renovada a cada 10 dias.

Após as plantas terem atingido a superfície (60 dias), as unidades amostrais foram removidas dos tanques para a medida dos seguintes atributos: comprimento da planta (cm), número de ramos laterais, massa seca (g/raízes) e massa seca (g/planta). A massa seca foi obtida após secagem do material em estufa a 60°C, até peso constante.

### **Análises de dados**

Foi realizada uma análise de regressão múltipla separadamente para cada atributo biológico, tendo como variáveis preditoras os valores de MO e lama e, os atributos de comprimento da planta, número de ramos laterais, massa seca das raízes e massa seca total, como variáveis respostas. Os pressupostos de multicolineariedade e homogeneidade foram testados através da inspeção visual dos resíduos.

Após a inspeção visual dos resíduos, constatamos que o conjunto de dados de ambas as espécies apresentaram tendências distintas, com uma tendência linear para a espécie nativa e uma quadrática (neste caso para a variável de MO) para a espécie não-nativa. Sendo assim incluímos no modelo linear um parâmetro quadrático para *H. verticillata*.

Os modelos lineares foram determinados pela seguinte equação:

$$z = \text{constante} + b(\text{MO}) + c(\text{lama}) + d(\text{MO} \times \text{lama}) \quad [1]$$

onde:

$z$  = atributo biológico mensurado;

$b$  = coeficiente parcial medindo a relação com MO;

$c$  = coeficiente parcial medindo a relação com lama;

$d$  = coeficiente parcial medindo a relação com a interação entre MO x lama;

O modelo linear com a inclusão do parâmetro quadrático utilizado para *H. verticillata* foi determinado pela seguinte equação:

$$z = \text{constante} + b(\text{MO}) + c(\text{MO}^2) + d(\text{lama}) + f(\text{MO} \times \text{lama}) \quad [2]$$

onde:

$z$  = atributo biológico mensurado;

$b$  = coeficiente parcial medindo a relação com MO;

$c$  = coeficiente parcial medindo a relação com MO<sup>2</sup> (efeito quadrático);  
 $d$  = coeficiente parcial medindo a relação com lama;  
 $f$  = coeficiente parcial medindo a relação com a interação entre MO x lama;

Todos os testes para as análises foram realizadas no software Statistica<sup>TM</sup> 7.0.a.

## Resultados

Nossos resultados demonstraram que não houve uma mudança abrupta nas variáveis abióticas da água mensuradas entre os tanques durante todo o período em que o experimento foi conduzido (Fig. 2). Desta forma, podemos evidenciar que as espécies cresceram em condições abióticas da água praticamente idênticas nos três tanques.

**Tabela 1:** Médias e desvio padrão das variáveis abióticas da água mensuradas nos tanques durante a realização do experimento.

Variáveis abióticas	Média e desvio padrão		
	Tanque 1	Tanque 2	Tanque 3
Condutividade ( $\mu\text{S cm}^{-1}$ )	150,7 $\pm$ 12,34	151,5 $\pm$ 12,53	150,7 $\pm$ 11,9
Oxigênio (%)	134,5 $\pm$ 15,25	121,4 $\pm$ 8,91	99,1 $\pm$ 40,06
Oxigênio ( $\text{mg l}^{-1}$ )	6,9 $\pm$ 0,76	6,5 $\pm$ 0,57	6,2 $\pm$ 0,56
pH	8,3 $\pm$ 0,37	8,0 $\pm$ 0,20	8,0 $\pm$ 0,28
Temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ )	28,3 $\pm$ 0,57	28,1 $\pm$ 0,53	28,3 $\pm$ 0,75
Radiação solar ( $\text{KWh}^{-1} \text{ m}^{-2}$ )	9,2 $\pm$ 4,25	9,2 $\pm$ 4,25	9,2 $\pm$ 4,25

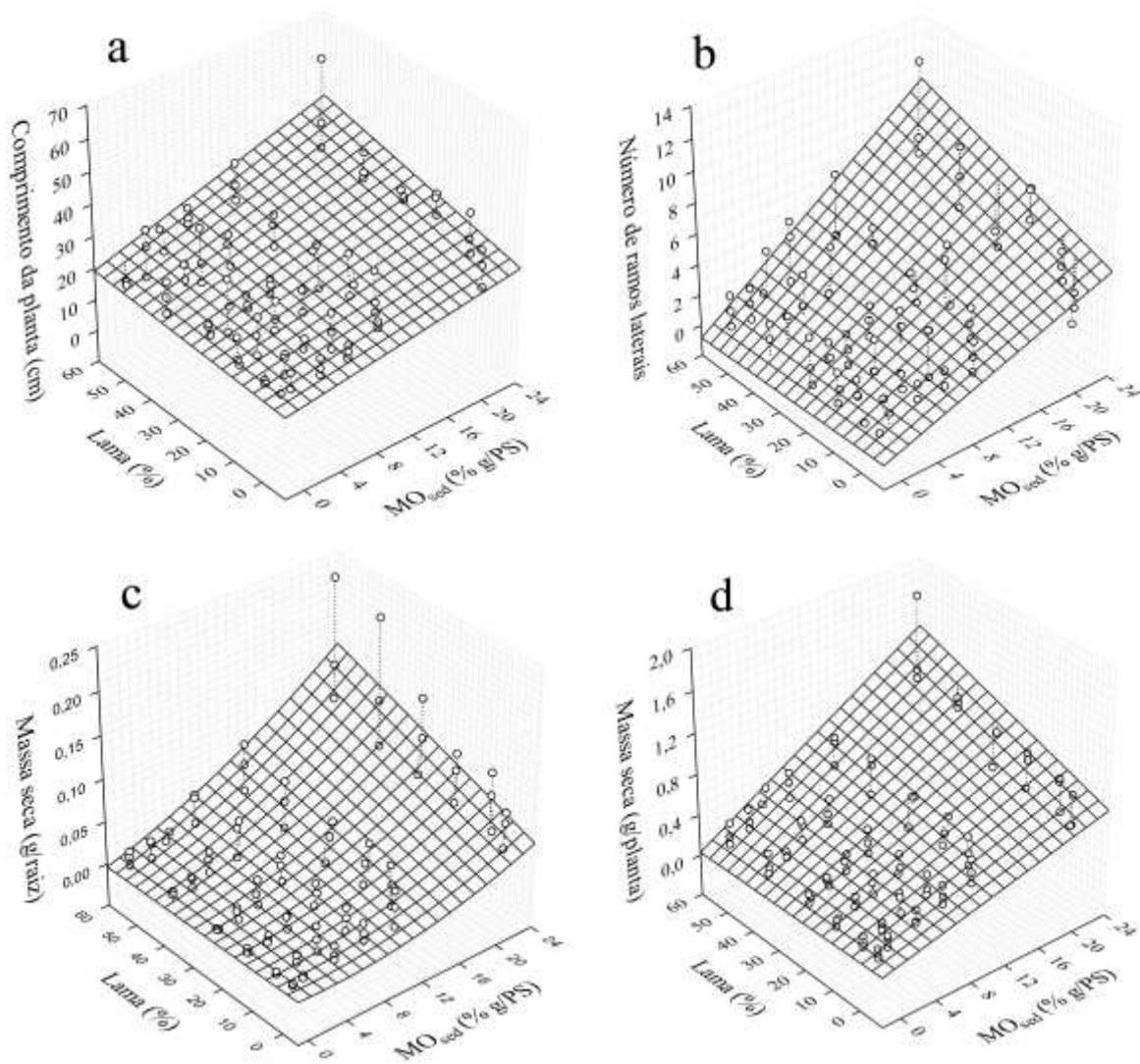
Os valores de N do sedimento oscilaram entre 0,03 e 2,37 mg/gPS e os de P entre 1,59 e 2,58 mg/gPS. Os tratamentos com as menores concentrações de MO e lama também apresentaram os menores valores de PT e NT (Tab. 1).

		Lama →					
		0	1	2	3	4	5
Matéria Orgânica ↓	0	NT 0,03±0,01 PT 0,33±0,01	NT 0,03±0,01 PT 0,65±0,02	NT 0,04±0,01 PT 0,78±0,02	NT 0,04±0,02 PT 0,82±0,11	NT 0,04±0,01 PT 1,16±0,11	NT 0,06±0,03 PT 1,59±0,15
	1	NT 0,07±0,01 PT 0,85±0,08	NT 0,09±0,07 PT 0,87±0,01	NT 0,10±0,01 PT 1,20±0,04	NT 0,13±0,02 PT 1,28±0,12	NT 0,16±0,02 PT 1,67±0,08	NT 0,17±0,04 PT 2,09±0,18
	2	NT 0,41±0,01 PT 0,99±0,08	NT 0,53±0,04 PT 1,08±0,06	NT 0,78±0,20 PT 1,24±0,08	NT 0,79±0,01 PT 1,35±0,02	NT 0,79±0,02 PT 1,84±0,13	NT 0,82±0,12 PT 2,09±0,05
	3	NT 0,59±0,17 PT 1,11±0,13	NT 0,69±0,07 PT 1,16±0,17	NT 0,92±0,12 PT 1,23±0,07	NT 0,93±0,14 PT 1,40±0,07	NT 0,99±0,19 PT 1,93±0,21	NT 1,09±0,30 PT 2,21±0,19
	4	NT 0,98±0,05 PT 1,27±0,11	NT 1,00±0,11 PT 1,35±0,03	NT 1,12±0,07 PT 1,58±0,30	NT 1,20±0,15 PT 1,99±0,15	NT 1,47±0,05 PT 2,08±0,04	NT 1,18±0,15 PT 2,25±0,07
	5	NT 1,79±0,53 PT 2,43±0,37	NT 1,66±0,11 PT 2,98±0,32	NT 1,53±0,010 PT 2,74±0,45	NT 1,71±0,01 PT 2,73±0,20	NT 2,10±0,25 PT 2,12±0,26	NT 2,37±0,13 PT 2,45±0,17

**Figura 2:** Médias e desvio padrão do nitrogênio total (NT) e fósforo total (PT) do sedimento analisados para todos os tratamentos em (mg/gPS). \*Níveis de (NT) e (PT), encontrado no sedimento onde ocorrem ambas as espécies em ambiente natural.

As espécies responderam de forma mais acentuada às concentrações de MO do que às concentrações de lama (Figs. 3 e 4). Tanto os modelos lineares como os quadráticos mensurados para os diferentes atributos de ambas as espécies foram significativos (Tab. 2). Entretanto, o desenvolvimento dos atributos de ambas as espécies responderam diferentemente às concentrações de MO e lama (Figs. 3 e 4).

Para *Egeria najas*, a MO e a lama influenciaram de forma diferente os atributos mensurados. A MO teve uma influência significativa no desenvolvimento de todos os atributos, evidenciando um aumento gradativo conforme aumentou-se as concentrações desse fator (Fig. 3 a-d). Embora a lama também tenha tido individualmente um efeito significativa no desenvolvimento dos atributos da espécie, esse efeito foi menos evidente comparado à MO (Fig. 3 a-d). Esse fato é confirmado pela interação significativa entre MO e lama para todos os atributos (Tab. 2; Fig. 3 a-d).



**Figura 3:** Efeitos das concentrações de MO e lama sobre os atributos mensurados de *Egeria najas*: comprimento da planta (a), número de ramos laterais (b), massa seca raiz (c) e massa seca da planta (d).

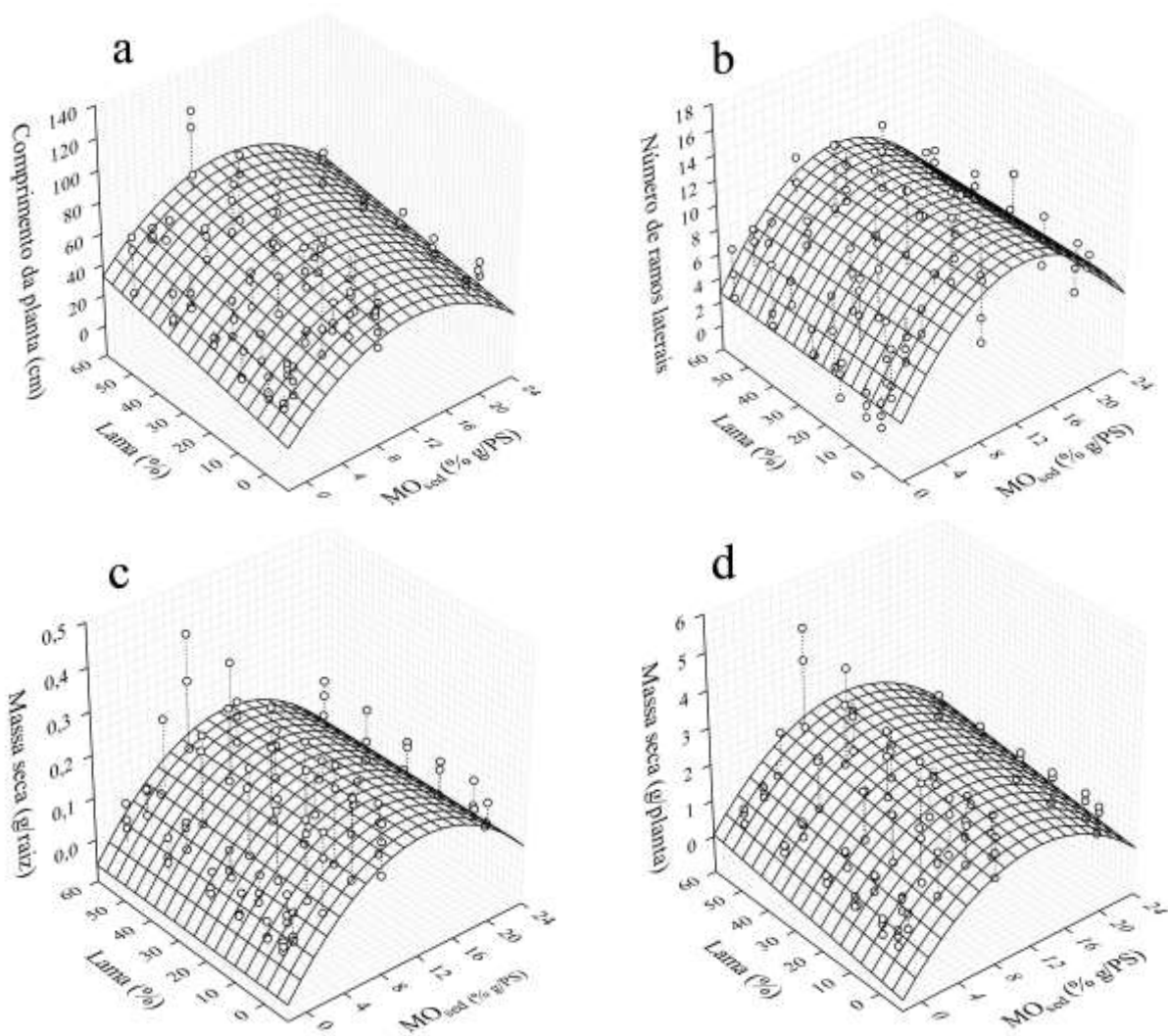


**Tabela 2:** Resultado das equações com os melhores modelos para os atributos de comprimento da planta (cm), número de ramos laterais, massa seca (g/raízes) e massa seca (g/planta) para as espécies *Egeria najas* e *Hydrilla verticillata*.

Atributos	Espécies	Equações					R <sup>2</sup>	F	p
		Constante	b(MO)	c(MO <sup>2</sup> )	d(lama)	f(MO x lama)			
Comprimento da planta	<i>E. najas</i>	<b>17,42<sup>***</sup></b>	<b>0,50<sup>*</sup></b>	-0,03	<b>0,18<sup>*</sup></b>	<b>0,28<sup>*</sup></b>	0,54	33,40	< <b>0,001</b>
	<i>H. verticillata</i>	<b>22,46<sup>***</sup></b>	<b>1,92<sup>***</sup></b>	<b>-1,87<sup>***</sup></b>	<b>0,34<sup>**</sup></b>	-0,004	0,39	18,11	< <b>0,001</b>
Número de ramos laterais	<i>E. najas</i>	0,55	<b>0,80<sup>*</sup></b>	-0,37	0,02	<b>0,39<sup>*</sup></b>	0,59	40,18	< <b>0,001</b>
	<i>H. verticillata</i>	<b>3,04<sup>***</sup></b>	<b>2,62<sup>***</sup></b>	<b>-2,45<sup>***</sup></b>	0,16	-0,05	0,51	29,33	< <b>0,001</b>
Massa seca das raízes	<i>E. najas</i>	0,007	0,11	<b>0,42<sup>*</sup></b>	-0,02	<b>0,44<sup>***</sup></b>	0,75	82,60	< <b>0,001</b>
	<i>H. verticillata</i>	0,02	<b>2,21<sup>***</sup></b>	<b>-2,09<sup>***</sup></b>	0,17	-0,04	0,37	16,72	< <b>0,001</b>
Massa seca da planta	<i>E. najas</i>	<b>0,13<sup>***</sup></b>	<b>0,70<sup>***</sup></b>	-0,16	0,04	<b>0,43<sup>***</sup></b>	0,80	110,90	< <b>0,001</b>
	<i>H. verticillata</i>	0,33	<b>2,22<sup>***</sup></b>	<b>-2,20<sup>***</sup></b>	<b>0,22<sup>*</sup></b>	-0,03	0,40	19,41	< <b>0,001</b>

\*=p<0,05; \*\*= p<0,01; \*\*\*= p<0,001

Assim como ocorreu com *Egeria najas*, a MO influenciou significativamente todos os atributos de *Hydrilla verticillata* (Fig. 4 a-d). Diferentemente, a lama apresentou efeito significativo somente sobre comprimento do propágulo e massa seca da planta (Fig. 4 a, d). No entanto, a MO demonstrou um padrão diferente das respostas encontradas em *Egeria najas*, pois para *Hydrilla verticillata* houve um acréscimo, seguido de um decréscimo em todas as variáveis respostas com o aumento nas concentrações de MO (Fig. 4). Assim, houve um efeito quadrático significativo para todas as variáveis medidas em *H. verticillata* (Tab. 2; Fig. 4). Conforme constatado para *Egeria najas*, a influência da lama sobre os atributos de *Hydrilla verticillata* foi menor do que a influência da MO, sendo significativo somente para o comprimento da planta e massa seca (Fig. 4 a,d; Tab. 2).



**Figura 4:** Efeitos das concentrações de MO e lama sobre os atributos mensurados de *Hydrilla verticillata*: comprimento da planta (a), número de ramos laterais (b), massa seca raiz (c) e massa seca da planta (d).

## Discussão

Nossos resultados demonstraram que tanto a MO como a lama do sedimento são determinantes do sucesso de estabelecimento das espécies de macrófitas estudadas, mas a primeira variável é mais importante do que a última. Evidenciam, também, que a resposta de todos os atributos medidos frente aos incrementos de MO, difere entre as duas espécies de macrófita analisadas. Assim, não rejeitamos nossas hipóteses de que a MO no sedimento seja a variável mais importante para a distribuição e o estabelecimento de ambas as espécies e que diferentemente de *H. verticillata*, a espécie

nativa *Egeria najas* é mais resistente ao acúmulo de MO no sedimento, pois apresenta um melhor desenvolvimento em elevadas concentrações de MO. Nossos resultados são relevantes na medida em que os efeitos da lama e da MO foram testados individualmente, o que não ocorre em estudos realizados *in situ* onde em geral ambos esses componentes co-variam (Burone *et al.*, 2003; Higuti, 2004; Magni *et al.*, 2008), dificultando identificar qual deles realmente afeta o sucesso de macrófitas aquáticas.

Apesar da maior importância da MO demonstrada em nossos experimentos, numerosos estudos indicam que a composição granulométrica também pode exercer uma influência sobre o desenvolvimento de plantas aquáticas submersas (Barko & Smart, 1983; Barko & Smart, 1986; Xiao *et al.*, 2007). O tamanho dos grânulos nos substratos afetam quase todas as propriedades químicas e físicas do sedimento (Dai, Z 2009). Sculthorpe (1967) apontou que a principal influência do substrato em plantas aquáticas é devido à textura em vez de composição química. A influência da granulometria ocorre porque as taxas de infiltração e perda de nutrientes no sedimento são influenciadas principalmente pela sua textura (Sculthorpe, 1967). Sedimentos arenosos permitem uma infiltração e perda mais rápida, mas também têm menos capacidade de armazenamento de água e nutrientes, geralmente devido aos grandes tamanhos de seus poros (Ricklefs, 2011). Como resultado, estudos indicam que sedimentos arenosos suportam um menor crescimento de algumas espécies de macrófitas aquáticas (Kiorboe, 1980; Danell & Sjöberg, 1982; Wheeler & Giller, 1982; Barko & Smart, 1986). Em adição, sedimentos de textura fina como a lama têm uma abundância de microporos, que lhes permitem manter uma grande quantidade de nutrientes (Ricklefs, 2011). Nossos resultados demonstraram que quando os níveis de lama no sedimento foram baixos, as espécies demonstraram menor crescimento de todos os atributos. Entretanto, as plantas apresentaram um crescimento significativo da planta com o incremento da lama no sedimento (ver, tab. 3 Figs. 3 e 4), possivelmente pela retenção de nutrientes no sedimento proporcionado pelas micropartículas.

Nossos resultados evidenciaram também que além de um efeito isolado da lama sobre alguns atributos, há interação significativa entre essa variável e a MO (Tab. 3). Essa interação ocorreu porque juntamente com o incremento da matéria orgânica há também um incremento de nutrientes (ver, Tab. 2), e com o acréscimo da lama nos sedimentos, a mesma irá auxiliar para que a perda desses nutrientes para a água seja mínima, no que eleva a disponibilidade desse recurso no sedimento para as plantas.

Porém, nossos resultados deixam evidente que o fator mais importante é a matéria orgânica, que em geral também ocorrem em baixas concentrações em sedimentos arenosos. Assim, os resultados dos trabalhos publicados até o momento evidenciando o efeito da granulometria devem ser interpretados com cautela quando os efeitos de ambas as variáveis não são separados.

Estudos realizados *in situ* com *Egeria najas* indicam que a probabilidade de ocorrência dessa espécie não é influenciada pelas concentrações de MO no sedimento (Sousa *et al.*, 2009; Sousa, Thomaz & Murphy, 2010). De fato, a mesma ocorre em uma ampla variação de habitats, incluindo lagoas cujo sedimento apresenta elevadas concentrações de MO. Além disso, trabalhos realizados *in situ* demonstraram uma alta dominância (através de elevados valores de biomassa) de *Egeria najas* sobre a comunidade de macrófitas submersas nativas de diversas lagoas da região subtropical (Sousa, Thomaz & Murphy, 2010). Essa dominância em locais com altas concentrações de MO no sedimento está de acordo com os resultados de nosso experimento, o qual demonstra um aumento gradativo em todos os atributos mensurados de *Egeria najas* conforme com a elevação das concentrações de MO no sedimento (ver, Fig. 3).

Diferentemente do que ocorreu com *Egeria najas*, *Hydrilla verticillata* demonstrou um decaimento dos valores de todos os atributos nas concentrações mais elevadas de MO, conforme evidenciado pelo ajuste significativo de uma relação quadrática entre as concentrações de MO e todos os atributos medidos (ver, Fig. 4). Aparentemente, o ponto ótimo para o estabelecimento de *H. verticillata* ocorre em valores próximos 7 % MO (ver, Fig. 4). Nossos resultados corroboram estudos que demonstram que *Hydrilla* apresenta seu ponto ótimo de crescimento em locais que contém <10 % de MO no sedimento (Sousa *et al.*, 2011) e obtém uma queda de biomassa em locais com valores >13 % de MO (Sousa *et al.*, 2009; Sousa, Thomaz & Murphy, 2010).

O efeito negativo de sedimentos altamente orgânicos no crescimento de *Hydrilla* também foi demonstrado experimentalmente por Barko & Smart (1986) e mais recentemente por Wu *et al.* (2009), que empregaram abordagens diferentes da utilizada em nosso experimento. Estudos relatam que o insucesso de *H. verticillata* em locais com sedimentos altamente orgânicos está relacionado possivelmente à sensibilidade dessa espécie aos processos decorrentes de decomposição da matéria orgânica que gera

substâncias tóxicas, tais como metano e hidróxido de enxofre (Barko & Smart 1983, 1986; Wu *et al.*, 2009).

Apesar de as espécies demonstrarem resultados distintos relacionados ao aumento nas concentrações de MO no sedimento tanto no nosso experimento como em observações de campo (Sousa *et al.*, 2009; Sousa, Thomaz & Murphy, 2010) e em estudos experimentais desenvolvidos com *Hydrilla verticillata* (Barko & Smart, 1986; Wu *et al.*, 2009), diversos trabalhos evidenciam que a MO encontrada nos sedimentos talvez não seja o principal fator relacionado ao decaimento da performance de *Hydrilla verticillata*. De fato, alguns trabalhos experimentais e observações de campo demonstram que a amplitude de ocorrência da espécie pode variar entre locais que apresentam de 0 a 60 % de matéria orgânica no sedimento (Barko & Smart, 1983, 1986; Lee *et al.*, 2004; Klosowski, 2006; Sousa *et al.*, 2009; Sousa, Thomaz & Murphy, 2010, Sousa, 2011; Yu *et al.*, 2010). As diferenças entre esses trabalhos e os resultados que observamos na planície do rio Paraná indicam que os indivíduos de *H. verticillata* que invadiram esse último ambiente provêm de populações sensíveis à MO do sedimento. Alternativamente, outras condições ambientais, tais como as elevadas temperaturas de regiões tropicais invadidas por *H. verticillata*, podem contribuir para acelerar a produção de substâncias tóxicas mesmo em menores concentrações de matéria orgânica no sedimento, ocasionando efeitos negativos sobre o crescimento dessa espécie.

Estudos recentes indicam que a ocorrência de *Hydrilla verticillata* é determinada por outras características abióticas, além da quantidade de MO no sedimento. Em um estudo realizado também em região tropical, *Hydrilla verticillata* cresceu em sedimentos orgânicos (>10 % MO<sub>sed</sub> g PS), em um rio, mas não se desenvolveu neste mesmo tipo de sedimento em lagoas conectadas a este mesmo rio (M. J. Silveira, dados inéditos). Trabalhos evidenciam que outras características do ambiente (por exemplo, transparência da água), associados às concentrações de MO no sedimento, possa ser um fator adicional que venha a inibir a ocorrência de *Hydrilla verticillata* em lagoas da região subtropical (Sousa *et al.*, 2009; Sousa, Thomaz & Murphy, 2010). Embora essa explicação possa ser empregada em estudos observacionais, a mesma não se aplica aos nossos resultados, que foram obtidos em experimentos manipulativos. No entanto, estudos relatam que a ocorrência de algumas espécies de plantas aquáticas a esses sedimentos altamente orgânicos, pode não estar associada somente às características abióticas do ambiente, e sim, estar relacionada à adaptação que as espécies sofrem para

tolerar e possivelmente sobreviverem a esses ambientes inóspitos (Armstrong *et al.*, 1991; Sorrell, 1999).

A forma que as espécies respondem diferentemente à MO, pode estar relacionada à morfologia das espécies principalmente relacionada às raízes (Armstrong *et al.*, 1991; Sorrell, 1997; Vretare & Weisner, 2000), pois em condições anaeróbicas do sedimento essas espécies apresentam aclimação fisiológica e morfológica, o que possivelmente pode auxiliar na sua sobrevivência nestes sedimentos impróprios (Armstrong *et al.*, 1991; Sorrell, 1999). A capacidade de aclimação de algumas espécies tolerantes a esses sedimentos anóxicos ricos em MO pode em grande parte ser atribuído a habilidade de cada espécie de translocar o O<sub>2</sub> através das raízes (Pedersen, Borum & Duarte, 1998), fato que possivelmente explique a maior tolerância de *E. najas* aos sedimentos com maiores concentrações de MO.

Em suma, nossos dados experimentais concordam com aqueles obtidos em campo, que demonstram preferência de *H. verticillata* por locais com menores concentrações de MO do que *E. najas*, demonstrando que essa variável é mais importante do que a composição granulométrica do sedimento para o sucesso dessas duas espécies. Os dados experimentais corroboram, assim, os resultados obtidos *in situ* na planície do alto rio Paraná, onde o sucesso invasor de *H. verticillata* limita-se a locais da calha do rio ou em canais laterais, mas a espécie não se desenvolve em lagoas, onde o sedimento é mais orgânico. Porém, nosso experimento limitou-se a analisar os efeitos ecológicos da MO e lama do sedimento sobre o desenvolvimento de ambas as espécies. Estudos futuros sobre a anatomia vegetal de *Egeria najas* e *Hydrilla verticillata*, combinados com experimentos, são fundamentais para demonstrar as características morfológicas e anatômicas dessas plantas (principalmente relacionadas às raízes) e, como essas características respondem às diferentes condições ambientais, o que poderá explicar a distribuição de ambas as espécies nos diferentes habitats de regiões tropicais.

## **Bibliografia**

- Armstrong, W., Justin, S.H.F.W., Beckett, P.M. & Lythe, S. (1991) Root adaptation to soil water logging. *Aquatic Botany*, 39,57–73.
- Barko, J.W. & Smart, R.M. (1983) Effects of organic matter additions to sediment on the growth of aquatic plants. *Journal of Ecology*, 71, 161-175.

- Barko, J.W. & Smart, R.M. (1986) Sediment-related mechanisms of growth limitation in submersed macrophytes. *Ecology*, 65, 1328–1340.
- Boeger, R. (1992) The influence of substratum and water velocity on growth of *Ranunculus aquatilis* L. (Ranunculaceae). *Aquatic Botany*, 42, 351-359.
- Burone, L., Muniz, P., Pires-Vanini, A.M.S. & Rodrigues, M. (2003) Spatial distribution of organic matter in the surface sediments of Ubatuba Bay (Southeastern – Brazil). *Annals of the Brazilian Academy of Sciences*, 75,77–90.
- Dai, Z. (2009) Starch granule size distribution in grains at different positions on the spike of wheat (*Triticum aestivum* L.) *Starch-Starke*, 61: 582-589.
- Danell, K. & Sjöberg, K. (1982) Successional patterns of plants invertebrates and ducks in a man-made lake. *Journal of Applied Ecology* 19,395-409.
- Fujita, D.S. & Takeda, A.M. (2005) Espécies de Oligochaeta como indicadores de diferentes ambientes do rio Invinheima. Tese. 43p.
- Golterman, H.L., Clymo, R.S. & Ohmstad, M.A.M. (1978) *Methods for physical and chemical analysis of freshwaters.* – Blackwell Scientific publication. Oxford.
- Higuti, J., 2004. Composition, abundance and habitats of benthic chironomid larvae. In: Thomaz, S.M., Agostinho, A.A., Hahn, N.S. (Eds.), *The Upper Paraná River and its Floodplain: Physical aspects, Ecology and Conservation.* Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, pp. 209-221.
- Irfanullah, H.M. & Moss, B. (2004) Factors influencing the return of submerged plants to a clear-water, shallow temperate lake. *Aquatic Botany*, 80, 177–191.
- Kiorboe, T. (1980) Distribution and production of submerged macrophytes in Tipper Grund (Ringkøbing Fjord, Denmark), and the impact of waterfowl grazing. *Journal of Ecology* 17, 675-687.
- Klosowski, S. (2006) The relationships between environmental factors and the submerged Potametea associations in lakes of north-eastern Poland. *Hydrobiologia*, 560, 15–29.
- Lee, D.B., Lee, K.B., Kim, C.H., Kim, J.G. & Na, S.Y. (2004) Environmental assessment of water, sediment and plants in the Mankyong River, ROK. *Environmental Geochemistry and Health*, 26, 135–145.
- Liu, X., Hu, D. & Chen, W. (2004) Studies on the submersed vegetation of Beijing. *Natural Science*, 25, 46–50.
- Mackereth, F.Y.H., Heron, J.G. & Talling, J.J. (1978) **Water analysis some revised methods for limnologist.** Ambleside, Freshwater Biological Association. Scientific Publication.
- Magni, P., De Falco, G., Como, S., Casu, D., Floris, A., Petrov, A.N. Castelli, A. & Perilli, A., (2008) Distribution and ecological relevance of fine sediments in organic enriched lagoons: The case study of the Cabras lagoon (Sardinia, Italy). *Marine Pollution Bulletin*, 56,549–564.
- Moss, B. (1998) **Ecology of Fresh Waters. Man and Medium**, 3rd edn. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Pedersen, O., Borum, J. & Duarte, C.M. (1998) Oxygen dynamics in the rhizosphere of *Cymodocea rotundata*. *Marine Ecology Progress Ser*, 169,283–288.

- Qiu D.R & Wu, Z.B. (1998) Ecological studies on aquatic macrophytes in lake Donghu of Wuhan – feasibility for rehabilitation of submerged macrophytes in the lake. *Resource Environmental in the Yangtze Basin*, 7,42–47.
- Ragonha, F.H., Chiaramonte, J.B., Junior Fontes, H.M., Cunha, E.R., Benedito, E. & Takeda, A.M. (2013) Spatial distribution of aquatic Oligochaeta in Ilha Grande National Park, Brazil. *Acta Scientiarum Biological Sciences*, 35, 63-70.
- Ricklefs, R.E. (2011) *A economia da natureza*. 6ªed. Guanabara-Koogan, Rio de Janeiro, RJ. p.491.
- Rooney, N. & Kalff, J. (2000) Inter-annual variation in submerged macrophyte community biomass and distribution: the influence of temperature and lake morphometry. *Aquatic Botany*, 68, 321–335.
- Rosin, G.C., Mangarotti, D.P.O. & Takeda, A.M. (2010) Chironomidae (Diptera) community structure in two subsystems with different states of conservation in a floodplain of southern Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 22, 276-286.
- Sand-Jensen, K., Riis, T., Vestergaard, O. & Larsen, S.E. (2000) Macrophyte decline in Danish lakes and streams over the past 100 years. *Journal of Ecology*, 88, 1030–1040.
- Seddon, S., Connolly, R.S. & Edyvane, K.S. (2000) Large-scale seagrass die back in northern Spencer Gulf, South Australia. *Aquatic Botany*, 66, 297–310.
- Sorrell, B.K. (1999) Effect of external oxygen demand on radial oxygen loss by *Juncus* roots in titanium citrate solutions. *Plant Cell Environmental*, 22, 1583–1587.
- [Sousa, W.T.Z.](#), Thomaz, S.M., Murhy, K.J., Silveira, M.J. & Mormul, R.P. (2009) Environmental predictors of exotic *Hydrilla verticillata* L.f. Royle and a native *Egeria najas* Planch. occurrence in a sub-tropical river floodplain: the upper River Paraná, Brazil. *Hydrobiologia*, 632, 65-78.
- [Sousa, W.T.Z.](#), Thomaz, S.M. & Murhy, K.J. (2010) Response of native *Egeria najas* Planch. and invasive *Hydrilla verticillata* (L.f.) Role to altered hydroecological regime in a subtropical river. *Aquatic Botany*, 92, 40-48.
- [Sousa, W.T.Z.](#) (2011) *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae), a recent invader threatening Brazil's freshwater environments: a review of the extent of the problem. *Hydrobiologia*, 669, 1-20.
- Sculthorpe, C.D. (1967) *The Biology of Aquatic Vascular Plants*. - Edward Arnold Publishers, London.
- Suguo, K. (1973) **Introdução a sedimentologia**. Edgard Blucher, São Paulo. 317p.
- Terrados, J., Duarte, C.M., Kamp-Nielsen, L. & Agawin, N.S.R. (1999) Are seagrass growth and survival constrained by the reducing conditions of the sediment? *Aquatic Botany*, 65,175–197.
- Van, T.K., Wheeler, G.S. & Center, T.D. (1999) Competition between *Hydrilla verticillata* and *Vallisneria americana* as influenced by soil fertility. *Aquatic Botany*, 62, 225–233.
- Vretare, V. & Weisner, S.E.B. (2000) Influence of pressurized ventilation on performance of an emergent macrophyte (*Phragmites australis*). *Journal of Ecology*, 88,978–987.



- Wheeler, B.D., Giller, K.E. (1982) Status of aquatic macrophytes in an undrained area of fen in the Norfolk Broads, England. *Aquatic Botany* 12, 277-296.
- Wentworth, C.K. (1922) A scale of grade and class terms for clastic sediments. *Journal of Geology*, 30, 377-392.
- Wijcka, C., Grootb, C.J. & Grillas, P. (1992) The effect of anaerobic sediment on the growth of *Potamogeton pectinatus* L.: the role of organic matter, sulphide and ferrous iron. *Aquatic Botany*, 44,31-49.
- Wu, J., Cheng, S., Liang, W. & Wu, Z. (2009) Effects of organic-rich sediment and below-ground sulfide exposure on submerged macrophyte, *Hydrilla verticillata*. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 83,497-501.
- Yan, G., Ma, J.M., Qiu, D.R. & Wu, Z.B. (1997) Succession and species replacement of aquatic plant community in East Lake. *Acta Phytocology Sin*, 21,319-327.
- Yu, H., Ye, C., Song, X. & Liu, J. (2010) Comparative analysis of growth and physio-biochemical responses of *Hydrilla verticillata* to different sediments in freshwater microcosms. *Ecological Engineering*, 36, 1285-1289.
- Xiao, K., Yu, D. & Wu, Z. (2007) Differential effects of water depth and sediment type on clonal growth of the submersed macrophyte *Vallisneria natans*. *Hydrobiologia*, 589, 265-272.