

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE
AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS

CRISTIANE AKEMI UMETSU

Influência do tipo e tamanho dos fragmentos de *Hydrilla verticillata* sobre sua capacidade de colonização e regeneração e efeito da densidade de uma macrófita aquática nativa sobre seu potencial invasor

Maringá

2011

CRISTIANE AKEMI UMETSU

Influência do tipo e tamanho dos fragmentos de *Hydrilla verticillata* sobre sua capacidade de colonização e regeneração e efeito da densidade de uma macrófita aquática nativa sobre seu potencial invasor

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais

Área de concentração: Ciências Ambientais

Orientador: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz

Maringá

2011

"Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)"
(Biblioteca Setorial - UEM. Nupélia, Maringá, PR, Brasil)

U49i Umetsu, Cristiane Akemi, 1985-
Influência do tipo e tamanho dos fragmentos de *Hydrilla verticillata* sobre sua capacidade de colonização e regeneração e efeito da densidade de uma macrófita aquática nativa sobre seu potencial invasor / Cristiane Akemi Umetsu. -- Maringá, 2011. 39 f. : il. (algumas color.)

Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)-- Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2011.
Orientador: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz.

1. *Hydrilla verticillata* - Potencial invasor. 2. Macrófitas aquáticas nativas - Invasibilidade e resistência. 3. Ecologia experimental. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 22. ed. -584.731718
NBR/CIP - 12899 AACR/2

FOLHA DE APROVAÇÃO

CRISTIANE AKEMI UMETSU

Influência do tipo e tamanho dos fragmentos de *Hydrilla verticillata* sobre sua capacidade de colonização e regeneração e efeito da densidade de uma macrófita aquática nativa sobre seu potencial invasor

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof. Dr. André Andrian Padial
Universidade Federal do Paraná (UFPR)

Prof.^a Dr.^a Cláudia Costa Bonecker
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

Aprovada em: 02 de junho de 2011.

Local de defesa: Anfiteatro Prof. “Keshiyu Nakatani”, Nupélia, Bloco G-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

Dedico este trabalho, com todo amor e carinho, aos meus pais Kenichi e Dolores Umetsu.

AGRADECIMENTOS

- Ao Professor Dr. Sidinei Magela Thomaz, pela orientação, ensinamentos, pela contribuição em minha formação pessoal e profissional e acima de tudo pela oportunidade concedida dentre muitos “nãos” recebidos.
- Aos meus pais Dolores e Kenichi Umetsu, por toda a confiança em mim depositada, pelo estímulo, amor e dedicação. Sem vocês jamais teria chegado até aqui.
- Ao meu irmão Ricardo K. Umetsu, pelas longas conversas noturnas (que muito me acrescentaram), pelo exemplo, prestatividade e principalmente por estar sempre presente nesta fase tão importante da minha vida acadêmica. À minha irmã Sylvania Celante, pelo exemplo, pelos ensinamentos e dedicação.
- Aos amigos Aline B. Mucellini, Ricardo Vicente, Adriana Ribeiro, Gerley Castro, Natália Santana, João Carlos, Heloísa Evangelista, Felipe Amadeo, Luciana Signorelli, Marinês Macagnan, Lilian Toda, Franciana Marques, Jose Arenas-Ibarra, Gislane Rosa, Beatriz Toyoshima pela amizade e companheirismo. Vocês fazem toda a diferença.
- Ao Douglas Toledo, pelo companheirismo, dedicação e presença constante em minha vida.
- Aos companheiros do laboratório de macrófitas aquáticas, Roger, Eduardo, Heloísa, Márcio, Thaísa, Roberta, Fernando e Mariana pela convivência, aprendizado e pelos momentos de descontração.
- Ao laboratório de limnologia, na pessoa de Maria do Carmo Roberto, pela prontidão e auxílio constante.
- A toda a galera do mestrado (turma do CÓI - 2009), pela convivência, pelo companheirismo e pela troca de experiências ao longo desses 2 anos.
- À Heloísa Beatriz Antoniazzi Evangelista e João Carlos Barbosa da Silva pelo apoio na realização do experimento.
- Ao Eduardo Ribeiro da Cunha e Roger Paulo Mormul pelo imprescindível auxílio no incremento deste trabalho.
- Aos parceiros de luta Valmir A. Teixeira (Gazo), Valdenir F. de Souza (Sr. Ni), Celso P. dos Santos (Celsão), Valdir A. Capatti (Tato) pelo auxílio nas coletas de campo, pela prestatividade e momentos de descontração.
- Aos membros da banca André A. Padial e Cláudia C. Bonecker pelas valiosas contribuições neste trabalho.
- A todos os integrantes do Nupélia e PEA que contribuíram para minha formação pessoal e profissional.
- À Universidade Estadual de Maringá (UEM)
- Ao Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (NUPÉLIA).
- Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA).
- Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela concessão de bolsa.
- À Itaipu Binacional pelo auxílio financeiro.

Influência do tipo e tamanho dos fragmentos de *Hydrilla verticillata* sobre sua capacidade de colonização e regeneração e efeito da densidade de uma macrófita aquática nativa sobre seu potencial invasor

RESUMO

Espécies invasoras têm sido consideradas responsáveis pela perda de biodiversidade em todo o mundo, representando um dos mais sérios desafios para a proteção dos ecossistemas naturais e dos serviços por eles oferecidos. *Hydrilla verticillata*, é um exemplo de espécie altamente invasiva que tem causado problemas ecológicos e econômicos em muitos ambientes aquáticos ao redor do planeta. Recentemente a mesma foi registrada na planície de inundação do alto rio Paraná – PIARP, e indícios apontam que esta espécie exótica pode competir com espécies nativas pertencentes à mesma família Hydrocharitaceae, *Egeria densa* e *E. najas*. Pouco se sabe sobre os efeitos desta espécie sobre as populações nativas da PIARP. Neste contexto, este trabalho divide-se em dois segmentos que possibilitam a compreensão sobre os fatores que podem afetar o potencial invasor de *H. verticillata*. O primeiro trabalho trata do potencial de colonização, regeneração e taxa de crescimento de diferentes tipos e tamanhos de fragmentos desta espécie, uma vez que a fragmentação é o mecanismo chave de sua propagação e dispersão. Dessa forma, identificar quais fragmentos são mais eficientes em colonizar e regenerar pode ter importantes implicações no que diz respeito ao controle e manejo adequados. Atualmente muitos estudos têm focado a diversidade de espécies como um atributo que pode fornecer uma maior resistência à invasão por espécies exóticas. No entanto, estudos indicam haver correlações positivas e negativas entre riqueza de espécies e invasão. Alternativamente a invasibilidade pode ser reduzida pela densidade das espécies nativas, porém este atributo ainda tem sido pouco estudado. Assim, o segundo trabalho visa verificar se o atributo densidade da espécie nativa de macrófita submersa *Egeria densa* pode limitar o potencial invasor da exótica em questão. A partir dos resultados, ansiamos ampliar o conhecimento sobre a espécie exótica *H. verticillata* nos ambientes por ela recentemente invadidos.

Palavras-chave: Espécie exótica. Reprodução vegetativa. Invasão. Resistência.

Influence of type and size of fragments of *Hydrilla verticillata* on its colonization and regeneration abilities and effects of density of a native aquatic macrophyte on its invasiveness

ABSTRACT

Invasive species are widely recognized as responsible for biodiversity loss around the world, representing one of the most serious challenges for the protection of natural ecosystems and the services they provide. *Hydrilla verticillata*, is an example of highly invasive species that has caused ecological and economic problems in many aquatic environments around the planet. Recently, this species was registered in the upper Parana river floodplain system UPRFS, and evidence suggests that this exotic can compete with native species of same family Hydrocharitaceae, *Egeria densa* and *E. najas*. Little is known about the effects of this species on native population of the UPRFS. Thus, this study is divided into two chapters that attempt to improve understanding of the factors that may affect the invasiveness of *H. verticillata*. The first consisted of an investigation of the potential of colonization, regeneration and relative growth rate of different types and sizes of fragments of this species, since fragmentation plays a key role of vegetative dispersal. Thus, identify which fragments are more efficient in colonize and regenerate may have important implications regarding the adequate control and management. Nowadays, many studies have focused on species diversity as an attribute that can provide a greater resistance to invasion by exotic species. However, studies indicate that there are positive and negative correlations between species richness and invasion. Alternatively, the invasiveness can be reduced by density of native species. Thus, the second chapter aims to assess if the density of a native population of an aquatic macrophyte may limit the invasiveness of an exotic species. From the results, we wish to expand the knowledge about this exotic species in the environment that have been recently invaded for it.

Keywords: Exotic species. Vegetative reproduction. Invasion. Resistance.

Dissertação elaborada e formatada
conforme as normas da publicação
científica *Hydrobiologia*. Disponível em:
<[http://www.springer.com/life+sciences/
ecology/journal/10750](http://www.springer.com/life+sciences/
ecology/journal/10750)>

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	10
2	POTENCIAL DE COLONIZAÇÃO E REGENERAÇÃO DE DIFERENTES FRAGMENTOS DA MACRÓFITA <i>Hydrilla verticillata</i>	
2.1	Introdução	16
2.2	Material e Métodos	17
2.3	Resultados	19
2.4	Discussão	21
	REFERÊNCIAS.....	24
3	INFLUÊNCIA DA DENSIDADE DA MACRÓFITA NATIVA <i>Egeria densa</i> SOBRE O POTENCIAL INVASOR DA EXÓTICA <i>Hydrilla verticillata</i>	
3.1	Introdução	29
3.2	Material e Métodos	30
3.3	Resultados	32
3.4	Discussão	33
	REFERÊNCIAS.....	36
4	CONSIDERAÇÕES FINAIS	39

1 INTRODUÇÃO

Espécies introduzidas fora de seu ambiente natural, ocorrendo em locais onde não podiam ocupar sem sua introdução direta ou indireta são definidas como exóticas (IUCN, 2000), além de receberem outras denominações, como espécies não-nativas, não-indígenas, alienígenas, naturalizadas, entre outras. As espécies introduzidas, tanto de forma acidental como intencional, podem se expandir de forma acentuada tornando-se assim invasoras (Richardson et al., 2000). Alguns autores caracterizam uma espécie como sendo invasora quando esta causa prejuízos ecológicos e/ou econômicos (Vitousek et al., 1997a; Pimentel et al., 2001). Apesar de as invasões biológicas ocorrerem naturalmente, as atividades humanas têm acelerado esse processo (Vitousek et al., 1997b), que passou a representar uma ameaça para a biodiversidade mundial (Levine, 2008) e é atualmente um dos maiores desafios para a proteção dos ecossistemas naturais e dos serviços por eles oferecidos (Karatayev et al., 2009). O declínio de espécies nativas muitas vezes ocorre simultaneamente à invasão por espécies exóticas, muito embora o efeito das invasões sobre extinções seja discutível (Gurevitch & Padilla, 2004). Dessa forma, avaliar as consequências das invasões biológicas tornou-se um importante foco dos estudos ecológicos nas últimas duas décadas (Naeem et al., 2000).

Hydrilla verticillata (L.f.) Royle é uma macrófita aquática submersa, nativa de regiões quentes da Ásia, das ilhas do Pacífico, leste e nordeste da Austrália, na Europa e norte da África, em Burundi, Uganda, Zaire e Zâmbia (Pieterse, 1981; Cook & Lüönd, 1982). Essa espécie, considerada por Langeland (1996) como a “daninha perfeita”, possui muitos dos atributos que são comuns das espécies invasoras, como rápido crescimento e características fisiológicas e reprodutivas que permitem torná-la uma espécie dominante em uma ampla extensão de ambientes aquáticos (Cook & Lüönd, 1982; Langeland, 1996; Bianchini Jr. et al., 2010; Hofstra et al., 2010; Sousa, 2011).

Essa espécie exótica foi registrada pela primeira vez em 2005 na planície de inundação do alto rio Paraná – PIARP (Thomaz et al., 2009), dispersando-se rapidamente ao longo desse rio e causando problemas relacionados à navegação, pesca e atividades recreativas (Sousa et al., 2009). *Hydrilla verticillata* raramente ocorre com espécies nativas da mesma família Hydrocharitaceae, *Egeria densa* Planchon e *Egeria najas* Planchon. Estudo recente sugere que em função da grande similaridade morfológica entre as três espécies em questão, intensas interações competitivas podem ocorrer (Sousa et al., 2009), motivo pelo qual estas dificilmente são encontradas em bancos multiespecíficos. Estudos têm demonstrado que essa espécie é altamente competitiva (Van et al., 1999; Mony et al., 2007; Wang et al.,

2008), embora exclusões de espécies nativas a ela atribuídas sejam apenas anedóticas (e.g., Langeland, 1996). Pouco se sabe sobre os efeitos dessa exótica sobre as populações de macrófitas nativas da PIARP. Dessa forma, estudos têm sido realizados, tanto de forma experimental (Silveira et al., 2009) quanto em campo (Sousa et al., 2009; Mormul et al., 2010), a fim de verificar se esta espécie exótica realmente pode representar uma ameaça às comunidades nativas.

Neste contexto, a seguir apresentamos e discutimos os resultados de dois experimentos que buscam melhorar a compreensão sobre os fatores que podem afetar o potencial invasor dessa espécie. O primeiro capítulo trata da colonização, regeneração e taxas de crescimento de *H. verticillata* a partir de diferentes porções de fragmentos vegetativos. O segundo capítulo avalia o efeito do atributo “densidade” de uma população nativa de macrófita submersa sobre o potencial invasor da exótica. A partir dos resultados, ansiamos ampliar o conhecimento sobre essa espécie exótica nos ambientes por ela recentemente invadidos.

REFERÊNCIAS

- Bianchini Jr., I., M. B. Cunha-Santino, J. A. M. Milan, C. J. Rodrigues & J. H. P. Dias, 2010. Growth of *Hydrilla verticillata* (L. f.) Royle under controlled conditions. *Hydrobiologia* 644: 301-312.
- Cook, C. D. K. & R. Lüönd, 1982. A revision of the genus *Hydrilla* (Hydrocharitaceae). *Aquatic Botany* 13: 485–504.
- Gurevitch, J. & D. K. Padilla, 2004. Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends in Ecology and Evolution* 19(9): 270-274.
- Hofstra, D., P. Champion & J. Clayton, 2010. Predicting invasive success of *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle in flowing water. *Hydrobiologia* 656: 213-219.
- IUCN 2000. Guidelines for the prevention of biodiversity loss due to biological invasion. IUCN – The World Conservation Union, Gland, Switzerland.
- Karatayev, A. Y., L. E. Burlakova, D. K. Padilla, S. E. Mastitsky & S. Olenin, 2009. Invaders are not a random selection of species. *Biological Invasions* 11: 2009-2019.
- Langeland, K. A., 1996. *Hydrilla verticillata* (L. F.) Royle (Hydrocharitaceae), “The perfect aquatic weed”. *Castanea* 61(3): 293-304.
- Levine, J. M., 2008. Biological Invasions. *Current Biology* 18: 57-60.

- Mony, C., T. J. Koschnick, W. T. Haller & S. Muller, 2007. Competition between two invasive Hydrocharitaceae (*Hydrilla verticillata* (L.f.) (Royle) and *Egeria densa* (Planch)) as influenced by sediment fertility and season. *Aquatic Botany* 86: 236-242.
- Mormul, R. P., S. M. Thomaz, J. Higuera, & K. Martens, 2010. Ostracod (Crustacea) colonization of a native and a non-native macrophyte species of Hydrocharitaceae in the Upper Parana floodplain (Brazil): an experimental evaluation. *Hydrobiologia* 644:185–193.
- Naeem, S., J. M. H. Knops, D. Tilman, K. M. Howe, T. Kennedy & S. Gale, 2000. Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying extrinsic factors. *Oikos* 91(1): 97-108.
- Pieterse, A. H., 1981. *Hydrilla verticillata* - a review. *Abstracts of Tropical Agriculture* 7: 9-4.
- Pimentel, D., S. McNair, J. Janecka, J. Wightman, C. Simmonds, C. O'Connell, E. Wong, L. Russel, J. Zern, T. Aquino & T. Tsomondo, 2001. Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions. *Agriculture, Ecosystem and Environment* 84: 1-20.
- Richardson, D. M., P. Pyšek, M. Rejmánek, M. G. Barbour, D. Panetta & C. J. West, 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6: 93-107.
- Silveira, M. J., S. M. Thomaz, R. P. Mormul & F. P. Camacho, 2009. Effects of desiccation and sediment type on early regeneration of plant fragments of three species of aquatic macrophytes. *International Review of Hydrobiology* 94: 169-178.
- Sousa, W. T. Z., S. M. Thomaz, K. J. Murphy, M. J. Silveira & R. P. Mormul, 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 Paraná, Brazil. *Hydrobiologia* 632: 65-78.
- 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.
- Thomaz, S. M., P. Carvalho, R. P. Mormul, F. A. Ferreira, M. J. Silveira & T. S. Michelin, 2009. Temporal trends and effects of diversity on occurrence of exotic macrophytes in a large reservoir. *Acta Oecologica* 35: 614-620.
- Van, T. K., G. S. Wheeler & T. D. Center, 1999. Competition between *Hydrilla verticillata* and *Vallisneria americana* as influenced by soil fertility. *Aquatic Botany* 62: 225-233.

- Vitousek, P. M., C. M. D'Antonio, L. L. Loope, M. Rejmánek & R. Westbrooks, 1997a. Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* 21(1): 1-16.
- Vitousek, P. M., H. A. Mooney, J. Lubchenco & J. M. Melillo, 1997b. Human domination of Earth's Ecosystems. *Science* 277: 494-499.
- Wang, J. W., D. Yu, W. Xiong & Y. Q. Han, 2008. Above- and belowground competition between two submerged macrophytes. *Hydrobiologia* 608: 113-122.

Potencial de colonização e regeneração de diferentes fragmentos da macrófita aquática *Hydrilla verticillata*

RESUMO

Hydrilla verticillata é uma macrófita submersa que foi recentemente registrada na planície de inundação do alto rio Paraná e pode competir com espécies nativas da mesma família Hydrocharitaceae. Essa espécie exótica apresenta alta capacidade de reprodução e dispersão, principalmente através de fragmentos vegetativos. O objetivo deste trabalho foi avaliar a capacidade de colonização (habilidade em produzir raízes), regeneração (habilidade em produzir brotos laterais) e a taxa de crescimento dessa espécie a partir de fragmentos de diferentes origens e tamanhos. Foram selecionadas porções com e sem ápice, com diferentes tamanhos, e as seguintes hipóteses foram testadas: (i) os fragmentos apicais possuem maior capacidade de colonização, regeneração e maiores taxas de crescimento do que os sem ápice e (ii) os fragmentos de maior tamanho são mais eficientes quanto à capacidade de colonização e regeneração. Nossos resultados mostraram que os fragmentos com e sem ápice não diferiram quanto à capacidade de colonização e regeneração, pois ambos apresentaram mesmo número e peso seco de brotos e raízes. No entanto, o tamanho dos fragmentos foi importante para a capacidade de colonização e regeneração, uma vez que os fragmentos maiores lançaram maior número de brotos, raízes e apresentaram as maiores taxas de crescimento, especialmente quando dispunham da parte apical. A alta capacidade de colonização e regeneração de *H. verticillata* a partir de diferentes fragmentos, aliado às altas taxas de crescimento exibidos por essa espécie podem ser as causas do seu sucesso competitivo. Dessa forma, sugerimos que o manejo inadequado dessa espécie que resulte na formação de fragmentos, especialmente quando estes apresentam maior tamanho, pode ter importantes implicações no que diz respeito à infestação de novos locais por essa espécie.

Palavras-chave: Exótica. Taxa de crescimento. Reprodução vegetativa. Fragmentação

Colonization and regeneration potential of different fragments of aquatic macrophyte *Hydrilla verticillata*

ABSTRACT

Hydrilla verticillata is an aquatic macrophyte recently recorded in the upper Parana river floodplain and it may compete with native species of Hydrocharitaceae. This exotic species has a high potential to reproduce and disperse to new sites, mainly through fragments. The objective of this study was to evaluate the colonization (the ability of developing roots), regeneration (the ability of developing lateral sprouts) and the growth rates of this species through fragments originated in different plant portions and having different lengths. We selected portions with and without apical tip, each one with 5 and 10 cm and the following hypotheses were tested: (i) fragments with apical tips have higher colonization and regeneration abilities and higher growth rates than fragments without apical tips and (ii) the larger fragments are more efficient to colonize and regenerate than the small ones. Our results showed that both types of fragments (with and without apical tip) do not differ in their colonization and regeneration abilities, because they presented the same number, dry weight of roots and sprouts. However, the length was important to colonization and regeneration abilities, because fragments with 10 cm produced more sprouts and roots and had higher growth rates, especially when presented apical tip. The high colonization and regeneration abilities from different fragments coupled with the high values of growth rates exhibited by this species may be the causes of its competitive success over native species. Thus, we suggest that the inadequate management of this species that results in the formation of fragments, especially when they have larger size, may have important implications with regard to the infestation of new sites for this species.

Keywords: Exotic. Growth rate. Vegetative reproduction. Fragmentation.

2 POTENCIAL DE COLONIZAÇÃO E REGENERAÇÃO DE DIFERENTES FRAGMENTOS DA MACRÓFITA *Hydrilla verticillata*

2.1 Introdução

Espécies invasoras têm sido consideradas responsáveis pela perda de biodiversidade em todo o mundo, pois podem afetar a estrutura trófica e causar mudanças no ecossistema (Leung & Mandrak, 2007). Dessa forma, identificar quais atributos biológicos das espécies invasoras são capazes de prever seu sucesso de invasão, pode ter importantes implicações no que diz respeito ao controle e manejo adequados. *Hydrilla verticillata* (Fig. 1), por exemplo, é uma macrófita submersa que tem causado problemas ecológicos e econômicos em muitos ambientes aquáticos ao redor do mundo (Langeland, 1996; Hershner & Havens, 2008; Alix et al., 2009). Seu sucesso de invasão pode ser atribuído a características fisiológicas e reprodutivas que favorecem seu estabelecimento nos mais diversos ecossistemas aquáticos (Chadwell & Engelhardt, 2008). Essa espécie apresenta, por exemplo, estruturas especializadas como tubérculos e “turions”, que permitem que esta consiga persistir e recuperar-se rapidamente, mesmo após grandes distúrbios (Bianchini Jr. et al., 2010; Sousa et al., 2010). Além disso, uma vez que a fragmentação vegetativa representa um importante mecanismo de propagação e dispersão de muitas macrófitas aquáticas (Smith et al., 2002; Wu et al., 2007), a quebra mecânica dessa espécie pode liberar um grande quantidade de fragmentos que faz com que clones da espécie colonizem novos locais distantes da colônia original (Madsen & Smith, 1999).

Os fragmentos vegetativos reconhecidamente apresentam maiores vantagens quando comparados às estruturas mais especializadas. Sementes e “turions”, por exemplo, são exclusivos de determinadas estações, enquanto que os fragmentos estão disponíveis o ano todo. Além disso, são necessários apenas pequenos fragmentos (1-5 cm) para gerar indivíduos viáveis e estabelecer uma nova população (Riis & Sand-Jensen, 2006). Dessa forma, o sucesso de invasão de *H. verticillata* pode ser potencializado através da formação de fragmentos vegetativos. A fragmentação pode ocorrer através de duas formas: por quebra mecânica (alofragmentação), quando a planta está sujeita a distúrbios de natureza física, ou por abscisão auto-induzida de ápices (autofragmentação), que geralmente ocorre após um pico de biomassa (Madsen et al., 1988; Madsen & Smith, 1997). Os fragmentos gerados normalmente apresentam diferentes comprimentos e provem de diferentes partes da planta.

Quando estes fragmentos alcançam o sedimento podem exibir duas táticas de sobrevivência: a colonização e a regeneração (Southwood, 1988; Barrat-Segretain & Bornette, 2000).

O processo de colonização primária do fragmento está relacionado com sua capacidade de produzir raízes e estabelecê-las no sedimento (Riis, 2008), enquanto que o processo de regeneração do fragmento relaciona-se com sua capacidade de produzir novos brotos (Barrat-Segretain & Bornette, 2000). Estudos recentes mostraram que fragmentos originados de diferentes partes de *H. verticillata* apresentaram maior habilidade de colonização e regeneração (Umetsu, dados não publicados) e maior resistência à dessecação (Silveira et al., 2009) do que espécies nativas da mesma família. Esses resultados demonstram que essa espécie apresenta vantagem competitiva sobre outras macrófitas submersas desde a fase inicial de crescimento, conforme já demonstrado por outros estudos (Van et al., 1999; Mony et al., 2007; Wang et al., 2008), podendo suprimir o desenvolvimento daquelas que possuem baixas taxas de crescimento (Wang et al., 2008).

Em campo é possível observar a presença de pequenos fragmentos dessa espécie na calha principal do rio Paraná. Dessa forma, a fim de verificar qual fragmento pode favorecer o estabelecimento dessa espécie, este trabalho avaliou a capacidade de colonização, regeneração e taxa de crescimento de fragmentos originados de diferentes porções de *H. verticillata*. Foram utilizados fragmentos com e sem a presença de ápice (fragmentos retirados da região internodal do caule, a partir daqui denominados fragmentos internodais) e com diferentes tamanhos (5 e 10 cm). Tendo em vista que estudos mostraram que fragmentos apicais de macrófitas submersas podem ter maiores taxas de crescimento (Wu et al., 2007; Jiang et al., 2009), provavelmente em função da dominância apical (Cline, 1997) e que fragmentos de maior tamanho são mais hábeis em colonizar e regenerar (Jiang et al., 2009; Riis et al., 2009) as seguintes hipóteses foram testadas: (i) os fragmentos apicais possuem maior capacidade de colonização, regeneração e maiores taxas de crescimento do que os internodais e (ii) os fragmentos de maior tamanho são mais eficientes quanto à capacidade de colonização e regeneração.

2.2 Material e Métodos

Amostras de *Hydrilla verticillata* foram coletadas no reservatório de Itaipu (24°05'S e 54°00'W; 25°33'S e 54°37'W) em abril de 2010. As plantas coletadas foram acondicionadas em sacos plásticos com água do próprio local de coleta e trazidas para a Universidade Estadual de Maringá. Em laboratório, plantas saudáveis foram selecionadas e lavadas em água

corrente para a retirada do material aderido. Em seguida foram cortadas duas porções diferentes de cada fragmento: fragmentos da porção apical (fragmentos apicais) e fragmentos retirados da porção entrenós (fragmentos internodais), sem a presença de brotos laterais. Para cada tipo de fragmento foram cortados dois comprimentos: 5 e 10 cm. Para cada tipo foram utilizadas 15 réplicas, totalizando 60 amostras. Cada fragmento foi acondicionado individualmente em recipiente plástico (0,8L), contendo 3 cm de substrato (70% de turfa para horticultura e 30% de areia). Os fragmentos foram incubados individualmente com o propósito de evitar a competição intra-específica e o substrato utilizado foi escolhido por não limitar o desenvolvimento dos fragmentos, conforme demonstrado através de um experimento piloto. Os recipientes foram aleatorizados e os parâmetros físicos e químicos (temperatura da água, oxigênio dissolvido, pH e condutividade) do experimento foram monitorados semanalmente, e estes demonstraram que as condições abióticas ao longo do experimento não foram limitantes para o crescimento dos fragmentos.



Fig. 1 Ilustração de *Hydrilla verticillata*, mostrando um fragmento apical (por Eduardo Ribeiro da Cunha).

Após 38 dias de experimento foi possível observar que os fragmentos já haviam formado raízes, brotos e crescido até a superfície dos microcosmos (cerca de 20 cm de altura), motivo que nos levou a encerrar o experimento. Assim como proposto por Barrat-Segretain & Bornette (2000), para avaliar a capacidade de colonização da espécie consideramos o número de raízes e o peso seco das raízes (representado pela somatória de todas as raízes desenvolvidas por fragmento) e, para avaliar a capacidade de regeneração consideramos o número de brotos (qualquer ramo secundário que surgiu durante o experimento) por fragmento e o peso seco dos brotos (representado pela somatória de todos os brotos

desenvolvidos por fragmento). As medidas de peso seco do material foram tomadas após secagem em estufa a 60°C, até peso constante. Com os valores de peso seco calculou-se a taxa de crescimento relativo (TCR) do fragmento (excluindo brotos e raízes) e TCR total (biomassa total = fragmento+brotos+raízes). Os valores da TCR do fragmento e TCR total foram calculados com base no aumento em biomassa de acordo com a equação $TCR = (\ln PS_f - \ln PS_i)/t_{dias}$, onde PS_f = peso seco final, PS_i = peso seco inicial e t = tempo de duração do experimento (38 dias). O peso seco inicial dos diferentes tipos de fragmentos foi estimado através de relações obtidas para fragmentos de tamanho e estrutura similar aos utilizados no experimento.

Os resultados do número de brotos e raízes, peso seco de brotos e raízes, TCR do fragmento e TCR total foram submetidos à análise de variância bi-fatorial (ANOVA two-way) a fim de verificar os efeitos das diferentes tipos e tamanhos dos fragmentos sobre cada atributo estudado, assim como avaliar possíveis interações entre os fatores. Análises de comparações múltiplas foram realizadas através do teste LSD Fisher. O nível de significância de $P < 0,05$ foi considerado para todas as análises. As análises foram realizadas utilizando-se o Software Statistica versão 7.1.

2.3 Resultados

Em relação à capacidade de regeneração, não houve efeito do tipo de fragmento sobre o número e peso seco de brotos, porém o efeito do tamanho foi significativo (Tabela 1). De modo geral, os fragmentos com 10 cm produziram maior número de brotos (Fig. 2a), os quais também apresentaram maior peso (Fig. 2b).

Tabela 1 Resultados da análise de variância bifatorial (ANOVA) para os efeitos dos tipos e tamanhos dos fragmentos e suas interações sobre o número de brotos e raízes, peso seco (PS) de brotos e de raízes, TCR do fragmento e TCR total

Fonte	g.l	Nº Brotos		PS Brotos		Nº Raízes		PS Raízes		TCR fragmento		TCR total	
		F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
Tipo	1	0,889	0,34	2,827	0,09	0,160	0,69	0,200	0,65	11,17	<0,01	1,582	0,21
Tamanho	1	4,222	0,04	10,29	<0,01	11,17	<0,01	2,554	0,11	2,582	0,11	2,111	0,15
Tipo x Tamanho	1	0,081	0,77	0,383	0,53	0,000	0,98	0,135	0,71	31,89	<0,01	21,17	<0,01

Em relação à capacidade de colonização, igualmente não houve efeito do tipo sobre o número de raízes e peso seco destas, porém o tamanho do fragmento significativamente

afetou o número de raízes (Tabela 1). Os fragmentos com 10 cm foram os que apresentaram maior número de raízes (Fig. 2c) e apesar de não haver diferença significativa em relação ao peso seco, os fragmentos com 10 cm apresentam os maiores valores médios desse atributo (Fig. 2d).

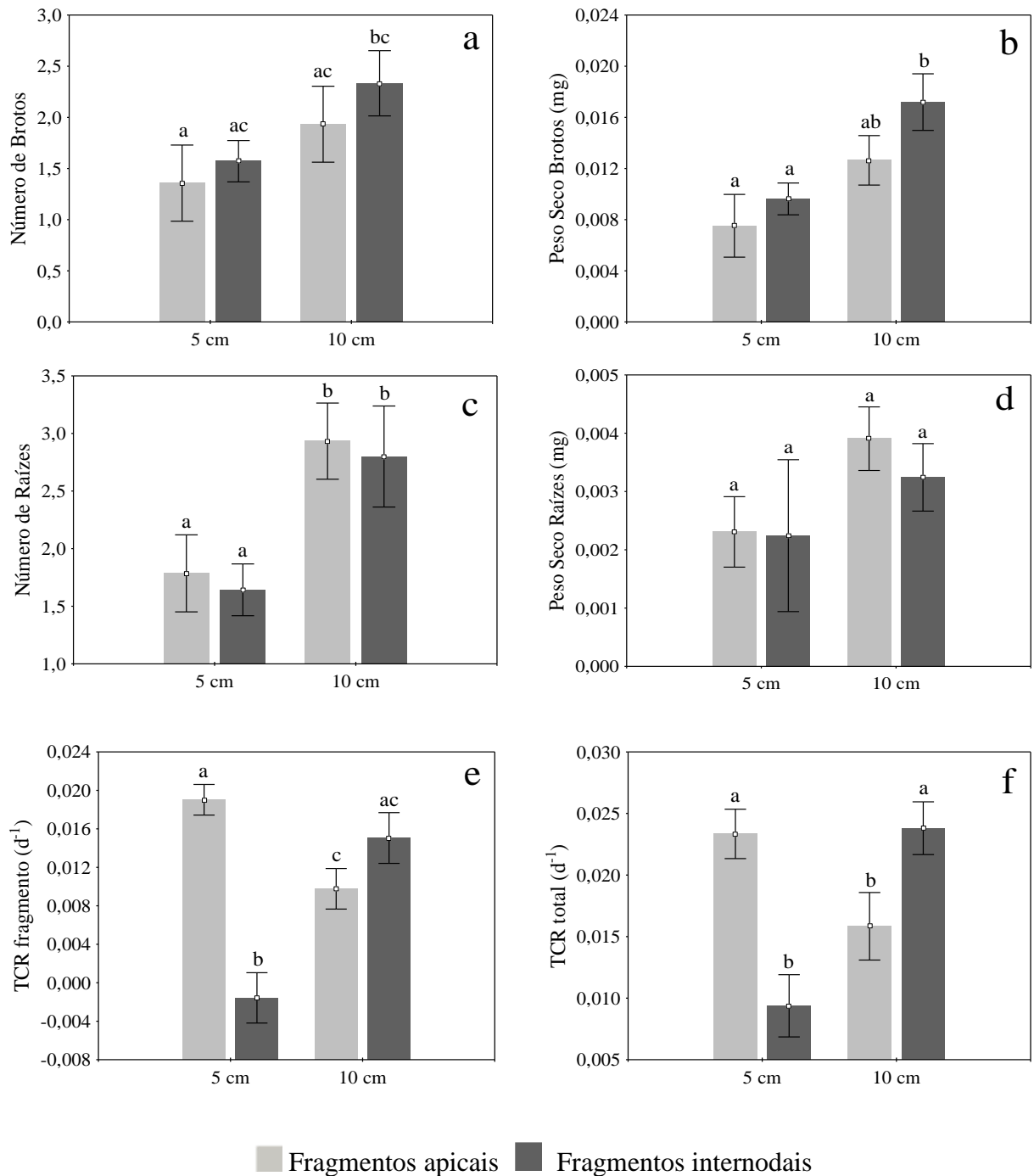


Fig. 2 Média (\pm EP) do número de brotos (a), peso seco de brotos (b), número de raízes (c), peso seco de raízes (d), TCR do fragmento (e) e TCR total (f) para cada tipo de fragmento de acordo com o tamanho: cinco e dez centímetros. Diferentes letras sobre as barras indicam diferenças significativas ($P < 0,05$) segundo teste LSD Fisher.

Tanto a TCR do fragmento quanto total foram significativamente influenciadas pelo efeito da interação entre tipo e tamanho do fragmento (Tabela 1). De fato, os maiores valores médios foram encontrados para os fragmentos apicais de 5 cm e para os fragmentos de 10 cm independente do tipo, sendo importante ressaltar o diminuto aumento em biomassa dos fragmentos internodais com 5 cm. (Fig. 2e, f)

2.4 Discussão

Nossos resultados mostraram que ambos os fragmentos de *H. verticillata* apresentaram a mesma capacidade de colonização e regeneração. Diferente de outras macrófitas aquáticas, como *Potamogeton perfoliatus* e *Elodea canadensis*, que apresentaram maior habilidade de regeneração e colonização quando possuem ápice do que na ausência deste (Riis et al., 2009), *H. verticillata* se mostrou eficiente independente do tipo. Além disso, a interação significativa entre os fatores, tanto para a TCR do fragmento quanto total, evidenciam que tanto o tipo quanto o tamanho dos fragmentos interferem na sua capacidade de crescimento. Dessa forma, tais evidências nos levam a refutar nossa primeira hipótese de que fragmentos apicais teriam maior capacidade de colonização, regeneração e maiores taxas de crescimento. Por outro lado, o tamanho dos fragmentos exerceu efeito sobre a habilidade de colonizar e regenerar, já que os fragmentos maiores, ou seja, com 10 cm apresentaram maior número de brotos e raízes, refletindo também no maior peso seco destes. Resultados similares foram encontrados por Wu et al. (2007), Jiang et al. (2009) e Riis et al. (2009), os quais reportam que fragmentos de maior tamanho possuíam maior habilidade de colonizar e regenerar do que fragmentos menores. Dessa forma, nossa segunda hipótese de que os fragmentos de maior tamanho são mais eficientes quanto à capacidade de colonização e regeneração foi aceita.

O acúmulo de biomassa tanto do fragmento quanto total (investimento no crescimento do próprio fragmento e na produção de brotos e raízes) são influenciados pela origem do fragmento (i.e., se ele deriva da porção apical ou internodal da planta) e o tamanho, demonstrado através de sua interação significativa. O diminuto aumento em biomassa, tanto do fragmento quanto total para as porções internodais de 5 cm comparativamente aos outros tratamentos (ver Fig. 2e, f) indicam que os fragmentos com maior tamanho investem no crescimento do próprio fragmento e na produção de brotos e raízes mais eficientemente. Conforme observado por Riis et al. (2009) em outras macrófitas aquáticas, fragmentos de menor tamanho podem apresentar menor crescimento em função da diminuição da produção e

do transporte de hormônios essenciais, bem como pelo baixo estoque de recursos armazenados disponíveis para a produção de novos tecidos. Tais evidências auxiliam a explicar os menores valores da TCR encontradas para os fragmentos internodais com menor tamanho. No entanto, o mesmo não se aplicou aos fragmentos apicais com 5 cm, pois estes obtiveram altos valores de TCR, corroborando o conceito de dominância apical (Cline, 1991). Este conceito propõe que plantas com a presença de ápice investem mais em crescimento devido à presença do meristema apical, que está ausente nos fragmentos internodais.

Uma vez que o principal meio de propagação de *H. verticillata* ocorre através de fragmentos vegetativos (Madsen & Smith, 1999), nossos resultados sugerem que *H. verticillata* pode obter sucesso de estabelecimento quando dispersa fragmentos tanto apicais quanto internodais, especialmente quando estes últimos apresentam maior comprimento, uma vez que fragmentos maiores possuem maior capacidade de crescimento em relação aos fragmentos internodais menores (demonstrado em nossos experimentos), além de produzirem maior número de brotos e raízes. Dessa forma, a indiferença na capacidade de colonizar e regenerar dos fragmentos apicais e internodais pode conferir a *H. verticillata* uma vantagem competitiva em relação às espécies nativas, uma vez que um estudo recente mostrou que, em um mesmo período de tempo, essa espécie produz, em média, maior número de brotos e raízes independente do tipo de fragmento quando comparada com espécies da mesma família Hydrocharitaceae, *Egeria densa* e *E. najas* (Umetsu, dados não publicados).

A eficiência de *H. verticillata* em produzir brotos e raízes a partir de diferentes fragmentos pode explicar seu sucesso em se dispersar e invadir novos ambientes. A maior produção de brotos pode promover a invasão, considerando que estudos recentes têm sugerido que a pressão de propágulos é, em geral, um fator determinante para o sucesso de invasão de algumas espécies (Lockwood et al., 2005; Von Holle & Simberloff, 2005; Chadwell & Engelhardt, 2008). Não obstante, sua maior produção de raízes também favorece o seu estabelecimento, uma vez que macrófitas aquáticas, especialmente as enraizadas, são constantemente influenciadas pelo movimento da água (Bornette & Puijalon, 2011). A alocação de biomassa em raízes garante o ancoramento da espécie no sedimento, auxiliando a superar a constante perturbação causada pelo fluxo de água (Barrat-Segretain, 2001). Além disso, visto que o sedimento constitui-se, em geral, na principal fonte de nutrientes (Carignan & Kalff, 1980), os quais estão, na maioria das vezes, desigualmente distribuídos em relação à água (Lynch, 1995), à medida que aumenta o número e a biomassa de raízes maior será a chance de a planta encontrar os nutrientes necessários aos seus requerimentos.

As características encontradas nesta espécie, como alta capacidade de colonização e regeneração a partir de diferentes fragmentos, aliado aos altos valores de TCR (em especial por aqueles com ápice de 5 cm ou com 10 cm independente do tipo) podem ser as causas do seu sucesso competitivo. Estudos sugerem que esta exótica pode suprimir o desenvolvimento de outras macrófitas submersas, principalmente àquelas com baixas taxas de crescimento (Wang et al. 2008; Bianchini Jr. et al. 2010), inclusive espécies nativas da mesma família, como *Egeria densa* (Mony et al. 2007) e *Egeria najas* (Silveira & Thomaz, dados não publicados).

As atividades antrópicas, de modo geral, têm acelerado o processo de invasão de muitos organismos (Jonhstone et al., 1985; Chapin III et al., 2000; Kolar & Lodge, 2001), principalmente em função da introdução inadvertida das espécies fora de seu local de origem. *Hydrilla verticillata* recentemente invadiu ecossistemas aquáticos brasileiros e as consequências dessa introdução ainda são desconhecidas (Sousa, 2011). Nossos resultados evidenciam que o emprego de manejo inadequado dessa espécie que resulte na liberação de fragmentos, conforme ocorre com várias técnicas de controle mecânico, pode ter importantes implicações no que diz respeito à infestação de novos locais por essa espécie. Dessa forma, sugerimos que a remoção mecânica da biomassa de *H. verticillata* com a liberação reduzida de fragmentos pode ter potencial para mitigar seu sucesso de estabelecimento.

REFERÊNCIAS

- Alix, M. S., R. W. Scribailo, J. D. Price, 2009. *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae): an undesirable addition on Indiana's aquatic flora. *Rhodora* 111(945): 131-136.
- Barrat-Segretain, M. H. & G. Bornette, 2000. Regeneration and colonization abilities of aquatic plant fragments: effect of disturbance seasonality. *Hydrobiologia* 421: 31-39.
- Barrat-Segretain, M. H., 2001. Biomassa allocation in three macrophyte species in relation to the disturbance level of their habitat. *Freshwater Biology* 46: 935-945.
- Bianchini Jr., I., M. B. Cunha-Santino, J. A. M. Milan, C. J. Rodrigues & J. H. P. Dias, 2010. Growth of *Hydrilla verticillata* (L. f.) Royle under controlled conditions. *Hydrobiologia* 644: 301-312.
- Bornette, G. & S. Puijalón, 2011. Response of aquatic plants to abiotic factors: a review. *Aquatic Sciences* 73: 1-14.
- Carignan, R. & J. Kalff, 1980. Phosphorus sources for aquatic weeds: water or sediments? *Science* 207: 987-989.
- Chadwell, T. B. & K. A. M. Engelhardt, 2008. Effects of pre-existing submersed vegetation and propagule pressure on the invasion success of *Hydrilla verticillata*. *Journal of Applied Ecology* 45: 515-523.
- Chapin III, F. S., E. S. Zavaleta, V. T. Eviner, R. L. Naylor, P. M. Vitousek, H. L. Reynolds, D. U. Hooper, S. Lavorel, O. E. Sala, S. E. Hobbie, M. C. Mack & S. Díaz, 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234-242.
- Cline, M. G., 1991. Apical dominance. *Botanical Review* 57: 318-358.
- Hershner, C. & K. J. Havens, 2008. Managing invasive aquatic plants in a changing system: strategic consideration of ecosystem services. *Conservation Biology* 22: 544-550.
- Jiang, J., S. An, C. Zhou, B. Guan, Z. Sun, Y. Cai & F. Liu, 2009. Fragment propagation and colonization ability enhanced and varied at node level after escaping from apical dominance in submerged macrophytes. *Journal of Integrative Plant Biology* 51(3): 308-315.
- Johnstone, I. M., B. T. Coffey & C. Howard-Williams, 1985. The role of recreational traffic in interlake dispersal of macrophytes: a New Zealand case study. *Journal of Environmental Management* 20: 263-279.
- Kolar, C. S. & Lodge, D. M., 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution* 16(4): 199-204.

- Leung, B. & N. E. Mandrak, 2007. The risk of establishment of aquatic invasive species: joining invasibility and propagule pressure. *Proceedings of the Royal Society* 274: 2603-2609.
- Lockwood, J. L., P. Cassey & T. Blackburn, 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasion. *Trend in Ecology and Evolution* 20: 223-228.
- Lynch, J., 1995. Root architecture and plant productivity. *Plant Physiology*: 109: 7-13.
- Madsen, J. D. & D. H. Smith, 1997. Vegetative spread of Eurasian Watermilfoil colonies. *Journal of Aquatic Plant Management* 35: 63-68.
- Madsen, J. D. & D. H. Smith, 1999. Vegetative spread of dioecious *Hydrilla* colonies of experimental ponds. *Journal of Aquatic Plant Manage* 37: 25-29.
- Madsen, J. D., L. W. Eichler & C. W. Boylen, 1988. Vegetative spread of Eurasian Watermilfoil in Lake George, New York. *Journal of Aquatic Plant Management* 26: 47-50.
- Mony, C., T. J. Koschnick, W. T. Haller & S. Muller, 2007. Competition between two invasive Hydrocharitaceae (*Hydrilla verticillata* (L.f.) (Royle) and *Egeria densa* (Planch)) as influenced by sediment fertility and season. *Aquatic botany* 86: 236-242.
- Riis, T. & K. Sand-Jensen, 2006. Dispersal of plant fragments in small streams. *Freshwater Biology* 51: 274-286.
- Riis, T., 2008. Dispersal and colonisation of plants in lowland stream: success rates and bottlenecks. *Hydrobiologia* 596: 341-351.
- Riis, T., T. V. Madsen & R. S. H. Sennels, 2009. Regeneration, colonization and growth rates of allofragments in four common stream plants. *Aquatic Botany* 90: 209-212.
- Silveira, M. J., S. M. Thomaz, R. P. Mormul & F. P. Camacho, 2009. Effects of desiccation and sediment type on early regeneration of plant fragments of three species of aquatic macrophytes. *International Review of Hydrobiology* 94: 169-178.
- Smith, D. H., J. D. Madsen, K. L. Dickson & T. L. Beitinger, 2002. Nutrients effects on autofragmentation of *Myriophyllum spicatum*. *Aquatic Botany* 74: 1-17.
- 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.
- Sousa, W. T. Z., S. M. Thomaz & K. J. Murphy, 2010. Response of native *E. najas* Planch. and invasive *Hydrilla verticillata* (L. f.) Royle to altered hydroecological regime in a subtropical river. *Aquatic Botany* 92: 40-48.
- Southwood, T. R. E., 1988. Tactics, strategies and templets. *Oikos* 52: 3-18.

- StatSoft, Inc. (2005). STATISTICA (data analysis software system), version 7.1.
www.statsoft.com.
- Van, T. K., G. S. Wheeler & T. D. Center, 1999. Competition between *Hydrilla verticillata* and *Vallisneria americana* as influenced by soil fertility. *Aquatic Botany* 62: 225-233.
- Von Holle, B. & D. Simberloff, 2005. Ecological resistance to biological invasion overwhelmed by propagule pressure. *Ecology* 86(12): 3212-3218.
- Wang, J. W., D. Yu, W. Xiong & Y. Q. Han, 2008. Above- and belowground competition between two submerged macrophytes. *Hydrobiologia* 608: 113-122.
- Wu, Z., J. Zuo, J. Ma, J. Wu, S. Cheng & W. Liang, 2007. Establishing submersed macrophytes via sinking and colonization of shoot fragments clipped off manually. *Wuhan University Journal of Natural Sciences* 12(3): 553-557.

Influência da densidade da macrófita nativa *Egeria densa* sobre o potencial invasor da exótica *Hydrilla verticillata*

RESUMO

A introdução de espécies exóticas é uma das mais preocupantes consequências das atividades antrópicas, com implicações ecológicas e econômicas. Dessa forma, estudos sobre quais atributos da comunidade inibem a invasão tem sido cada vez mais estudados. O presente estudo analisou experimentalmente, se a densidade de uma espécie nativa (*Egeria densa*) é capaz de reduzir a invasividade de uma espécie exótica (*Hydrilla verticillata*). Testamos assim a seguinte hipótese: o aumento da densidade de *E. densa* reduz o potencial invasor de *H. verticillata*. A predição dessa hipótese é a de que a biomassa (tanto partes fotossintéticas quanto as raízes) da espécie exótica diminui em resposta ao aumento da densidade da nativa. A espécie nativa foi plantada em bandejas plásticas, manipulando-se gradativamente sua densidade (3, 6, 9, 12, 15, 18, 21 indivíduos). O experimento foi conduzido em caixas de água (250 L) divididas em dois compartimentos e cada bandeja foi acondicionada em um compartimento. Após a formação de dossel da espécie nativa, cada compartimento recebeu uma pressão de propágulos constante da exótica (12 indivíduos). Ao final do experimento medimos a biomassa fotossintética, de raízes e biomassa total da exótica. Foram ajustados modelos de regressão quadrática e a significância desses modelos sugeriu uma tendência de que as variáveis-resposta declinaram em ambos os extremos de densidade da nativa. Em níveis baixos de densidade de *E. densa*, o sucesso de *H. verticillata* pode ser limitado por anaerobiose no sedimento, enquanto no extremos de maior densidade pode haver competição por espaço, luz e nutrientes. O maior sucesso indicado nos níveis intermediários de densidade pode ser atribuído à facilitação, pois o sistema radicular de macrófitas diminuem as condições redutoras em sedimentos. Em suma, foi demonstrado que a densidade de espécies nativas é um importante determinante do sucesso de invasões e que o potencial invasor de uma espécie exótica pode ser diminuído em áreas mais densamente colonizadas por espécies nativas.

Palavras-chave: Densidade. Invasão. Competição. Exótica.

Influence of the density of the native aquatic macrophyte *Egeria densa* on the invasive potential of the exotic *Hydrilla verticillata*

ABSTRACT

The introduction of exotic species is one of the most concerning consequences of human activities, with ecological and economic implications. Thus, studies about which attributes of communities could inhibit invasion have been increasingly performed. This study examined experimentally if density of a native species (*Egeria densa*) is able to reduce the invasiveness of an exotic species (*Hydrilla verticillata*). We tested the hypothesis that the increase of density of *E. densa* reduces the invasive ability of *H. verticillata*. We predict that the biomass of the exotic species (from both the below as well as above-ground structures) decreases with increasing the density of the native species. Native species was planted in plastic trays, manipulating gradually the density (3, 6, 9, 12, 15, 18, 21 individuals). The experiment was conducted in water tanks divided into two compartments and each tray was randomly packed into a compartment. After the formation of canopy of native species, each compartment received a constant propagule pressure of exotic one (12 individuals). At end of the experiment we measured the photosynthetic biomass (above-ground biomass), root biomass and total biomass of *H. verticillata*. Quadratic regression models were fitted and their significance ($P < 0.05$) showed that the variables of *H. verticillata* tended to decrease. On the lower native densities, exotic success can be limited by sediment anaerobiosis while on the higher levels of density competition for space, light and nutrients may limit the exotic success. The higher success on the intermediate densities may be attributed to facilitation, giving that the root system of the native species may reduce the oxygen limitations in the sediment. In summary, we showed that native density is an important determinant of invasion, and that the ability of exotic species to invade a site may be highly reduced in well-developed stands of native species.

Keywords: Density. Invasion. Competition. Exotic.

3 INFLUÊNCIA DA DENSIDADE DA MACRÓFITA NATIVA *Egeria densa* SOBRE O POTENCIAL INVASOR DA EXÓTICA *Hydrilla verticillata*

3.1 Introdução

Os motivos pelos quais algumas espécies se tornam invasoras e outras não, ou por que alguns ambientes são mais susceptíveis à invasão do que outros ainda instigam muitos pesquisadores (Rejmánek & Richardson, 1996; Lonsdale, 1999; Levine et al., 2003; Richardson & Pyšek, 2006; Fridley et al., 2007). A busca por essas respostas tem movido parte das pesquisas ecológicas atuais, uma vez que o entendimento dos processos e mecanismos por trás das invasões ainda permanece limitado. O estabelecimento de espécies exóticas pode ser afetado por diversos fatores, como as condições abióticas, nível de distúrbio, propriedades das espécies nativas e estrutura da comunidade, bem como pelas propriedades das espécies invasoras e o número de indivíduos introduzidos (Von Holle & Simberloff, 2005). Entre os atributos da comunidade nativa que podem reduzir sua invasibilidade, ou seja, sua susceptibilidade à invasão, a diversidade de espécies é a que tem recebido maior atenção (Xu et al., 2004; Capers et al., 2007; Davies et al., 2007).

Segundo Elton (1958), comunidades com alta riqueza de espécies seriam mais resistentes a invasões por espécies não-nativas. Porém, recentemente, dados observacionais indicam haver correlações negativas e positivas entre riqueza de espécies e invasões (Chapin et al., 2000; Capers et al., 2007; Thomaz et al., 2009; Michelan et al., 2010), sendo que os resultados dependem da escala espacial empregada. Assim, o debate sobre a relação entre diversidade e invasibilidade permanece em aberto. Alternativamente, a invasibilidade pode ser reduzida pela densidade das espécies nativas, conforme sugerido em pesquisas observacionais com macrófitas na América do Norte (Capers et al., 2007). Nesse caso, espécies nativas com elevada densidade podem ter maior potencial competitivo do que a exótica, reduzindo a probabilidade desta última se instalar com sucesso em um novo ecossistema. Porém, este atributo ainda tem sido pouco estudado, especialmente de forma experimental.

A espécie exótica *Hydrilla verticillata* colonizou recentemente a planície de inundação do alto rio Paraná (Thomaz et al., 2009), onde expandiu-se rapidamente, e indícios apontam que esta espécie pode afetar negativamente espécies nativas filogeneticamente a ela relacionadas (família Hydrocharitaceae), como *Egeria densa* (Mony et al., 2007) e *Egeria najas* (Sousa et al., 2010). Essas espécies possuem grande similaridade morfológica (Fig. 1) e

requerimentos ambientais semelhantes que podem levar a intensas interações competitivas entre elas. Com o intuito de avaliar se a densidade de uma espécie nativa é capaz de limitar o desenvolvimento de espécies exóticas, o presente estudo avaliou experimentalmente os efeitos da densidade da macrófita nativa *Egeria densa* sobre o potencial invasor da exótica *Hydrilla verticillata*. Testou-se a hipótese de que o aumento da densidade e biomassa da nativa *E. densa* reduz o potencial invasor da exótica *H. verticillata*.

3.2 Material e Métodos

Amostras de *Egeria densa* e *Hydrilla verticillata* foram coletadas no reservatório de Itaipu (24°05'S e 54°00'W; 25°33'S e 54°37'W) em abril de 2010. As plantas coletadas foram acondicionadas em sacos plásticos e mantidas em água do próprio local de coleta durante o transporte para a Universidade Estadual de Maringá. Em laboratório, plantas saudáveis foram selecionadas e lavadas em água corrente para remover o material aderido. Em seguida foram selecionadas porções apicais de *E. densa* com 15 cm de comprimento. As porções apicais foram plantadas em bandejas plásticas (442 x 280 x 75 mm), contendo 5 cm de substrato (70% de turfa para horticultura e 30% de areia). O substrato escolhido foi utilizado por não limitar o crescimento das espécies, como comprovado através de experimento piloto.

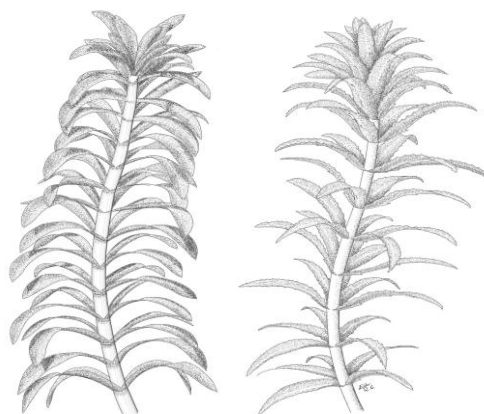


Fig. 1 Ilustrações de *Egeria densa* (esquerda) e *Hydrilla verticillata* (direita), mostrando a similaridade morfológica das espécies (por Eduardo Ribeiro da Cunha).

As porções apicais da espécie nativa foram plantadas nas bandejas manipulando-se gradativamente a densidade, sendo 3, 6, 9, 12, 15, 18 e 21 fragmentos por bandeja, com três repetições para cada tratamento. O experimento foi conduzido em caixas de água de 250 L. Cada caixa foi dividida em dois compartimentos com uma folha de acrílico perfurada que

permitia a circulação de água, mas que no entanto, evitava o contato entre as plantas de cada tratamento. As bandejas foram então acondicionadas aleatoriamente, sendo uma em cada compartimento. Sessenta dias após o plantio das porções apicais, a espécie já havia formado dossel, motivo pelo qual iniciamos o experimento.

Em cada compartimento contendo a espécie nativa, foram lançados 12 fragmentos apicais da exótica, previamente lavados, garantindo uma pressão de propágulos constante. Mantendo-se o número de propágulos constante evitou-se o efeito de pressão de propágulos, que afeta a invasibilidade de um habitat (Von Holle & Simberloff, 2005; Simberloff, 2009). Dessa forma, os resultados obtidos exibiam somente o efeito da densidade da espécie nativa sobre o estabelecimento da exótica. Ressalta-se que esse procedimento simula o que ocorre em campo, pois os fragmentos de *H. verticillata* derivam com a correnteza e iniciam a colonização após afundarem e entrarem em contato com o sedimento (S. M. Thomaz, observação pessoal).

O procedimento experimental adotado no presente trabalho assemelha-se a um experimento de competição do tipo série aditiva (Silvertown, 1987), sendo que nesse caso a espécie foco é a exótica, cuja densidade foi constante. No entanto, diferentemente de um experimento de série aditiva clássico, no qual as duas espécies são colocadas para crescer ao mesmo tempo, no nosso experimento a espécie foco foi adicionada após o desenvolvimento da segunda espécie (*E. densa*), simulando o que ocorre *in situ*, onde fragmentos de uma planta exótica alcançam locais colonizados por espécies nativas.

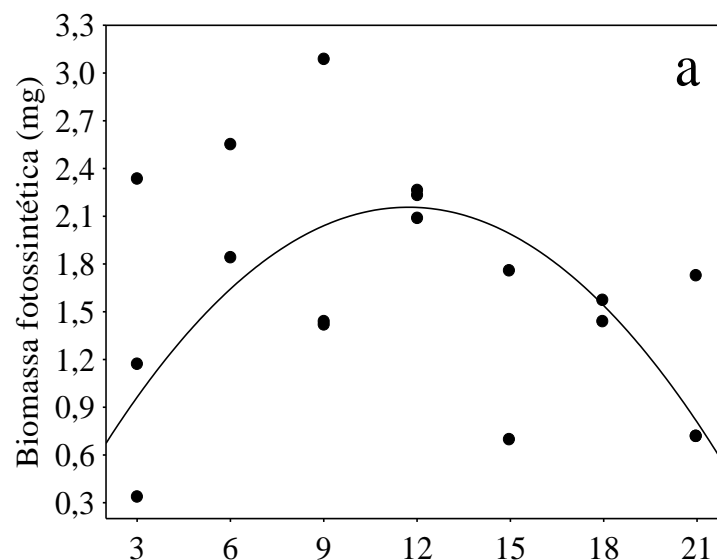
Após 131 dias do início do experimento, observou-se formação de dossel também da espécie exótica e então o experimento foi encerrado. Ambas as espécies foram removidas e separadas apenas em raízes e demais partes vegetativas localizadas acima do sedimento (que a partir daqui denominaremos como “biomassa fotossintética”). O peso seco de cada parte das plantas foi tomado após secagem em estufa a 60°C, até peso constante. Os parâmetros físicos e químicos (temperatura da água, oxigênio dissolvido, pH e condutividade) do experimento foram monitorados semanalmente, e estes demonstraram que as condições abióticas ao longo do experimento não foram limitantes para o crescimento das plantas. Cabe ressaltar que houve a perda de 3 réplicas (densidade 6, 15 e 18) em função de problemas técnicos, porém nenhuma densidade permaneceu com menos de duas repetições.

Os dados foram inicialmente submetidos a análises de regressão simples a fim de determinar os efeitos da densidade e biomassa da espécie nativa sobre as variáveis da espécie exótica (biomassa fotossintética, raízes e biomassa total). No entanto os dados não assumiram os pressupostos de linearidade e normalidade, embora tenham sido realizadas várias

transformações. Em uma segunda tentativa, aplicamos uma análise de correlação não-paramétrica (correlação de Spearman), a qual demonstrou não haver efeito da densidade da espécie nativa sobre o sucesso da exótica. Tendo em vista que os dados aparentemente ajustavam-se a um modelo quadrático, utilizamos então modelos de regressão quadrática (como também utilizado por Townsend & Scarsbrook, 1997 e Biggs & Smith, 2002) para as todas as variáveis estudadas, mediante a significância dos parâmetros ($\alpha=0,05$). As densidades da espécie nativa foram correlacionadas significativamente com sua biomassa ($r=0,77$, $P<0,01$), portanto, optou-se por utilizar apenas a densidade como variável explanatória. Todas as análises foram realizadas com o Software Statistica versão 7.1.

3.3 Resultados

Constatou-se uma grande variação dos resultados dos três atributos medidos na espécie exótica. Porém, os menores valores da biomassa fotossintética, de raízes e biomassa total de *H. verticillata* foram obtidos nas maiores densidades da espécie nativa (Fig. 2). A despeito dessa grande variação, os coeficientes de determinação das regressões quadráticas foram significativos para biomassa fotossintética ($r^2=0,39$, $P<0,05$) (Fig. 2a), biomassa de raízes ($r^2=0,32$, $P<0,05$) (Fig. 2b) e biomassa total ($r^2=0,42$, $P<0,05$) (Fig. 2c) de *Hydrilla verticillata*. Os ajustes obtidos para todas as variáveis-resposta sugerem haver uma tendência de maior sucesso no desenvolvimento de *H. verticillata* em valores intermediários de densidade de *E. densa* (Fig. 2).



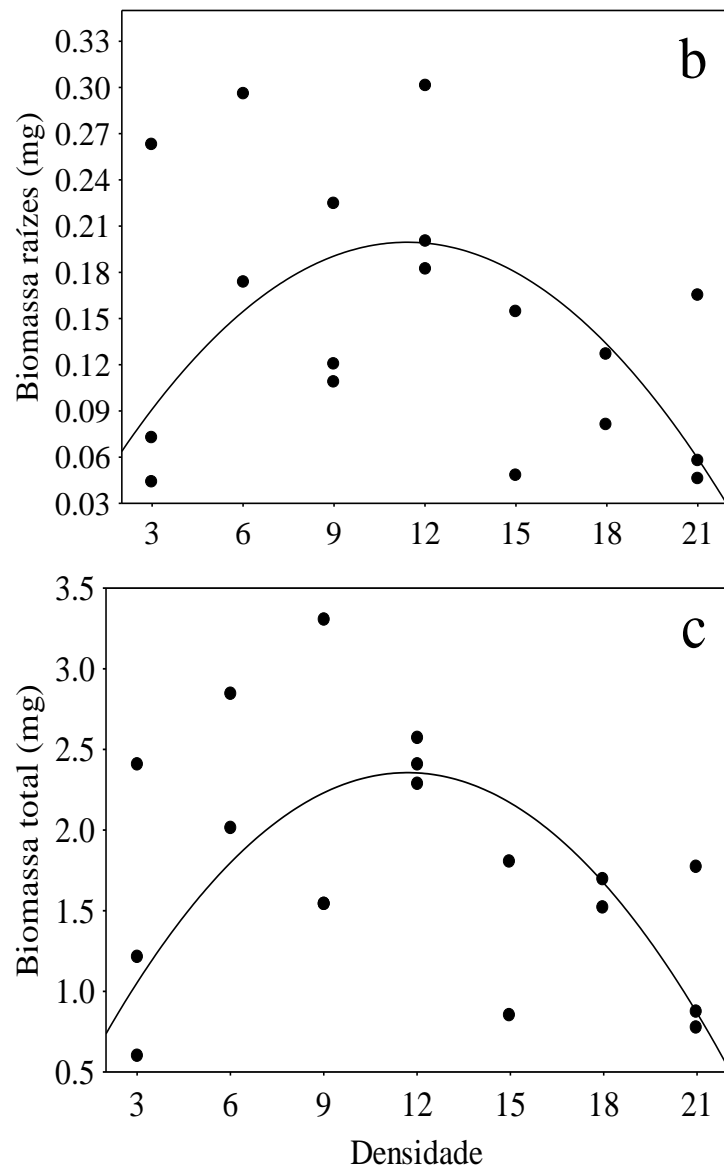


Fig. 2 Efeito da densidade da espécie nativa *E. densa* sobre a biomassa fotossintética (a), biomassa de raízes (b) e biomassa total (c) de *Hydrilla verticillata*. As linhas foram ajustadas de acordo com regressão quadrática.

3.4 Discussão

Alguns estudos mostraram que espécies invasoras conseguem se estabelecer mais facilmente em locais onde a vegetação nativa é menos densa (Kennedy et al., 2002; Capers et al., 2007), uma vez que o aumento da densidade de uma espécie pode afetar o crescimento da outra (Agami & Waisel, 2002), indicando que este atributo pode fornecer alguma resistência à invasão.

A despeito das limitações do nosso experimento, em virtude da perda de 3 réplicas, podemos inferir que o potencial invasor dessa exótica em sedimentos orgânicos como aqui

testados, seria menor nos extremos de densidade das espécies nativas. Em baixas densidades, o menor potencial invasor da exótica pode ser atribuído à elevada concentração de matéria orgânica do sedimento, que se torna rico em gases tóxicos, que reconhecidamente afetam o desenvolvimento de *H. verticillata* (Barko et al., 1986; Sousa et al., 2010). À medida que a espécie nativa se desenvolve (em densidades intermediárias) essa limitação do sedimento pode ser aliviada (Callaway & King, 1996) provavelmente como efeito da facilitação, que pode modificar as condições abióticas e tornar o habitat mais susceptível para a outra espécie (Chadwell & Engelhardt, 2008). Dessa forma, o potencial invasor alcança os valores máximos, para reduzir em seguida, devido à competição por recursos, uma vez que a intensidade da interação competitiva entre as espécies pode ser um fator que determina a alocação de biomassa nas diferentes partes da planta (Spencer & Rejmánek, 2010; Zhang, 2010; Mony et al., 2007).

A competição interespecífica por espaço, luz e nutrientes (e.g., Naeem et al., 2000) parece ser o fator regulador do desempenho de espécies invasoras em diversos ecossistemas (Stohlgren et al., 1999; Davis et al., 2000). *H. verticillata* pôde ter seu desenvolvimento limitado em função da ausência desses recursos em níveis mais elevados de densidade. Embora não tenhamos quantificado os nutrientes no sedimento, podemos inferir que o déficit nutricional causado pela maior densidade de *E. densa*, em função da competição intraespecífica (e.g., Wang et al., 2005; Jiang et al., 2008), pode ter contribuído para limitar o crescimento da exótica. Estudos mostram que *H. verticillata* é melhor competidora do que outras espécies de macrófitas submersas, como *Vallisneria americana* (Van et al., 1999), *Egeria densa* (Mony et al., 2007) e *Myriophyllum spicatum* (Wang et al., 2008), principalmente quando em maiores concentrações de nutrientes, tornando-se mais competitiva e aumentando em biomassa, enquanto que em baixas concentrações comporta-se como fraca competidora tendo sua biomassa reduzida (Van et al., 1999; Mony et al., 2007).

Outro fator passível de influência sobre o crescimento da exótica é a disponibilidade de luz, uma vez que a radiação subaquática é um fator determinante para o desenvolvimento de plantas submersas. Estudos mostram que algumas espécies se tornam mais competitivas quando dispõem de maiores intensidades luminosas (e.g., Van den Berg et al., 1998; Spencer & Rejmánek, 2010). Como *E. densa* pode formar extensos bancos ao longo de corpos aquáticos devido a sua alta capacidade de crescimento (Pistori et al., 2004) e rápido aumento em biomassa (Roberts et al., 1999), densos dosséis formados por essa espécie podem reduzir a quantidade de luz disponível nos estratos inferiores da coluna de água. Dessa forma, o adensamento de *E. densa* nos mesocosmos provavelmente causaram sombreamento sobre os

fragmentos de *H. verticillata* que se encontravam no fundo dos compartimentos experimentais, reduzindo assim seu desenvolvimento. Silveira (dados não publicados) atribuiu o fato de *H. verticillata* não co-ocorrer nos mesmos locais que a nativa da mesma família *Egeria najas*, devido ao rápido crescimento e formação de dossel desta última, podendo fornecer então, uma vantagem competitiva para essa espécie.

Os resultados encontrados neste trabalho evidenciando que o desenvolvimento da exótica *Hydrilla verticillata* é reduzido pela densidade da espécie nativa *Egeria densa*, nos leva a aceitar a hipótese proposta neste estudo. O debate sobre quais os padrões e processos regem as invasões biológicas ainda permanece em aberto (Pauchard & Shea, 2006; Fridley et al., 2007; Milbau et al., 2009). Uma vez que a susceptibilidade do ambiente à invasão não é um atributo estático ou permanente, mas uma condição que pode variar ao longo do tempo (Davis et al., 2000), torna-se complicado prever quando e como uma espécie invasora será capaz de invadir um ambiente e quais os efeitos posteriores sobre as comunidades nativas. Uma vez que os efeitos da densidade de uma espécie nativa sobre o sucesso de uma exótica parece ser espécie-dependente, tendo em vista as diferenças morfológicas e funcionais entre as espécies, torna-se difícil identificar padrões que possam ser válidos para as espécies em geral. Como nosso trabalho ainda permanece com algumas limitações no que diz respeito à densidade como um atributo que pode inibir a invasão, sugerimos que mais estudos sejam realizados, a fim de verificar com maior clareza o efeito das espécies nativas sobre o potencial invasor de espécies exóticas.

REFERÊNCIAS

- Agami, M. & Y. Waisel, 2002. Competitive relationships between two water plant species: *Najas marina* L. and *Myriophyllum spicatum* L. *Hydrobiologia* 482: 197-200.
- Barko, J. W. & R. M. Smart, 1986. Sediment-related mechanisms of growth limitation in submersed macrophytes. *Ecology* 67(5): 1328-1340.
- Biggs, B. J. F. & R. A. Smith, 2002. Taxonomic richness of stream benthic algae: effects of flood disturbance and nutrients. *Limnology and Oceanography* 47(4): 1175-1186.
- Callaway, R. M. & L. King, 1996. Temperature-driven variation in substrate oxygenation and the balance of competition and facilitation. *Ecology* 77(4): 1189-1195.
- Capers, R. S., R. Selsky, G. J. Bugbee & J. C. White, 2007. Aquatic plant community invasibility and scale-dependent patterns in native and invasive species richness. *Ecology* 88(12): 3135-3143.
- Chadwell, T. B. & K. A. M. Engelhardt, 2008. Effects of pre-existing submersed vegetation and propagule pressure on the invasion success of *Hydrilla verticillata*. *Journal of Applied Ecology* 45: 515-523.
- Chapin III, F. S., E. S. Zavaleta, V. T. Eviner, R. L. Naylor, P. M. Vitousek, H. L. Reynolds, D. U. Hooper, S. Lavorel, O. E. Sala, S. E. Hobbie, M. C. Mack & S. Diaz, 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234-242.
- Davies, K. F., S. Harrison, H. D. Safford & J. H. Viers, 2007. Productivity alters the scale dependence of the diversity-invasibility relationship. *Ecology* 88(8): 1940-1947.
- Davis, M. A., J. P. Grime & K. Thompson, 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88: 528-534.
- Elton, C., 1985. *The ecology of invasions by animals and plants*. T. Methuen and Co., London: 198 pp.
- Fridley, J. D., J. J. Stachowicz, S. Naeem, D. F. Sax, E. W. Seabloom, M. D. Smith, T. J. Stohlgren, D. Tilman & B. Von Holle, 2007. The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasion. *Ecology* 88(1): 3-17.
- Jiang, J., C. Zhou, S. An, H. Yang, B. Guan & Y. Cai, 2008. Sediment type, population density and their combined effect greatly change the short-time growth of two common submerged macrophytes. *Ecological Engineering* 34: 79-90.
- Kennedy, T. A., S. Naeem, K. M. Howe, J. M. H. Knops, D. Tilman & P. Reich, 2002. Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature* 417: 636-638.

- Levine, J. M., M. Vilà, C. M. D'Antonio, J. S. Dukes, K. Grigulis & S. Lavorel, 2003. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society* 270: 775-781.
- Lonsdale, W. M. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80(5): 1522-1536.
- Michelan, T. S., S. M. Thomaz, R. P. Mormul & P. Carvalho, 2010. Effects of an exotic invasive macrophyte (tropical signalgrass) on native plant community composition, species richness and functional diversity. *Freshwater Biology* 55: 1315-1326.
- Milbau, A., J. C. Stout, B. J. Graae & I. Nijs, 2009. A hierarchical framework for integrating invasibility experiments incorporating different factors and spatial scales. *Biological Invasions* 11: 941-950.
- Mony, C., T. J. Koschnick, W. T. Haller & S. Muller, 2007. Competition between two invasive Hydrocharitaceae (*Hydrilla verticillata* (L.f.) (Royle) and *Egeria densa* (Planch)) as influenced by sediment fertility and season. *Aquatic Botany* 86: 236-242.
- Naeem, S., J. M. H. Knops, D. Tilman, K. M. Howe, T. Kennedy & S. Gale, 2000. Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying extrinsic factors. *Oikos* 91(1): 97-108.
- Pauchard, A. & K. Shea, 2006. Integrating the study of non-native plant invasions across spatial scales. *Biological Invasions* 8: 399-413.
- Pistori, R. E. T., A. F. M. Camargo & G. G. Henry-Silva, 2004. Relative growth rate and doubling time of submerged aquatic macrophyte *E. densa* Planch. *Acta Limnologica Brasiliensia* 16(1): 77-84.
- Rejmánek, M. & D. M. Richardson, 1996. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* 77(6): 1655-1661.
- Richardson, D. M. & P. Pyšek, 2006. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invisibility. *Progress in Physical Geography* 30(3): 409-431.
- Roberts, D. E., A. G. Church & S. P. Cummins, 1999. Invasion of *Egeria* into the Hawkesbury-Nepean River, Australia. *Journal of Aquatic Plant Management* 37: 31-34.
- Silvertown, J., 1987. *Introduction to plant population ecology*. 2 Ed. Longman, Harlow, UK.
- Simberloff, D., 2009. The role of propagule pressure in biological invasions. *The Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 40: 81-102.

- Sousa, W. T. Z., S. M. Thomaz & K. J. Murphy, 2010. Response of native *E. najas* Planch. and invasive *Hydrilla verticillata* (L. f.) Royle to altered hydroecological regime in a subtropical river. *Aquatic Botany* 92: 40-48.
- Spencer, D. F. & M. Rejmánek, 2010. Competition between two submersed aquatic macrophytes, *Potamogeton pectinatus* and *Potamogeton gramineus*, across a light gradient. *Aquatic Botany* 92: 239-244.
- StatSoft, Inc. (2005). STATISTICA (data analysis software system), version 7.1. www.statsoft.com.
- Stohlgren, T. J., D. Binkley, G. W. Chong, M. A. Kalkhan, L. D. Schell, K. A. Bull, Y. Otsuki, G. Newman, M. Bashkin & Y. Son, 1999. Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity. *Ecological Monographs* 69(1): 25-46.
- Thomaz, S. M., P. Carvalho, R. P. Mormul, F. A. Ferreira, M. J. Silveira & T. S. Michelan, 2009. Temporal trends and effects of diversity on occurrence of exotic macrophytes in a large reservoir. *Acta Oecologica* 35: 614-620.
- Townsend, C. R. & M. R. Scarsbrook, 1997. The intermediate disturbance hypothesis, refugia, and biodiversity in streams. *Limnology and Oceanography* 42(5): 938-949.
- Van den Berg, M. S., H. Coops, J. Simons & A. Keizer, 1998. Competition between *Chara aspera* and *Potamogeton pectinatus* as a function of temperature and light. *Aquatic Botany* 60: 241-250.
- Van, T. K., G. S. Wheeler & T. D. Center, 1999. Competition between *Hydrilla verticillata* and *Vallisneria americana* as influenced by soil fertility. *Aquatic botany* 62: 225-233.
- Von Holle, B. & D. Simberloff, 2005. Ecological resistance to biological invasion overwhelmed by propagule pressure. *Ecology* 86(12): 3212-3218.
- Wang, L. W., A. M. Showalter & I. A. Ungar, 2005. Effects of intraspecific competition on growth and photosynthesis of *Atriplex prostrata*. *Aquatic Botany* 83: 187-192.
- Wang, J. W., D. Yu, W. Xiong & Y. Q. Han, 2008. Above- and belowground competition between two submerged macrophytes. *Hydrobiologia* 608: 113-122.
- Xu, K., W. Ye, H. Cao, X. Deng, Q. Yang & Y. Zhang, 2004. The role of diversity and functional traits of species in community invasibility. *Botanical Bulletin of Academia Sinica* 45: 149-157.
- Zhang, X., 2010. Effects of competitive interactions of different life forms submersed plants on biomass allocation in shallow lakes. *Ecological Economy* 6: 295-299.

4 CONCLUSÃO GERAL

Os resultados obtidos através dos experimentos realizados neste estudo ampliaram o conhecimento sobre capacidade de colonização e regeneração da macrófita aquática *Hydrilla verticillata*, bem como seu comportamento perante a densidade de uma espécie de macrófita nativa filogeneticamente a ela relacionada.

A eficiência desta espécie em colonizar e regenerar, aliado à sua alta taxa de crescimento, promovem seu rápido estabelecimento e infestação em novos locais. Dessa forma, destacou-se a importância de seu manejo adequado, sugerindo medidas de controle que resultem em baixa produção de fragmentos, a fim de mitigar seus efeitos nos ambientes por ela colonizados.

Finalmente, foi demonstrado que a densidade de espécies nativas pode ser um fator adicional de resistência no que diz respeito à invasibilidade dos ecossistemas. Nosso experimento demonstrou que o aumento da densidade da espécie nativa foi capaz de reduzir o sucesso de estabelecimento da exótica, refletido no menor acúmulo de biomassa. No entanto, mais estudos são necessários a fim de melhor compreender os mecanismos envolvidos no processo de invasão dos ambientes.