



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

ROBERTA BECKER RODRIGUES

**Requerimentos ambientais da espécie invasora *Hydrilla verticillata* em uma
planície de inundação tropical**

Maringá

2008

ROBERTA BECKER RODRIGUES

Requerimentos ambientais da espécie invasora *Hydrilla verticillata* em uma planície de inundação tropical

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

Área de concentração: Ciências Ambientais.

Orientador: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz

Maringá

2008

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

R696r Rodrigues, Roberta Becker, 1979-
Requerimentos ambientais da espécie invasora *Hydrilla verticillata* em uma planície de inundação tropical / Roberta Becker Rodrigues. -- Maringá, 2008.
32 f. : il.

Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--
Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2008.
Orientador: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz.

1. *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae) "hydrilla" - Ecofisiologia - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 2. Macrófitas aquáticas submersas - Planície de inundação - Alto rio Paraná. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em "Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais".

CDD 22. ed. -584.73176409816
NBR/CIP - 12899 AACR/2

FOLHA DE APROVAÇÃO

ROBERTA BECKER RODRIGUES

Requerimentos ambientais da espécie invasora *Hydrilla verticillata* em uma planície de inundação tropical

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)

Profª Drª Sandra Andréia Pierini
Faculdade Integrado de Campo Mourão

Prof. Dr. Celso João Rubin Filho
DBI/Universidade Estadual de Maringá

Aprovada em: 29 de outubro de 2008.

Local de defesa: Anfiteatro do Nupélia, Bloco G-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

Dedico este trabalho à minha mãe, Edith.

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador e grande amigo, Dr. Sidinei Magela Thomaz, pela confiança, pelo apoio, pelo ombro nas dificuldades, pelas risadas, e pela bagagem profissional que me propiciou.

À Prof. Dra. Sandra Pierini e ao Prof. Dr. Celso João Rubin Filho, por aceitarem fazer parte da banca examinadora deste trabalho.

À minha querida amiga, Natália Santana, pelo auxílio dentro e fora do laboratório, e pela inestimável amizade.

Ao Rodrigo Alencar, por me incentivar a retomar meu caminho, e por estar ao meu lado nos momentos difíceis (e em todos os outros).

À minha amiga-irmã Mônica Carneiro, que mesmo longe sempre esteve ao meu lado.

À Solana Boschilia, pela amizade incondicional e socorro imediato nas adversidades.

À Érica Rodrigues, cujo apoio foi de fundamental importância, não apenas para a conclusão deste trabalho, mas em todos os aspectos.

A Aldenir Oliveira e Jocemara dos Santos, secretárias do PEA, 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, agradeço por também suprir-me de carinho e atenção quando eu mais precisava.

Ao meu grande amigo Prof. Dr. Celso João Rubin Filho, que há muitos anos estendeu-me a mão, e ajudou-me a dar os primeiros passos para que eu chegasse onde estou.

Pelo auxílio, sugestões e correções na elaboração deste trabalho, agradeço ao Roger Mormul, à Solana Boschilia e ao André Padial.

Aos amigos Solana, Priscilla, Roger, André, Thaísa, Heloísa, Bia, Cris, Du, Thiago, Solange, “Zin”, Márcio, Wilson e Giu, companheiros de laboratório espetaculares, que fizeram com que eu encontrasse um lar no meu local de trabalho.

Ao Valmir “Gazo” Teixeira, pela prontidão e pelo carinho de sempre.

Ao amigo Daniel Montanher, pelo apoio em momentos cruciais.

Ao Prof. Dr. Chet Van Duzer, pelos incontáveis trabalhos enviados, alguns dos quais imprescindíveis para a realização do presente trabalho.

Ao programa de pós-graduação em ecologia de ambientes aquáticos continentais (PEA) da Universidade Estadual de Maringá, PR.

À CAPES pela concessão da bolsa de estudos durante o curso de mestrado.

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

Ao Sebastião e ao Alfredo, funcionários da base avançada de pesquisas do Nupélia em Porto Rico/PR.

A todos aqueles que, de alguma forma, colaboraram para que eu chegasse aqui.

Ao meu pai, Waldomiro Luiz Rodrigues, em quem eu descobri um grande homem, e um ótimo exemplo a seguir.

E, acima de tudo, à minha mãe, Edith Maria Becker (*in memoriam*), por tudo, sempre.

Assim perguntamos, sem parar,

Até um punhado de terra

Cobrir a nossa boca

Mas será isso uma resposta?

(Heinrich Heine)

Dissertação elaborada e formatada conforme as normas da publicação
científica *Planta Daninha*. Disponível em:
<<http://revistas.cpd.ufv.br/pdaninha/normas.php?pastaSubmission=submission>>

SUMÁRIO

RESUMO	08
ABSTRACT	09
INTRODUÇÃO	10
MATERIAL E MÉTODOS	12
I. NUTRIENTES	13
II. LUZ	15
RESULTADOS E DISCUSSÃO	16
I. NUTRIENTES	17
II. LUZ	23
III. CONSIDERAÇÕES FINAIS	25
REFERÊNCIAS	27

Requerimentos ambientais da espécie invasora *Hydrilla verticillata* em uma planície de inundação tropical

RESUMO

Hydrilla verticillata é uma macrófita submersa considerada invasora em diversos países, deslocando espécies nativas e comprometendo múltiplos usos dos corpos aquáticos. Sua presença foi recentemente detectada na planície de inundação do alto rio Paraná, onde formou grandes bancos na calha principal deste rio. Porém, ela não se desenvolveu em ambientes lênticos da planície, cujas características limnológicas são diferentes daquelas do canal principal do rio. Os dois principais fatores limitantes para o crescimento de plantas submersas enraizadas são disponibilidade de nutrientes e de radiação subaquática. O objetivo deste estudo foi avaliar, em microcosmos, o crescimento de *H. verticillata* em resposta às concentrações de nitrogênio de fósforo do sedimento (experimentos *sedimento natural+adições* e *dose-resposta*), e suas taxas fotossintéticas em resposta a diferentes intensidades luminosas (experimento *luz-fotossíntese*). Água, plantas e sedimento utilizados foram obtidos em pontos próximos à base avançada de pesquisa do Nupélia, em Porto Rico, Paraná, Brasil. Porções da planta foram cultivadas com diferentes concentrações de nutrientes do sedimento por cerca de 24 dias, e a resposta do seu crescimento foi relacionada ao gradiente de concentrações utilizado através de análises de variância. Os resultados obtidos em *sedimento natural+adições* indicam que *H. verticillata* tem seu crescimento limitado na planície estudada pela disponibilidade de nutrientes. Entretanto, o experimento *dose-resposta* não demonstrou diferenças significativas no crescimento da planta com as diferentes concentrações utilizadas. Os experimentos *luz-fotossíntese* foram realizados em garrafas de vidro vedadas contendo porções apicais de *H. verticillata* e água filtrada, submetidas a diferentes intensidades luminosas. As taxas fotossintéticas foram determinadas em $\text{mg O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ MS h}^{-1}$. Esta espécie demonstrou eficácia na utilização da radiação, apresentando baixo PCL e alto $k_{1/2}$. Os resultados obtidos não explicam, por si só, a distribuição desta espécie nessa planície, indicando que outros fatores devem estar atuando na distribuição de *H. verticillata* nesta Área de Proteção Ambiental.

Palavras-chave: Macrófitas aquáticas. Nitrogênio. Fósforo. Sedimento. Luz. Alto rio Paraná

Environmental requirements of the invasive species *Hydrilla verticillata* in a tropical floodplain

ABSTRACT

Hydrilla verticillata is a submersed freshwater macrophyte, considered a weed in several countries, where it dislocated indigenous species and compromised multiple uses of continental water bodies. Its presence was recently detected in the upper Paraná River floodplain, where large stands developed in the littoral zone of the main channel of this river. However, it is not found in lentic environments in this floodplain, where limnological characteristics are different from the Paraná River. Submersed macrophytes growth is limited by two main factors: nutrients and underwater light availability. The aim of this study was to assess, through microcosms experiments, *H. verticillata* growth responses to sediment nitrogen and phosphorus availability (*sediment amendment* and *dose-response* experiments), and its photosynthetic rates under different light intensities (*light-photosynthesis* experiment). Water, plants and sediment were sampled in *H. verticillata* stands close to Nupélia's advanced research base in Porto Rico, Paraná, Brazil. Apical shoots were cultivated in different sediment nutrients concentrations for approximately 24 days, and growth rates were related to nutrients availability through variance analyses. Results from *sediment amendment* experiments indicate that *H. verticillata* growth in the floodplain is limited by nutrients availability. On the other hand, *dose-response* experiments did not show significant differences in growth rates with the different concentrations of sediment nutrients. *Light-photosynthesis* experiments were conducted inside sealed glass bottles, containing *H. verticillata* apical shoots and filtered water, submitted to different light intensities. Photosynthetic rates were determined in $\text{mg O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ DW h}^{-1}$. *H. verticillata* showed effectiveness in light use, presenting low LCP and high $k_{1/2}$. The results obtained here do not explain, alone, this species distribution in the floodplain, indicating that other factors must be acting in its distribution in this Environmental Protection Area.

Keywords: Aquatic macrophytes. Nitrogen. Phosphorus. Sediment. Light. Upper Parana River

INTRODUÇÃO

Hydrilla verticillata (L.f.) Royle (Hydrocharitaceae) é uma espécie de macrófita aquática submersa, de origem asiática, que foi introduzida em vários continentes, desenvolvendo-se rapidamente, deslocando espécies nativas e comprometendo a dinâmica dos corpos aquáticos onde se instalou (Cook e Lüönd, 1982; Spencer e Bowes, 1990; Hofstra et al., 1999; Heshner e Havens, 2008). Sua reprodução é principalmente vegetativa e pode sobreviver a períodos desfavoráveis sob a forma de *tubers*, desenvolvendo-se rapidamente em grandes bancos assim que as condições tornam-se novamente favoráveis (Cook e Lüönd, 1982; Mony et al., 2007; Wang et al., 2008).

Esta espécie foi recentemente detectada em reservatórios do rio Tietê (R. Pitelli, comunicação pessoal) e em julho de 2005 foi confirmada sua presença na planície de inundação do alto rio Paraná (S. M. Thomaz, comunicação pessoal), onde forma bancos extensos nas regiões mais rasas (Z_{max} de aproximadamente 5 m) do canal principal desse rio. Diferentemente, as espécies submersas mais abundantes no local – *Egeria najas* Planch., *Egeria densa* Planch. (Hydrocharitaceae) e *Cabomba furcata* Schult. & Schult. f. (Cabombaceae) – colonizam principalmente lagoas e ressacos, e no caso de *E. najas*, também são encontrados pequenos bancos próximos aos de *H. verticillata* (Thomaz et al. 2004a; W.T.Z. Souza, dados não publicados).

Hydrilla verticillata, porém, não tem sido encontrada nos ambientes lênticos da planície, onde as águas têm maior turbidez e as concentrações de nutrientes, tanto da água como do sedimento, são mais altas (Thomaz et al, 2004b). As únicas exceções a esta distribuição são dois registros, em 2008, da presença de pequenos propágulos, em um ressaco (W.T.Z. Souza, dados não publicados) e uma lagoa (R.P. Mormul, comunicação pessoal). Todavia, não têm sido verificados crescimento e desenvolvimento destes propágulos com conseqüente formação de bancos nesses ambientes.

Na planície de inundação do alto rio Paraná, o ciclo hidrológico natural sofreu consideráveis distúrbios pela construção de reservatórios a montante (Agostinho e Zalewski, 1996). Em algumas das grandes bacias hidrográficas sul-americanas, inclusive na do rio Paraná, a proliferação de reservatórios em cascata levou a um massivo desenvolvimento de espécies submersas de macrófitas (Pelicice e Agostinho 2006; Thomaz et al., no prelo), devido principalmente à maior estabilidade dos níveis hidrométricos e à redução da turbidez da água, causados pelo controle operacional da vazão nas usinas e pela retenção de sólidos em suspensão nos reservatórios a montante (Souza Filho et al., 2004).

H. verticillata é alvo de diversos estudos nos locais onde esta espécie comprometeu a dinâmica dos corpos aquáticos continentais (ver Barko e Smart, 1981; White et al., 1996; Gu, 2006; Mony et al., 2007; Rao et al., 2008; entre outros). Sua recente instalação na planície de inundação do alto rio Paraná, último trecho do rio livre de represamentos, protegido como Área de Preservação Ambiental, é preocupante, pois ainda não se pode prever a natureza e a magnitude dos impactos que esta espécie pode exercer sobre as comunidades locais.

O desenvolvimento de macrófitas aquáticas submersas está diretamente relacionado às condições ambientais subaquáticas (Schulthorpe, 1964), como temperatura (Barko e Smart, 1981), disponibilidade de nutrientes (Carr et al., 1997; Van et al., 1999; Lacoul e Freedman, 2006) e, principalmente, de luz (Spence, 1982; Chambers e Kalff, 1985a; Kirk, 1996). A temperatura da água permanece relativamente elevada ao longo do ano nos corpos aquáticos da planície do rio Paraná (em geral, acima de 16°C; Thomaz et al., 2004b) conferindo um ambiente favorável para o desenvolvimento das espécies submersas.

Dentre os nutrientes necessários para o crescimento destas plantas, nitrogênio e fósforo são os elementos que mais limitam seu desenvolvimento devido à baixa disponibilidade em grande parte dos ambientes aquáticos (Barko et al., 1991; Carr e Chambers, 1998). Espécies enraizadas podem obter estes nutrientes do sedimento, porém, há controvérsias a respeito de sua principal fonte de absorção - água ou sedimento (ver Spencer e Bowes, 1990; Rattray, et al., 1991; Madsen e Cedergreen, 2002). A absorção destes nutrientes a partir do sedimento ou da água pode depender da disponibilidade relativa destes em cada compartimento (Carignan e Kalff, 1980; Denny, 1980) e da habilidade da espécie em questão (Barko e Smart, 1986). Visto que *H. verticillata* se desenvolve nas águas do canal principal do rio Paraná, que apresentam baixas concentrações de nutrientes (Thomaz et al., 2004b), é provável que sua principal fonte de absorção seja o sedimento.

Hydrilla verticillata apresenta vantagens competitivas sobre várias espécies de macrófitas submersas em relação ao aproveitamento da luz, como baixo ponto de compensação luminosa e capacidade de utilizar bicarbonato como fonte alternativa de carbono inorgânico (Chen e Coughenour, 1996; Kahara e Vermaat, 2003), o que a permite colonizar com sucesso uma ampla variedade de habitats aquáticos. Por conseguinte, merece atenção o fato de esta espécie não se desenvolver em águas mais turbas das lagoas e rios da planície de inundação do alto rio Paraná. Infere-se que uma das razões para tal fato seja a limitação de seu crescimento pela disponibilidade de luz nestes locais.

Tendo em vista a recente colonização dessa importante Área de Proteção Ambiental por *H. verticillata*, a obtenção de dados sobre a ecofisiologia desta espécie faz-se necessária.

Desta forma pode-se avaliar a capacidade de colonização e estabelecimento dessa espécie exótica e invasora, assim como seu potencial de deslocar e substituir as espécies nativas, para que ações de manejo sejam bem sucedidas, tanto para a conservação da biodiversidade local, como para se evitar prejuízos nos usos múltiplos dos corpos aquáticos continentais (Esteves, 1988; Rybicki et al., 2001).

Os objetivos deste estudo foram, através de experimentos em microcosmos, avaliar: (i) o crescimento de *H. verticillata* em resposta a diferentes concentrações de nutrientes do sedimento e (ii) as taxas fotossintéticas desta planta em resposta a diferentes intensidades luminosas sub-aquáticas.

MATERIAL E MÉTODOS

O material utilizado nos experimentos (água, plantas, areia e sedimento dos bancos de *H. verticillata*) foi coletado em diferentes locais do rio Paraná, próximos à base avançada de pesquisas do Nupélia em Porto Rico-PR (22°45'S, 53°15'O) entre maio de 2007 e março de 2008. Uma amostra da planta foi depositada no herbário da UEM sob o número HUEM 14761, e as restantes, utilizadas nos experimentos, foram mantidas em água do rio até o início destes.

Durante as coletas, as variáveis limnológicas medidas *in situ* foram: oxigênio dissolvido e temperatura (YSI 550A), pH (Digimed DM-2P), condutividade (Digimed DM-3P) e alcalinidade da água (inclusive as frações e concentrações de carbono inorgânico dissolvido- método Gran - Carmouze, 1994). Amostras de água e sedimento foram coletadas para determinação das concentrações de nitrogênio e fósforo encontradas *in situ*, totais no caso da água e assimiláveis no caso do sedimento.

A cada experimento, o material coletado foi transportado para o laboratório de macrófitas aquáticas do Nupélia/UEM, em até 24 horas, e os experimentos tiveram início em até 48 horas após as coletas. Ao início dos experimentos, a água utilizada foi filtrada em redes de plâncton de 20µm, para reduzir a quantidade de organismos fitoplanctônicos. As variáveis limnológicas citadas acima foram novamente medidas, para verificar se as condições experimentais estariam próximas àquelas observadas *in situ*, visando minimizar o estresse sofrido pelas plantas, e verificar se estas não sofreriam limitações nas taxas fotossintéticas e de crescimento por déficit de carbono inorgânico. Análises da água foram realizadas para

determinar as concentrações iniciais de nitrogênio e fósforo totais, nos experimentos com nutrientes.

I. Nutrientes

Para esta etapa, dois experimentos foram delineados:

- *sedimento natural + adições*, visando verificar se *H. verticillata* tem seu crescimento limitado na planície de inundação do alto rio Paraná pelas concentrações de nitrogênio e fósforo do sedimento. Neste experimento foi utilizado sedimento natural obtido abaixo dos bancos da macrófita encontrados na planície de inundação do alto rio Paraná. Em um grupo controle não foram realizadas adições de nutrientes ao sedimento, e em outros três grupos foram adicionados N ($100 \mu\text{g g}^{-1}$ PF), P ($100 \mu\text{g g}^{-1}$ PF) e N+P ($100 \mu\text{g g}^{-1}$ PF de cada). O experimento foi realizado em réplica, o primeiro com $N=16$ e duração de 20 dias, e o segundo com $N=24$ e duração de 24 dias.

- *dose-resposta*, onde foram avaliadas as respostas do crescimento de *H. verticillata* a crescentes concentrações de N e P do sedimento. Neste caso, areia com baixas concentrações de N e P (lavada com ácido clorídrico 5% e enxaguada com água deionizada), foi utilizada como substrato. Adições de N (1; 75; 150; 300; 450 e $600 \mu\text{g g}^{-1}$ PF) e P (7; 75; 150; 300; 450 e $600 \mu\text{g g}^{-1}$ PF) foram feitas a este sedimento. Os experimentos foram realizados em réplica, e cada um contou com $N=12$ para cada nutriente, e duração de 21 e 28 dias.

Soluções de cloreto de amônia e fosfato monobásico de potássio foram utilizadas como fonte de N e P, respectivamente. O sedimento foi colocado em frascos plásticos de 50 mL, e estes foram embrulhados em filme plástico, com um pequeno furo no meio para inserção da planta. Este procedimento visou minimizar a exportação dos nutrientes do sedimento para água, e conseqüentemente o posterior aumento da turbidez da água por possíveis processos de eutrofização. Porções apicais de 10 cm de *H. verticillata* foram cuidadosamente lavadas, pesadas e plantadas individualmente em cada pote, e estes foram colocados, também individualmente, em aquários de 10 x 10 x 30 cm, contendo água filtrada do rio Paraná.

Os aquários foram mantidos em câmaras de germinação sob temperatura de 25°C, o fotoperíodo estabelecido foi de 12 horas, com intensidades luminosas médias de $200 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ RFA (radiação fotossinteticamente ativa), o que está acima dos requerimentos de luz desta espécie (Chen e Coughenour, 1996; Kahara e Vermaat, 2003). Ao final dos experimentos as plantas foram cuidadosamente retiradas do sedimento, separadas em caule+folhas e raízes, e secas em estufa a 90°C por 48 horas. Amostras de água de cada aquário e de sedimento de

cada frasco foram coletadas para determinação das concentrações de N e P totais e assimiláveis, respectivamente.

O método para extração das frações assimiláveis de N e P nos experimentos *sedimento natural + adições e dose resposta* consistiu em agitar amostras de sedimento em soluções de KCl 2M por uma hora ou de NaOH-NaCl 0,1N por 16 horas, respectivamente. As concentrações dos nutrientes foram determinadas espectrofotometricamente em NH_4^+ e PO_4^{3-} , segundo os métodos de Bremner (1965) e Stainton et al. (1977). O nitrogênio total da água foi oxidado através do método do persulfato (Bergamin et al., 1978) e medido espectrofotometricamente através do sistema de injeção de fluxo (Giné et al., 1980), e as concentrações de fósforo total da água foram obtidas espectrofotometricamente de acordo com o método de Golterman et al. (1978).

Os parâmetros bióticos avaliados para estes experimentos foram taxas de crescimento relativo (TCR) totais, de caule+folhas e de raízes, e alocação de biomassa para caule+folhas e raízes. As TCR foram obtidas através da equação:

$$\text{TCR} = \frac{(\ln W_2 - \ln W_1)}{t_2 - t_1}$$

onde W_2 representa a massa seca final, W_1 a massa seca inicial, e $t_2 - t_1$ representa o tempo em dias.

Para testar os efeitos de N e P sobre o crescimento de *H. verticillata* no experimento *sedimento natural + adições*, análises de variância (ANOVA one-way) foram aplicadas para as TCR totais e de caules + folhas. Para as análises das TCR das raízes, os pressupostos de normalidade e homocedasticidade das variâncias não foram atendidos, portanto uma análise de variância não paramétrica foi utilizada (Kruskal-Wallis ANOVA). Para avaliar a resposta do crescimento desta espécie ao gradiente de concentrações de N e P no experimento *dose-resposta*, a princípio foi aplicada a equação de Michaelis-Menten, mas nenhuma das respostas seguiu o modelo. Optou-se, então, pela utilização de ANOVA one-way e cada concentração adicionada ao sedimento foi considerada um nível. Em todas as análises foram considerados significativos valores de $p < 0.05$, e neste caso aplicou-se o teste de Tukey *a-posteriori* para determinar quais níveis apresentaram diferenças entre as taxas de crescimento. O software Statistica 7.1 (STATSOFT, 2005) foi utilizado para a confecção dos gráficos e para realização das análises estatísticas.

A alocação de biomassa foi calculada através da razão $MS_{raiz} : MS_{caule+folhas}$, onde MS representa a biomassa seca. Os efeitos da concentração de nutrientes do sedimento sobre esta relação foram avaliados através de análise de correlação de Pearson, utilizando-se também o programa Statistica 7.1 (STATSOFT, 2005).

II. Luz

Os experimentos relacionando taxas fotossintéticas de *H. verticillata* a diferentes intensidades luminosas, aqui denominados *luz-fotossíntese*, foram realizados utilizando-se garrafas de vidro transparente de 0,3L, vedadas, contendo água do rio Paraná e três ápices caulinares de *H. verticillata* de aproximadamente cinco centímetros. A água do rio foi utilizada nos experimentos visando minimizar o estresse sofrido pelas plantas, visto que apresentou baixa turbidez e portanto, não interferiu na disponibilidade de luz para incidente no interior das garrafas. Como a água utilizada foi filtrada em redes de plâncton de malhagem muito fina, reduzindo, assim, a quantidade de organismos fitoplanctônicos presentes nas garrafas, uma possível interferência do metabolismo destes nos resultados não foi considerada relevante, dado o curto tempo de duração destes experimentos.

As concentrações iniciais de O_2 foram determinadas e as garrafas foram colocadas individualmente em aquários de 10 x 10 x 30 cm, também contendo água do rio, posteriormente alocados em câmaras de germinação sob diferentes intensidades luminosas (3 – 181 $\mu M m^{-2} s^{-1}$ Radiação Fotossinteticamente Ativa – RFA - determinadas com radiômetro subaquático LiCor® Quanta Meter), a 25°C. A gama de intensidades luminosas foi assim estabelecida levando-se em consideração o baixo ponto de compensação luminosa de *H. verticillata* (Barko e Smart, 1981; Chen e Coughenour, 1996).

Em cada compartimento das câmaras foram utilizadas seis lâmpadas fluorescentes G.E. de 15W, e as diferentes intensidades luminosas desejadas foram obtidas utilizando-se, ao redor dos aquários, sombrites para reduzir a luz incidente. Em experimentos semelhantes desenvolvidos com *E. najas*, Tavechio e Thomaz (2003) estimaram que as concentrações de O_2 dissolvido aumentaram linearmente até sete horas de incubação, alcançando, então, um ponto de saturação (Larcher, 1995; Kirk, 1996), indicando que medidas mais adequadas das taxas fotossintéticas de espécies dessa família poderiam ser obtidas em períodos inferiores a seis horas. Para o presente estudo o tempo de incubação estabelecido foi de seis horas e, após esse período, mediu-se a concentração final de O_2 de cada garrafa.

Ao final dos experimentos, as porções apicais de *H. verticillata* de cada garrafa foram secas em estufa a 90°C por 48 horas, e as taxas fotossintéticas foram determinadas em mg O₂ g MS⁻¹ h⁻¹. O experimento luz-fotossíntese foi realizado em tréplica, com $N = 11$ em cada repetição.

As curvas relacionando intensidade luminosa às taxas fotossintéticas e de crescimento foram obtidas de acordo com a equação de Michaelis-Menten, adicionando-se uma constante:

$$F = \text{const} + F_{max} \frac{\text{RFA}}{k_{1/2} + \text{RFA}}$$

onde F é a fotossíntese, F_{max} é fotossíntese máxima estimada, $k_{1/2}$ é a constante que indica a intensidade luminosa na qual a taxa fotossintética corresponde à metade da taxa máxima estimada, e RFA é a intensidade da radiação fotossinteticamente ativa. A constante (*const*) foi acrescentada à equação porque valores negativos de fotossíntese foram obtidos quando a luz era limitante. O ponto de compensação luminosa (PCL) foi estimado utilizando-se F igual a zero.

A determinação dos parâmetros da equação de Michaelis-Menten foi realizada através do Programa Statistica 7.1 (STATSOFT, 2005). O procedimento básico consiste em encontrar o melhor ajuste entre os valores das variáveis dependentes e uma gama de valores da variável independente. O melhor ajuste foi feito através do método dos mínimos quadrados, empregando-se o algoritmo de Levenberg-Marquardt.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os valores das variáveis limnológicas medidos *in situ* e em laboratório no início dos experimentos foram semelhantes, e os valores médios das concentrações de N e P da água do rio utilizada nos experimentos com nutrientes (436,8 e 13,8 µg L⁻¹ de N e P totais, respectivamente) foram considerados relativamente baixos e próximos aos observados *in situ*. (Tabela 1).

Tabela 1. Valores médios (\pm desvio padrão) das variáveis abióticas medidas *in situ* e ao início dos experimentos *sedimento natural + adições* e *dose-resposta* (Nutrientes) e Luz-fotossíntese, e concentrações de N e P da água coletada nos bancos de *Hydrilla verticillata* utilizada nos experimentos.

Variável	<i>in situ</i>	Experimentos com Nutrientes	Experimentos Luz-fotossínteses
pH	6,97 \pm 0,2	6,7 \pm 0,3	7,13 \pm 0,08
Oxigênio Dissolvido (mg L ⁻¹)	6,65 \pm 0,45	6,55 \pm 0,25	6,13 \pm 0,3
Condutividade (μ S s ⁻¹)	59,75 \pm 2,75	60,15 \pm 0,15	77,7 \pm 7,84
PAR (μ M m ⁻² s ⁻¹)	1382 \pm 10,51	200	3 - 181
Alcalinidade (μ Eq L ⁻¹)	368 \pm 13,4	482,5 \pm 175,22	414,35 \pm 129,95
CO ₂ (μ M L ⁻¹)	122,75 \pm 36,6	249,5 \pm 132,7	106 \pm 28,78
HCO ₃ ⁻ (μ M L ⁻¹)	367,23 \pm 13	481,9 \pm 174,9	413,9 \pm 129,8
CIT (μ M L ⁻¹)	490,1 \pm 33,1	740,6 \pm 124	520 \pm 158,65
N água (μ g L ⁻¹)	340 \pm 66	436,8 \pm 164,6	-
P água (μ g L ⁻¹)	10 \pm 2,6	13,8 \pm 1,1	-

I. Nutrientes

As taxas de crescimento relativo (TCR) de *H. verticillata* no experimento *sedimento natural + adições* variaram entre 0,02 e 0,12 d⁻¹ para a planta inteira (média = 0,07 \pm 0,004 EP); 0,01 e 0,10 d⁻¹ para caules+folhas (média = 0,05 \pm 0,003 EP) e 0,29 e 0,51 d⁻¹ para raízes (média = 0,44 \pm 0,008 EP). As altas TCR observadas para as raízes resultam da ausência destas no início dos experimentos, visto que foram cultivadas porções apicais desprovidas de raízes; ainda assim um pronunciado sistema radicular se desenvolveu em todas as amostras. O rápido desenvolvimento de raízes a partir de propágulos é uma característica marcante de *H. verticillata* (Cook e Lüönd, 1982; Silveira et al., no prelo).

As análises de variância indicaram que as TCR totais e de caules+folhas foram significativamente diferentes entre os tratamentos ($p < 0,001$). Considerando as TCR totais, os valores do teste de Tukey demonstraram que as plantas do grupo com adição de P apresentaram TCR maiores que do grupo com adição de N, enquanto que as do grupo com adições de N e P demonstraram crescimento maior do que todos os outros (Figura 1a). Para caule+folhas, maiores valores de TCR foram obtidos no tratamento NP do que em todos os

demais ($p < 0,001$ - Figura 1b). Para as raízes não foram verificadas diferenças significativas das TCR entre os tratamentos ($p = 0,07$; Figura 1c).

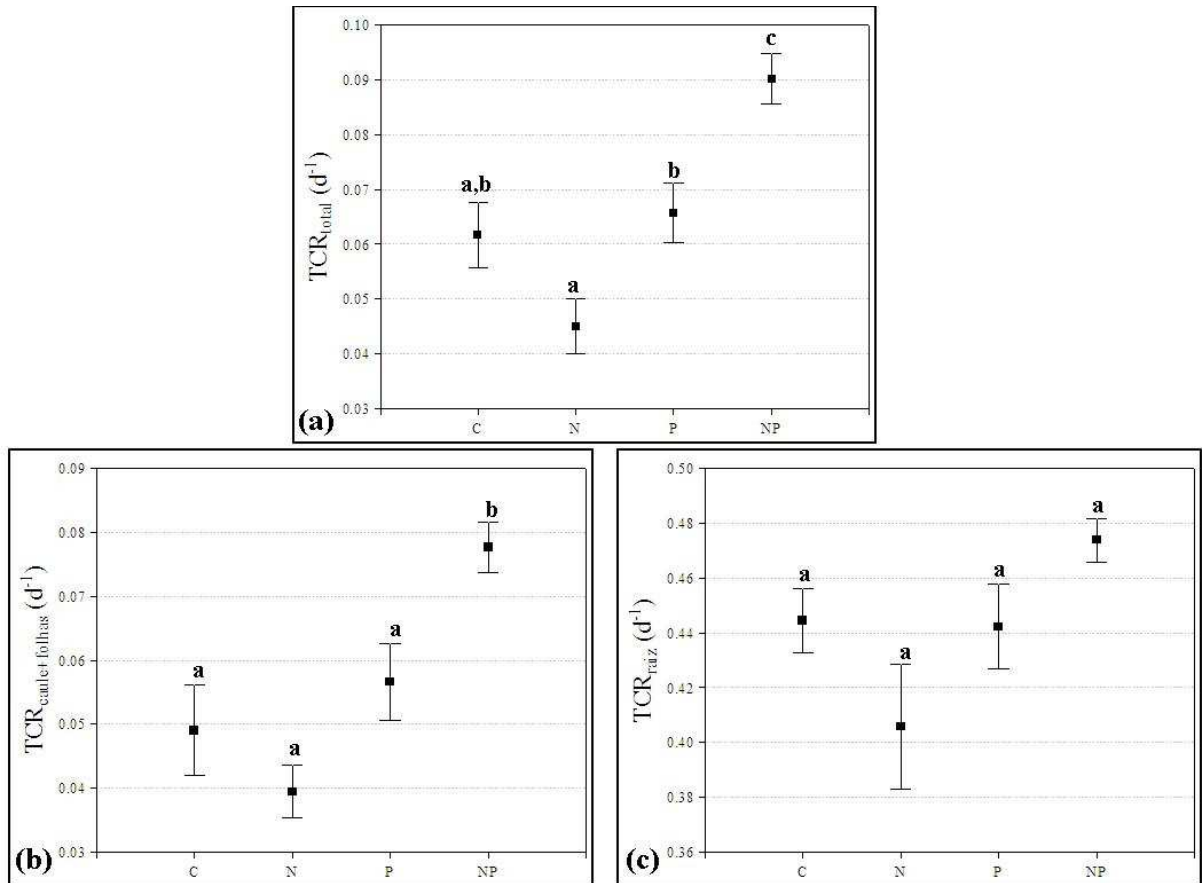


Figura 1. Taxas de crescimento relativo (média \pm EP) de *H. verticillata* no experimento *sedimento natural + adições*; (a) totais, (b) de caules+folhas e (c) de raízes. C = controle; N = adição de nitrogênio; P = adição de fósforo; NP = adição de nitrogênio e fósforo. Letras diferentes sobre as barras indicam diferenças significativas entre os tratamentos.

Em relação ao tratamento controle, a concentração de nutrientes assimiláveis do sedimento decresceu durante os experimentos (Tabela 2), com redução de 86% nas concentrações de N e 79% nas concentrações de P. As concentrações finais de N do sedimento foram 22 e 89 vezes maiores para os tratamentos N e NP, respectivamente, e de P foram seis e sete vezes maiores para os tratamentos P e NP, respectivamente, em relação às concentrações finais do tratamento controle.

Tabela 2 Concentrações de N e P assimiláveis presentes no sedimento natural ao início do experimento *sedimento natural + adições*, e no sedimento dos tratamentos, ao final dos experimentos, apresentando valores médios e de desvio padrão.

	N $\mu\text{g gMS}^{-1}$	P $\mu\text{g gMS}^{-1}$
Inicial	14,5 \pm 11,5	85 \pm 24,5
Experimentos		
Controle	2,2 \pm 0,5	18 \pm 14
N	50 \pm 9	23 \pm 22,5
P	2 \pm 1,5	117 \pm 17,5
NP	195,5 \pm 101,5	126 \pm 37

A depleção de nutrientes do sedimento constatada no grupo controle pode ser devida tanto à utilização dos recursos deste compartimento pela planta, como à exportação de nutrientes do sedimento para a água. Neste último caso, duas condições podem ter atuado simultaneamente: difusão simples do meio mais para o menos concentrado, e bombeamento pela planta de nutrientes do sedimento para a coluna de água (Esteves e Camargo, 1986). Verificou-se aumento das concentrações de N e P da água dos aquários (aumento de sete e cem vezes, respectivamente) em relação às concentrações iniciais, principalmente no caso das adições de fósforo. Todavia, as maiores TCR obtidas nos tratamentos P e NP sugerem que *H. verticillata* têm seu crescimento limitado pela disponibilidade de nutrientes, seja do sedimento ou da água, na planície de inundação do rio Paraná.

Apesar da tentativa de obter o maior isolamento possível dos dois compartimentos com a utilização de filme plástico ao redor dos frascos de sedimento, a exportação de nutrientes verificada não permite afirmar de qual compartimento esta espécie preferencialmente os obtém na planície estudada. Diversos trabalhos apontam o sedimento como principal fonte de nutrientes para macrófitas submersas enraizadas, por exemplo: Thomaz et al. (2007 – *E. najas*); Spencer e Ksander (1995 – *Potamogeton pectinatus* L., *P. gramineus* L. (Potamogetaceae) e *H. verticillata*); James et al. (2006 – *Lagarosiphon major* (Ridl.) Moss, *Elodea canadensis* Michx. e *E. nuttalli* (Planch.) St. John (Hydrocharitaceae)). Mas a absorção de nutrientes da água também pode ocorrer (Barko e Smart, 1983; Carignan e Kalff, 1990).

No experimento *dose-resposta* as TCR totais variaram entre 0,02 e 0,08 d⁻¹ para o gradiente de concentrações de N (média 0,05 ± 0,003 EP) e entre 0,03 e 0,09 d⁻¹ para o gradiente de P (média 0,06 ± 0,003 EP). Nas TCR de caules+folhas houve variação entre 0,02 e 0,07 d⁻¹ para N (média 0,05 ± 0,002 EP) e entre 0,03 e 0,08 d⁻¹ para P (média 0,05 ± 0,003 EP). Neste experimento, como no anterior, também foram obtidas maiores TCR para as raízes em ambos os tratamentos, com variação entre 0,29 e 0,49 d⁻¹ para N (média 0,4 ± 0,06 EP) e entre 0,32 e 0,49 d⁻¹ para P (média 0,39 ± 0,01 EP).

Os resultados das análises de variância não indicaram diferenças significativas nas TCR entre as diferentes concentrações de N ou P do sedimento (valores de *p* entre 0,07 e 0,78). Mesmo assim, para as TCR totais e de caules+folhas em ambos os tratamentos, e para raízes no tratamento com gradiente de P, verifica-se uma tendência decrescente do crescimento de *H. verticillata* com o aumento da concentração de nutrientes do sedimento.

Estes resultados são contrários aos de vários estudos que apontam que o crescimento de *H. verticillata* é positivamente afetado por crescentes concentrações de nutrientes do sedimento (Barko e Smart, 1986; Barko et al., 1988; Spencer e Ksander, 1995; Van et al., 1999; Gu, 2006; Mony et al., 2007, entre outros). No caso do tratamento com N, os resultados aqui obtidos podem estar relacionados a efeitos tóxicos do excesso de compostos nitrogenados no ambiente (Smolders, 2000; Boedeltje et al., 2005). Este tipo de relação foi verificada por Cao et al. (2007), que constataram que *Vallisneria natans* (Hydrocharitaceae) sofre severas alterações fisiológicas quando submetidas a altas concentrações ambientais de NH₄⁺, resultando em deterioração e até morte da planta.

Apesar da água utilizada no início do experimento apresentar baixas concentrações de nutrientes, e de acreditar-se que a contribuição da água no suprimento de N e P de macrófitas submersas enraizadas é geralmente pequena (Carignan e Kalff, 1980; Barko e Smart, 1986; Barko et al., 1988; Chambers et al., 1989), é possível que as plantas cultivadas sem adição de nutrientes tenham mantido taxas de crescimento semelhantes às dos outros tratamentos devido à disponibilidade de N e P dissolvidos na água dos aquários, visto que estas plantas podem absorver nutrientes do compartimento que apresentar maior disponibilidade destes (Carignan e Kalff, 1980; Denny, 1980; Rattray, 1991; Gu, 2006).

Os resultados referentes à alocação de biomassa para as diferentes estruturas de *H. verticillata* nos experimentos *dose-resposta* mostraram grande dispersão dos pontos, tanto para N ($r^2 = -0,25$; $p < 0,05$ - Figura 3a) como para P ($r^2 = -0,20$; $p < 0,05$ - Figura 3b). Ainda assim, verifica-se uma tendência de maior alocação de biomassa para caules e folhas com o aumento na disponibilidade de nutrientes. Resultados semelhantes foram obtidos por Van et

al. (1999), Rybicki et al. (2001) e Mony et al. (2007), em trabalhos sobre as respostas de *H. verticillata* às concentrações de nutrientes do sedimento.

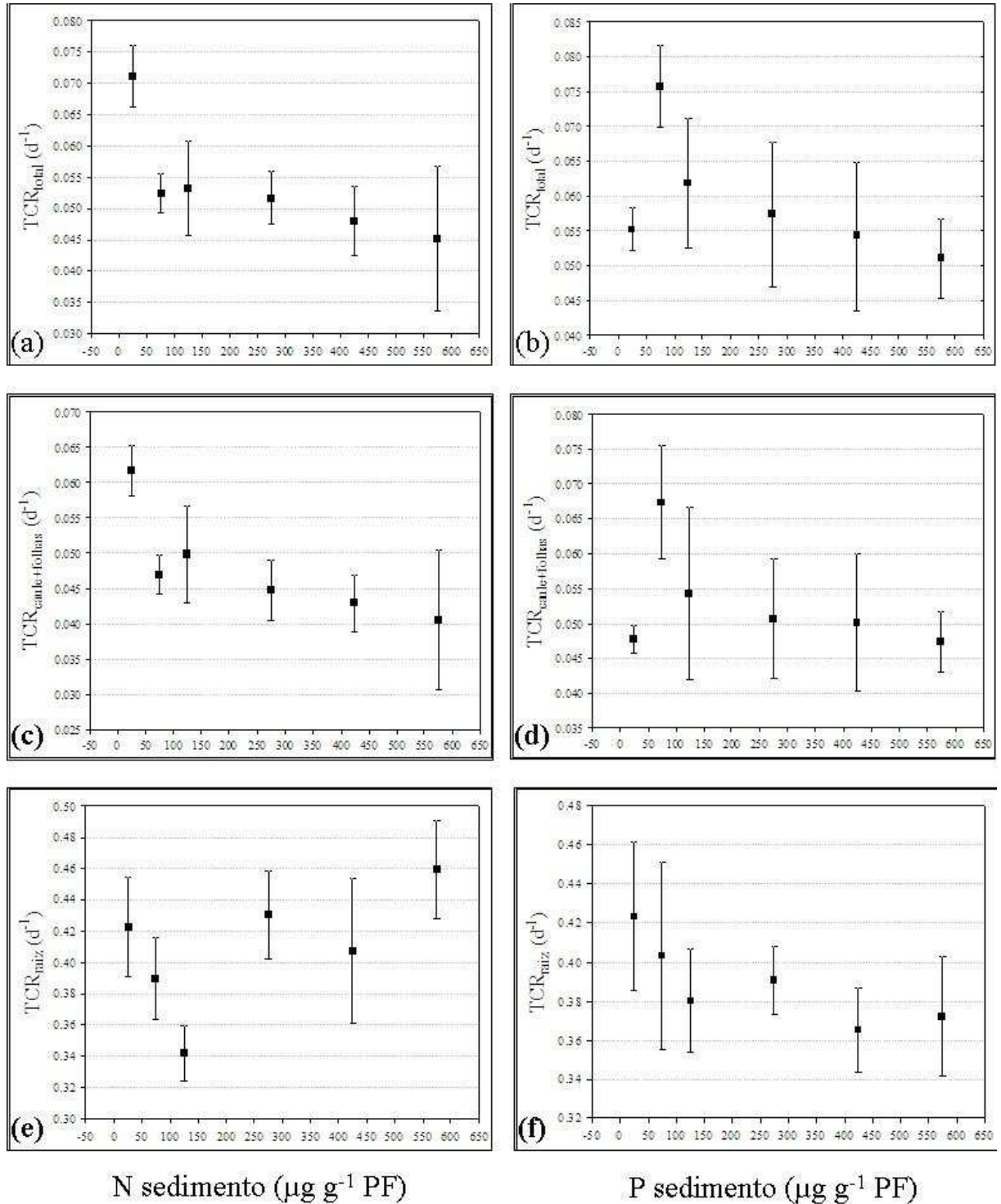


Figura 2. Taxas de crescimento relativo (média \pm EP) de *H. verticillata* em resposta ao gradiente de concentrações de N e P do sedimento. (a), (b) totais; (c), (d) caule+folhas; (e), (f) raízes.

Esta mesma tendência foi observada por Chambers e Kalff (1985b) para *Myriophyllum spicatum* L. (Haloragaceae) cultivada sob diferentes concentrações de nutrientes do sedimento, e por James et al. (2006) em trabalho realizado com outras três espécies da família Hydrocharitaceae (*E. canadensis*, *E. nuttalli* e *L. major*) cultivadas sob diferentes concentrações de nutrientes da água. Pode-se inferir que, independente do compartimento que apresentar as maiores concentrações de nutrientes, espécies submersas tendem a alocar biomassa em tecidos responsáveis pela obtenção do recurso que for limitante. *E. densa* cultivada sob intensidades luminosas muito acima de seus requerimentos demonstrou tendência de alocar mais biomassa para raízes (Rodrigues e Thomaz, dados não publicados). Barko e Smart (1981) obtiveram este mesmo tipo de resposta ao avaliar influência da luz sobre o crescimento de *H. verticillata*.

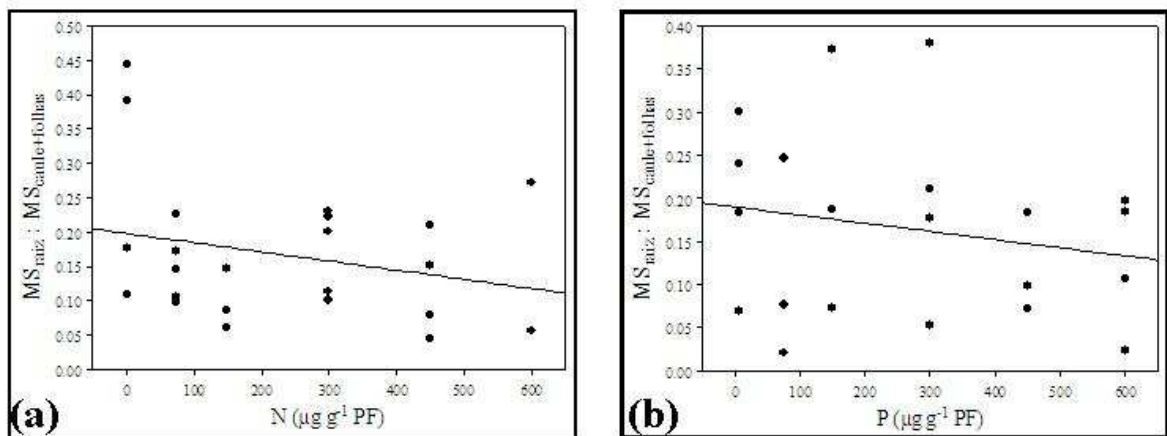


Figura 3. Efeito da concentração de N (a) e P (b) do sedimento sobre a alocação de biomassa seca de *H. verticillata* para caules + folhas e raízes.

Este comportamento indica plasticidade fenotípica da planta na alocação de tecidos: sob limitação na disponibilidade de nutrientes, a planta investe em tecidos responsáveis pela absorção destes; em caso contrário, o investimento será feito em tecidos fotossintetizantes (Barko e Smart, 1981; James et al., 2006). Os resultados aqui obtidos, porém, refletem apenas uma tendência deste comportamento registrado nas fases iniciais de desenvolvimento de *H. verticillata*, e estudos mais específicos neste sentido, com número maior de repetições e em estágios mais avançados de desenvolvimento, são necessários para se chegar a um resultado conclusivo.

II. Luz

Nos experimentos *luz-fotossíntese*, as curvas foram bem descritas pela equação de Michaelis-Menten (valores do r^2 entre 0,82 e 0,91; $p < 0,05$). Tendo em vista que todos os experimentos produziram resultados sobrepostos, estes foram analisados em conjunto (Figura 4). Os parâmetros ajustados pelo modelo foram: $F_{max} = 21 \text{ mg O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ MS h}^{-1}$; $PCL = 9 \text{ } \mu\text{M m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ RFA}$ e $k_{1/2} = 141 \text{ } \mu\text{M m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ RFA}$ ($r^2 = 0,84$; $p < 0,05$; $N = 33$).

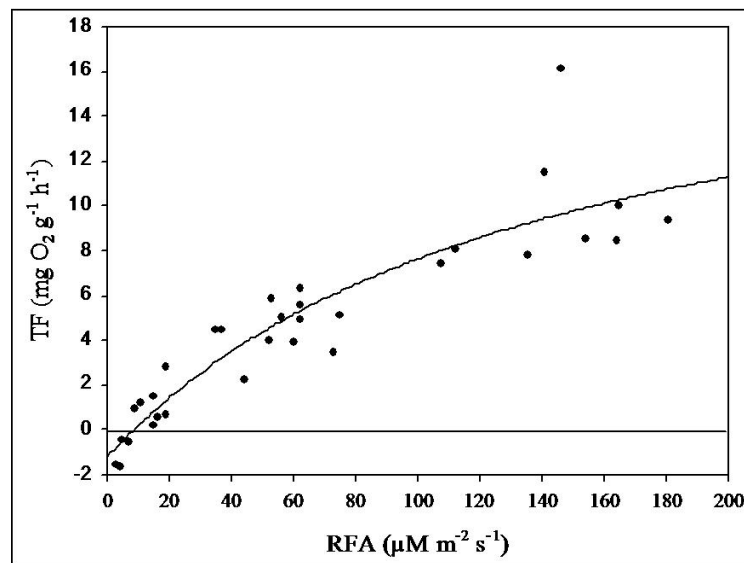


Figura 4. Taxas fotossintéticas de *H. verticillata* em função da luz, de acordo com a equação de Michaelis-Menten. *TF* = taxas fotossintéticas; *RFA* = radiação fotossinteticamente ativa.

O ponto de compensação luminosa (PCL) é considerado um importante indicativo da eficiência de organismos fotossintetizantes quanto ao aproveitamento da RFA (Larcher, 1995), e o baixo PCL observado para *H. verticillata* sugere que esta espécie é capaz de manter produção primária líquida sob baixas intensidades de radiação subaquática. Resultados semelhantes foram relatados para esta espécie em outros estudos, e para outras espécies submersas, como as da família Hydrocharitaceae *E. canadensis*, *E. najas*, *E. densa* e *Vallisneria americana* Michx., e da família Potamogetaceae *P. gramineus* (Tabela 3).

Por outro lado, diversas espécies submersas apresentaram valores de PCL mais elevados em estudos realizados em temperaturas semelhantes, como *Myriophyllum brasiliense* Camb. (Haloragaceae), *Ceratophyllum demersum* L. (Ceratophyllaceae), *Cabomba caroliniana* A. Gray (Cabombaceae) e *P. pectinatus* (Tabela 3).

Segundo Spencer e Bowes (1990), uma espécie submersa que apresenta reduzido ponto de compensação luminosa é capaz de atingir altas taxas de produção anteriormente a outras que não possuem esta característica, o que lhe confere vantagens competitivas quanto

ao aproveitamento do carbono inorgânico dissolvido (CID). Este aspecto é importante, pois o CID pode limitar a produção de macrófitas submersas, visto que no dossel destes bancos a temperatura e o pH podem ser altos e as concentrações de CID baixas (Van et al., 1976; Jones et al., 2000). O baixo PCL de *H. verticillata* aliado à sua capacidade de absorver bicarbonato como fonte de CID (Chen e Coughenour, 1996; Kahara e Vermaat, 2003) representa uma vantagem para o crescimento desta planta em comparação a outras espécies submersas.

Tabela 3. Comparação dos valores de ponto de compensação luminosa (PCL) descritos por outros autores para *H. verticillata*, *Elodea canadensis*, *Egeria najas*, *Egeria densa*, *Potamogeton gramineus*, *Myriophyllum brasiliense*, *Ceratophyllum demersum*, *Cabomba caroliniana*, *P. pectinatus*, *Vallisneria americana*.

Espécie estudada	Autor	PCL ($\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{RFA}$)
<i>H. verticillata</i>	Van et al., 1976	15
	Bowes et al., 1977	7 e 20
	Chen e Coughenour, 1996	Aprox. 25
<i>Elodea canadensis</i>	Madsen e Sand-Jensen, 1994	3,1 – 4,4
<i>Egeria najas</i>	Tavechio e Thomaz, 2003	6 – 22
<i>Egeria densa</i>	Rodrigues e Thomaz, dados não publicados	7,5 – 16,25
<i>Potamogeton gramineus</i>	Spencer e Ksander, 2001	10
<i>Myriophyllum brasiliense</i>	Salvucci e Bowes, 1982	42-45
<i>Ceratophyllum demersum</i>	Van et al., 1976	35
<i>Cabomba caroliniana</i>	Van et al., 1976	55
<i>Potamogeton pectinatus</i>	Spencer e Ksander, 2001	44
<i>Vallisneria americana</i>	Blanch et al., 1998	20 e 25

O parâmetro $k_{1/2}$ fornece indicativos da amplitude ótima de radiação para a produção de determinada espécie. Porém há uma grande divergência sobre os valores deste parâmetro estimados para *H. verticillata* na literatura científica. Kahara e Vermaat (2003) o estimaram entre 2,2 e 10 $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{RFA}$, enquanto Van et al. (1976) obtiveram o valor de 80 $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{RFA}$. Chen e Coughenour (1996) verificaram saturação da fotossíntese desta espécie a 100 $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{RFA}$, sendo o valor de $k_{1/2}$, portanto, inferior a este.

Apesar da discrepância entre os resultados citados, estes valores são inferiores aos estimados para *H. verticillata* no presente estudo ($141 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ RFA). Espécies submersas são consideradas, fisiologicamente, “plantas de sombra” (Bowes e Salvucci, 1989; Spencer e Bowes, 1990; Larcher, 1995) o que é confirmado para *H. verticillata* por seu baixo PCL. Porém, os altos valores de $k_{1/2}$ aqui obtidos indicam que esta espécie pode se aclimatar sob diferentes intensidades luminosas. Este tipo de resposta já foi relatada por Bowes et al. (1977), que obtiveram diferentes pontos de compensação para amostras de *H. verticillata* aclimatadas sob várias intensidades luminosas.

Portanto, o alto valor de $k_{1/2}$ aqui obtido pode estar relacionado à aclimação desta planta ao novo ambiente que colonizou, visto que as águas do rio Paraná apresentam baixa turbidez, baixo coeficiente de extinção luminosa (Thomaz et al, 2004b) e, portanto, alta incidência de radiação subaquática, o que indica plasticidade fenotípica da espécie para aproveitar o recurso disponível.

III. Considerações finais

Apesar de não terem sido obtidas diferenças significativas no crescimento de *H. verticillata* no experimento *dose-resposta*, a tendência decrescente desse com o aumento das concentrações de nutrientes ficou evidente. No caso do nitrogênio, essa tendência é confirmada pelos resultados do experimento *sedimento natural+adições*, onde a adição apenas de N não estimulou o crescimento da planta como as adições de fósforo ou dos dois em conjunto. Já em relação ao fósforo, os dois experimentos demonstraram tendências diferentes, visto que um demonstrou inibição, e o outro estímulo das TCR de *H. verticillata* com as crescentes concentrações deste nutriente.

Diferenças entre os resultados obtidos nos dois experimentos podem estar relacionadas às diferenças entre os tipos de sedimento. Aquele utilizado em *sedimento natural+adições* era rico em matéria orgânica, enquanto que o de *dose-resposta* era composto basicamente por areia fina, pobre em matéria orgânica. Estas diferenças podem ser refletidas na composição química do sedimento, vindo a estimular ou inibir a absorção de nutrientes por parte da planta (Barko e Smart, 1983; 1986). Todavia, o primeiro experimento demonstrou o efeito sinérgico da disponibilidade de nitrogênio e fósforo combinados no crescimento de produtores aquáticos (Elser et al., 2007).

Os resultados obtidos neste trabalho são relevantes para a compreensão da ecofisiologia de *H. verticillata* na planície de inundação do alto rio Paraná, porém não explicam, por si só, sua distribuição no local. Apesar de esta espécie apresentar baixos

requerimentos de luz, e demonstrar ter seu crescimento limitado, na calha do rio Paraná, pela disponibilidade de nutrientes do sedimento (experimento *sedimento natural + adições*), ela não é encontrada em ambientes lênticos da planície, onde a turbidez da água e a disponibilidade de nutrientes são maiores, o que supostamente favoreceria seu desenvolvimento. Resultados semelhantes foram obtidos por James et al. (2006), que demonstraram que os requerimentos fisiológicos de três espécies submersas observados em laboratório não foram suficientes para explicar a distribuição e o deslocamento destas espécies em corpos aquáticos continentais ingleses.

Para explicar a ausência de *H. verticillata* nos ambientes lênticos da planície de inundação do alto rio Paraná, outros fatores que afetam o desenvolvimento de macrófitas submersas devem ser levados em consideração como, por exemplo, composição do sedimento (Barko e Smart, 1986; Neiff e Neiff, 2003; Silveira et al., no prelo), hipoxia do hipólímnio (Armstrong, 1975, apud Barko e Smart, 1986) e altas concentrações de compostos tóxicos, resultantes dos processos de decomposição da matéria orgânica (Barko e Smart, 1983; Esteves, 1998). Outros importantes fatores a serem analisados são o regime hidrológico e o tempo de colonização da espécie no novo ambiente.

As flutuações dos níveis da água são responsáveis por diversos padrões de distribuição de comunidades aquáticas, principalmente devido a alterações nas características limnológicas dos ambientes durante as diferentes fases (Neiff, 1990), e também pela dispersão de espécies entre os ambientes quando estes se encontram conectados (Bini et al., 2001). Desde a detecção de *H. verticillata* na planície de inundação do alto rio Paraná, apenas uma cheia pronunciada ocorreu, no ano de 2007 (PELD, 2007). Este fato pode indicar que a conexão entre os diversos ambientes desta planície, tanto em relação à duração como à amplitude, tenha sido um dos fatores limitantes para a colonização de lagoas e ressacos por *H. verticillata*.

Este estudo é uma tentativa inicial de se compreender a ecofisiologia de *H. verticillata* na planície de inundação do alto rio Paraná, e nos permite apenas inferir sobre a distribuição desta espécie nos diferentes ambientes da planície. Estes resultados, porém, aliados a estudos da dinâmica populacional desta planta e dos seus efeitos sobre a comunidade, podem, no futuro, ajudar a compreender seu comportamento no ambiente e prever seus impactos, positivos ou negativos, nesta Área de Proteção Ambiental.

REFERÊNCIAS

- AGOSTINHO, A. A., ZALEWSKI, M. **Planície alagável do Alto Rio Paraná: Importância e preservação.** Maringá, EDUEM, 1996, p. 100.
- BARKO, J. W., SMART, R. M. Comparative influences of light and temperature on the growth and metabolism of selected submersed freshwater macrophytes. *Ecol. Monogr.*, v.51 (2), p.219-235, 1981.
- BARKO, J.W., SMART, R.M. Effects of organic matter additions to sediment on the growth of aquatic plants. *J. Ecol.*, v.71(1), p.161-175, 1983.
- BARKO, J.W., SMART, R.M. Sediment-related mechanisms of growth limitation in submersed macrophytes. *Ecology*, v.67(5), p.1328-1340, 1986.
- BARKO, J.W., SMART, M., McFARLAND, D.G., CHEN, R.L. Interrelationships between the growth of *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle and sediment nutrient availability. *Aquat. Bot.*, v.32, p.205-216, 1988.
- BARKO, J.W., GUNNISON, D., CARPENTER, S.R. Sediment interactions with submerged macrophyte growth and community dynamics. *Aquat. Bot.*, v.41, p.41-65, 1991.
- BERGAMIN, H., REIS, B.F., ZAGATTO, E.A.G. A new device for improving sensitivity and stabilization in flow injection analysis. *Anal. Chim. Acta.*, v.97, p.63-70, 1978.
- BINI, L.M., THOMAZ, S.M., SOUZA, D.C. Species richness and beta-diversity of aquatic macrophytes in the Upper Paraná River floodplain. *Arch. Hydrobiol.*, v.151(3), p.511-525, 2001.
- BLANCH, S.J., GANF, G.G., WALKER, K.F. Growth and recruitment in *Vallisneria americana* related to average irradiance in the water column. *Aquat. Bot.*, v.61, p.181-205, 1998.
- BOEDELTEJE, G., SMOLDERS, A.J.P., ROELOFS, J.G.M. Combined effects of water column nitrate enrichment sediment type and irradiance on growth and foliar nutrient concentrations of *Potamogeton alpinus*. *Freshw. Biol.*, v.50, p.1537-1547, 2005.
- BREMNER, J.M. Inorganic forms of nitrogen. In: Black, C.A. (Ed.) **Methods of soil analysis.** Wisconsin, American Society of Agronomy, 1965. p. 1179-1237.
- BOWES, G., VAN, T.K., GARRARD, L.A., HALLER, W.T. Adaptation to low light levels by hydrilla. *J. Aquat. Plant Manag.*, v.15, p.32-35, 1977.
- BOWES, G., SALVUCCI, M.E. Plasticity in the photosynthetic carbon metabolism of submersed aquatic macrophytes. *Aquat. Bot.*, v.34, p.233-266, 1989.

- CAO, R., XIE, P., NI, L., WU, A., ZHANG, M., WU, S., SMOLDERS, A.J.P. The role of NH_4^+ toxicity in the decline of the submersed macrophyte *Vallisneria spiralis* in lakes of the Yangtze River basin, China. *Mar. Freshw. Res.*, v.58(6), p.581-587, 2007.
- CARMOUZE, J.P. **O metabolismo dos ecossistemas aquáticos: fundamentos teóricos, métodos de estudo e análises químicas.** São Paulo, Edgard Blucher/FAPESP, 1994.
- CARIGNAN, R., KALFF, J. Phosphorus sources for aquatic weeds – water or sediments? *Science*, v.207, p.987-989, 1980.
- CARR, G., DUTIE, H.C., TAYLOR, W.D. Models of aquatic plant productivity: A review of the factors that influence growth. *Aquat. Bot.*, v.59, p.195-215, 1997.
- CARR, G.M., CHAMBERS, P.A. Macrophyte growth and sediment phosphorus and nitrogen in a Canadian prairie river. *Fresh. Biol.*, v.39, p.525-536, 1998.
- CHAMBERS, P.A., KALFF, J. Depth distribution and biomass of submersed aquatic macrophyte communities in relation to secchi depth. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, v.42(4), p.701-709, 1985a.
- CHAMBERS, P.A., KALFF, J. The influence of sediment composition and irradiance on the growth and morphology of *Myriophyllum spicatum* L. *Aquat. Bot.*, v.22, p.253-256, 1985b.
- CHAMBERS, P.A., PREPAS, E.E., BOTHWELL, M.L., HAMILTON, H.R. Roots versus shoots in nutrient uptake by aquatic macrophytes in flowing waters. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, v.46, p.435-439, 1989.
- CHEN, D., COUGHENOUR, M.B. A mechanistic model for submerged aquatic macrophyte photosynthesis: *Hydrilla* in ambient and elevated CO_2 . *Ecol. Model.*, v.89, p.133-146, 1996.
- COOK, C.D.K., LÜÖND, R. A revision of the genus *Hydrilla* (Hydrocharitaceae). *Aquat. Bot.*, v.13, p.485-504, 1982.
- DENNY, P. Solute movement in submerged angiosperms. *Biol. Rev.*, v.55, p.65-92, 1980.
- ELSER, J.J., BRACKEN, M.E.S., GRUNER, D.S., HARPOLE, W.S., HILLEBRAND, H., NGAI, J.T., SEABLOOM, E.W., SHURIN, J.B., SMITH, J.E. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecol. Lett.*, v.10, p.1135-1142, 2007.
- ESTEVEZ, F. A.; CAMARGO, A. F. M. Sobre o papel das macrófitas aquáticas na estocagem e ciclagem de nutrientes. *Acta Limnol. Bras.*, v.1, p.273-298, 1986.
- ESTEVEZ, F.A. **Fundamentos de Limnologia.** Rio de Janeiro, Interciências/FINEP, 1998, p. 602.

- GINÉ, M.F., BERGAMIN, F.H., ZAGATTO, E.A.G., REIS, B.F. Simultaneous determination of nitrate and nitrite by flow injection analysis. *Anal. Chim. Acta*, v.114, p.191-197, 1980.
- GOLTERMAN, H.L., CLYMO, R.S., OHMSTAD, M.A.M. **Methods for physical and chemical analysis of fresh waters**. Oxford, Blackwell Scientific, 1978. p. 214.
- GU, B. Environmental conditions and phosphorus removal in Florida lakes and wetlands inhabited by *Hydrilla verticillata* (Royle): implications for invasive species management. *Biol. Inv.*, v.8, p.1569-1578, 2006.
- HERSHNER, C., HAVENS, K.J. Managing invasive aquatic plants in a changing system: strategic consideration of ecosystem services. *Conserv. Biol.*, v.22 (3), p.544-550, 2008.
- HOFSTRA, D.E., CLAYTON, J., GREEN, J.D., AUGER, M. Competitive performance of *Hydrilla verticillata* in New Zealand. *Aquat. Bot.*, v.63, p.305-324, 1999.
- JAMES, C.S., EATON, J.W., HARDWICK, K. Responses of three invasive aquatic macrophytes to nutrient enrichment do not explain their observed field displacements. *Aquat. Bot.*, v.84, p.347-353, 2006.
- JONES, J.I., EATON, J.W., HARDWICK, K. The effect of changing environmental variables in the surrounding water on the physiology of *Elodea nuttallii*. *Aquat. Bot.*, v.66, p.115-129, 2000.
- KAHARA, S.N., VERMAAT, J.E. The effect of alkalinity on photosynthesis-light curves and inorganic carbon extraction capacity of freshwater macrophytes. *Aquat. Bot.*, v.75, p.217-227, 2003.
- KIRK, J. T. O. **Light and photosynthesis in aquatic ecosystems**. New York, Cambridge University Press, 1996, p. 509.
- LACOUL, P., FREEDMAN, B. Environmental influences on aquatic plants in freshwater ecosystems. *Environ. Rev.*, v.14: p.89-136, 2006.
- LARCHER, W. **Physiological plant ecology**. Berlin, Springer-Verlag, 1995. p.506.
- MADSEN, T. V., SAND-JENSEN, K. The interactive effects of light and inorganic carbon on aquatic plant growth. *Plant Cell. Environ.*, v.17, p.955-962, 1994.
- MADSEN, T.V., CEDERGREEN, N. Sources of nutrients to rooted submerged macrophytes growing in a nutrient-rich stream. *Freshw. Biol.*, v.47, p.283-291, 2002.
- MONY, C., KOSCHNICK, T.J., HALLER, W.T., MULLER, S. Competition between two invasive Hydrocharitaceae (*Hydrilla verticillata* (L.f.) (Royle) and *Egeria densa*

- (Planch)) as influenced by sediment fertility and season. *Aquat. Bot.*, v.86, p.236-242, 2007.
- NEIFF, J. J. Ideas para la interpretación ecológica Del Paraná . *Interciencia*, v.15, p.424–441, 1990.
- NEIFF, J.J., NEIFF, A.S.G.P. Connectivity processes as a basis for the management of aquatic plants. In: THOMAZ, S.M., BINI, L.M. **Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas**. Maringá, EDUEM, 2003. p. 341.
- PELD, Relatório anual, Sítio 6 – A planície alagável do alto rio Paraná. 2007.
- PELICICE, F.M., AGOSTINHO, A.A. Feeding ecology of fishes associated with *Egeria* spp. Patches in a tropical reservoir, Brazil. *Ecol. Freshw. Fish*, v.15, p.10-19, 2006.
- RAO, S.K., REISKIND, J.B., BOWES, G. Kinetics analyses of recombinant isoforms of phosphoenolpyruvate carboxylase from *Hydrilla verticillata* leaves and the impact of substituting a C₄-signature serine *Plant Sci.*, v.174, p.475-483, 2008.
- RATTRAY, M.R., HOWARD-WILLIAMS, C., BROWN, J.M.A. Sediment and water as sources of nitrogen and phosphorus for submerged rooted aquatic macrophytes. *Aquat. Bot.*, v.40, p.225-237, 1991.
- RYBICKY, N.B., McFARLAND, D.G., RUHL, H.A., REEL, J.T., BARKO, J. Investigations of the availability and survival of submersed aquatic vegetation propagules in the tidal Potomac river. *Estuaries*, v.24 (3), p.407-427, 2001.
- SALVUCCI, M.E., BOWES, G. Photosynthetic and photorespiratory responses of the aerial and submerged leaves of *Myriophyllum brasiliense*. *Aquat. Bot.*, v.13, p.147-164, 1982.
- SCULTHORPE, M.A. **The Biology of Aquatic Vascular Plants**. Koenigstein, Koeltz Scientific Books, 1985. p. 522.
- SHINDLER, D.W. Evolution of phosphorus limitation in lakes. *Science*, v.195, p.260-262, 1977.
- SILVEIRA, M.J., MORMUL, R.P., THOMAZ, S.M., CAMACHO, F.P. Effects of desiccation and sediment type on early regeneration of three species of submerged Hydrocharitaceae. *Int. Rev. Hydrobiol.*, no prelo.
- SOUZA FILHO, E.E., ROCHA, P.C., COMUNELLO, E., STEVAUX, J.C. Effects of the Porto Primavera dam on physical environment of the downstream floodplain. In: Thomaz, S.M., Agostinho, A.A., Hahn, N.S. **The upper Paraná river and its floodplain**. Leiden, Backhuys Publishers, 2004. p 55 – 74.

- SPENCE, D.H.N. The zonation of plants in freshwater lakes. *Adv. Ecol. Res.*, v.12, p.37–125, 1982.
- SPENCER, W., BOWES, G. Ecophysiology of the world's most troublesome aquatic weeds. In: Pieterse, A.H., Murphy, K.J. **Aquatic Weeds: The Ecology and Management of Nuisance Aquatic Vegetation**. Oxford, Oxford University Press, 1990, pp. 39-73.
- SPENCER, D.F., KSANDER, G.G. Influence of propagule size, soil fertility, and photoperiod on growth and propagule production by 3 species of submersed macrophytes. *Wetlands*, v.15 (2), p.134-140, 1995.
- SPENCER, D.F., KSANDER, G.G. Comparison of light compensation points for two submersed macrophytes. *J. Freshw. Ecol.*, v.16 (4), p.509-515, 2001.
- STAINTON, M.P., CAPEL, M.J., ARMSTRONG, E.A.J. The chemical analysis of freshwater. Canadian Fisheries and Marine Service Miscellaneous Special Publication, 1977.
- STATISTICA (data analysis software system) version 7.1 for Windows: statistics. Tulsa, STATSOFT, Inc., 2005.
- TAVECHIO, W.L.G., THOMAZ, S.M. Effects of light on the growth and photosynthesis of *Egeria najas* Planchon. *Braz. Arch. Biol. Techn.*, v.46 (2), p.203-209, 2003.
- THOMAZ, S.M., BINI, L.M., PAGIORO, T.A., MURPHY, K.J., SANTOS, A.M., SOUZA, D.C. Aquatic macrophytes: diversity, biomass and decomposition. In: Thomaz, S.M., Agostinho, A.A., Hahn, N.S. **The upper Paraná river and its floodplain**. Leiden, Backhuys Publishers, 2004a. p 331 – 352.
- THOMAZ, S.M., PAGIORO, T.A., BINI, L.M., ROBERTO, M.C., ROCHA, R.R.A. Limnological characterization of the aquatic environments and the influence of hydrometric levels. In: Thomaz, S.M., Agostinho, A.A., Hahn, N.S. **The upper Paraná River and its floodplain**. Leiden, Backhuys Publishers, 2004b. p 75 – 102.
- THOMAZ, S.M., CHAMBERS, P.A., PIERINI, S.A., PEREIRA, G. Effects of phosphorus and nitrogen amendments on the growth of *Egeria najas*. *Aquat. Bot.*, v.86, p.191-196, 2007.
- THOMAZ, S.M., CARVALHO, P., PADIAL, A.A., KOBAYASHI, J.T. Macrophytes in the Upper Paraná River floodplain: patterns at long term and large spatial scales. *Braz. J. Biol.*, no prelo.
- VAN, T.K., HALLER, W.T., BOWES, G. Comparison of the photosynthetic characteristics of three submersed aquatic plants. *Plant Physiol.*, v.58, p.761- 768, 1976.

- VAN, T.K., WHEELER, G.S., CENTER, T.D. Competition between *Hydrilla verticillata* and *Vallisneria americana* as influenced by soil fertility. *Aquat. Bot.*, v.62, p.225-233, 1999.
- WANG, J., YU, D., XIONG, W., HAN, Y. Above- and belowground competition between two submersed macrophytes. *Hydrobiol.*, v.607, p.113-122, 2008.
- WHITE, A., REISKIND, J., BOWES, G. Dissolved inorganic carbon influences the photosynthetic responses of *Hydrilla* to photoinhibitory conditions. *Aquat. Bot.* v.53, p.3-13, 1996.