

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

MÁRCIO JOSÉ DA SILVEIRA

**Efeito do tipo de sedimento, habitat e competição sobre o estabelecimento de uma espécie de macrófita submersa nativa (*Egeria najas*) e uma exótica (*Hydrilla verticillata*) na planície de inundação do alto rio Paraná**

Maringá  
2009

MÁRCIO JOSÉ DA SILVEIRA

**Efeito do tipo de sedimento, habitat e competição sobre o estabelecimento de uma espécie de macrófita submersa nativa (*Egeria najas*) e uma exótica (*Hydrilla verticillata*) na planície de inundação do alto rio Paraná**

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

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

Maringá  
2009

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

S587e Silveira, Márcio José da  
Efeito do tipo de sedimento, habitat e competição sobre o estabelecimento de uma espécie de macrófita submersa nativa (*Egeria najas*) e uma exótica (*Hydrilla verticillata*) na planície de inundação do alto rio Paraná. / Márcio José da Silveira. -- Maringá, 2009. 64 f. : il. color., figs., tabs.

Orientador : Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz.  
Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual de Maringá, Departamento de Biologia, Programa de Biologia Comparada, 2009.

1. *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae) "hydrilla" - Espécie invasora - Competição - Tipo de sedimento - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 2. Macrófitas aquáticas submersas - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 3. *Egeria najas* - Espécie nativa - Competição - Tipo de sedimento - Planície de inundação - Alto rio Paraná. I. Thomaz, Sidinei Magela, orient. II. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Biologia Comparada. III. Título.

CDD 21.ed. 577.61809816

# FOLHA DE APROVAÇÃO

MÁRCIO JOSÉ DA SILVEIRA

**Efeito do tipo de sedimento, habitat e competição sobre o estabelecimento de uma espécie de macrófita submersa nativa (*Egeria najas*) e uma exótica (*Hydrilla verticillata*) na planície de inundação do alto rio Paraná**

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

## COMISSÃO JULGADORA

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

Prof. Dr. Luiz Carlos Gomes  
Universidade Estadual de Maringá

Prof. Dr. Arnildo Pott  
Universidade Federal de Mato Grosso do Sul

Aprovada em: 27 de outubro de 2009.

Local de defesa: Anfiteatro FADEC, Bloco 036, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

## DEDICATÓRIA

**Dedico este trabalho a meus pais Ivo e Maria que tanto sonharam com esse momento.**

## AGRADECIMENTO(S)

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

Ao meu orientador e grande amigo, Dr. Sidinei Magela Thomaz, pela oportunidade, confiança, apoio, entendimento, pelas risadas, e pelo excelente profissional que conheci. Aos membros da banca, Dr. Arnildo Pott da UFMT-Universidade Federal do Mato Grosso do Sul e Dr. Luiz Carlos Gomes da UEM-Universidade Estadual de Maringá pela participação na banca e as pertinentes considerações feitas ao manuscrito.

A meus pais Ivo e Maria que sempre me deram apoio em tudo mesmo nas horas mais difíceis.

A minha namorada Vanessa que sempre esteve em meu lado em tudo

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

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

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

Pelo auxílio, sugestões e correções na elaboração deste trabalho, agradeço ao Dr. Edson Fontes de Oliveira, Dra. Priscila de Carvalho, Doutorando Roger Paulo Mormul e Mestranda Thaísa Sala Michelan

Aos amigos, André Padial, Heloísa, Cássia, Cris, Du, Solange, Roberta, Natália, Fernando, Wilson, Lucas, Eduardo, Mariane companheiros de laboratório espetaculares, que fizeram com que eu encontrasse um lar no meu local de trabalho.

Ao NUPÉLIA/UEM pelo aporte logístico.

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

Ao Sebastião e Alfredo, funcionários da base avançada de pesquisas do Nupélia em Porto Rico/PR.pela prontidão e grande apoio em campo.

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

À PDTA/FPTI-BR pela concessão dos 18 meses 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.

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

# **Efeito do tipo de sedimento, habitat e competição sobre o estabelecimento de uma espécie de macrófita submersa nativa (*Egeria najas*) e uma exótica (*Hydrilla verticillata*) na planície de inundação do alto rio Paraná**

## **RESUMO**

A colonização e a competição são mecanismos-chaves na dinâmica espacial e temporal de comunidades. Atualmente, espécies exóticas têm invadido vários ecossistemas, afetando as nativas e alterando processos ecológicos. Neste estudo foram testados os efeitos da dessecação e do tipo de sedimento (argila ou areia) sobre a regeneração de fragmentos das porções apicais de três espécies de Hydrocharitaceae: *Egeria najas*, *E. densa* e *Hydrilla verticillata* (exótica). As três foram deixadas para secar em argila e areia de zero a quatro dias, e depois foram devolvidas para aquários contendo água. Para aproximar as condições naturais, os aquários contendo argila tiveram maior turbidez e concentrações de nutrientes (P e N) do que os aquários com areia. Também foi avaliado o potencial de estabelecimento e competição da espécie *H. verticillata* diante da nativa *E. najas*. Fragmentos foram plantados em potes e deixados em dois ambientes (na calha do rio Paraná e em uma lagoa) por 30 dias. Essas espécies também foram plantadas em tanques e submetidas a um experimento de competição do tipo aditivo, com densidade constante de *H. verticillata*, a espécie *E. najas* foi considerada a espécie alvo. Todas as espécies secaram mais rapidamente em substrato de areia, que levou à regeneração inferior (em termos de massa seca, comprimento, broto e formação de raiz) neste tratamento. Fragmentos de *H. verticillata* alongaram-se mais rapidamente do que as outras espécies, mas *E. najas* foi a espécie mais bem sucedida (em termos de aumento da massa seca) no tratamento de areia. Os resultados indicam que *H. verticillata* tem uma vantagem competitiva, pelo menos em seus estágios iniciais de regeneração, sobre as outras duas, as espécies nativas, especialmente nos habitats mais eutróficos e turvos, enquanto que fragmentos de *E. najas* têm uma vantagem competitiva em habitats menos turvos, oligotróficos em lugares dominados por areia. Os resultados do experimento realizado *in situ* mostraram que *E. najas* apresenta melhor desempenho em ambos os ambientes comparado com *H. verticillata*. Nos tanques houve relação negativa entre a densidade da invasora e a biomassa de *E. najas*, demonstrando elevado potencial competitivo da primeira espécie. Os experimentos demonstram resultados diferentes dos dados obtidos *in situ*, que demonstram que *H. verticillata* prefere habitats lóticos e desloca *E. najas* em vários habitats da planície de inundação do alto rio Paraná.

**Palavras-chave:** Hydrocharitaceae, invasora, reservatório, ecologia vegetal



**Effect of sediment type, habitat and competitive on the establishment of a species of native submerged macrophyte (*Egeria najas*) and one exotic (*Hydrilla verticillata*) in floodplain of the upper Paraná**

**ABSTRACT**

Colonization and competition are key mechanisms in spatial and temporal dynamics of communities. Currently, alien species have invaded many ecosystems, affecting native plants and changing ecological processes. This study of apical shoots of three species of Hydrocharitaceae: *Egeria najas*, *E. densa* and *Hydrilla verticillata*. The shoots were left to dry on clay or sand from zero to four days, and were then returned to aquaria containing water. To approximate natural conditions, the aquaria containing clay had higher turbidity and nutrient (P and N) concentrations than did the aquaria with sand. Evaluated the potential for establishment and competition of submerged macrophytes *H. verticillata* (exotic), together with the native *E. najas*. Fragments were planted in pots and left in two environments (in the main channel of the Paraná River and in a lake) for 30 days. These species were also planted in tanks and subjected to a competition experiment, using the additive method, with constant density of *H. verticillata*. *E. najas* been considered the target species. All species dried faster on sand substrate, which led to lower regeneration (in terms of dry weight, length, sprout and root formation) in this treatment. *H. verticillata* fragments elongated faster than the other species, but *E. najas* was the most successful species (in terms of increase in dry weight) in the sand treatment. Our results indicate exotic *H. verticillata* has a competitive advantage, at least in its early stages of regeneration, over the other two, native species, especially in more eutrophic and turbid habitats; whereas *E. najas* fragments have a competitive advantage in less-turbid, oligotrophic and sand-dominated sites. The results obtained *in situ* showed that *E. najas* had a better performance than *H. verticillata* in both habitats. However, in the tanks there was a significant negative relationship between the density of *H. verticillata* and the biomass of *E. najas*, showing high competitive potential of the first species. Experiments carried out *in situ* are in accordance with the distribution of *E. najas* which prefers lentic habitats, while the competition experiment indicates that *E. najas* may be displaced by the exotic species when both colonize the same sites.

**Keywords:** Hydrocharitaceae, aquatic weed, reservoir, plant ecology

# SUMÁRIO

## Capítulo 1

1.Introdução .....	01
Revisão bibliográfica .....	04
2. Distribuição e processos de estabelecimento e colonização de plantas aquáticas.....	05
3. Invasão Biológica.....	14
3. 1. Histórico.....	14
3. 2. Nomenclatura sobre as invasões ecológicas.....	16
3. 3. Prejuízos gerados pelas invasões de espécies vegetais .....	17
3. 4. Fatores que influenciam as invasões.....	19
4. Competição entre plantas aquáticas.....	21
5. Considerações finais.....	24
6. Referências.....	24

## Capítulo 2 .....42

Efeito do tipo de habitat, sedimento e competição entre duas espécies de Hydrocharitaceae em uma planície de inundação Tropical.....	43
--	----

## Anexos.....68

## Introdução

Diversas espécies de Hydrocharitaceae colonizam ecossistemas aquáticos naturais ou artificiais (p. ex., reservatórios) na região Neotropical, sendo essas um importante componente desses ecossistemas (BINI et al., 1999; MARCONDES et al., 2003; THOMAZ et al., 2006; BIANCHINI JR. et al., 2006, CAMARGO et al., 2006). Apesar da importância ecológica dessas macrófitas para a manutenção da biodiversidade e funções dos ecossistemas aquáticos lóticos e lênticos (ESTEVES, 1998), elas podem também acarretar prejuízos para os usos múltiplos dos ecossistemas aquáticos. Por exemplo, perturbações devido ao crescimento excessivo de *Egeria najas* e *E. densa* têm sido registrados, especialmente depois de 1990, em reservatórios da bacia do rio Paraná (TANAKA et al., 2002; MARCONDES et al., 2003).

Os fatores que regulam a distribuição de plantas aquáticas variam em diferentes escalas espaciais (RIIS, et al., 2001; LACOUL; FREEMAN, 2006). Entre os fatores que afetam a distribuição de espécies, podem ser citados a dispersão, distância do local de origem, barreiras geográficas e, inclusive, o acaso, dentre outros. Em geral a maioria das espécies nos continentes confina-se a tipos particulares de ecossistemas, e quando a espécie é restrita a uma região geográfica, é conhecida como endêmica (MCNEELY, 2001).

Introduções de espécies exóticas são um problema proeminente que ecólogos e gestores ambientais enfrentam. A proliferação de espécies invasoras pode afetar negativamente as espécies nativas, podendo causar extinção de espécies, degradação dos habitats, mudanças no funcionamento dos ecossistemas e facilitação para novas invasões (VITOUSEK; et al. 1996; D'ANTONIO, et al. 2000; EHRENFELD; 2003; D'ANTONIO; HOBBIE; 2005). Introduções estão aumentando em todo o mundo, particularmente em ecossistemas aquáticos, especialmente os de água doce (COHEN; CARLTON, 1998; LODGE, et al. 1998; RICCIARDI; RASMUSSEN, 1998). Apesar de ecossistemas aquáticos de água doce abrangerem apenas 0,01% da superfície do planeta, os mesmos apresentam 9,5% do número total das espécies descritas (BALIAN et al., 2008), mas também a maior taxa de extinção (JENKINS, 2003).

Recentemente, registrou-se a presença de *Hydrilla verticillata* (L. f.) Royle, uma macrófita aquática submersa invasora de origem asiática da família Hydrocharitaceae, em águas brasileiras, sendo que a mesma foi encontrada pela primeira vez no ano de 2005 em represas do rio Tietê (R. Pitelli, comunicação pessoal).

Atualmente essa espécie já se encontra disseminada em reservatórios e áreas naturais da bacia do rio Paraná, incluindo a planície de inundação do alto rio Paraná (THOMAZ et al., 2009a), o qual é o único trecho não represado desse rio em território brasileiro e que tem especial interesse para a conservação da biodiversidade. A colonização por essa espécie é preocupante sob vários aspectos, pois a mesma pode apresentar elevada capacidade competitiva sobre outras espécies submersas (MONY et al., 2007; SOUSA et al., 2009).

Espécies de Hydrocharitaceae são pouco estudadas em seus habitats nativos (THOMAZ; BINI, 2003), mas os poucos dados disponíveis indicam que a reprodução sexual das plantas do gênero *Egeria* e sua dispersão através de sementes não são relevantes (COOK; URMI-KONIG, 1985; KISSMANN, 1997). Assim, a emissão de propágulos vegetativos pode ser um importante meio para dispersão. Este processo de dispersão foi também reconhecido para *H. verticillata* (SCULTHORPE, 1967).

Embora nutrientes, água e sedimento possam limitar o crescimento da vegetação submersa (CAMARGO et al., 2003; PIERINI; THOMAZ, 2004; THOMAZ et al., 2007), em geral a radiação aquática é considerada o principal fator abiótico que limita o estabelecimento, colonização e o crescimento dessas plantas (CHAMBERS; KALFF, 1985; MADSEN et al., 2001; TAVECHIO; THOMAZ, 2003). Dependendo das características químicas e físicas da água, certas espécies podem ter uma vantagem competitiva sobre outras. Por exemplo, *H. verticillata* apresenta baixos valores do ponto de compensação de luz e elevados valores do ponto de saturação da luz (KIRK, 1995) e pode crescer muito rápido mesmo sob baixas intensidades de radiação luminosa, competindo de forma vantajosa com outras espécies morfológicamente semelhantes, como, por exemplo, *E. densa* (BARKO; SMART, 1981; MONY et al., 2007).

Além da luz e nutrientes, o estresse decorrente da dessecação é também um importante determinante do crescimento da vegetação em ecossistemas aquáticos, sendo as espécies submersas as mais sensíveis a esse tipo de estresse (HAVENS et al., 2004; PIERINI et al., 2006; THOMAZ et al., 2006; SILVEIRA et al., 2009).

Grandes diferenças na qualidade do sedimento são constatadas em diferentes habitats de um mesmo ecossistema ou entre diferentes ecossistemas. Em geral, águas mais turbidas e com dominância de argila difere consistentemente daquelas onde domina areia. Sedimentos arenosos são mais pobres em nutrientes do que os argilosos (BARKO; SMART, 1986; BARKO et al., 1986; THOMAZ et al., 2007) e isso pode se refletir nas características físicas e químicas da água. Em reservatórios e habitats

aquáticos naturais localizados na bacia do Rio Paraná, por exemplo, as concentrações de fósforo da água e do sedimento são positivamente correlacionadas (BINI et al., 1999) e as concentrações de fósforo também são usualmente inferiores em habitats menos turbidos (PAGIORO et al., 2005). Esses resultados indicam que, nesses ecossistemas, as características físicas e químicas da água são relacionadas com as características do sedimento e, assim, ambos podem determinar a distribuição de macrófitas.

A densidade de plantas também é conhecida como outro fator importante que influencia o crescimento e a sobrevivência de plantas juvenis, podendo influenciar a interceptação de luz e absorção de nutrientes e com isso limitar suas distribuições (THOMPSON et al., 1990; CREED et al., 1997).

Entretanto, praticamente desconhece-se de que maneira as macrófitas submersas respondem ao estresse de seca sob diferentes situações dominadas por argila (água mais turbida) ou areia (água menos turbida) e, principalmente, como espécies nativas (p. ex., *E. najas*) respondem ao aumento da densidade de espécies invasoras (p. ex., *H. verticillata*).

**Capítulo 1**  
**REVISÃO BIBLIOGRÁFICA**

## 2. Distribuição e processos de estabelecimento e colonização de plantas aquáticas

As macrófitas aquáticas retornaram do ambiente terrestre para o ambiente aquático ao longo de sua evolução, mostrando uma marcada gradação nas adaptações para a vida no ambiente aquático, o que determina suas distribuições em pequenas escalas (i. e., na região litorânea).

Plantas aquáticas vasculares têm uma ampla distribuição, sendo encontradas em todas as regiões biogeográficas do mundo. A ampla distribuição de macrófitas vasculares foi observada logo em meados do século XIX por pesquisadores como De Candolle (1855) e Darwin (1859). Análises mais recentes confirmam que macrófitas vasculares são em sua maioria cosmopolitas: 11% de todas as espécies ocorreram em pelo menos três regiões biogeográficas e 41% de todas as famílias espalham-se por seis dessas regiões (CHAMBERS et al. 2008).

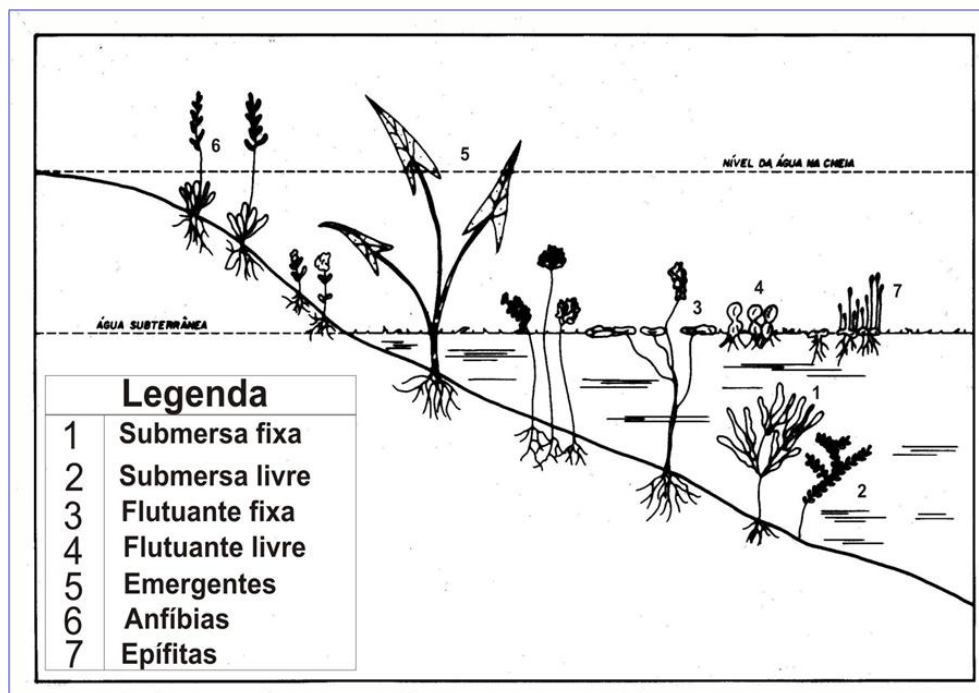
Apesar do isolamento dos seus habitats, plantas aquáticas tendem a ter uma distribuição mais ampla do que as terrestre (SANTAMARIA, 2002). Algumas espécies aquáticas têm grande dispersão geográfica, não se sabendo ao certo a sua origem, como por exemplo, o gênero *Pistia* que começou a se espalhar pelo mundo por causa da influencia humana, através de viagens, principalmente pela navegação, considerado um dos meios mais antigos de transporte (POTT; POTT, 2000).

Sculthorpe (1967) identificou entre as hidrófitas que 60% delas possuem extensa distribuição em todo o mundo (ou seja, ocorrendo em mais de um continente), enquanto 40% foram confinados a um único continente. Endemismos locais são raros, embora ocorram principalmente nos trópicos (COOK; LUOND, 1982, COOK, 1990). Um estudo apresentado por Chambers et al. (2008) corrobora essa informação; segundo esses autores as duas regiões mais ricas em endemismo são a Afrotropical e a Neotropical (64% e 61%, respectivamente, do total das espécies presentes nesses locais), seguidos pela Austrália (46%), região oriental (43%), Neo-ártica (42%), Paleoártico (28%), e negligenciado ou ausente no Pacífico (7,4%) e Antártica (onde não há espécies endêmicas de macrófitas).

Algumas famílias de plantas têm fortes afinidades tropicais, com maior diversidade de espécies nos trópicos (p. ex., Podostemaceae, Hydrocharitaceae, Limnochariataceae, Mayacaceae, Xyridaceae, Eriocaulaceae, Pondeteriaceae, Aponogetonaceae) (CROW, 1993). Outras são essencialmente de ambientes temperados (por exemplo, Potamogetonaceae, Juncaginaceae, Sparganiaceae, Haloragaceae, Elatinaceae, Callitrichaceae e Hippuridaceae (CROW, 1993).

Os três principais fatores para determinar a distribuição das espécies em um novo habitat são: a habilidade competitiva relativa entre as espécies presentes, a disponibilidade de recursos no sistema e o tipo e frequência de perturbações (CAMPBELL; GRIME, 1992).

Em geral, as macrófitas aquáticas distribuem-se na região litorânea de acordo com a profundidade. Macrófitas submersas habitam locais mais profundos sucedidas pelas macrófitas enraizadas com folhas flutuantes e por fim as emergentes que geralmente ocupam a zona marginal (SCULTHORPE, 1967). A distribuição de uma população corresponde a sua abrangência geográfica, que está geralmente limitada pela extensão do habitat adequado e por barreiras de dispersão. Dentro dos limites de distribuição, a densidade de uma população pode variar de acordo com as diferenças na qualidade do habitat (RICKLEFS, 2003). Comunidades de diferentes formas de vida podem coexistir ou ocorrer independentemente em habitats com condições favoráveis ao seu crescimento (PIERINI, 2001). Pedralli (1990) demonstrou em pequena escala espacial os diversos tipos morfológicos de macrófitas aquáticas, e suas distribuições na zona litoral de lagos (Fig.1).



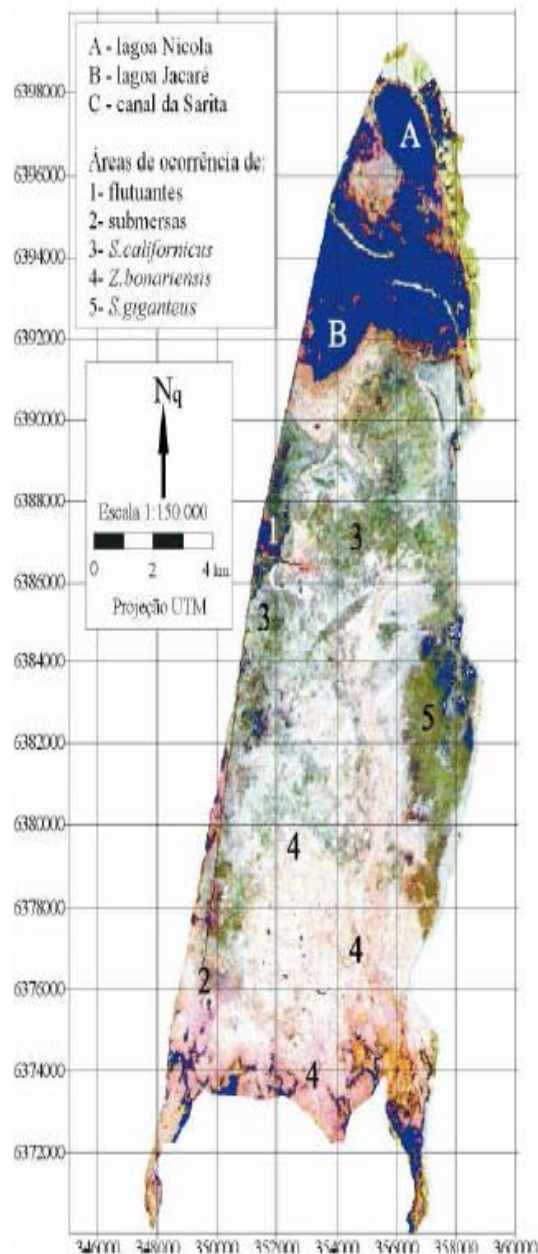
**Figura 1:** Distribuição dos diversos tipos morfológicos de macrófitas aquáticas em pequena escala segundo Pedralli (1990).

De acordo com Sculthorpe (1967), os corpos d'água habitados por plantas aquáticas podem ser arbitrariamente divididos em quatro tipos principais:



- a) **Águas paradas com água doce:** lagos, represas, laguinhos, campos de arroz inundados, pântanos, canais e fossas;
- b) **Água doce corrente:** fontes, rios, riachos, canais de irrigação, braços isolados de rios com meandros;
- c) **Água salobra:** costas de oceanos, estuários, lagoas, lagos sobre depósitos salinos;
- d) **Águas salgadas costeiras**

Estudos utilizando imagens de sensores com diferentes resoluções espaciais e espectrais têm buscado estabelecer diferenças no padrão de respostas nas distribuições de diferentes espécies e tipos morfológicos de macrófitas aquáticas (GRACIANI; NOVO, 2003; VASCONCELOS; NOVO 2003). O mapeamento e o monitoramento das mudanças na extensão e na distribuição de macrófitas aquáticas através da classificação digital de séries temporais foram realizados com eficácia em diferentes estudos (PETTERSON, et al., 2002; GIOVANNINI, 2004). Os dados de sensoriamento remoto permitem que ambientes de terras úmidas possam ser monitorados e analisados, determinando em uma ampla escala espacial as distribuições das diversas espécies e formas biológicas de macrófitas aquáticas (JENSEN, et.al., 1993). Desta forma esses sensoriamentos podem ajudar e facilitar as ações dos meios de manejo. A título de exemplo, na Figura 2, é apresentada uma imagem de satélite na qual são identificados pontos de alguns tipos morfológicos de macrófitas (GUASSELLI, 2005).



**Figura 2:** Imagem via satélite demonstrando os bancos de macrófitas do Banhado do Taim RS. (Guasselli, 2005)

Ao contrário dos animais aquáticos, como os peixes e os invertebrados, a maioria das espécies de macrófitas aquáticas não possui mobilidade, estando mais expostas às combinações de condições físicas e químicas de seus ambientes, que acabam por determinar a sua sobrevivência e em alguns casos a sua distribuição (ALI, et al., 1999; BINI et al., 1999; RIIS et al., 2000). Há cada vez mais evidências que fatores abióticos como a turbidez da água, o vento, nutrientes na coluna d'água, luz, temperatura e tipos de sedimentos têm um grande efeito, influenciando tanto a

distribuição e o estabelecimento, quanto a colonização dos diferentes tipos morfológicos de plantas aquáticas (BARRETT et al., 1993; ESTEVES, 1988; BACHMANN et al., 1999, LOW et al., 2001). Weiher e Keddy (1995) demonstraram que os gradientes de fertilidade são de grande importância para explicar a distribuição e o estabelecimento de espécie e a composição da comunidade. Macrófitas aquáticas submersas, por exemplo, são em geral limitadas pela radiação subaquática, e assim sendo, este fator é um grande regulador da distribuição e do estabelecimento desse tipo morfológico (CHAMBERS; KALLF, 1985; SPENCE, 1982; TITUS; ADAMS, 1979), enquanto as flutuantes livres são mais limitadas por nutrientes (BINI et al., 1999; CAMARGO et al., 2006).

Em lagos oligotróficos a colonização das plantas aquáticas é limitada, principalmente, pelas baixas concentrações de nutrientes e de carbono inorgânico características desses ambientes (BOSTON et al., 1989). Em alguns locais o estabelecimento de algumas macrófitas aquáticas depende da alta alcalinidade e de altos valores de pH (SPENCER; MABERLY, 1985). Desta maneira, diversos autores (SPENCER; MABERLY, 1985) sugerem que a adaptação fisiológica à utilização do bicarbonato por algumas espécies determina suas distribuições em diferentes ecossistemas. Em alguns casos a composição do sedimento também pode ser considerada um fator influenciador no estabelecimento e na colonização de macrófitas aquáticas submersas (BARKO; SMART, 1986).

A composição das comunidades de plantas aquáticas está vinculada a esses parâmetros abióticos como também os bióticos, e aos mecanismos de interação entre os bancos das diferentes espécies de plantas aquáticas. Apesar de uma clara tendência para formação de extensos bancos monoespecíficos (WETZEL, 1979), estes parâmetros podem sofrer variações sazonais, os quais podem alterar a distribuição e composição dos bancos de macrófitas, bem como sua biomassa total.

Parâmetros físicos são um dos principais fatores que limitam a distribuição das espécies e, além desses, podemos citar outros dois eventos que influenciam a distribuição e as formas de crescimento. O primeiro é a interação entre as espécies, (i.e. competição, predação e mutualismo), sendo estes determinantes para que uma espécie, ou sua forma de crescimento, possa persistir num determinado lugar; o outro fator seria a probabilidade e a história de vida das espécies nos ambientes (RICKEFLS, 2003).

Eventos meteorológicos extremos podem ter fortes implicações para a composição da comunidade, visto que eles podem criar perturbação física e alterar o relativo equilíbrio competitivo entre as espécies residentes (NILSSON et al., 1991; WILLBY;

EATON, 1993; JANSSON et al. 2000; BUCKLAND et al. 2001; RIIS; BIGGS, 2003; PEDERSEN; LARSEN; RIIS, 2003; FAY et al. 2003).

Em ambientes aquáticos as flutuações do nível de água têm forte influência na distribuição e composição de espécies. As variações nos níveis hidrométricos alteram a paisagem e criam novos espaços a serem ocupados. Muitas espécies dependem de eventos como a depleção dos níveis de água para que as margens sejam expostas, ou da erosão provocada pela cheia para a criação novos habitats (TOCKNER et al., 2000). Esses eventos são responsáveis por diversos padrões de distribuição de comunidades aquáticas, principalmente devido às alterações nos parâmetros abióticos dos ambientes durante as diferentes fases do ciclo hidrológico (NEIFF, 1990; BARRAT-SEGRETAIN, 1996) e também pela dispersão de espécies entre os ambientes quando estes se encontram conectados (BINI et al., 2001). A distribuição e a abundância das espécies nas margens dos lagos são determinadas tanto em curto como em longo prazo, pelo nível dessas flutuações de água (KEDDY; REZNICEK 1986; KEDDY, 1990).

Durante os períodos de águas baixas, as espécies emergentes e os bancos de sementes são os mais favorecidos para estruturar o ambiente. Inversamente, períodos de águas altas tendem a eliminar espécies arbustivas e permitir que sejam substituídas por espécies de folhas-flutuante e submersas mais tolerantes ao alagamento (KEDDY; REZNICEK 1982, 1986; VAN DER VALK; DAVIS 1976, 1978). Weither e Keddy (1995) demonstraram a importância dos níveis de água para o estabelecimento e a composição dessas comunidades de plantas aquáticas.

Porém, segundo Darwin (1859), as variáveis ambientais apenas desempenharam um papel secundário na determinação e na distribuição de espécies. Esse autor oferece uma explicação alternativa através de mecanismos como a imigração de indivíduos, que ocorre pela dispersão. Para os ambientes aquáticos são atribuídos os meios de dispersão, uns dos principais mecanismos responsáveis pela ampla distribuição das plantas aquáticas (DARWIN, 1859; POLLUX et al., 2005).

Plantas aquáticas apresentam várias adaptações morfológicas e fisiológicas que coletivamente determinam seu estabelecimento e colonização, e conseqüentemente seu sucesso nos ambientes aquáticos (BOSTON et al., 1989). O estabelecimento e a colonização de muitas macrófitas aquáticas além do seu local de origem nos últimos anos (SAN-JANSEN; GORDON, 1986; JAMES et al., 1998) é o resultado da grande plasticidade desses organismos envolvida em respostas às flutuações ambientais. A

dispersão e a colonização bem sucedida são um componente chave na dinâmica espacial e temporal na distribuição de macrófitas aquáticas. (SANTAMARIA, 2002).

Dispersão, estabelecimento e a colonização dessas plantas podem dar-se através de partes vegetativas e sementes, que são levadas através da hidrocoria ou zoocoria para diversos lugares. Dessa forma, partes vegetativas como: propágulos, fragmentos, rizoma ou tubérculos dormentes, são uns dos principais meios para que muitas espécies colonizem outras áreas (BARRAT-SEGRETAIN, 1996; MADSEN; SMITH, 1997, 1999; RYBICKI et al., 2001; CAPERS, 2003). Para as espécies submersas e enraizadas, dispersão via propágulo é importante para colonização e re-colonização das margens de ambientes aquáticos (CRAWFORD, 1979).

O fluxo em ambientes aquáticos fornece as condições ideais para dispersão de propágulos vegetativos (GRACE, 1993). Esses propágulos que estão a deriva apresentam “baixo custo” de produção, porque são capazes de capturar nutrientes da água, enquanto a dispersão e o estabelecimento acontecem (GRACE, 1993), e podem ser dispersos por distâncias consideráveis dentro de lagos onde as águas fluem lentamente (SANTAMARIA, 2002).

As amplas distribuições de muitas macrófitas aquáticas foram muitas vezes tomadas como evidências convincentes de altas taxas de dispersão (SANTAMARIA, 2002). A ampla distribuição dessas plantas aquáticas tem sido tradicionalmente explicada pela dispersão de propágulos vegetativos a longa distância por aves migratórias (DARWIN, 1859; ARBER, 1920; SCULTHORPE, 1967; HUTCHINSON, 1975) e atividade humana (COOK, 1985). Barreiras geográficas e os padrões de dispersão de longa distância são muitas vezes referenciados como um dos principais contribuintes da distribuição da flora aquática (JORDAN, 2001). Na tabela 1 pode-se observar alguns meios de dispersão descritos por autores para diversas espécies de macrófitas.

**Tabela 1:** Meios de dispersão das espécies de macrófitas suficientemente documentados de acordo com o trabalho de Barrat-segretain (1996). 0: ausente; +: presente; ++: grandes meios; em branco: não documentados; (?): Incerto

Espécies	Dispersão de propágulos	Meios de dispersão					Referências
		Vento	Água	Animais			
Pássaros	Peixes			Outros			
<i>Phragmites australis</i>	Aerênquimas, fragmentos e rizomas	++	+	0			De Vlaming & Proctor 1968; Barbé 1984; Bartley & Spence 1987; Cook 1987; Cook 1990b
<i>Typha sp.</i> <sup>(1)</sup>	Sementes, fragmentos, estolões, plântula	++	+				Barbe 1984; Cook 1987; Shipley et al. 1989
<i>Phalaris arundinacea</i>	Aerênquimas, fragmentos e rizomas	+	+	0			Sculthorpe 1967; De Vlaming & Proctor 1968; Cook 1990b
<i>Scirpus lacustre</i>	Sementes, fragmentos e rizomas	+	+				Detbioux 1989
<i>Utricularia sp.</i>	Turions e sementes	+	+				Alber 1920; Sculthorpe 1967; Winston & Gorham 1979; Bartley & Spence 1987
<i>Hippuris vulgaris</i>	Frutos, fragmentos e rizomas	+	++				Arber 1920; Bartley & Spence 1987
<i>Hottonia palustre</i>	Plântula e brotos soltos	+	++	+			Arber 1920; Shulthorpe 1967; Brock et al 1969; Van der Pijl 1972
<i>Juncus sp.</i>	Fragmentos vegetativos, plântulas		++	+			Arber 1920; Van der Pijl 1972
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	Sementes, frutos	0	++	+		+	Arber 1920; Sculthorpe 1967; Cook 1990b
<i>Chara sp.</i>	Oosporos	0	++	+			Proctor 1962; Kamat 1967; Wade 1990
<i>Polygonum sp.</i>	Aquênios		++	+			Staniforth & Cavers 1976
<i>Sparganium sp.</i> <sup>(2)</sup>	Sementes, fragmentos e rizomas	0	++	+			Westlake 1973; Cook & Nicholis 1987; Dethioux 1989; Cook 1990b
<i>Nuphar lutea</i>	Sementes, fragmentos e rizomas	0	++	+	+		Hestop-Harrison 1955; Van der Pijl 1972; Barbe 1984; Brock et al 1987; Smits et al 1989; Cook 1990b
<i>Nymphaea alba</i>	Sementes, fragmentos e rizomas	0	++	+	+		Sculthorpe 1967; Smits et al 1989
<i>Spirodela polyrhiza</i>	Planta inteira, turios		++	+	0	+	Jacobs 1947; Hilman 1961; Bartley & Spence 1987
<i>Ceratophyllum demersum</i>	Brotos, sementes, turions	0	++	+			Arber 1920; Sculthorpe 1967; Warsel 1971
<i>Eleocharis acicularis</i>	Sementes	0	+	+			Sculthorpe 1967; Cook 1990b

Cont..

Cont...

Espécies	Dispersão de propágulos	Meios de dispersão					Referências
		Vento	Água	Animais			
Pássaros	Peixes			Outros			
<i>Glyceria sp.</i>	Sementes	+(?)	+	+			Arber 1920; Sculthorpe 1967; Dethiox 1989; Cook 1990b
<i>Groelandia densa</i>	Sementes, propágulos vegetativos	0	+	+(?)			Cook 1990b
<i>Luronium natans</i>	Sementes, propágulos vegetativos	0	+				Cook 1990b
<i>Myriophyllum sp.</i>	Sementes, propágulos vegetativos, turions, rizomas e sementes	0	+	+		+	Sculthorpe 1967; Nichols & Shaw 1986; Kunii 1989
<i>Nasturtium officinale</i>	Sementes, propágulos vegetativos	0	+	0			Dethiox 1989
<i>Potamogeton crispus</i>	Turions, sementes	0	+				Nichols & Shaw 1986; Kunii 1989
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	Turions, aquênios	0	+				Arber 1920; Kadono 1974
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	Sementes, frutos, tubers	0	+	+			Arber 1920; Sculthorpe 1967; De Vlaming & Proctor 1968; Cook 1990b
<i>Potamogeton pectinatus</i>	Sementes, turions, rizomas	0	+	+			De Vlaming & Proctor 1968; Van Wijk 1986; Smits et al 1989
<i>Ranunculus sp.</i>	Sementes, propágulos vegetativos, rizomas		+	+			Arber 1920; Cook 1990b
<i>Potamogeton natans</i>	Turions, sementes, propágulos vegetativos		+	+	+		Arber 1920; Smits et al 1989; Wiegleb et al 1991
<i>Nymphoides peltata</i>	Sementes, fragmentos, rizomas e plântulas	0 ou +(?)	+	+	+	+	Smits et al 1989; Cook 1990a
<i>Hydrocharis marsus-ranae</i>	Sementes, turions, plântulas		+	+		+(?)	Sculthorpe 1967; Bartley & Spence 1987; Cook 1990b
<i>Lemna sp.</i> <sup>(4)</sup>	Planta inteira, turions, sementes	0	+	+		+	Arber 1920; Jacobs 1947; Keddy 1976; Dethioux 1989; Cook 1990a
<i>Elodea canadensis</i>	Propágulos vegetativos, turions	0	+	+		+	Arber 1920; Sculthorpe 1967; Van der Pijl 1972; Nichols & Shaw 1986
<i>Callitriche sp.</i> <sup>(5)</sup>	Brotos, frutos, sementes	0	+	+	+	+	Arber 1920; Dethioux 1989; Cook 1990b
<i>Berulla erecha</i>	Sementes	0	+	+(?)	+(?)	+(?)	Cook 1990

Para que ocorra uma ampla, e bem sucedida distribuição de plantas aquáticas, é necessário mais que altas taxas de dispersão (SANTAMARIA 2002), é de extrema

importância que as condições abióticas desses novos habitats sejam favoráveis para o estabelecimento e a conseqüente colonização (MCDONNELL; PICKETT, 1989)

### **3. Invasão biológica**

Ecossistemas aquáticos em todo o mundo são particularmente vulneráveis à invasão por espécies exóticas infestantes, que também podem afetar negativamente esses ecossistemas do ponto de vista ecológico e sócio-econômico (COETZEE, et al. 2009).

O que faz uma espécie exótica vir a ser uma espécie invasora são as características que a difere das nativas. A maioria das espécies exóticas é mais generalista, utiliza recursos diversos (inclusive os das nativas), apresenta um elevado potencial reprodutivo e tem mais de um ciclo reprodutivo por ano, apresenta facilidade na dispersão de sementes e aclimatação mais rápida a mudanças das condições ambientais criadas pelo homem, tendo em vista que a maioria das espécies exóticas é encontrada em habitats modificados próximos a concentrações humanas (PIVELLO, 2008).

As espécies invasoras são organismos introduzidos que, fora da sua área de distribuição natural, ameaçam ecossistemas, habitats ou outras espécies. A introdução de espécies é considerada a segunda maior causa de extinção de espécies no planeta, afetando diretamente a biodiversidade, a economia e a saúde humana (HOBBS; MOONEY; 1986; BRAITHWAITE; LONSDALE; 1987; VITOUSEK; et al. 1987; BRAITHWAITE; et al. 1989; CRONK; FULLER; 1995; VITOUSEK et al. 1996; DUQUES; MOONEY, 1999; WILLIAMSON, 1999; PIMENTAL et al. 2000; RICKLEFS, 2003). Além de ocupar o espaço de espécies nativas, as espécies invasoras podem alterar processos ecológicos (ZILLER, 2000).

#### **3.1. Histórico**

Nos últimos 100 anos, o aumento do número de viagens e comércio, resultou na introdução de muitas espécies de vegetais aquáticos para além de suas regiões de origem, e neste intervalo, a sua posterior propagação por vezes tem sido extremamente rápida (SIMPSON, 1984).

Embora Darwin, em 1859, já tivesse notado o problema das invasões biológicas, o primeiro cientista a escrever sobre o assunto foi Charles Elton, em seu livro de 1950

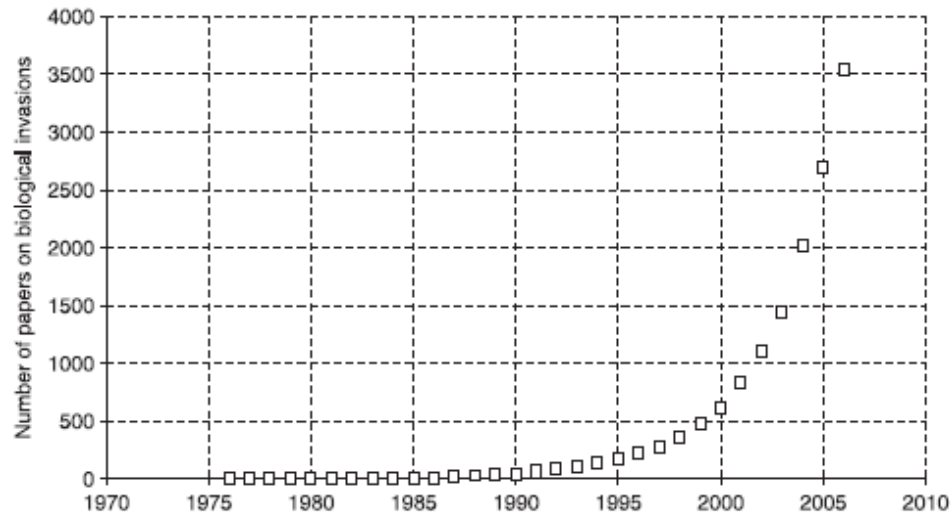


“Ecology of invasions by animals and plants”, no qual ele adverte para a necessidade de conhecer melhor essas espécies e estabelecer estratégias de controle (WILLIAMSON, 1996). Assim, esse livro ficou conhecido como o ponto de partida para investigações mais aprofundadas acerca das invasões biológicas, difundindo o interesse por estudos sistemáticos com esse enfoque. Atualmente, esse tema ocupa o centro da ecologia teórica e aplicada, abrangendo aspectos multi-disciplinares com crescentes conexões em muitas outras disciplinas (RICHARDSON; PYSEK, 2007).

No entanto, somente por volta de 1980 a comunidade científica realmente percebeu o grande problema que as invasões biológicas representavam (PIVELLO, 2008). Países como Austrália e Nova Zelândia têm um longo histórico sobre invasão biológica. Na Austrália, 31% das espécies invasoras foram introduzidas como ornamentais, 18% de forma acidental, 15% para usos diversos e 36% para fins desconhecidos; das espécies introduzidas para fins ornamentais, nos últimos 25 anos, 65% delas foram naturalizadas no país. Na Nova Zelândia, há cerca de 24 mil espécies introduzidas, sendo mais de 70% para fins ornamentais. Dessas espécies, cerca de 240 se tornaram invasoras e calcula-se uma taxa de aumento de quatro novas espécies invasoras por ano (ZILER, 2001). Nos Estados Unidos, os estados com maior número de plantas exóticas que se tornaram invasoras são os que têm climas mais amenos, ou seja, o Havaí, a Flórida e a Califórnia. Na Flórida, 45% das plantas consideradas invasoras pelo “Florida Exotic Pest Plant Council” foram introduzidas para fins ornamentais, havendo indícios de que esse número pode chegar a 60% (GORDON; THOMAS, 1994). Num inventário realizado em 1988, nesse mesmo estado, para definir a extensão de áreas de água doce invadidas por exóticas, detectaram-se 137 espécies aquáticas numa área de 175.000 hectares. Destas, 22 eram exóticas e cobriam 26% dessa área, dos quais 62% correspondiam à infestação de *Hydrilla verticillata* (WESTBROOKS, 1998).

Mais recentemente, na década de 90, as invasões passaram a ser reconhecidas como uma das maiores ameaças para a biodiversidade do planeta (HEYWOOD, 1989; CRONK; FULLER, 1995; PYSEK; PRACH, 1995; WILLIAMSON, 1996; MEFFE; CARROL, 1997), e até agora parece que o único continente onde não há introdução de espécies vegetais é a Antártica (USHER, 1988).

Em virtude das preocupações supra-mencionadas, os estudos sobre invasão ecológica estão aumentando, conforme demonstrado no trabalho de Richardson e Pysek (2008) (Fig.3)



**Figura 3:** Crescimento do número de documentos em invasão biológica publicado até 2006 e registrada na Web of Science (RICHARDSON; PYSEK, 2008).

### 3.2. Nomenclatura sobre as invasões ecológicas

Quando se trata do termo invasão biológica, alguns termos de como esse tema é tratado são de suma importância para o seu melhor entendimento. Richardson et al. (2000) e Pysek et al. (1995) definem a nomenclatura sobre invasão biológica da seguinte forma:

**Espécie nativa:** espécie que evolui no ambiente em questão ou que lá chegou desde épocas remotas, sem a interferência humana.

**Espécie exótica:** espécie que está em ambiente diferente de seu local de origem, por ação do homem (intencional ou acidental).

**Exótica casual:** espécie que coloniza um habitat fora de seu ambiente de origem, sem a capacidade de formar população persistente.

**Exótica naturalizada:** espécie que coloniza um habitat fora de seu ambiente de origem, capaz de formar população persistente e de conviver com a comunidade nativa sem invadir ecossistema natural ou antrópico.

**Invasora:** espécie exótica em ecossistema natural ou antrópico, que desenvolve altas taxas de crescimento, reprodução e dispersão.

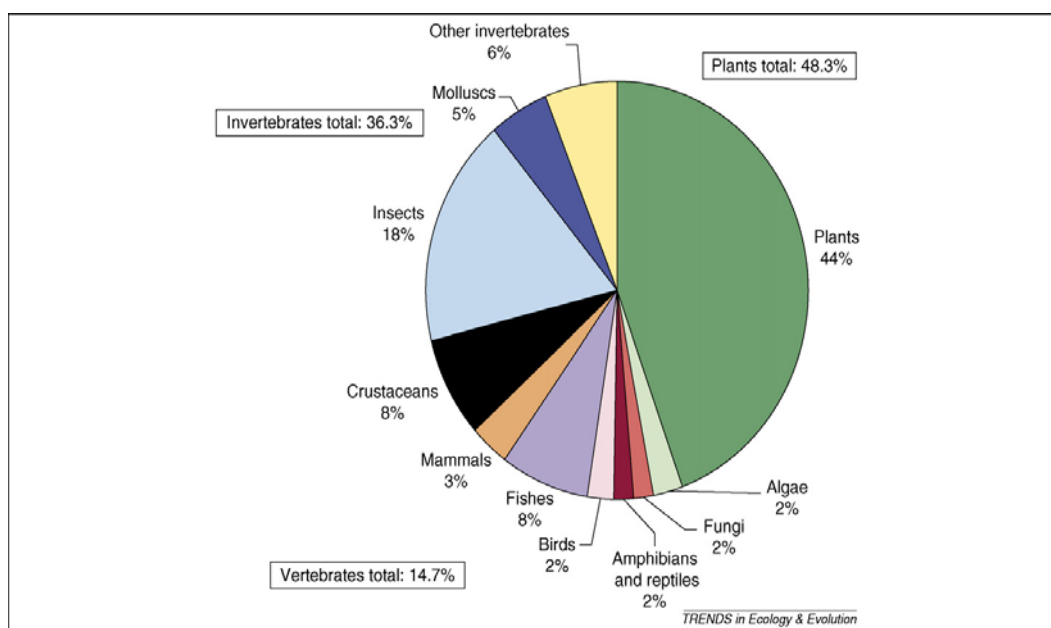
**Praga:** espécie exótica ou não, indesejável no local por razões geralmente econômicas.

**Superdominante:** espécie nativa que se comporta como invasora, mediante desequilíbrio ambiental.

Assim espécies invasoras são cada vez mais reconhecidas como uma grave ameaça para a conservação da biodiversidade em unidades de conservação (HUMPHREIS, et al. 1991; CRONK; FULLER, 1995; LUKEN; THIRERET, 1997, SCHMITZ, et al. 1997).

### 3.3. Prejuízos gerados pelas invasões de espécies vegetais

Entre os impactos decorrentes da invasão biológica, estão as alterações nos processos ecológicos essenciais do ecossistema como: ciclagem de nutrientes, produtividade vegetal, cadeias tróficas, estrutura, dominância, distribuição e funções de espécies, distribuição de biomassa, densidade de espécies, porte da vegetação, índice de área foliar, taxa de decomposição e, por fim, a perda da biodiversidade (MACK et al., 2000). Dentre vários organismos, as plantas são as que apresentam as maiores taxas de invasão, seguidas dos insetos e peixes (PYSEK et al., 2008) (Fig. 4).



**Figura 4:** Estudos classificados de acordo com o grupo taxonômico e região geográfica de invasão. Plantas estão entre os organismos com maior taxa de invasão biológica (PYSEK et al., 2008).

Muitas pesquisas mostram que invasões de plantas exóticas podem alterar radicalmente comunidades de plantas nativas (MACK et al. 2000; LEVINE et al. 2003; MICHELAN et al., in press). Segundo Parker et al. (1999), as invasões biológicas podem causar impactos em diversos níveis, incluindo efeitos sobre os indivíduos

(morfologia, comportamento, mortalidade, crescimento), efeitos genéticos (alteração de padrões de fluxo gênico, hibridização), efeitos sobre a dinâmica de populações (abundância, crescimento populacional, extinção), sobre a comunidade (riqueza de espécies, diversidade, estrutura trófica) e sobre processos do ecossistema (disponibilidade de nutrientes, produtividade, regime de perturbações).

Podemos citar alguns casos que se tornaram clássicos e contribuíram para alertar sobre o problema das invasões biológicas. No caso das plantas aquáticas, muitas foram introduzidas como ornamentais. *Salvinia molesta* DS Mitchell e *Eichhornia crassipes* Solms-Laub.), (aguapé) são exemplos de plantas aquáticas sul-americanas que se tornaram infestantes de lagos e represas de toda a faixa tropical do globo. Historicamente, as águas da África do Sul têm sido invadidas por uma série de macrófitas aquáticas que tem efeitos econômicos e ambientais como prejuízo para a pesca e obstrução de lagos e canais. As piores invasões ocorreram por aguapé (*Eichhornia crassipes* Solms-Laub.), (*Myriophyllum aquaticum* (Vell.), *Salvinia* (*Salvinia molesta* DS Mitchell), (*Pistia stratiotes* L.), (*Azolla filiculoides* Lamarck) (HILL, 2003). Todas essas espécies causaram danos econômicos, à navegação e recreação.

Nos últimos anos, uma nova espécie foi identificada nas águas Sul Africanas, a hydrilla (*Hydrilla verticillata*), uma macrófita aquática submersa enraizada, nativa da Ásia (COOK; LÜÖND, 1982), que se tornou uma das principais plantas daninhas particularmente no sudeste dos E.U.A. (BLACKBURN, et al. 1969; WELDON, et al. 1969; HALLER, 1982), onde é classificada como a pior daninha submersa. Apesar do seu prejuízo econômico, muito pouco se sabe sobre ela na África do Sul, incluindo sua atual e potencial distribuição, contendo apenas registro dessa espécie em uma barragem chamada Pongolapoort, em KwaZulu-Natal (COETZEE, 2006). O potencial para a disseminação de hydrilla em toda África do Sul é particularmente preocupante devido a impactos negativos associados à sua ocorrência em sistemas aquáticos, pois essa espécie pode deslocar substancialmente a vegetação nativa e causar mudanças circundante na biota pelo rápido aumento na densidade e biomassa (HALLER, 1978; DIBBLE, et al., 1996b; MADSEN, 1997).

*Hydrilla verticillata* é uma invasora recente de águas brasileiras (primeiros registros em 2005; THOMAZ et al., 2009a) e atualmente essa espécie já se encontra disseminada em reservatórios e áreas naturais da bacia do rio Paraná (THOMAZ et al., 2009b). A colonização por essa espécie é preocupante sob vários aspectos, pois a

mesma pode apresentar elevada capacidade competitiva sobre outras espécies submersas (MONY et al., 2007). Assim, além de comprometer a biodiversidade, colocando em risco espécies nativas, a mesma pode agravar os problemas para os usos múltiplos dos ecossistemas aquáticos brasileiros. Tem sido demonstrado, que *H. verticillata* altera fatores limnológicos (SMART; BARKO, 1988; POSEY et al. 1993) que, por sua vez, afeta a composição da comunidade biológica residente (WITTENBERG; COCK, 2001). Em explosões populacionais periódicas, esta espécie diminui a oxigenação da água, levando à morte peixes e outros organismos aquáticos (WITTENBERG; COCK, 2001).

### **3.4. Fatores que influenciam as invasões**

A invasão de um ecossistema por novas espécies é influenciada por três fatores que, embora não sejam os únicos, são considerados os principais: (i) o número de propágulo que entra no novo ambiente (pressão do propágulo), (ii) as características morfológicas de novas espécies (i.e. estruturas de resistência como tubérculos e turions características da invasora *H. verticillata*) e (iii) a disponibilidade do ambiente à invasão por novas espécies (invasibilidade) (LONSDALE, 1999). O processo de invasão biológica é dividido em fases distintas: a chegada (ou introdução) da espécie, seu estabelecimento (ou fixação), sua expansão e o equilíbrio da espécie na comunidade (WILLIAMSON, 1996).

Alterações climáticas são consideradas um importante motor na dinâmica da comunidade e da invasibilidade. O clima, por exemplo, foi identificado como um dos principais fatores que contribuem para o aumento da capacidade de estabelecimento de espécies exóticas (DUKES; MOONEY, 1999).

As interações entre os organismos e os fatores abióticos determinam o sucesso de estabelecimento de novas espécies (KOLAR; LODGE, 2001). As mudanças da interação competitiva é uma possibilidade para uma conseqüente invasão biológica (WILLIAMSON, 1996) em que espécies invasoras podem ter maior sucesso competitivo sobre espécies nativas (CALLAWAY; ASCHEHOUNG, 2000; WALTER; VITOUSEK, 1991; KWIATKOWSKA et al. 1997).

Experimentos são a melhor abordagem para estabelecer relações causais e, portanto, são importantes para a compreensão dos mecanismos de invasão (SCHOENER; SPILLER, 1999; LEVINE, 2000; LEVINE et al. 2003). No entanto, as

experiências são por si só insuficientes para compreender plenamente as invasões. Devido à grande variabilidade dos sistemas ecológicos, a realização de experimentos tem sido limitada. Em geral, os resultados obtidos nesses experimentos limitam a capacidade de generalizações ou extrapolações para o ambiente natural, sendo relacionados apenas com a área específica, período de tempo ou de espécies selecionadas como estudo de caso. Além disso, nem todas as perguntas sobre invasões ainda podem ser abordadas através da experimentação, por exemplo, como é a resistência dos ambientes naturais a invasões (SOL; INGOLF, 2008). Manipulações experimentais, em pequena escala, têm demonstrado uma relação negativa entre a riqueza de espécies nativas e invasibilidade (TILMAN, 1997; CRAWLEY et al. 1999, STACHOWICZ et al. 1999; NAEEM et al. 2000, LYONS; SCHWARTZ, 2001), em contrapartida, estudos observacionais em grande escala demonstraram correlações positivas entre espécies nativas e riqueza de invasoras (PLANTY-TABACCHI, 1996, LONSDALE, 1999, SMITH; KNAPP, 1999; STOHLGREN et al. 1999), embora trabalhos observacionais também encontrem tendências contrárias no mesmo ecossistema para espécies diferentes (e.g., THOMAZ et al., 2009b). Esta discrepância sugere que a escala de estudos em invasão biológica tem uma influência importante sobre os resultados.

A invasão biológica em ecossistemas naturais é um dos principais problemas para ações conservacionistas gerando diversos prejuízos financeiros e econômicos. Uma análise recente concluiu que as espécies exóticas invasoras, nos Estados Unidos, causam perdas econômicas que totalizam 137 bilhões de dólares por ano (PIMENTEL et al., 2000). Dessa forma, os modelos ecológicos gerados em escalas locais são de suma importância para identificar áreas mais vulneráveis e de mais fácil acesso a estas espécies e, conseqüentemente, direcionar as ações de manejo. Para isso, é imprescindível a escolha de variáveis ambientais que reflitam a heterogeneidade em escala local e, principalmente, estejam relacionadas à biologia das espécies estudadas.

#### **4. Competição entre plantas aquáticas**

Um dos objetivos fundamentais no estudo de ecologia de comunidades e populações é medir os efeitos das interações bióticas entre os organismos, principalmente a competição. Em seguida, compreender como esses efeitos trazem conseqüências em nível de toda a comunidade (GRIME, 1979; TILMAN, 1988; HUBBELL, 2000).

Os mecanismos de competição na natureza e a sua importância vêm sendo intensamente estudados pelos ecólogos nas últimas décadas (RICKLEFS; MILLER, 2000), e a compreensão das estratégias competitivas de espécies exóticas de plantas atraíram um grande número de pesquisadores nos últimos 20 anos (REJMANEK; RICHARDSON, 2000; LONSDALE, 1999; WILLIAMSON, 1999). Durante o decorrer da ecologia moderna, os estudos de competição tornaram-se um importante papel no arcabouço teórico dessa ciência.

E. Odum (1988) define competição como a interação de dois organismos que procuram os mesmos recursos. Begon et al (1996) definiram competição em seu livro como “uma interação entre indivíduos, provocada por uma necessidade comum de um recurso e que leva à redução da sobrevivência, crescimento e/ou reprodução de pelo menos alguns dos indivíduos competidores envolvidos”. Segundo Krebs (2001), competição ocorre entre “duas espécies que utilizam o mesmo recurso limitado, ou que buscam recursos, em detrimento de ambos.”

Uma vez que as plantas estão estabelecidas em um determinado biótopo, as mesmas são submetidas a diferentes interações com outras espécies. A competição, além de ser um dos principais tipos de interação, é reconhecida como um importante mecanismo durante o processo de sucessão das comunidades (BARRAT-SEGRETAIN, 1996).

Na competição as atividades de um indivíduo afetam a performance de outros, sejam pertencentes à mesma espécie, cuja a interação é uma competição intra-específica, sejam pertencentes a espécies diferentes, cuja competição é interespecífica (RICKLEFS, 2003).

A interação competitiva muitas vezes envolve o espaço, alimento e/ou nutrientes (BEGON, et al., 1996). A essência da competição interespecífica, por exemplo, é que os indivíduos de uma espécie sofrem redução em fecundidade, crescimento ou

sobrevivência como resultado da exploração de recursos ou interferência de indivíduos de outra espécie (KREBS, 1972).

Schoener (1983) subdivide a competição em seis categorias, de acordo com os seus mecanismos.

**Competição por recursos:** baseada na utilização de recursos renováveis;

**Competição por habitat:** baseada na ocupação de espaços abertos;

**Competição por crescimento sobre outra planta:** ocorre quando o indivíduo cresce e priva o outro de luz, água e nutrientes, ou algum outro recurso para o seu desenvolvimento;

**Competição química (alelopatia):** ocorre pela produção de compostos (toxina) por um indivíduo, e esses compostos afetam negativamente algum indivíduo desprovido desses mecanismos (observado mais nas plantas), sendo que esse processo pode ocorrer à distância, após difusão no ambiente;

**Competição territorial:** é observado em espécies que defendem seu espaço;

**Competição por encontros:** concorrência envolvendo a transição;

Em geral, as plantas aquáticas apresentam três desses mecanismos. O mecanismo por recurso, por crescimento sobre outra planta e o químico, os quais podem ser considerados como estratégias competitivas.

As estratégias competitivas estão relacionadas com a teoria da alocação ótima de recursos (BLOOM et al., 1985; TILMAN, 1988), a qual prevê que as plantas alocam recursos de acordo com a limitação proporcional desses recursos (HARPER, 1977; PIANKA, 1986; ODUM, 1988). Neste caso, algumas plantas podem afetar a disponibilidade de recurso para as outras espécies através de sua utilização, o que pode ter efeito sobre o desempenho dos atributos morfológicos e funcionais (taxas de crescimento) das espécies competidoras, conhecida também por exploração de recursos. Essa exploração somente ocorre se o recurso em questão se encontra em quantidades limitadas (PIERINI, 2005). A capacidade de otimizar o uso desses recursos requer, portanto, plasticidade fenotípica, que consiste na alocação de partes vegetativas (raiz/broto) versus partes reprodutiva (assexuada/sexual) (BRADSHAW, 1965; GRIME et al., 1986; SULTAN, 1987). Devido a essas estratégias, a competição tem sido considerada um dos fatores que, potencialmente, pode afetar a estrutura e a dinâmica dos organismos.

Nesse contexto, as macrófitas aquáticas não são uma exceção, e a identificação de quais fatores determinam a distribuição e composição desses vegetais tem sido o



objetivo de várias pesquisas (GRACE; WETZEL, 1981; WILSON; KEDDY, 1991; BINI et al., 2001; TANAKA et al., 2002). Alguns estudos têm focado a competição entre plantas aquáticas por diferentes recursos ambientais, em especial, nutrientes e luz (CHAMBERS; KALFF, 1985; BERGH et al., 1996).

As plantas podem apresentar tanto competição aérea como no sedimento, pois suas raízes competem por água e nutrientes, um processo chamado de competição por raiz, enquanto na superfície as partes aéreas competem principalmente por luz. A intensidade relativa do processo competitivo da parte aérea e radicular afeta o desempenho global da planta, embora a competição por raiz pareça ser a mais importante das duas (RICKLEFS; MILLER, 2000).

Alguns ecólogos têm sugerido que o resultado da competição entre as plantas depende das concentrações de nutrientes do solo. De acordo com uma hipótese levantada pelos ecólogos P. J. Grubb e D. Tilman, a intensidade da competição é maior onde os recursos são menos abundantes. Quando as concentrações de nutrientes são altas, estes têm menos probabilidades de serem limitantes para as populações de plantas e, portanto, a competição interespecífica deve ser mais fraca.

Os modos pelos quais as espécies de macrófitas respondem aos fatores abióticos, em conjunto com os efeitos das relações intra e interespecíficas, determinam a diversidade e a abundância das comunidades (CHAMBERS; KALFF, 1985; AERTS, 1999; CONNOLY et al., 2001).

O botânico A. G. Tansley (1917) foi o primeiro ecólogo a demonstrar experimentalmente a competição entre espécies intimamente aparentadas. Tansley prefaciou seu relatório com a observação de que espécies vegetais intimamente aparentadas vivendo na mesma região, freqüentemente crescem em habitats diferentes ou em tipos diferentes de solo (RICKLEFS, 2003).

Diferentes tipos de modelos experimentais envolvendo a competição são de uso freqüente em estudos ecológicos. A abordagem experimental a ser utilizada depende, principalmente, dos objetivos do trabalho e da variável resposta selecionada. Nos modelos experimentais sempre existe uma espécie alvo ou fonte, que é aquela cuja resposta competitiva está sendo avaliada. Os experimentos que avaliam as interações competitivas entre espécies de plantas são baseados, em geral, na manipulação de sua densidade.

Existem três tipos principais de desenhos experimentais ligados à competição: “pairwise”, séries aditiva e de substituição de espécies (GIBSON et al., 1999). Entre

esses métodos, a série substitutiva proposta por Wit e Van Den Berg (1965) pode ser considerada a que suscita mais dúvidas, mas, é o método mais utilizado em estudos de competição (CONNOLLY, 1987; SACKWILLE-HAMILTON, 1994; GIBSON et al., 1999; CONNOLLY et al 2001). Recentemente são observados alguns estudos de competição entre espécies sendo utilizado o método da série aditiva (SCHEINER; GUREVITCH, 2001) que se baseia em combinações entre uma espécie alvo e diferentes densidades da espécie associada, como realizado por Juliano (1998) e Pfisfer (1995).

## **5. Considerações finais**

As evidências apontam que tanto as invasões biológicas como a competição entre os organismos podem ser considerados fatores que afetam as distribuições de plantas aquáticas. Os resultados de experimentos evidenciam os efeitos da competição entre espécies, principalmente a relação invasora-nativa, quanto à utilização de recursos como luz e nutrientes, que pode acarretar em deslocamento de uma das espécies de seu ambiente nativo.

O reconhecimento científico através de estudos de que as espécies invasoras causam danos aos ecossistemas (i.e. distribuição de espécies nativas, perda da biodiversidade entre outros) é muitas vezes incorreto (SIMBERLOFF, 2005), com isso precisamos de mais evidências da verdadeira influência dessas espécies sobre os organismos e o ambiente. Assim, estudos que consideram o impacto de espécies invasoras sobre espécies nativas devem ser desenvolvidos com mais frequência, pois os mesmos podem auxiliar no manejo dessas espécies.

## **6. Referências:**

- AGOSTINHO, A.A.; GOMES, L.C.; SUZUKI, H.L.; Jr. JÚLIO, H.F. Migratory fishes of the Upper Paraná River basin, Brasil. (org) CAROLSFELD, J.; HARVEY, B.; BAER, A.; ROSS, C. **Migratory fishes of South America: Biology, social importance and conservation status**. Leiden: Backhuys, 2004.
- ARBER, A. **Water plants: A study of aquatic angiosperms**. New York. USA. 1920.

- ALI, M.M.; MURPHY, K.J.; ABERNETHY, V.J. Macrophyte functional variables versus species assemblages as predictors of trophic status in flowing waters. **Hydrobiologia**. Dordrecht, v. 415, n. p. 131-138, 1999.
- AERTS, R. Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant-soil feedbacks. **Journal of Experiment Botany**. Clermont, v. 50, n. 330, p. 29-37, 1999.
- BACHAMANN, R.W.; HOYER, W.V.; CANFIELD, D.E. The restoration of Lake Apopka in relation to alternative stable states. **Hydrobiologia**. Dordrecht, v. 394, n. 3, p. 219-232, 1999.
- BAATTRUP-PEDERSEN, A.; SOREN, E.; LARSEN, L.; RIIS, T. Composition and richness of macrophyte communities in small Danish streams influence of environmental factors and weed cutting. **Hydrobiologia**. Dordrecht, v. 495, p. 171-179. 2003.
- BARKO, J.W.; SMART, R.M. Sediment-related mechanisms of growth limitation in submersed macrophytes. **Ecology**. New York, v. 67, p. 1328-1340, 1986.
- BARKO, J.W.; SMART, R.M. Comparative influences of light and temperature on the growth and metabolism of selected submersed freshwater macrophytes. **Ecological Monographs**. Washington, v. 51, p. 219-236, 1981.
- BARKO, J.W.; ADAMS, M.S.; CLESCERI, N.L. Environmental-Factors and their consideration in the management of submersed aquatic vegetation - A Review. **Journal Aquatic Plant Management**. Clermont, v. 24, p 1-10, 1986.
- BARBE, J. Les vegetaux aquatiques Donnoes biologiques et ecologiques, de determination *dec* macrophytes de Franca. **Bulletin français de pisciculture**. Boves, n. special, p. 42, 1984.
- BARRAT-SEGRETAIN, M.H. Strategies of reproduction, dispersion, and competition in river plants: A review. **Vegetatio**. Dordrecht, n. 123, p. 13-37, 1996.
- BARRETT, S.C.H.; ECKERT, C.G.; HUSBAND, B.C. Evolutionary processes in aquatic plant populations. **Aquatic Botany**. Amsterdam, v. 44, n. 2,3, p.105-145, 1993.
- BARTLEY, M.R.; SPENCE, D.H.N Dormancy and propagation in helophytes and hydrophytesc. **Archives Hydrobiology Ergebn Limnology**. Forty Myers. v.27, p. 139-155, 1987.
- BEGON, M.; HARPER, J.L.; TOWNSEND, C.R. (org.) **Ecology**. Oxford: Osney Mead, 1996.

BIANCHINI JR.; I.; BITAR, A.; CUNHA, S.M.B. Crescimento de *Egeria najas* Planchon da lagoa do óleo em condições laboratoriais. In: SANTOS, J.E.; PIRES, J.S.; MOSCHINI, L.E (org). **Estudos Integrados em Ecossistemas - Estação Ecológica de Jataí**. São Carlos: Fapesp, ed. Ufscar, p. 99-111, 2006.

BINI, L.M.; THOMAZ, S.M.; MURPHY, K.J.; CAMARGO, A.F.M. Aquatic macrophytes distribution in relation to water and sediment conditions in the Itaipu Reservoir, Brazil. **Hydrobiologia**. Dordrecht, v. 415, p. 147-154, 1999.

BINI, L.M.; THOMAZ, S.M.; SOUZA, D.C. Species richness and beta-diversity of aquatic macrophytes in the Upper Parana River floodplain. **Archiv Fuer Hydrobiologie**. Stuttgart, v. 151, n. 3, p. 511-525, 2001.

BLACKBURN, R.D.; WELDON, I.W.; YEO, R.R.; TAYLOR, F.M. Identification and distribution of certain similar-appearing submerged aquatic weeds in Florida. **Hyacinth Control Journal**. Fort Myers, v. 8, p. 17-21, 1969.

BLOOM, A.L.; CHAPIN, F.S.; MOONEY, H.A. Resource limitation in plants - an economic analogy. **Annual Review of Ecology and Systematics**. Palo Alto, v. 16, p. 363-392, 1985.

BOSTON, H.L.; ADAMS, M.S.; MADSEN, J.D. Photosynthetic strategies and productivity in aquatic systems. **Aquatic Botany**. Amsterdam, v.34, p. 27-57, 1989.

BRADSHAW, A.D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. In CASPARY, E.M.; THODAY, J.M. (org.) **Advances in genetics Academic**. New York. p.115-155, 1965.

BRAITHWAITE, R.W.; LONSDALE, W.M. The rarity of *Sminthopsis virginiae* in relationship to natural and unnatural habitats. **Conservation Biology**. Malden, v.1, n.4. p. 341-343, 1987.

BRAITHWAITE, R.W.; LONSDALE, W.M.; ESTBERGS. J.A. Alien vegetation and native biota in tropical Australia: the impact of *Mimosa pigra*. **Biological Conservation**. Kidlington, v. 48, n.3. p. 189-210, 1989.

BROCK, T.C.M.; MIELO, H.; OOSTEMEIJER, G. On the life cycle and germination of *Horttonia palustris* L., in a wetland forest. **Aquatic Botany**. Amsterdam, v.35, p. 153-166, 1989.

BUCKLAND, S.M.; THOMPSON, K.; HODGSON, J.G.; GRIME, J.P. Grassland invasions: effects of manipulations of climate and management. **Journal of Applied Ecology**. Oxford, v. 38, n. 2, p. 301-309, 2001.

- CAMPBELL, B.D.; GRIME, J.P. An experimental test of plant strategy theory. **Ecology**. Oxford, v. 73, n. 1, p. 15-29, 1992.
- CAMARGO, A.F.M.; PEZZATO, M.M., HENRY-SILVA, G.G. ASSUMPÇÃO, A.M. 2006. Primary production of *Utricularia foliosa*, *Egeria densa* and *Cabomba furcata* from rivers of the coastal plain of the state of São Paulo, Brazil. – **Hydrobiologia**. Dordrecht, 570: 35-39.
- CALLAWAY, R.M.; ASCHEHOUNG, E.T. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. **Science**. Washington, v. 290, p. 521-523, 2000.
- CARR, G.M.; CHAMBERS, P.A. Macrophytes growth and sediment phosphorus and nitrogen in Canadian prairie river. **Freshwater Biology**. Oxford, v. 39, n.3 p. 525–536, 1998.
- CHAMBERS, P.A.; KALFF, J. Depth distribution and biomass of submersed aquatic macrophyte communities in relation to Secchi depth. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**. Ottawa, v. 42, p. 701-709, 1985.
- CHAMBERS, P.A.; LACOUL, P.; MURPHY, K. J.; THOMAZ, S. M. Global diversity of aquatic macrophytes in freshwater. **Hydrobiologia**. Dordrecht, v. 595, p. 9-26, 2008.
- COETZEE, J.A. The threat of hydrilla to South Africa. **Plant Protection News**. New Zealand, v.68, p.15, 2006.
- COETZEE, J.A.; HILL, M.P.; SCHLANGE, D. Potential spread of the invasive plant *Hydrilla verticillata* in South Africa based on anthropogenic spread and climate suitability. **Biological Invasions**. Dordrecht, v.11, n. 4, p. 801–812, 2009.
- COFFEY, B.T.; CLAYTON, J.S. (org). **New Zealand Water Plants. A Guide to Plants Found in New Zealand Freshwaters**. Hamilton: Ruakura Agricultural Centre, 1988.
- COHEN, A.N.; CARLTON, J.T. Accelerating invasion rate in a highly invaded estuary. **Science**. Washington, v. 279, n. 5350. p. 555–558, 1998.
- CONNOLLY, J.; GOMA, H.C.; RAHIM, K. The information content of indicators in intercropping research. **Agriculture Ecosystems & Environment**. Amsterdam, v. 87, n. 2, p. 191-207, 2001.
- CONNOLLY, J., What is wrong with replacement series?. **Trends in Ecology and Evolution**. Limerick, v. 3, p. 24–26, 1987.

- COOK, C.D.K. **Aquatic plant book**. SPB Academic Publishing. The Hague. Netherlands. 1990.
- COOK, C.D.K.; LUOND, R. A revision of the genus *Hydrilla* (Hydrocharitaceae). **Aquatic Botany**. Amsterdam, v. 13, n. 4, p. 485–504, 1982.
- COOK, C.D.K.; NICHOLAS, M.S. **A monographic study of the genus *Sparganium* (Sparganiaceae). Part 2. Subgenus *Sparganium*. Bat Helvet**: 1987.
- COOK, C.D.K.; URMI-KONIN, K. A revision of the genus *Elodea* (Hydrocharitaceae). **Aquatic Botany**. Amsterdam, v. 21, p. 111-156, 1985.
- CRAWFORD, R.M.M. (org.) **Plant life in aquatic and amphibious habitats**. Special Publication British Ecological Society, Blackwell Scientific Publications. Oxford, England, 1987, 179 – 190, pp.
- CRAWFORD, S.A. Farm pond restoration using *Chara vulgaris* vegetation. **Hydrobiologia**. Dordrecht, v. 62 n. 1, p. 17–32, 1979.
- CREED, J.C.; NORTON, T.A.; KAIN, J.M., Intraspecific competition in *Fucus serratus* germlings: the interaction of light, nutrient and density. **Journal Experimental Marine Biology Ecology**. Amsterdam, v. 212, p. 211–223, 1997.
- CROW, G.E. Species-diversity in aquatic angiosperms – Latitudinal patterns. **Aquatic Botany**. Amsterdam, v. 44, n. 2,3, p. 229-258, 1993.
- CRONK, J.K.; FENNESSY, M.S. (org) **Wetland plants: biology and ecology**. Lewis Publishers, New York, 1998.
- CRONK, Q.C.B.; FULLER, J.L. (org) **Plant invaders**. London: Chapman and Hall, 1995.
- D'ANTONIO, C.M.; TUNISON, J.T.; LOH, R.K. Variation in the impact of exotic grasses on native plant composition in relation to fire across an elevation gradient in Hawaii. **Austral Ecology**. Carlton South, v.25, p. 507–522, 2000.
- D'ANTONIO, C.M.; HOBBIIE, S.E. Plant species effects on ecosystem processes: insights from invasive species. In: SAX, D.F.; STACHOWICZ, J.J.; GAINES, S.D. (org). **Species invasions: insights into ecology, evolution and biogeography**. Sunderland: Sinauer Associates, p. 65–84, 2005.
- DARWIN, C., 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. Chapters 11 and 12: Geographical distribution. Chapters 11 and 12: Geographical distribution. Electronic edition:

<http://www.talkorigins.org/faqs/origin.html>.

DE KOZLOWSKI, S.J. Lake Marion sterile grass carp stocking project. **Aquatic Sciences**. Basel, v.13, n.1, p. 13-16, 1991.

DE VLAMING, V., PROCTOR, V.W. Dispersal of aquatic organisms: viability of seeds recovered from the droppings of captive Killder and mallard ducks. **American Journal of Botany**. Seoul, v. 55, p. 20-26, 1968.

DE WINTON, M.D.; CLAYTON, J.S. The impact of invasive submerged weed species on seed banks in lake sediments. **Aquatic Botany**. Amsterdam, v. 53, n. 1,2, p. 31-45, 1996.

DIBBLE, E.D.; KILLGORE, K. J.; HARREL, S.L. Assessment of fish-plant interactions. In: MIRANDA, L.E.; DEVRIES, D.R. (org). **Multidimensional approaches to reservoir fisheries management**. Bethesda: American Fisheries Society, p. 357-372, 1996.

DUKES, J.S.; MOONEY, H.A. Does global change increase the success of biological invaders? **Trends in Ecology and Evolution**. Limerick, v. 14, n. 4, p. 135 -139, 1999.

EHRENFELD, J.G. Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. **Ecosystems**. New York, v. 6, n. 6, p. 503–523, 2003.

ESTEVEZ, F.A. **Fundamentos de limnologia**. Rio de Janeiro: Interciência/Finep: 1998.

FAY, M.F.; COWAN, R.S.; SIMPSON, D.A. Hybridisation between *Schoenoplectus tabernaemontani* and *S. triqueter* (Cyperaceae) species in the British Isles. **Watsonia**. London, v. 24, p. 433–442, 2003.

GASTON, K.J.; HE, F. The distribution of species range size: a stochastic process. Proceedings of the Royal Society. **Biological Sciences**. Oxford, v. 269, n. 1495, p. 1079-1086, 2002.

GIBSON, D.J.; CONNOLLY, J.; HARTNETT, D.C.; WEIDENHAMER, J.D. Designs for greenhouse studies of interactions between plants. **Journal of Ecology**. Oxford, v. 87, n. 1, p.1-16, 1999.

GIOVANNINI, S.G.T. **Estudo de variabilidade da vegetação no Banhado do Taim**. Porto Alegre: UFRGS, 2004, 266P (Tese de doutorado) – Programa de Pós-graduação em Recursos Hídricos e Saneamento Ambiental, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2004.

GRACE, J.B.; WETZEL, R.G. Effects of Size and Growth Rate on Vegetative

- Reproduction in *Typha*. **Oecologia**. Berlin, v. 50, p. 158-161, 1981.
- GRACIANI, S.D.; NOVO, E.M.L.M. Determinação da cobertura de macrófitas aquáticas em reservatórios tropicais. Anais do XI SBSR. Belo Horizonte, 05-10 de abril de 2003, INPE, 2509-2516.
- GRIME, J.P.; CRICK, J.C.; RINCON, J.E. The ecological significance of plasticity. (org.) JENNINGS, D.H.; TREWARS, A.J. (In) **Plasticity in Plants**. Symposium of the Society of Experimental Biology, Cambridge. 1986, p. 5–29.
- GUASSELLI, L.A. **Dinâmica da vegetação do banhado do Taim**. Porto Alegre: UFRGS, 2005, 173P (Tese de doutorado) – Programa de Pós-graduação em Recursos Hídricos e Saneamento Ambiental, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2005.
- HALLER, W.T. **Hydrilla: a New and Rapidly Spreading Aquatic Weed Problem**. Gainesville: University of Florida, 1978.
- HANDLEY, R.J.; DAVY, A.J. Seedling root establishment may limit *Najas marina* L. to sediments of low cohesive strength. **Aquatic Botany**. Amsterdam, v. 73, n. 2, p. 129–136, 2002.
- HARPER, J.L. **Population biology of plants**. Academic Press: New York. 1977.
- HAVENS, K.; SHARFSTEIN, B.; BRADY, M.A.; EAST, T. L.; HARWELL, M.C.; MAKI, R.P.; RODUSKY, A.J. 2004. Recovery of submerged plants from high water stress in a large subtropical lake in Florida, USA. **Aquatic Botany**. Amsterdam, v. 78, p. 67-82.
- HESLOP-HARRISON, Y. *Nuphar*. **Journal of Ecology**. Oxford, v. 43, p. 342 – 355. 1955.
- HEYWOOD, V. H. Patterns, extents and modes of invasions by terrestrial plants. In. DRAK, J. A.; MOONEY, H. A.; DI CASTRI, F.R.; GROVES, H. F.; KRUGER, J.; REJMANEK, M.; WILLIAMSON, M. (org). **Biological invasions: a global perspective**. Chichester: John Wiley, 1989.
- HILL, M.P. The impact and control of alien aquatic vegetation in South African aquatic ecosystems. **African Journal of Aquatic Science**. Grahamstown, v. 28, n. 1, p. 19–24, 2003.
- HOBBS, R.J.; MOONEY, H.A. Community changes following shrub invasion of grassland. **Oecologia**. Berlin, v. 70, n.4. p. 508–513, 1986.
- HOOPER, E.; LEGENDRE, P.; CONDIR, R. Barriers to forest regeneration of



deforested and abandoned land in Panama. **Journal of Applied Ecology**. Oxford, v. 42, n. 6, p. 1165-1174, 2005.

HOSPER, S.H., **Clearing Lakes**. Wageningen: Agricultural University, 1997.

HOFSTRA, D.E.; CLAYTON, J.; GREEN, J.D.; AUGER, M. Competitive performance of *Hydrilla verticillata* in New Zealand. **Aquatic Botany**. Amsterdam, v. 63, n. 3-4, p. 305–324, 1999.

HOWARD, R.J.; MENDELSSOHN, I.A. Structure and composition of oligohaline marsh plant communities exposed to salinity pulses. **Aquatic Botany**. Amsterdam, v. 68, n. 2, p. 143–164, 2000.

HOWARD-WILLIAMS, C. Processes of aquatic weed invasions: the New Zealand example Plenary Address. **Journal of aquatic Plant Management**. Clermont, v. 31, n. 1, p. 17-23, 1993.

HOWARD-WILLIAMS, C.H.; CLAYTON, J.S.; COFFEY, B.T.; JOHNSTONE, I.M. Macrophyte invasions. In: VINER, A.B. (org). **Inland Waters of New Zealand**. Wellington: DSIR Bulletin DSIR Science Information Publishing Centre, 1987. p. 307-331.

HUMPHRIES, S.E.; GROVES, R.H.; MITCHELL, D.S. (org). **Plant invasions of Australian ecosystems: a status review and management directions**. Queensland: Kowari , 1991.

JENSEN, J.R.; NARUMALANI, S.; WEATHERBEE, O.; MACKAY, H.E. Measurement of seasonal and yearly cattail and waterlily changes using multirate SPOT panchromatic data. **Photogrammetric Engineering and Remote Sensing**, v. 59, p, 519-525, 1993.

JIANG, J.; ZHOU, C.; AN, S.; YANG, H.; GUAN, B.; CAI, Y. Sediment type, population density and their combined effect greatly change the short-time growth of two common submerged macrophytes. **Ecological Engineering**. New York, v. 34, n. 2. p. 79–90, 2008.

JULIANO, S.A. Species introduction and replacement amongst mosquitoes: interspecific resource competition or apparent competition? **Ecology**. New York, v. 79, n. 1, p. 255-268, 1998.

KAMAT, N.D. Dispersal of charophytes by the pintail. **Current Science**. Philadelphia, v.36, p. 134, 1967.

KEDDY, P.A. Quantifying within-lake gradients of wave energy: interrelationships of

- wave energy, substrate particle size and shoreline plants in Ake Lake, Ontario. **Aquatic Botany**. Amsterdam, v. 14, p. 41-58, 1982.
- KEDDY, P.A. Competitive hierarchies and centrifugal organization in plant communities. In GRACE, J.; TILMAN, D. (org) **Perspectives on Plant Competition**. New York: Academic Press, 1990.
- KEDDY, P.A.; REZNICEK, A.A. Great Lakes vegetation dynamics: The role of fluctuating water levels and buried seeds. **Journal of Great Lakes Research**. Ann Arbor, v. 12, n. 1, p. 25-36, 1986.
- KIRK, J.T.O. **Light and photosynthesis in aquatic ecosystems**. Cambridge, Cambridge University Press: 1995.
- KISSMANN, K.G. **Plantas infestantes e nocivas**. Hong Kong: Tomo I – Ed. Basf. 1997.
- KOLAR, C.S.; LODGE, D.M. Progress in invasion biology, predicting invaders. **Trends Ecology and Evolution**. Limerick v. 16, p. 199-204, 2001.
- KREBS, C.J. **Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance**. Harper International. New York. 1972.
- KREBS, C.J. **Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance**. (5<sup>th</sup>ed) Benjamin Cummings, California, 2001.
- KWIATKOWSKA, A. J.; SPALIK, K.; MICHALAKI, E.; PALINSKA, A.; PANUFNIK, D. Influence of the size and density of *Carpinus betulus* on the spatial distribution and rate of deletion of forest-floor species in thermophilous oak forest. **Plant Ecology**. Dordrecht, v. 129, p. 1–10, 1997.
- LANGELAND, K.A. *Hydrilla verticillata* (L.F.) Royle Hydrocharitaceae, The perfect aquatic weed. **Castanea**. Newberry, v. 61, n. 3, p. 293-304, 1996.
- LANSAC-TÔHA, F.A.; MACHADO VELHO, L.F.; BONECKER, C.C. Influência de macrófitas aquáticas sobre a estrutura da comunidade zooplanctônica. (In) THOMAZ, S.M.; BINI, L.M. (org.) **Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas**. Maringá, EDUEM, 2003, p. 231-242.
- LEE, K.S.; DUNTON, K.H. Inorganic nitrogen acquisition in the seagrass *Thalassia testudinum*: development of a whole-plant nitrogen budget. **Limnology and Oceanography**. Waco, v. 44, n. 5, p. 1204–1215, 1999.
- LEVINE, J.M. Species diversity and biological invasions: Relating local process to community pattern. **Science**. Washington, v. 288, p. 852-854, 2000.

LEVINE, J.M.; VILA, M.; D'ANTONIO, C.M.; DUKES, J.S.; GRIGULIS, K.; LAVOREL, S. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. **Proceedings of the Royal Society of London Biological sciences**. London, v. 270, n. 1517. p. 775–781, 2003.

LODGE, D.M.; STEIN, R.A.; BROWN, K.M.; COVICH, A.P.; BRONMARK, C.; GARVEY, J.E.; KLOSIEWSKI, S.P. Predicting impact of freshwater exotic species on native biodiversity: challenges in spatial scaling. **Australian Journal of Ecology**. Carlton South, v. 23, n. 1. p. 53–67, 1998.

LONSDALE, W.M. Global patterns of plant invasions and concept of invisibility. **Ecology**. New York, v. 80, n.5, p. 1522–1536, 1999.

LOW, E.F.; BATTOE, L.E.; COVENEY, M.F.; SCHELSKE, C.L.; HAVENS, K.E.; MARZOLF, E.R.; REDDY, K.R. The restoration of Lake Apopka in relation to alternative stable states: an alternative view to that of Bachmann et al. (1999). **Hydrobiologia**. Dordrecht, v. 448, n. 1,3, p. 11–18, 2001.

LUKEN, J.O.; THIERET, J.W. (org). **Assessment and management of plant invasions**. New York: Springer-Verlag, 1997.

LYONS, K.G.; SCHWARTZ, M.W. Rare species loss alters ecosystem function: Invasion resistance. **Ecology Letters**. Oxford, v. 4, p. 358-365, 2001.

MARCONDES, D.A.S.; MUSTAFÁ, A.L.; TANAKA, R.H. Estudos para manejo integrado de plantas aquáticas no reservatório de Jupia. In: THOMAZ, S.M.; BINI L.M. (org). **Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas**. Maringá: Ed: Eduem: cap. 15. p. 299-317, 2003.

MACK, R.N.; SIMBERLOFF, D.; LONSDALE, W.M.; EVANS, H.; CLOUT, M.; BAZZAZ, F.A. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. **Ecological Applications**. Washington, v. 10, n. 3. p. 689–710, 2000.

MADSEN, J.D. Methods for management of nonindigenous aquatic plants. In LUKEN, J.O.; THIERET, J.W. (org). **Assessment and Management of Plant Invasions**. New York: Springer-Verlag, 1997. p. 145–171.

MEFFE, G.K.; CARROL, R. (org). **Principles of conservation biology**. Massachusetts: Sinauer Associates, 1997.

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. **Aquatic Botany**. Amsterdam,

v. 86, n. 3, p. 236-242, 2007.

MCNEELY, J. Invasive species: a costly catastrophe for native biodiversity. **Land use and water Resource Research**. Oxford, n. 1, p. 1-10, 2001.

NAEEM, S.; KNOPS, J.M.H.; TILMAN, D.; HOWE, K.M.; KENNEDY, T.; GALE, S. Plant diversity increases resistance to invasions in the absence of covarying extrinsic factors. **Oikos**. Oxford, v. 91, p. 97-108, 2000.

NATIONAL RESEARCH COUNCIL, 2002 disponível em: <http://www.nationalacademies.org/publications/> acessado em 05/08/2009.

NEIFF, J. J. **Ideas para la interpretacion ecológica Del Paraná**. – Interciência. 1990.

NILSSON, C.; EKBLAD, A.; GARDFJELL, M., CARLBERG, B. Long-term effects of river regulation on river margin vegetation. **Journal Applied Ecology**. Clermont, v. 28, p. 963-987, 1991a.

ODUM, P.E. **Ecologia**. Rio de Janeiro: Koogan, 1988.

PAGIORO, T.A.; THOMAZ, S.M.; ROBERTO, M.C. Caracterização limnológica abiótica dos reservatórios. In: RODRIGUES, R.; THOMAZ, S.M.; AGOSTINHO, A.A.; GOMES, L.C (org). **Biocenoses em reservatórios padrões espaciais e temporais**. São Carlos: RiMa, p. 17-37. 2005.

PARKER, I.M.; SIMBERLOFF, D.; LONSDALE, W.M.; GOODELL, K.; WONHAM, M.; KAREIVA, P.M.; WILLIAMSON, M.H.; VONHOLLE, B.; MOYLE, P.B.; BYRES, J.E.; GOLDWASSER, L. Impact toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. **Biological Invasions**. Dordrecht, v. 1, n.1. p. 3-19, 1999.

PEDRALLI, G. 1990. Macrófitos aquáticos: técnicas e métodos de estudos. **Estudos de Biologia**, v.26, p.5-24.

PELICICE, F.M.; AGOSTINHO, A.A.; THOMAZ, S.M.; Fish assemblages associated with *Egeria* in a tropical reservoir: investigating the effects of plant biomass and diel period. **Acta Oecologica**. Paris, v. 27, n. 1, p. 9-16, 2005.

PETTERSON, D.L.; JAKUBAUSKAS, M.E.; CAMPBELL, S.W.; CAMPBELL, S.D.; PENNY, D. 2002. **Mapping and monitoring invasive aquatic plant obstructions in navigable waterways using satellite multispectral imagery**. Land Satellity Information IV/ISPRS commission I/FIES.

PFISTER, C.A. Estimating competition coefficients from census-data – A test with field manipulations of tidepool fishes. **American Naturalist**. Chigago, v. 146, p. 271-291, 1995.

- PIANKA, E.R. **Ecology and Natural History of Desert Lizards**. Princeton University Press. 1986.
- PIERINI, S.A.; THOMAZ, S.M. Effects of inorganic carbon source on photosynthetic rates of *Egeria najas* Planchon and *Egeria densa* Planchon (Hydrocharitaceae). **Aquatic Botany**. Amsterdam, v. 78, n. 2, p. 135-146, 2004.
- PIMENTEL, D.; LACH, L.; ZUNIGA, R.; MORRISON, D. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. **Bioscience**. Washington, v. 50, n.1, p. 53-65. 2000.
- PIVELLO V.R. **Invasões Biológicas no Cerrado Brasileiro: Efeitos da Introdução de Espécies Exóticas sobre a Biodiversidade**. São Paulo: USP, 2008. Disponível em: <http://www.ecologia.info/cerrado.htm>. Acesso em 19 jun 2009.
- PLANTY-TABACCHI, A.M.; TABACCHI, E.; NAIMAN, R. J.; DEFERRARI, C.; DÉCAMPS. H. Invasibility of species-rich communities in riparian zones. **Conservation Biology**. Kidlington, v. 10, p. 598–607, 1996.
- POSEY, M.H.; WIGAND, C.; STEVENSON, J.C. Effects of an introduced aquatic plant, *Hydrilla verticillata*, on benthic communities in the Upper Chesapeake Bay. **Estuarine Coastal and Shelf Science**. London, v. 37, n. 5, p. 539–555, 1993.
- POTT, V.J.; POTT, A. **Plantas Aquáticas do Pantanal**. Brasília, Embrapa, 2000
- PROCTOR, V.W. Viability of *Chara* oospores taken from migratory water birds **Ecology**. New York, v. 45 p, 56-68, 1968.
- PYSEK, P. "On the terminology used in plant invasion studies". In: PYSEK, P.; PRACH, K.; REJMANEK, M., WADE, M. (org) **Plant Invasions**. Amsterdam: SPB Academic 1995. p. 71–81.
- PYSEK, P.; PRACH, K. Invasion dynamics of Impatiens-Glandulifera - A Century of spreading reconstructed. **Biological conservation**. Malden, v. 74, n. 1, p. 41-48, 1995.
- PYSEK, P.; PRACH, K.; REJMANEK, M.; WADE, M. (org). **Plant invasions: general aspects and special problems**. Amsterdam: SPB, 1995.
- REJMANEK, M. "What makes a species invasive?" In: PYSEK, P.; PRACH, K., REJMANEK, M.; WADE, M. **Plant Invasions**. SPB Academic Publ., Amsterdam. 1995.
- RICCIARDI, A.; RASMUSSEN, J.B. Predicting the identity and impact of future biological invaders: a priority for aquatic resource management. **Canadian Journal of**

- Fisheries and Aquatic sciences.** Ottawa, v. 55, n.7. p. 1759–65, 1998.
- RICHARDSON, D.M.; PYSEK, P. Classics in physical geography revisited: Elton, C.S. 1958: The ecology of invasions by animals and plants. Methuen: London. *Progress in Physical Geography* 31: 659-666. **Progress in Physical in Geography.** Oxford, v. 31, n. 6, p. 659-66, 2007.
- RICHARDSON, D.M.; PYSEK, P. Fifty years of invasion ecology - the legacy of Charles Elton. **Diversity and Distributions.** Oxford, v. 14, n. 2, p. 161-168, 2008.
- RICHARDSON, D.M.; ALLSOPPII, N.; D'ANTONIO, C.M.; MILTON, S.J.; REJMANEK, M. Plant invasions - the role of mutualisms. **Biological Reviews. Cambridge,** v. 75, n. 1, p. 65-93, 2000.
- RICHARSON, D.M.; PYSEK, P.; REJMANEK, M.; BARBOUR, M.G., PANETTA, D.; WEST, C.J. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. **Diversity and Distributions.** Oxford, v. 6, p. 93–107, 2000.
- RICKLEFS, R.E.; MILLER, G.L. **Ecology.** New York: Freeman, 2000.
- RICKLEFS, R.E. **A economia da natureza.** Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2003.
- RICKLEFS, R.E. **The economy of nature: a textbook in basic ecology.** New York: Chiron Press, 1990.
- RIIS, T.; SAND-JENSEN, K.; VESTERGAARD, O. Plant communities in lowland Danish streams: species compositions and environmental factors. **Aquatic Botany.** Amsterdam, v. 66, n. 4, p. 255-272, 2000.
- RIIS, T.; SAND-JENSEN, K.; LARSEN, S.E. Plant distribution and abundance in relation to physical conditions and location within Danish stream systems. **Hydrobiologia.** Dordrecht, v. 448, n. 1-3, p. 217-228, 2001.
- ROBERTO, M.C., SANTANA, N.F., THOMAZ, S.M. Limnology in the Upper Paraná River floodplain: large-scale spatial and temporal patterns, and the influence of reservoirs. **Brazilian Journal of Biology.** Curitiba. v. 62, p. 717-725, 2009.
- SACKVILLE-HAMILTON, N. R. Replacement and additive designs for plant competition studies. **Journal of Applied Ecology.** Oxford v. 31, p. 599–603, 1994.
- SCHEINER, S.M.; GUREVITCH, J. **Design and Analysis of Ecological Experiments.** Oxford. 2001.
- SCHMITZ, D.C.; SIMBERLOFF, D.; HOFSTETTER, R.H.; HALLER, W.; SUTTON, D. The ecological impact of nonindigenous plants. In SIMBERLOFF, D.; SCHMITZ D.C.; BROWN, T.C. (org). **Strangers in paradise: impact and management of**

- nonindigenous species in Florida.** Washington: Island Press, 1997.
- SCHOENER, T.W. Fields experiments on interspecific competition. **American Naturalist.** Chicago, v. 122, p. 240-258, 1983.
- SCHOENER, T.W.; SPILLER, D.A. Indirect effects in an experimentally staged invasion of a major predator. **American Naturalist.** Chicago, v. 153, p. 347-358, 1999.
- SCULTHORPE, C.D. (org). **The Biology of Aquatic Vascular Plants.** - Edward Arnold Publishers, London. 1967.
- SHIPLEY, B.; KEDDY, P.A.; MOORE, D.R.J.; LEMKY, K. Regeneration and establishment strategies of emergent macrophytes. **Journal of Ecology.** Oxford, v. 77, p. 1093 – 1110, 1989.
- SILVEIRA, M.J., THOMAZ, S.M., MORMUL, R.P., CAMACHO, F.P. 2009. Effects of Desiccation and Sediment Type on Early Regeneration of Plant Fragments of Three Species of Aquatic Macrophytes. **International Review Hydrobiology.** Dordrecht, v. 94, n.2, 169-178.
- SIMBERLOFF, D. Non-native species do threaten the natural environment! **Journal of Agricultural & Environmental Ethics.** Oxford, v.18, n.6, p. 595–607, 2005.
- SIMPSON, D.A. A short history of the introduction and spread of *Elodea* Michx in the British Isles. **Watsonia.** London, v.15, n.1, p. 1–9, 1984.
- SMART, R.M.; BARKO, J.W. **Effects of water chemistry on aquatic plants: interrelationships among biomass production, plant nutrition, and water chemistry.** Mississippi: Vicksburg, 1988.
- SMITH, M.D.; KNAPP, A.K. Exotic plant species in a C4-dominated grassland: invasibility, disturbance, and community structure. **Oecologia.** Berlin, v. 120, p. 605-612, 1999.
- SOUSA, W.T.Z.; THOMAZ, S.M.; MURPHY, K.J.; SILVEIRA, M.J., MORMUL, R.P. Environmental predictors of exotic *Hydrilla verticillata* L.f. Royle and a native *Egeria najas* Planch. occurrence in a sub-tropical river floodplain: the upper River Paraná, Brazil. **Hydrobiologia.** Dordrecht, v. 632, p. 65-78, 2009.
- SPENCE, D.H.N. The zonation of plants in freshwater lakes. **Advance Ecological Resource.** Clermont. v. 12, p.37–126, 1982.
- SPENCER, D.H.N., MABERLY, S.C. Occurrence and ecological importance of  $\text{HCO}_3^-$  use among aquatic higher plants. (Org) LUCAS, W.J.; BERRY, J.A. **Inorganic**

- Carbon Uptake By Aquatic Photosynthetic Organisms.** American Society of Plant Physiologists, Rockville, Maryland, pp. 125–143. 1985.
- STACTACHOWICZ, J.J.; WHITLATCH, R.B.; OSMAN, R.W. Species diversity and invasion resistance in a marine ecosystem. **Science**. Washington, v. 286, p. 1577-1579, 1999.
- STANIFORTH, R.J.; CAVERS, P.B. An experimental study of water dispersal in *Polygonum* spp. **Canadian Journal Botany**. Guelph, v. 54, n. 22, p. 2587 – 2596, 1976.
- STAPANIAN, M.A.; SUNDBERG, S.D.; BAUMGARDNER, G.A.; LISTON, A. Alien plant species composition and associations with anthropogenic disturbance in North American forests. **Plant Ecology**. Dordrecht, v. 139, n.1, p. 49-62, 1998.
- STOHLGREN, T.J., BINKLEY, D. CHONG, G.W.; KALKHAN, M.A.; SCHELL, L.D.; BULL, K.A.; OTSUKI, Y.; NEWMAN, G.; BASHKIN, M.; SON, Y. Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity. **Ecological Monographs**. Washington, v. 69, p. 25-46, 1999.
- SULTAN, S.E. Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants. **Evolutionary Biology**. London, v. 21, p. 127–178, 1987.
- SUTTON, D.L. Growth of Hydrilla in established stands of Spikerush and Slender Arrowhead. **Journal of aquatic Plant Management**. Clermont, v. 24, n.1, p.16-20, 1986.
- TANAKA, R.H.; CARDOSO, L.R.; MARTINS, D.; MARCONDES, D.A.S.; MUSTAFÁ, A.L. 2002. Ocorrência de plantas aquáticas nos reservatórios da Companhia Energética de São Paulo. **Planta Daninha**. Porto Alegre, v. 20, p. 99-111.
- TAVECHIO, W.L.G.; THOMAZ, S.M. 2003. Effects of light on the growth and photosynthesis of *Egeria najas* Planchon. **Brazilian Archives of Biology and Technology**. Curitiba, v. 46, p. 203-209.
- TITUS, J.E.; ADMS, S. Comparative carbohydrate storage and utilization patterns in the submersed macrophytes, *Myriophyllum spicatum* and *Vallisneria Americana* **American Middle Nature**. v.102, p. 263-272, 1979.
- THOMAZ, S.M.; BINI, L.M. (org). **Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas**. Maringá: Eduem, 2003.
- THOMAZ, S.M.; PAGIORO, T.A.; BINI, L.M; MURPHY, K.J. 2006. Effect of reservoir drawdown on biomass of three species of aquatic macrophytes in a large sub-



tropical reservoir (Itaipu, Brazil). **Hydrobiologia**. Dordrecht, v. 570, p. 53-59.

THOMAZ, S.M.; BINI, L.M.; SOUZA, M.C.; KITA, K.K.; CAMARGO, A.F.M. Aquatic macrophytes of Itaipu reservoir, Brazil: Survey of species and ecological considerations. **Brazilian Archives of Biology and Technology**. Curitiba, v. 42, n. 1, p. 15-22, 1999.

THOMAZ, S.M.; CHAMBERS, P.A.; PIERINI, S.A.; PEREIRA, G. Effects of phosphorus and nitrogen amendments on the growth of *Egeria najas*. **Aquatic Botany**. Amsterdam, v. 86, p. 191-196, 2007.

THOMAZ, S.M.; CARVALHO, P.; MORMUL, R.P.; FERREIRA, F.A.; SILVEIRA, M.J.; MICHELAN, T.S. Temporal trends and effects of diversity on occurrence of exotic macrophytes in a large reservoir. **Acta Oecologica**. Montrouge, v. 35, p. 614-620, 2009.

THOMPSON, J.D.; GRAY, A.J.; MCNEILLY, T. The Effects Of Density On The Population-Dynamics Of *Spartina-Anglica*. **Acta Oecologica International Journal of Ecology**. Paris, v. 11, n.5, p. 669-682, 1990.

TILMAN, D. Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. **Ecology**. New York, v. 78, p. 81-92, 1997.

TILMAN, D. **Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities**. Princeton: Princeton University Press, 1988.

TOCKNER, k.; MALARD, F.; WARD, J.D. An extension of the flood pulse concept. **Hydrological Processes**. New York, v. 14, n.16, 17. p.2861–2883, 2000.

USHER, M.B. Biological invasions of nature reserves: a search for generalizations. **Biological Conservation**. Kidlington, v. 44, n.1, 2. p.119–135, 1988.

VAN DEN BERGH, S.; ABRAHAM, R.G.; ELLIS, R. S.; TANVIR, N.R.; SANTIAGO, B.X.; GLAZEBROOK, K.G. A Morphological Catalog of Galaxies in the Hubble deep Field. **Astronomical Journal** v.112, p.359, 1996.

VAN DER VALK, A.G. Zonation, competitive displacement, and standing crop of northwest Iowa fen communities. **Proceedings of the Iowa Academy of Science**. Cambridge, v. 83, p. 50-53, 1976.

VAN DER VALK, A.G.; DAVIS, C. B. Primary production of prairie glacial marshes. In: GOOD, R.E.; WHIGHAM, D. F.; SIMPSON, R. L. (org). **Freshwater Marshes**. New York: Academic Press, 1978.

VASCONCELOS, C.H.; NOVO, E.M.L.M. Mapeamento de macrófitas e paliteiros do

reservatório de Tucuruí (Pará), utilizando imagens Radarsat. Anais do XI SBSR. Belo Horizonte, 05-10 de abril de 2003, INPE, 2633-2638.

VITOUSEK, P.M.; D'ANTONIO, C.M.; LOOPE, L.L.; WESTBROOKS, R. Biological invasions as global environmental change. **American Scientist**. Jersey, v. 84, n. 5 p. 468–478, 1996.

VITOUSEK, P.M.; WALKER, L.R.; WHITEAKER, L.D.; MUELLER- DOMBOIS, D.; MATSON. P.A. Biological invasion by *Myrica faya* alters ecosystem development in Hawaii. **Science**. Washington, v. 238, n. 4828. p. 802–804, 1987.

WADE, P.M. The colonization of disturbed freshwater habitat by Characeae. **Folia Geobotanica Phytotaxonomica**. Saint Louis, v. 25. p. 271 – 278. 1990.

WALTER, L. R.; VITOUSEK, P.M. An invader alters germination and growth of a native dominant tree in Hawaii. **Ecology**. New York, v. 72, p. 1449–1455, 1991.

WEIHER, E.; KEDDY. P.A. The assembly of experimental wetland plant-communities. **Oikos**. Oxford, v. 73, n. 3, p. 323-335, 1995.

WELDON, L.W.; BLACKBURN, R. D.; HARRISON, D. S. **Common Aquatic Weeds** New York: Dover Publications, 1969.

WETZEL, R. G. 1979. The role of the littoral zone and detritus in lake metabolism. (Org) LIKENS, G. E.; RODHE, W.; SERRUYA, C. (Eds) **Symposium on Lake Metabolism and Lake Management**. Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebnisse Limnol. v. 13, p. 145-161.

WILLIAMSON, M.; FITTER, A. The Characters of successful invaders. **Biological Conservation**. Kidlington, v. 78, n. 1,2. p. 163-170, 1996.

WILLIAMSON, M. **Biological invasions**. London: Chapman & Hall. 1996.

WILLIAMSON, M. Invasions. **Ecography**. Lund, v. 22, n.1, p. 5-12, 1999.

WILLBY, N.J.; EATON, J.W. Backwater habitats and their role in nature conservation in navigable canals. **Hydrobiologia**. Dordrecht, v. 340, p. 333–338, 1996.

WILSON, S.D.; KEDDY, P.A. Competition, survivorship and growth in macrophyte communities. **Freshwater Biology**. Oxford, v. 25, n. 2, p. 331-337, 1991.

WIT, C.T.; BERG, J.P.V. Competition between herbage plants. **Netherlands Journal of Agricultural Science**. Wageningen, v. 13, p. 212-221, 1965.

WITTENBERG, R.; COCK, M.J.W. **Invasive alien species. How to address one of the greatest threats to biodiversity: A toolkit of best prevention and management practices**. Oxon: CAB International, Wallingford, 2001

WORM, B.; REUSCH, T.B.H. Do nutrient availability and plant density limit seagrass colonization in the Baltic Sea? **Marine Ecology-Progress Series**. Oldendorf, v.200, n.1, p. 159–166, 2000.

ZILLER, S.R. Proteção contra espécies invasoras em unidades de conservação-contaminação biológica: teoria e conceitos. **Anais do II Congresso Brasileiro de unidades de conservação**. Campo Grande: UFMT 2000.

ZILLER, S.R. Plantas exóticas invasoras: a ameaça da contaminação biológica. **Revista Ciência Hoje**. Rio de Janeiro, v. 178, p. 77-79, 2001.

## Capítulo 2

### **Efeito do tipo de habitat, sedimento e competição entre duas espécies de Hydrocaritaceae em uma planície de inundação tropical**

Artigo elaborado e formatado conforme as normas para publicação científica no periódico *Environmental and Experimental Botany*

## Abstract

Colonization and competition are key mechanisms in spatial and temporal dynamics of communities. Currently, alien species have invaded many ecosystems, affecting native and changing ecological processes. We evaluated the potential for establishment and competition of submerged macrophytes *Hydrilla verticillata* (exotic), with the native *Egeria najas*. Fragments were planted in pots and left in two environments (in the main channel of the Paraná River and in a lake) for 30 days. These species were also planted in tanks and subjected to a competition experiment, using the additive method, with constant density of *E. najas*, considered the target species. The results obtained *in situ* showed that *E. najas* had a better performance than *H. verticillata* in both habitats. However, in the tanks there was a significant negative relationship between the density of *H. verticillata* and the biomass of *E. najas*, showing high competitive potential of the first species. Experiments carried out *in situ* are in accordance with the distribution of *E. najas* which prefers lentic habitats, while the competition experiment indicates that *E. najas* may be displaced by the exotic species where both colonize the same sites.

## Resumo

A colonização e competição são mecanismos-chaves na dinâmica espacial e temporal de comunidades. Atualmente, espécies exóticas têm invadido vários ecossistemas, afetando as nativas e alterando processos ecológicos. Neste estudo avaliamos o potencial de estabelecimento e competição das macrófitas submersas *Hydrilla verticillata* (exótica), diante da nativa *Egeria najas*. Fragmentos foram plantados em potes e deixados em dois ambientes (na calha do rio Paraná e em uma lagoa) por 30 dias. Essas espécies também foram plantadas em tanques (em casa de vegetação) e submetidas a um experimento de competição do tipo aditivo, com densidade constante de *E. najas*, considerada a espécie alvo. Os resultados do experimento realizado *in situ* mostraram que *E. najas* apresenta melhor desempenho em ambos os ambientes comparado com *H. verticillata*. Nos tanques houve relação negativa entre densidade da invasora e biomassa de *E. najas*, demonstrando elevado potencial competitivo da primeira espécie. Assim, os experimentos desenvolvidos *in situ* estão de acordo com a distribuição de *E. najas* que prefere habitats lênticos, enquanto os experimentos de competição indicam que *E. najas* pode ser deslocada pela espécie exótica em locais onde ambas são encontradas.

## Introdução

O fluxo da água em ecossistemas aquáticos gera perturbações físicas que regularmente removem a vegetação e favorecem a formação de um mosaico de novos habitats, os quais possibilitam o estabelecimento e a colonização de novas plantas aquáticas (Santamaría, 2002). As perturbações físicas podem resultar de eventos naturais como variações nos níveis hidrométricos, que causam descolamento vegetal, liberação de partes vegetativas e erosão dos sedimentos, e também de impactos gerados pelo homem (Riis and Biggs, 2003), como os relacionados à navegação (Willby and Eaton, 1996) ou controle do regime hidrológico (Nilsson et al., 1991; Jansson et al. 2000).

Na maioria dos córregos de regiões temperadas, as perturbações físicas e as respostas adaptativas à variação ambiental das macrófitas seguem ciclos sazonais regulares. Por exemplo, a alta velocidade das águas e baixa disponibilidade de luz durante o inverno causam a diminuição ou desaparecimento das macrófitas, enquanto no verão ocorre o contrário, o que permite a recolonização e expansão da cobertura vegetal (Sand-Jensen et al., 1989; Riis and Biggs, 2003). A colonização de macrófitas geralmente é bem sucedida em ambientes aquáticos, em função dos seus elevados potenciais de dispersão, por isso esse processo constitui um componente-chave da dinâmica espaço-temporal das comunidades de córregos, lagos e planícies de inundação.

Estratégias ecológicas das plantas, tais como ajustamentos morfológicos, fisiológicos ou fenológicos, variam previsivelmente ao longo de gradientes ambientais (Southwood, 1988). O sucesso de colonização também pode ser influenciado por características ambientais locais, o que pode repercutir sobre o grau de saturação de nichos (Shea and Chesson 2002). Essas características ambientais podem aumentar ou reduzir a probabilidade do sucesso de invasão por espécies não-nativas. Contudo, mesmo quando aparentemente saturadas, as espécies podem desenvolver interações inter-específicas, beneficiando o estabelecimento de outras espécies (Levine 1999).

Espécies de Hydrocharitaceae são pouco estudadas em seus habitats nativos (Thomaz and Bini, 2003), mas os poucos dados disponíveis indicam que a reprodução sexual das plantas do gênero *Egeria* e sua dispersão através de sementes são irrelevantes (Cook and Urmi-König, 1984; Kissmann, 1997). Assim, a emissão de propágulos vegetativos pode ser um importante caminho para dispersão, e se constitui em uma importante fonte para o restabelecimento e colonização de macrófitas submersas em

diferentes ambientes (Crawford, 1979). Este processo de dispersão foi também verificado para *Hydrilla verticillata* (Sculthorpe, 1967; Thomaz et al., 2009).

Há cada vez mais relatos de que fatores ambientais como nutrientes na coluna d'água, luz, temperatura e tipos de sedimentos têm grande efeito tanto sobre o crescimento como sobre a reprodução das plantas (Spence, 1982; Barrett et al., 1993; Van den Berg et al., 2003) e, desta forma, podem afetar o estabelecimento, a dinâmica populacional e a estrutura de comunidades de macrófitas (Bachmann et al., 1999, Low et al., 2001).

A perda de biodiversidade nativa devido à introdução de espécies exóticas é dirigida por mecanismos subjacentes, entre os quais a predação e a competição são mais comumente mencionadas, revelando-se fatores determinantes dentro dos ecossistemas (Sax et al., 2002; Clavero and Garcia-Berthou, 2005). Ecólogos e gestores de conservação têm observado que as espécies exóticas alteram a dinâmica e a composição na comunidade de espécies nativas (Daszak et al., 2000; Prenter et al., 2004)

Alguns estudos têm relacionado as interações competitivas entre plantas com a variabilidade de recursos ambientais (nutrientes e luz), neste caso algumas plantas podem afetar a disponibilidade de recursos para as outras espécies através de sua utilização, influenciando o desempenho (taxas de crescimento) das espécies competidoras. Esta forma de competição, por exploração de recursos, ocorre em geral quando o recurso em questão é limitado (Tilman, 1982; Ren and Zhang, 2009). Diferentemente, quando a competição é por interferência, a pressão competitiva pode ser elevada, mesmo quando a disponibilidade de recursos não é limitante.

*H. verticillata* (L.f.) Royle é considerada entre as espécies submersas com grande potencial de causar danos à navegação, turismo e produção de energia (Langeland, 1996). A ocupação dessa espécie é preocupante sob vários aspectos, pois apresenta elevada capacidade competitiva sobre outras espécies submersas (Mony et al., 2007; Sousa et al., 2009), o que pode acarretar substituição das plantas submersas nativas e o conseqüente desenvolvimento de uma monocultura (Sutton, 1986). Por exemplo, nos E.U.A. há indícios de que *H. verticillata* compete eficazmente com *E. densa* e *Ceratophyllum demersum* (Van den Berg et al., 2003).

*H. verticillata* começou a ser registrada em águas continentais brasileiras há cerca de quatro anos e está se disseminando rapidamente, já sendo encontrada inclusive no reservatório de Itaipu em elevada frequência (Thomaz et al., 2009). Deve-se ressaltar que decorridos quatro anos de sua invasão, essa espécie colonizou amplas áreas da calha

central do rio Paraná, mas a mesma é ausente ou registrada de forma escassa no interior de lagoas, mesmo as permanentemente conectadas a esse rio (Sousa et al., 2009). No entanto, desconhece-se a ecologia dessa variedade que foi introduzida no Brasil. É possível encontrar grandes diferenças nas respostas ecológicas de populações encontradas em diferentes continentes. Desta forma, torna-se fundamental conhecer e analisar aspectos básicos da biologia e ecologia dessa espécie de macrófita. No presente estudo, testou-se o efeito do tipo do sedimento (areia e argila) e do ambiente (rio e lagoa) sobre o estabelecimento de duas Hydrocharitaceae submersas, a nativa *Egeria najas* e a exótica *H. verticillata*. Além disso, um experimento de competição do tipo aditivo foi realizado para testar o efeito da espécie exótica sobre o crescimento da nativa.

## **Materiais e Métodos**

### ***1º Experimento***

#### ***Efeitos do tipo de sedimento e de diferentes ambientes sobre o crescimento***

Este experimento foi realizado na planície de inundação do alto rio Paraná (22°40'S e 23°40'S latitude e 53°10'W e 53°40'W longitude) em janeiro de 2008, em dois ambientes: na calha do rio Paraná e em uma lagoa permanentemente conectada a este rio, denominada Ressaco do Leopoldo. Neste experimento foram utilizados indivíduos de *E. najas* e *H. verticillata* coletados na própria planície de inundação. Porções apicais de 10 cm de ambas as espécies foram inicialmente lavadas e plantadas separadamente em potes de plástico (0,5 L) com dois tipos de sedimento (areia e argila). Posteriormente foram colocadas em bandejas de polietileno de 30 cm x 60 cm e deixadas para enraizar por um período entre 10 a 15 dias em caixas de amianto, na Base Avançada do Nupélia/UEM, na cidade de Porto Rico (PR). Cada tratamento foi replicado cinco vezes, num total de 40 amostras, a saber: *E. najas* e *H. verticillata*, na calha do rio e na lagoa e em cada um desses ambientes separadamente na areia e na argila.

Depois de enraizadas, as bandejas de polietileno contendo os potes com as plantas foram transferidos para a calha do rio Paraná e para o Ressaco do Leopoldo, dispostos a 0,5 m de profundidade, onde permaneceram por um período de 30 dias. Com o objetivo de caracterizar os diferentes habitats (calha do rio e lagoa) foram mensurados os



seguintes parâmetros abióticos: temperatura da água e oxigênio dissolvido (YSI meter), pH (pHmetro Digimed), turbidez (turbidímetro LaMotte), condutividade (condutivímetro Digimed), concentração de fósforo total (espectrofotômetro; Golterman et al., 1978) e nitrogênio total (espectrofotômetro; Zagatto et al., 1981) da água e radiação fotossinteticamente ativa (quantômetro YSI).

Após esse período, a biomassa de cada espécie foi medida separadamente (com base na massa seca). Ao final do experimento foram tomados os seguintes atributos em cada planta: comprimento das partes aéreas, número de ramos laterais, massa seca do propágulo e massa seca da raiz.

Aplicou-se ANOVA tri-fatorial para observar se há diferenças no crescimento entre as espécies, tipo de sedimento e ambientes, assim como as interações entre esses fatores. A normalidade do conjunto dos dados foi avaliada através do teste de Shapiro-Wilk, enquanto a homocedasticidade foi testada pelo teste de Levene, ambos realizados no software Statistica<sup>TM</sup> 7.0.

## ***2º Experimento***

### ***Efeitos do tipo do sedimento e densidade da espécie exótica *H. verticillata* sobre o crescimento ex situ da nativa *E. najas****

Este experimento foi conduzido em duas etapas no interior de tanques de concreto (220cm X 60cm X 80cm) nas instalações da estufa experimental OIKOS da Universidade Estadual de Maringá. Utilizou-se o método de série aditiva (Radosevich, 1987; Scheiner and Gurevitch 2001), o qual se baseia em combinações entre uma espécie alvo e tratamentos com diferentes densidades da espécie associada.

A primeira etapa foi realizada em janeiro de 2008 e foi testada a competição entre as estruturas posicionadas acima do sedimento (caules e folhas) da espécie nativa *E. najas* e da invasora *H. verticillata*. Cada um dos tanques utilizados continha potes com os dois tipos de sedimento separados (areia e argila, provenientes da calha do rio Paraná e de uma lagoa, respectivamente), nos quais foram plantados brotos de 10 cm de cada espécie. No primeiro tanque foram colocados três potes contendo a espécie nativa *E. najas* sem adição de potes com *H. verticillata*, como situação controle (3x0). Nos próximos tanques a densidade da *E. najas* foi mantida constante, enquanto foram adicionados potes aumentando a densidade de *H. verticillata* em ambos os tratamentos,

areia e argila (3x3, 3x6, 3x12 e 3x18). Para cada tratamento foram elaboradas três réplicas, resultando um total de 30 tanques.

Os potes com os dois tipos de sedimentos foram separados em cada tanque por uma placa de acrílico perfurada. Além disso, o uso da placa também foi útil para evitar que a parte aérea das plantas de um tratamento afetasse o crescimento das plantas do outro tratamento.

A segunda etapa desse experimento foi realizada em maio de 2008 e seguiu os mesmos critérios e as mesmas condições da primeira etapa, porém as plantas foram plantadas conjuntamente em bandejas para se avaliar o efeito da interação entre raízes sobre o crescimento das plantas. Nesta etapa foram utilizadas quatro réplicas de cada tratamento areia e argila totalizando 40 tanques.

Após a formação do dossel (60 dias) as plantas foram retiradas e colocadas para secar em estufa a 90°C até atingirem massa constante e, em seguida, suas massas secas foram mensuradas.

Ao final do experimento foram mensurados os seguintes parâmetros abióticos: temperatura da água e oxigênio dissolvido (YSI meter), pH (pHmetro Digimed), condutividade elétrica (condutivímetro Digimed), alcalinidade ( $\mu\text{Eq L}^{-1}$ ) e radiação subaquática ( $\mu\text{MOL}$ ). Frações assimiláveis de N e P dos sedimentos foram extraídas através da agitação de amostras em soluções de KCL por uma hora e de NaOH-NaCl 0,1N por 16 horas, respectivamente, e as concentrações dos nutrientes foram determinadas espectrofotometricamente como  $\text{NH}_4^+$  e  $\text{PO}_4^{3-}$ , segundo os métodos propostos por Bremer (1965) e Stainton et al. (1977). Para os nutrientes das amostras de água, as concentrações de fósforo total foram determinadas em espectrofotômetro após digestão em autoclave (Golterman et al., 1978) e de nitrogênio Kjeldahl total após digestão sulfúrica (Mackereth et al., 1978).

Realizou-se um *test-t* para verificar as diferenças abióticas entre os tanques e os diferentes tipos de sedimento (areia e argila). A normalidade do conjunto dos dados foi avaliada através do teste de Shapiro-Wilk, enquanto a homocedasticidade foi testada pelo teste de Levene. Aplicou-se ANCOVA unifatorial para observar se há efeito da densidade de *H. verticillata* (variável contínua) sobre o crescimento de *E. najas*, representado pela massa seca (variável resposta), considerando o tipo de sedimento como covariável. Todos os testes foram realizados no software Statistica™ 7.0.

## Resultados

### 1º Experimento:

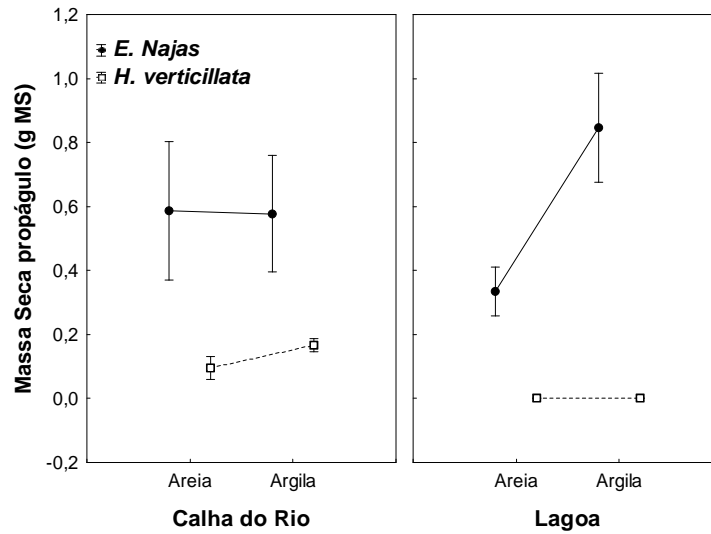
Mesmo não sendo realizadas análises estatísticas para observar se há diferenças significativas entre os ambientes, pode-se observar que ambos diferem em relação a alguns parâmetros abióticos. Essas diferenças são confirmadas por dados obtidos em longo prazo em lagoas e no rio Paraná (Roberto et al., 2009). Exceto a temperatura, todos os parâmetros apresentaram diferenças consideráveis. A lagoa apresenta maiores valores de turbidez, NT e PT da água, em relação a calha do rio (Tab. 1), e menores valores de OD (mg/l), OD %, Secchi, condutividade, radiação, pH, e velocidade da água (Tab. 1).

**Tab. 1:** Parâmetros abióticos realizados *in situ* de ambos os ambientes estudados

Parâmetros abióticos	Ambientes	
	Calha do Rio	Ressaco
Temperatura (°C)	27,0	28,0
OD (mg/l)	7,0	5,2
OD (%)	86,0	63,8
pH	7,1	6,5
Secchi (mts)	3,6	1,40
Condutividade ( $\mu\delta \text{ cm}^{-1}$ )	63,2	52,0
Radiação ( $\mu\text{Mol}$ )	1.193	673
Turbidez (NTU)	1,1	130,0
V. da água (m/s)	5,1	0,0
NT (água) ( $\mu\text{g/l}$ )	1,1	12,4
PT (água) ( $\mu\text{g/l}$ )	16,0	79,8

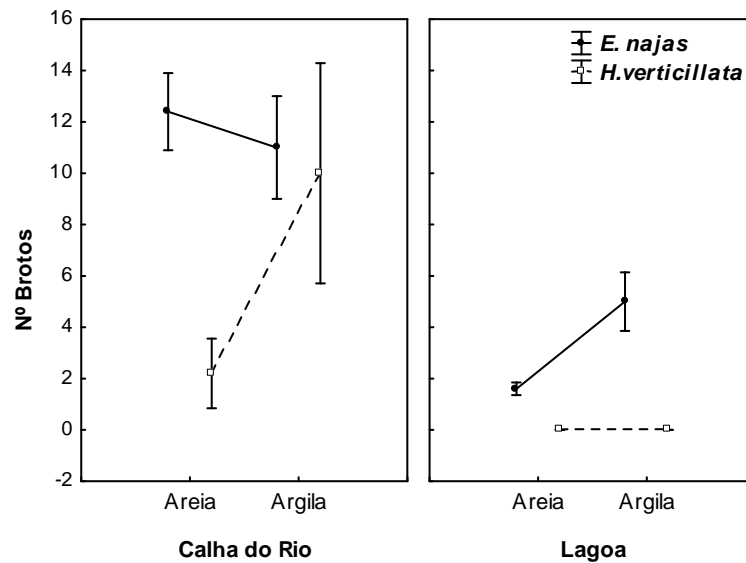
Decorridos 30 dias, houve diferenças marcantes entre o crescimento das duas espécies, considerando-se o local (Calha do rio e lagoa) e o tipo de sedimento (areia e argila) (Fig. 1). A massa seca de ambas as espécies que cresceram na argila foi significativamente maior do que aquelas que se desenvolveram na areia (efeito do sedimento:  $F=4,54$ ;  $p=0,04$ ). *E. najas* apresentou valores maiores de massa seca em relação à espécie exótica *H. verticillata* em ambos os ambientes (efeito da espécie:  $F=32,95$ ;  $p<0,001$ ), salientando que na lagoa a massa seca da espécie exótica foi zero, pois todos os indivíduos morreram nesse ambiente. A interação entre as espécies, tipo

de sedimento e ambiente também foi significativa para o parâmetro de massa seca do propágulo ( $F=4,75$ ;  $p=0,03$ ).



**Fig. 1:** Massa seca média ( $\pm$  DP) dos indivíduos de *E. najas* e *H. verticillata* nos tipos de sedimentos e habitats estudados.

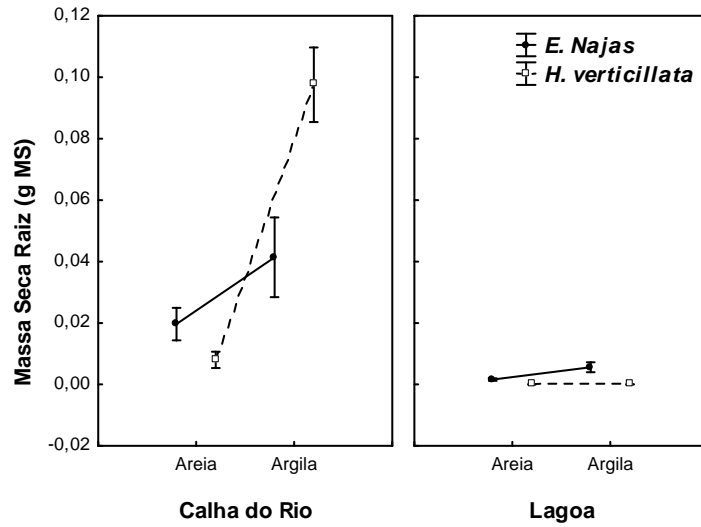
Em decorrência da morte dos indivíduos na lagoa, todos os outros parâmetros mensurados (número de brotos, massa seca de raiz, comprimento do propágulo), também apresentaram valores zero para esse ambiente. O número de brotos emitidos foi afetado pelos diferentes fatores considerados, diferindo entre as duas espécies (Fig. 2). Os indivíduos que se desenvolveram na calha do rio apresentaram maior número de brotos do que os indivíduos da lagoa (efeito do ambiente:  $F=30,18$ ;  $p<0,001$ ). *E. najas* desenvolveu maior quantidade de brotos em relação à espécie invasora (efeito da espécie:  $F=11,37$  ;  $p<0,01$ ). A interação entre as espécies, sedimento e ambientes também foi significativa ( $F=5,69$ ;  $p= 0,023$ ), demonstrando que o estabelecimento das espécies diferem entre os locais com características abióticas distintas (ver Tab. 1).



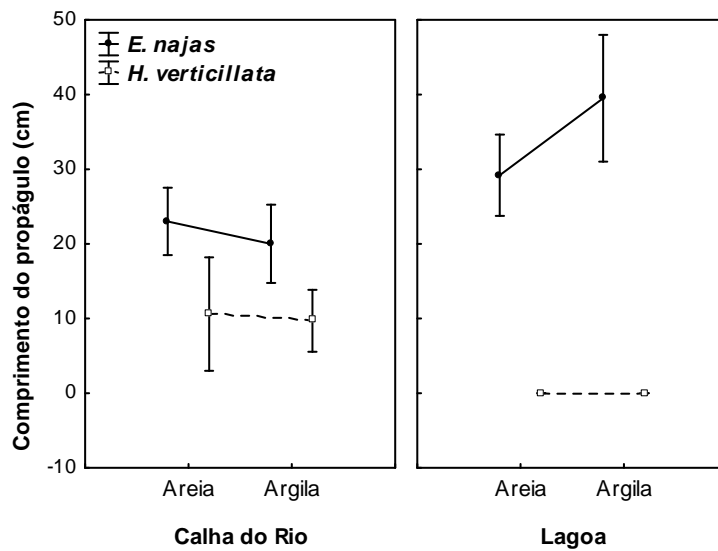
**Fig. 2:** Número médio de brotos ( $\pm$  DP) por propágulo de *E. najas* e *H. verticillata* nos tipos de sedimentos e habitats analisados

Quanto à massa seca das raízes, pode-se observar que os indivíduos da calha do rio apresentaram valores maiores do que os indivíduos que estavam na lagoa (efeito do ambiente;  $F=14,75$ ;  $p<0,001$ ) (Fig. 3). Além disso, a massa seca das raízes dos indivíduos plantados na argila diferiu significativamente daqueles plantados na areia (efeito do sedimento;  $F=7,27$ ;  $p=0,01$ ). A anova revelou interação entre o tipo de ambiente e sedimento ( $F=5,93$ ;  $p=0,02$ ), ou seja, variações no crescimento das raízes dependem do tipo de sedimento e do ambiente.

Os comprimentos dos propágulos revelaram-se maiores para *E. najas*, em relação a *H. verticillata* (efeito da espécie:  $F= 58,97$ ;  $p<0,001$ ) (Fig. 4), esse atributo também apresentou uma interação significativa entre espécies e ambiente ( $F=17,37$ ;  $p<0,001$ ), a espécie nativa desenvolveu-se melhor em ambos os ambientes, porém com maior crescimento na lagoa; isso ocorreu provavelmente devido à elevada turbidez desse ambiente (ver Tab. 1), fazendo com que os indivíduos cresçam rapidamente para alcançar a zona eufótica.



**Fig. 3:** Valores médios ( $\pm$  DP) da massa seca das raízes de *E. najas* e *H. verticillata* nos tipos de sedimentos e habitats estudados



**Fig. 4:** Valores médios ( $\pm$  DP) do comprimento dos propágulos de *E. najas* e *H. verticillata* nos tipos de sedimentos em habitats analisados

### 2º Experimento:

Dentre os parâmetros abióticos da água analisados nos tanques, apenas a condutividade elétrica apresentou diferenças significativas na 1ª etapa, enquanto o tipo de sedimento (areia e argila) apresentou diferenças significativas para ambas as etapas (Tab. 2).

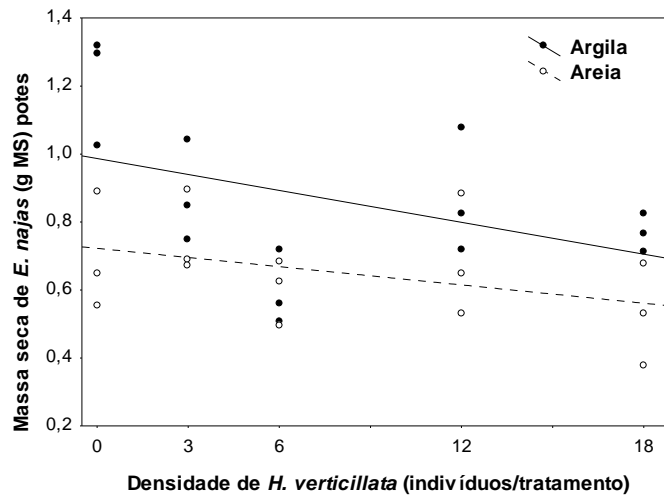
**Tab 2.** Parâmetros abióticos da água e do sedimento nos tanques com as plantas que estavam nos potes (1ª etapa) e nas bandejas (2ª etapa). Os resultados estatísticos das 13 primeiras linhas mostram as diferenças entre as duas etapas enquanto as duas últimas linhas mostram as diferenças entre os tratamentos areia e argila.

	Média ± Desvio Padrão		t-test (GL)		p	
	1ª etapa	2ª etapa	1ª etapa	2ª etapa	1ª etapa	2ª etapa
Temperatura	19,1 ± 0,62	18,8 ± 0,59	1,49 (4)	0,41 (6)	0,23	0,97
Condutividade	194,15 ± 59,9	153,5 ± 33,36	-3,73 (4)	-0,14 (6)	0,02	0,89
Alcalinidade	525,2 ± 128,30	585,1 ± 131,40	-0,67 (4)	2,30 (6)	0,73	0,62
Radiação	980,34 ± 85,83	910,25 ± 76,82	-0,78 (4)	1,60 (6)	0,27	0,16
pH	9,64 ± 0,23	585,1 ± 131,40	-0,46 (4)	-0,83 (6)	0,69	0,45
OD(mg/l)	9,13 ± 0,59	910,25 ± 76,82	-1,28 (4)	0,77 (6)	0,28	0,48
OD (%)	99,2 ± 8,39	9,42 ± 0,44	-0,92 (4)	0,32 (6)	0,41	0,76
NT	1,27 ± 0,67	9,05 ± 2,09	0,78 (4)	0,68 (6)	0,51	0,41
PT	35,25 ± 13,82	97,35 ± 12,52	0,81 (4)	0,71 (6)	0,49	0,38
N sed areia	12,52 ± 10,25	1,20 ± 10,25	0,55 (4)	0,68 (6)	0,29	0,32
P sed areia	83,35 ± 22,33	34,23 ± 22,33	0,29 (4)	0,76 (6)	0,49	0,36
N sed argila	33,22 ± 21,33	14,51 ± 21,33	0,36 (4)	0,68 (6)	0,89	0,24
P sed argila	143,27 ± 79,33	85,32 ± 79,33	0,59 (4)	0,78 (6)	0,25	0,36
N (Argila x areia)	-	-	23,55(24)	18,95(30)	<0,01	<0,01
P (Argila x areia)	-	-	12,88(24)	10,13(30)	<0,01	<0,01

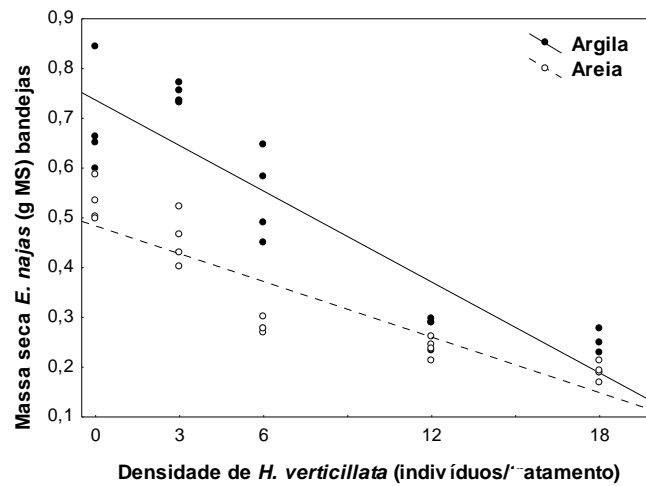
A ANCOVA revelou diferenças significativas no crescimento da espécie nativa *E. najas* em relação aos diferentes tipos de sedimento para os experimentos da 1ª etapa (efeito do sedimento,  $F=6,06$ ;  $p=0,02$ ), sendo que os indivíduos que estavam no sedimento argiloso apresentaram maiores valores de massa seca (Fig. 5). Com o aumento na densidade de propágulos da espécie invasora, houve redução significativa do crescimento da espécie nativa (efeito da densidade,  $F= 5,39$ ;  $p=0,02$ ), desta forma com o aumento na densidade da planta invasora *H. verticillata*, a massa seca da espécie nativa *E. najas* decaiu. Porém, os resultados não apresentaram interação entre tipo de sedimento e a densidade da espécie invasora ( $F= 0,39$ ;  $p=0,53$ ).

Na 2ª etapa do experimento, a nativa *E. najas* também demonstrou decréscimo nos valores de massa seca conforme houve o aumento na densidade de *H. verticillata* (efeito da densidade,  $F=155,62$ ;  $p<0,001$ ; Fig. 6). A ANCOVA também revelou diferenças significativas da massa seca em relação aos diferentes tipos de sedimento (efeito do sedimento;  $F= 40,21$ ;  $p<0,001$ ). Entretanto, a inclinação da reta foi mais acentuada na 2ª etapa do experimento, na qual houve interação entre as raízes, do que na 1ª etapa, na qual as raízes não interagiram. Esses dados revelam um provável efeito na competição entre as raízes. Ao contrário da 1ª etapa, na 2ª etapa houve também

interação significativa entre o tipo de sedimento e a densidade da espécie invasora ( $F=9.04$ ;  $p<0,01$ ). Em outras palavras, em altas densidades (12 e 18 indivíduos) o efeito da exótica parece ser semelhante em argila e areia, reduzindo a quase zero o crescimento de *E. najas*.



**Fig. 5:** Massa seca de *E. najas* produzida em diferentes densidades de *H. verticillata* sem interação entre as raízes



**Fig. 6:** Massa seca de *E. najas* produzida em diferentes densidades de *H. verticillata* com interação entre as raízes



## **Discussão**

### **Experimento realizado *in situ***

Há várias evidências de que fatores ambientais como nutrientes na coluna d'água, luz, temperatura e tipos de sedimentos, afetam o crescimento e a reprodução das plantas (Barrett et al., 1993) e, conseqüentemente, influenciam o estabelecimento das populações de plantas aquáticas (Bachmann et al., 1999, Low et al., 2001).

O desenvolvimento de macrófitas submersas, usualmente pode ser afetado por uma combinação de fatores abióticos, incluindo a disponibilidade de nutrientes e principalmente, radiação “sub-aquática” (Tavecchio and Thomaz, 2003; Havens et al., 2004; Chambers et al., 2008). Fragmentos vegetativos em estágios iniciais de crescimento também são afetados por essas variáveis (Silveira et al., 2009).

Afinidade ambiental pode ser considerada uma explicação alternativa para a segregação espacial, uma vez que diferentes espécies de macrófitas respondem de formas distintas às características físicas e químicas dos sedimentos e água (Grace and Wetzel 1981; Milne et al. 2006; dos Santos and Thomaz 2007). Na planície de inundação do Rio Paraná, a calha do rio e as lagoas conectadas diferem significativamente nos seus aspectos químicos, tais como fósforo, nitrogênio e turbidez (Roberto et al., 2009), levando a diferenças na composição das comunidades de plantas aquáticas (Thomaz et al., 2009).

O ressaco do Leopoldo é um ambiente lântico e, assim, a baixa velocidade da água é a principal característica física que o distingue da calha do rio Paraná, podendo aumentar a taxa de sedimentação e com isso influenciar as características físicas e químicas do ambiente. Essas diferenças, detectadas em nossas análises, também foram encontradas em estudos prévios desenvolvidos nesses ambientes (Sousa et al., 2009; Roberto et al., 2009).

Ampla variabilidade na qualidade dos sedimentos ocorre tanto entre como dentro de um mesmo ecossistema. Em habitats mais túrbidos, é observado o predomínio de sedimentos argilosos, os quais apresentam uma quantidade maior de nutrientes em relação aos sedimentos arenosos (Barko and Smart, 1986; Barko et al., 1986; Thomaz et al., 2007). O tipo de sedimento pode ter um papel importante em longo prazo no estabelecimento e na sobrevivência, uma vez que há interações entre a vegetação submersa e a dinâmica sedimentar (Harwell and Havens, 2003). De acordo com alguns

trabalhos, o sedimento é a principal fonte de nutrientes para o crescimento de plantas aquáticas, enquanto aqueles disponíveis na coluna de água são complementares (Carr and Chambers, 1998; Lee and Dunton, 1999). De fato, tem sido demonstrado que a disponibilidade de nutrientes no sedimento é determinante para o resultado da interação competitiva entre as plantas *H. verticillata* e *Vallisneria americana* (Smart et al., 1994; Van den Berg et al., 2003). Em outras palavras, o aumento da disponibilidade de nutrientes nos sedimentos propiciou um crescimento mais rápido das plantas e com isso aumenta a taxa de inibição do crescimento provocado pela alta densidade (Creed et al., 1997; Crossley et al., 2002, Wang et al., 2005). Os resultados obtidos no presente trabalho estão de acordo com essa hipótese, pois o efeito do sedimento foi significativo tanto no experimento desenvolvido *in situ*, como nos tanques.

Em geral, a despeito da lagoa apresentar características abióticas distintas da calha do rio, principalmente quanto à elevada turbidez, os fragmentos vegetais estabeleceram melhor em relação a calha do rio, principalmente da espécie nativa, como indicado pelos comprimentos dos propágulos. Além disso, também foi possível observar que os indivíduos presentes nos sedimentos argilosos apresentaram maior crescimento em relação àqueles que se desenvolveram nos sedimentos arenosos.

Mesmo possuindo uma arquitetura similar, os resultados mostraram que propágulos das duas espécies de Hydrocharitaceae apresentam diferentes estratégias de estabelecimento em ambos os ambientes. Os propágulos de *E. najas* tiveram um aumento da massa seca e alongaram-se mais rapidamente do que os de *H. verticillata*, principalmente na lagoa, onde essa espécie apresentou valor zero, não se desenvolvendo (ver Figs. 1 e 4, respectivamente). Esses resultados, obtidos experimentalmente, sugerem que propágulos dessa espécie são mais bem adaptados, comparativamente a espécie exótica invasora, quando alcançam ambientes rasos e túrbidos. De fato, os mesmos estão de acordo com o que é constatado em estudos observacionais, que apontam maior sucesso de *E. najas* nos ambientes lânticos da planície do rio Paraná (Sousa et al., 2009; Thomaz et al., 2009). Por outro lado, em um ambiente menos turbido, como na calha do rio Paraná, os propágulos de ambas as espécies produziram rapidamente raízes e grande número de ramos.

Algumas espécies apresentam uma típica estratégia de formação de dossel devido ao seu rápido alongamento e à abundante exibição dos ramos (Hofstra et al., 1999; Mony et al., 2007), a qual é especialmente vantajosa em ambientes túrbidos, permitindo que as plantas alcancem a zona eufótica. Essa estratégia tem sido observada para *E.*

*najas* e *E. densa* (Tavecchio and Thomaz, 2003; Bini and Thomaz, 2005), tendo sido confirmada pelo rápido alongamento de *E. najas*, o que pode justificar a exclusão da espécie exótica invasora *H. verticillata*, principalmente no ambiente ressaco. No entanto, alguns trabalhos indicam que a matéria orgânica no sedimento seja o fator que inibe o crescimento dessa espécie (Wang et al., 2007; Sousa et al., 2009) e, assim, essa característica, em conjunto com a elevada turbidez, também pode ser apontada como potencialmente inibidora do crescimento de *H. verticillata* no ressaco. Porém, os resultados obtidos devem ser encarados com precaução, pois representam apenas os estágios iniciais de colonização das duas espécies.

### **Experimento de competição (tanques)**

A densidade é reconhecida como fator importante que influencia o crescimento e a sobrevivência de plantas juvenis, podendo afetar a interceptação de luz e absorção de nutrientes (Thompson et al., 1990; Creed et al., 1997). Wang et al. (2005) constataram que a elevada densidade foi a responsável pela inibição do crescimento de plantas aquáticas, como indicado por declínios em altura, área foliar e biomassa de caules, folhas e raízes.

Os resultados obtidos nos tanques demonstram claramente que *H. verticillata* possui um elevado potencial competitivo, comparativamente à *E. najas*. A redução da biomassa dessa espécie, diante dos aumentos da densidade da primeira, ocorreu tanto quando as raízes foram isoladas como quando as mesmas interagiram. Porém, neste último caso, houve maior redução da biomassa, demonstrando que a interação entre estruturas subterrâneas é importante no mecanismo de competição entre essas duas espécies. Maior emissão de brotos por *H. verticillata* ocorre desde o início de seu estabelecimento (Silveira et al., 2009) e o grande desenvolvimento de raízes pode representar uma vantagem competitiva por exploração de recursos (nutrientes).

Alguns estudos sobre o crescimento de plantas aquáticas foram realizados em diferentes densidades (Worm and Reusch, 2000; Davis and Fourqurean, 2001) e em distintos sedimentos (Howard and Mendelssohn, 2000; Handley and Davy, 2002). No entanto, poucos estudos têm sido realizados combinando o efeito desses dois fatores sobre o estabelecimento e o crescimento de plantas aquáticas. Diferentes tipos de sedimentos têm disponibilidades distintas de nutrientes, o que leva a suportarem diferentemente o crescimento vegetal. Experimentos em campo evidenciam que a disponibilidade de nutrientes afeta a cobertura, produção de biomassa, capacidade

competitiva e a composição de comunidades submersas (Barko and Smart, 1986; Chambers and Kalff, 1987; Duarte and Kalff, 1988). Por isso, pode-se sugerir que a densidade e o tipo de sedimento não são fatores mutuamente exclusivos na determinação de padrões de crescimento das plantas (Jiang et al., 2008).

Em congruência com essas evidências, um resultado que merece destaque nos experimentos realizados nos tanques diz respeito à interação entre a densidade e o tipo de sedimento, quando as raízes interagiram. Esses resultados revelam que em baixas densidades, *H. verticillata* possui menor potencial competitivo em sedimento composto por areia, enquanto em altas densidades, seu potencial competitivo é muito elevado e semelhante em ambos os tipos de sedimentos. Como consequência, espera-se que uma vez estabelecida em altas densidades, bancos da espécie exótica dificilmente serão colonizados por *E. najas*, independentemente do tipo de sedimento presente no ambiente.

A maioria dos estudos revela que a alta densidade pode resultar na inibição do crescimento em biomassa individual (Wang et al., 2005; Shibata, 2006). O trabalho de Wedin and Tilman (1993) demonstrou que aumento na abundância de *Schizachyrium scoparium* fortemente reduziu o número e a cobertura de outras espécies, o que demonstra que esta espécie é altamente competitiva, principalmente em estágios finais de sucessão (Tilman 1988).

Estudos têm demonstrado que espécies exóticas de vegetação aquática submersa apresentam características de formação de dossel e com isso tendem a dominar os sedimentos ricos em nutrientes, enquanto os sedimentos menos produtivos muitas vezes são ocupados por espécies de vegetação aquática submersa nativa (Hutchinson, 1975, Van et al. 1999). Desta forma, há indicativos de que as espécies exóticas tendem a se sobressair em locais mais ricos em nutrientes, em função de vantagens competitivas que apresentam em relação às espécies nativas, como o caso da exótica *H. verticillata* que apresentam estruturas de resistência como turions e tubérculos (Spencer and Ksander, 1995).

Em síntese, no experimento *in situ* realizado neste trabalho, observou-se que a planta nativa *Egeria najas* apresentou maiores taxas de crescimento em biomassa e em alongamento nos sedimentos ricos em nutrientes (argila), em relação aos pobres (areia). Ainda, essa espécie cresceu mais rapidamente no ambiente lântico do que no lótico. A exclusão da exótica *H. verticillata* no ressaco pode ser atribuído ao rápido alongamento de *E. najas* nesse ambiente, ou, alternativamente, ao efeito inibitório provocado pelas elevadas concentrações de matéria orgânica. Sousa et al. (2009) observou que a probabilidade de ocorrência de *H. verticillata* em ambientes da planície de inundação do alto rio Paraná foi negativamente afetada pelas concentrações de matéria orgânica no sedimento, e explicou a ausência dessa espécie em lagoas e ressacos por essa característica. Em relação à calha do rio Paraná, a exótica *H. verticillata* demonstrou aumento do número de brotos e maiores taxas de crescimento de raízes na argila. Como se trata de um ambiente com disponibilidade de nutrientes relativamente menor, nestas condições a espécie exótica revelou maior potencial de exploração desses recursos.

Desta forma, observa-se que a nativa *E. najas* revelou-se com potencial de estabelecimento e colonização maior que *H. verticillata* nas condições naturais da planície, principalmente em ambientes lânticos e nos estágios iniciais de colonização. Entretanto, caso ocorra estabelecimento e aumento da densidade, a tendência é a redução da biomassa da espécie nativa *E. najas*, conforme sugerido pelo experimento de competição. Nesse caso, os experimentos realizados em tanques demonstraram que a espécie invasora *H. verticillata* predominou em ambos os sedimentos. Esses experimentos revelaram, ainda, que os efeitos competitivos ocorrem tanto pelas estruturas localizadas acima do sedimento (caules e folhas) como pelas raízes.

Finalmente, fatores não controlados podem ser responsáveis pelo sucesso de *H. verticillata* no canal do rio Paraná. Destacam-se, entre eles, a rápida recuperação dos bancos pela fonte de tubérculos em regiões previamente ocupadas (Sousa et al., 2009), a velocidade da água, que reduz a zona de interface e aumenta a assimilação de nutrientes, as concentrações de carbono inorgânico da água e os maiores valores da alcalinidade nas águas do rio Paraná (Roberto et al., 2009). De fato, a presença de tubérculos, aliado aos baixos pontos de compensação luminosa e capacidade de absorver bicarbonato têm sido apontados como importantes características que incrementam o potencial reprodutivo dessa espécie (Chen and Coughenour, 1996; Kahara and Vermaat, 2003;

Fargione and Tilman, 2005). Estudos controlando esses fatores ajudarão a elucidar as tendências de invasão de *H. verticillata* em ambientes lênticos e lóticos da bacia do rio Paraná.

## Referências

- Baatrup-Pedersen, A., Søren, E., Larsen, L., Riis, T. 2003. Composition and richness of macrophyte communities in small Danish streams influence of environmental factors and weed cutting. *Hydrobiologia*. 495, 171–179.
- Bachmann, R.W., Hoyer, W.V., Canfield Jr., D.E., 1999. The restoration of Lake Apopka in relation to alternative stable states. *Hydrobiologia*. 394, 219–232.
- Barko, J.W., Gunnison, D., Carpenter, S.R., 1991. Sediment interactions with submerged macrophyte growth and community dynamics. *Aquat. Bot.* 41, 41-65.
- Barko, J.W., Smart, R.M., 1986. Sediment-related mechanisms of growth limitation in submersed macrophytes. *Ecology*. 65, 1328–1340.
- Barko, J. W., Adams M. S., Clesceri N. L., 1986. Environmental-Factors and their consideration in the management of submersed aquatic vegetation – A Review. – *J. Aquat. Plant Manage.* 24: 1–10.
- Barrat-Segretain, M.H., Bornette, G. 1996. Regeneration and colonization abilities of aquatic plant fragments: effect of disturbance seasonality. *Hydrobiologia*. 421, 31–39.
- Barrett, S.C.H., Eckert, C.G., Husband, B.C., 1993. Evolutionary processes in aquatic plant populations. *Aquat. Bot.* 44, 105–145.
- Bini, L.M., Thomaz, S.M. 2005. Prediction of *Egeria najas* and *Egeria densa* occurrence in a large subtropical reservoir (Itaipu Reservoir, Brazil-Paraguay). *Aquat. Bot.* 83, 227-238.
- 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.
- Bruner, M.C., Batterson, T.R. 1984. The effect of 3 sediment types on tuber production in hydrilla (*Hydrilla verticillata* (LF) Royle). *J. of Aquat. P. Manag.* 22, 95-97.

- Carr, G.M., Chambers, P.A. 1998. Macrophytes growth and sediment phosphorus and nitrogen in Canadian prairie river. *Fresh. Biol.* 39, 525–536.
- Chambers, P.A., Kalff, J., 1985. Depth distribution and biomass of submersed aquatic macrophyte communities in relation to Secchi depth. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42, 701–709.
- Chambers, P.A., Prepas, E.E., Bothwell, M.L., Hamilton, H.R., 1989. Roots versus shoots in nutrient uptake by aquatic macrophytes in flowing waters. *Can. J. Fish Aquat. Sci.* 46, 435–439.
- Chambers, P.A., Lacoul, P., Murphy, K. J., Thomaz, S. M. 2008. Global diversity of aquatic macrophytes in freshwater. *Hydrobiologia.* 595, 9-26.
- Chambers, P.A., Kalff, J. 1987. Light and nutrients in the control of aquatic plant community structure .1. in situ experiments. *J. of Ecol.* 75, 611-619.
- Chen, D.X., Coughenour, M.B. 1996. A mechanistic model for submerged aquatic macrophyte photosynthesis: *Hydrilla* in ambient and elevated CO<sub>2</sub>. *Ecol. Model.* 89, 133-146.
- Clavero M., Garcia-Berthou E. 2005. Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends in Ecology and Evolution.* 20, 110.
- Creed, J.C., Norton, T.A., Kain, J.M., 1997. Intraspecific competition in *Fucus serratus* germlings: the interaction of light, nutrient and density. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 212, 211–223.
- Crossley, M.N., Dennison, W.C., Williams, R.R., Wearing, A.H., 2002. The interaction of water flow and nutrients on aquatic plant growth. *Hydrobiologia,* 489, 63–70.
- Cook, C.D.K., Urmi-König, K. 1984. A revision of the genus *Egeria* (Hydrocharitaceae). *Aquat. Bot.* 19, 73-96.
- Crawley, M.J., Brown, S.L., Heard, M.S., Edwards, G.R. 1999. Invasion-resistance in experimental grassland communities: species richness or species identity? *Ecol. Let.* 2,140-148.
- Crawford, S.A., 1979. Farm pond restoration using *Chara vulgaris* vegetation. *Hydrobiologia,* 62, 17–32.
- Davis, B.C., Fourqurean, J.W., 2001. Competition between the tropical alga, *Halimeda incrassate*, and the seagrass, *Thalassia testudinum*. *Aquat. Bot.* 1, 217–232.

- Daszak P., Cunningham A.A., Hyatt A.D. 2000. Emerging infectious diseases of wildlife – threats to biodiversity and human health. *Science*, 287, 443–449.
- Dos Santos A.M., Thomaz S.M. 2007. Aquatic macrophytes diversity in lagoons of a tropical floodplain: the role of connectivity and water level. *Austral. Ecol.* 32, 177–190.
- Duarte, C.M., Kalff, J., 1988. Influence of lake morphometry on the response of submerged macrophytes to sediment fertilisation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45, 216–221.
- Fargione, J.E., Tilman, D. 2005. Diversity decreases invasion via both sampling and complementarity effects. *Ecol. Lett.* 8, 604-611.
- Fargione, J., Brown, C.S., Tilman, D. 2003. Community assembly and invasion: An experimental test of neutral versus niche processes. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences Of The United States Of America.* 100, 8916-8920.
- Golterman, H.L., Clymo, R.S., Ohmstad, M.A.M. 1978. *Methods for physical and chemical analysis of freshwaters.* – Blackwell Scientific publication. Oxford: 214 pp.
- Grace, J.B., 1993. The adaptive significance of clonal reproduction in angiosperms: an aquatic perspective. *Aquat. Bot.* 44, 159–180.
- Grace J.B., Wetzel, R.G. 1981. Habitat partitioning and competitive displacement in Cattails (*Typha*): experimental field studies. *Am. Nat.* 118, 463–474.
- Gu, B.H. 2006. Environmental conditions and phosphorus removal in Florida lakes and wetlands inhabited by *Hydrilla verticillata* (Royle): implications for invasive species management. *Biol. Inv.* 8, 1569-1578.
- Haller, W.T., Sutton, D.L. 1975. Community structure and competition between *Hydrilla* and *vallisneria*. *Hyacinth Contr. J.* 13, 48–50.
- Havens, K., Sharfstein, B., Brady., M.A., East, T.L., Harwell, M.C., Maki R.P., Rodusky, A.J. 2004: Recovery of submerged plants from high water stress in a large subtropical lake in Florida, USA. *Aquat. Bot.* 78, 67–82.
- Handley, R.J., Davy, A.J. 2002. Seedling root establishment may limit *Najas marina* L. to sediments of low cohesive strength. *Aquat. Bot.* 73, 129–136.



- Harwell, M.C., Havens, K.E. 2003. Experimental studies on the recovery potential of submerged aquatic vegetation after flooding and desiccation in a large subtropical lake. *Aquat. Bot.* 77, 135-151.
- Hofstra, D.E., Clayton, J., Green, J.D., Auger, M. 1999. Competitive performance of *Hydrilla verticillata* in New Zealand. *Aquat. Bot.* 63, 305–324.
- Howard, R.J., Mendelsohn, I.A. 2000. Structure and composition of oligohaline marsh plant communities exposed to salinity pulses. *Aquat. Bot.* 68, 143–164.
- Hutchinson, G.E., 1975. A Treatise of Limnology. John Wiley & Sons, New York.
- Jansson, M., Bergstro, A.K., Blomqvist, M.P., Drakare, S. 2000. Allochthonous organic carbon and phytoplankton/bacterioplankton production relationships in lakes. *Ecology*. 81, 3250–3255.
- Jiang, J., Zhou, C., An, S., Yang, H., Guan, B., Cai, Y. 2008. Sediment type, population density and their combined effect greatly change the short-time growth of two common submerged macrophytes. *Ecol. Eng.* 34, 79–90.
- Kahara, S.N., Vermaat, J.E. 2003. The effect of alkalinity on photosynthesis-light curves and inorganic carbon extraction capacity of freshwater macrophytes. *Aquat. Bot.* 75, 217-227.
- Keddy, P., Gaudet, C., Fraser, L.H., 2001. Effects of low and high nutrients on the competitive hierarchy of 26 shoreline plants. *J. Ecol.* 88, 413–423.
- Kennedy, T.A., Naeem, S., Howe, K.M., Knops, J.M.H., Tilman, D., Reich, P. 2002. Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature*. 417, 636-638.
- Kissmann, K.G., 1997. Plantas infestantes e nocivas. - Tomo I Ed. Basf. Hong Kong. 825 pp.
- Kozłowski, E. 1991. Structural geology of the northwest Neuquina basin, Argentina: Cuarto simposio Bolivariano. Exploracion Petrolera de la Cuencas Subandinas.1, 5-13.
- Knops, J.M.H., Tilman, D., Haddad, N.M., Naeem, S., Mitchell, C.E., Haarstad, J., Ritchie, M.E., Howe, K.M., Reich, P.B., Siemann, E., Groth, J. 1999. Effects of plant species richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insect abundances and diversity. *Ecol. Let.* 2, 286-294.
- Langeland, K.A. 1996. Hydrilla tuber formation in response to single and sequential bensulfuron methyl exposures at different times. *Hydrobiologia*. 340, 247–251.

- Lee, K.S., Dunton, K.H., 2000. Effects of nitrogen enrichment on biomass allocation, growth and leaf morphology of the seagrass *Thalassia testudinum*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 196, 39–48.
- Levine, J.M. 1999. Indirect facilitation: evidence and predictions from a riparian community. Ecology, 80, 1762–1769.
- Levine, J.M. 2000. Species diversity and biological invasions: Relating local process to community pattern. Science. 288, 852-854.
- Low, E.F., Battoe, L.E., Coveney, M.F., Schelske, C.L., Havens, K.E., Marzolf, E.R., Reddy, K.R., 2001. The restoration of Lake Apopka in relation to alternative stable states: an alternative view to that of Bachmann et al. (1999). Hydrobiologia. 448, 11–18.
- Lyons, K.G., Schwartz, M.W. 2001. Rare species loss alters ecosystem function: Invasion resistance. Ecol. Let. 4, 358-365.
- Mackereth, F.I.F., J. Heron., J.F. Talling, 1978. Water analysis: some revised methods for limnologist. Freshwater Biological Association, London.
- Milne, J.M., Murphy K.J, Thomaz, S.M. 2006. Morphological variation in *Eichhornia azurea* Kunth and *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms in relation to aquatic vegetation type and the environment in the floodplain of the Rio Paraná, Brazil. Hydrobiologia, 570, 19–25.
- Mony C, Koschnick, T.J., Haller, W.T. 2007. Competition between two invasive Hydrocharitaceae (*Hydrilla verticillata* (L.f.) (Royle) and *Egeria densa* (Planch)) as influenced by sediment fertility and season. Aquat. Bot. 86, 236-242.
- Naeem, S., Knops, J.M.H., Tilman, D., Howe, K.M., Kennedy, T., Gale, S. 2000. Plant diversity increases resistance to invasions in the absence of covarying extrinsic factors. Oikos. 91, 97-108.
- Nilsson, C., Ekblad, A., Gardfjell, M., Carlberg, B. 1991. Long-term effects of river regulation on river margin vegetation, J. Appl. Ecol. 28, 963-987.
- Prenter J., MacNeil C., Dick J.T.A., Dunn A.M. 2004. Roles of parasites in animal invasions. Trends in Ecol. and Evol. 19, 385–390.
- Radosevich, S.R., Holt, J., Ghersa, C. Physiological aspects of competition. In: Weed ecology: implication for managements. Willey, J., Sons, A. New York: 1987.
- Ren, M.X, Zhang, Q.G. 2009. The relative generality of plant invasion mechanisms and predicting future invasive plants. Weed Res. 49, 449-460.

- Riis, T., Biggs, B.J.F. 2003. Hydrologic and hydraulic control of macrophytes in streams. *Limn. and Ocean.* 48, 1488–1497.
- Roberto, M.C., Santana, N.F., Thomaz, S.M. 2009. Limnology in the Upper Paraná River floodplain: large-scale spatial and temporal patterns, and the influence of reservoirs. *Braz. J. Biol.* 62, 717-725.
- Santamaria, L. 2002. Why are most aquatic plants widely distributed? Dispersal, clonal growth and small-scale heterogeneity in a stressful environment. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology.* 23, 137-154.
- Sand-Jensen, K., Jeppesen, E., Nielsen, K., van der Bijl L., Hjermand, A.L., Wiggers L. W., Iversen, T. M. 1989. Growth of macrophytes and ecosystem consequences in a Danish lowland stream. *Fresh. Biol.* 22, 15–32.
- Sax D.F., Gaines S.D., Brown J.H. 2002. Species invasions exceed extinctions on islands worldwide: a comparative study of plants and birds. *Am. Nat.* 160, 766–783.
- Sculthorpe, C.D., *The Biology of Aquatic Vascular Plants.* - Edward Arnold Publishers, London. 1967.
- Scheiner, S.M., Gurevitch, J. 2001. *Design and Analysis of Ecological Experiments.* Oxford.
- Shea, K., Chesson, P. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecol. and Evol.*, 17, 170–176.
- Shibata, S., 2006. Effect of density control on tree growth at ecological tree planting sites in Japan. *Landscape Ecol. Eng.* 2, 13–19.
- Silveira, M.J., Thomaz, S.M., Mormul, R.P., Camacho, F.P. 2009. Effects of Desiccation and Sediment Type on Early Regeneration of Plant Fragments of Three Species of Aquatic Macrophytes. *Internat. Rev. Hydrobiol.* 94, 169-178.
- Smart, R.M., Barko, J.W., McFarland, D.G. 1994. *Competition Between Hydrilla verticillata and Vallisneria americana Under Different Environmental Conditions.* Army Engineer Waterways Experiment Station, Vicksburg, MS, USA.
- Southwood, T.R.E. 1988 Tactics, strategies and templets. *Oikos.* 52, 3–18.
- Sousa, W.T.Z., Thomaz, S.M., Murphy, K.J., Silveira, M.J. Mormul, R.P. 2009. Environmental predictors of exotic *Hydrilla verticillata* L.f. Royle and a native

- Egeria najas* Planch. occurrence in a sub-tropical river floodplain: the upper River Paraná, Brazil. *Hydrobiologia*, 632, 65-78.
- Spence, D.H.N., 1982. The zonation of plants in freshwater lakes. *Adv. Ecol. Res.* 12, 37–126.
- Spencer, D.F., Ksander, G.G. 2001. Influence of propagule size, soil fertility, and photoperiod on growth and propagule production by 3 species of submersed macrophytes. *Wetlands*. 15, 134-140.
- Stactachowicz, J.J., Whitlatch, R.B., Osman, R.W. 1999. Species diversity and invasion resistance in a marine ecosystem. *Science*. 286, 1577-1579.
- Stainton, M.P., Capel, M.J., Armstrong, E.A.J. The Chemical analysis of freshwater. Canadian Fisheries and Marine Service Miscellaneous Special Publication, 1977.
- Sutton, D.L. 1986. Growth of *Hydrilla* in established stands of Spikerush and Slender Arrowhead. *J. of aquat. P. Manag.* 24, 16-20,
- Tavechio, W.L.G., Thomaz, S.M. 2003: Effects of light on the growth and photosynthesis of *Egeria najas* PLANCH. *Braz. Arch. Biol. Technol.* 46, 203–209.
- Tilman, D. 1982. Resource Competition and Community Structure. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.
- Tilman, D. 1988. Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities. Princeton University Press, Princeton.
- Thomaz, S. M., Chambers, P. A., Pierini, S. A., Pereira, G., 2007. Effects of phosphorus and nitrogen amendments on the growth of *Egeria najas*. *Aquat. Bot.* 86, 191–196.
- Thomaz, S.M., Bini, L.M. *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas*. - EDUEM, Maringá. 341 pp. 2003.
- Thomaz, S.M., Bini, L.M., Pagioro, T.A., Murphy, K.J., Santos, A.M., Souza, D.C. (2004a) Aquatic macrophytes: diversity, biomass, and decomposition. In: Thomaz S.M., Agostinho, A.A., Hahn, N.S., (eds) *The Upper Parana' River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. Blackhuys, Leiden, pp 331–352.
- Thomaz, S.M., Carvalho, P., Mormul, R.P., Ferreira, F.A., Silveira, M.J., Michelan, T.S. 2009. Temporal trends and effects of diversity on occurrence of exotic macrophytes in a large reservoir. *Acta Oecologica*. 35, 614-620.

- Thompson, J.D., Gray, A.J., Mcneilly, T. 1990. The effects of density on the population-dynamics of *Spartina anglica*. *Acta Oec. Int. J. of Ecol.* 11, 669-682.
- Van den Berg, M.S., Joosse, W., Coops, H., 2003. A statistical model predicting the occurrence and dynamics of submerged macrophytes in shallow lakes in the Netherlands. *Hydrobiologia*. 506–509, 611–623.
- Van, T.K., Wheeler, G.S., Center, T.D. 1999. Competition between *Hydrilla verticillata* and *Vallisneria americana* as influenced by soil fertility. *Aquat. Bot* 62, p. 225-233.
- Van Ruijven, J., De Deyn, G.B., Berendse, F. 2003. Diversity reduces invasibility in experimental plant communities: the role of plant species. *Ecol. Let.* 10, 910-918.
- Wang, L.W., Showalter, A.M., Ungar, I.A., 2005. Effects of intraspecific competition on growth and photosynthesis of *Atriplex prostrata*. *Aquat. Bot.* 83, 187–192.
- Wang, S.R., Jin, X.C., Zhao, H.C., Zhou, X.N., Wu, F.C. 2007. Effects of *Hydrilla Verticillata* on Phosphorus Retention and Release in Sediments. *Water air and soil Pollution*. 181, 329-339.
- Wang, J.W., Yu, D., Xiong, W., Han, Y.Q. 2008. Above-and belowground competition between two submersed macrophytes. *Hydrobiologia*. 607, 113-122.
- Wedin, D., Tilman, D. 1993. Competition Among Grasses Along A Nitrogen Gradient - Initial Conditions And Mechanisms of Competition. *Ecol. Mono.* 63, 199-229.
- Willby, N.J., Eaton, J.W., 1996. Backwater habitats and their role in nature conservation in navigable canals. *Hydrobiologia*. 340, 333–338.
- Worm, B., Reusch, T.B.H. 2000. Do nutrient availability and plant density limit seagrass colonization in the Baltic Sea? *Mar. Ecol-Prog. Series*. 200, 159–166.
- Xie, Y.H., An, S.Q., Wu, B.F., Wang, W.W., 2005. Density-dependent root morphology and root distribution in the submerged plant *Vallisneria natans*. *Environ. Exp. Bot.* 57, 195–200.
- Zagatto, E.A.G., Jacintho, A.O., Reis, B.F., Krug, F.J., Bergamini, H., Pessenda, L.C., Mortatti, R.J., Giné, M.F. 1981. Manual de análises de plantas empregando sistemas de injeção em fluxo. – USP/CENA. Piracicaba. 45 pp.

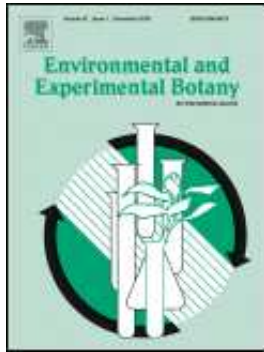
## **Anexos**



<http://www.elsevier.com>

[Browse Journals](#) > [Environmental and Experimental Botany home](#) > Guide For Authors






## Environmental and Experimental Botany



ISSN: 0098-8472

Imprint: ELSEVIER

Actions

-  [Submit Article](#)
-  [Order Journal](#)
-  [Free Sample Issue](#)
-  [Recommend to Friend](#)
-  [Bookmark this Page](#)


Statistics

**[Impact Factor:](#)** 2.301

**[5-Year Impact Factor:](#)** 2.749

**[Issues per year:](#)** 9

Additional Information

- [Editorial Board](#)
-  [Login to Editorial System](#)
- [Peer Review Policy](#)

## Readers

- [Order Journal](#)
- [Access Full-Text](#)
- [Free Sample Issue](#)
- [Volume/Issue Alert](#)
- [Free Tables of contents and abstracts](#)

## Authors

- [Authors Home](#)
- [Submit an Article](#)
- [Track Your Accepted Articles](#)
- [Guide for Authors](#)
- [Artwork instructions](#)
- [Authors Rights](#)
- [Funding Bodies Compliance](#)

## Librarians

- [Librarians Home](#)
- [Ordering Information and Dispatch Dates](#)
- [Abstracting/Indexing](#)

## Editors

- [Editors Home](#)
- [Article Tracking for Editors](#)



- [Ethics Questions \(PERK\)](#)

## Reviewers

- [Reviewers Home](#)

## Advertisers/Sponsors

- [Advertisers Home](#)
- [Reprints Information](#)



[Printer-friendly](#)

## Guide for Authors

*Environmental and Experimental Botany* publishes research papers on the physical, chemical and biological mechanisms and processes that relate the performance of plants to their abiotic and biotic environment. The experimental approaches should compare structural, physiological and/or ecological responses of genotypes, ecotypes, cultivars and/or ecological responses of genotypes, ecotypes, cultivars and/or assemblages of species.

Areas covered by the journal include: (1) Plant/soil interactions in the range of chemical and physical soil diversity; (2) Plant/water interactions concerning quality and quantity of water supply; (3) Responses of plants to radiation ranging from UV-B to infrared; (4) Plant/atmosphere relations, especially changing atmospheric chemistry; (5) Plant/plant, plant/microorganism, and/or plant/animal interactions emphasising the role of secondary metabolites, and (6) New methods for experimental approaches.

The experimental approaches should compare the structural, physiological and ecological responses of genotypes, ecotypes or assembly of species. Other models than plants are welcome if they interact with plants or provide knowledge which could be useful for plant science. Similarly in vitro studies may be described if they can be extrapolated to the whole plant. Each submitted manuscript should be based on an explicitly elaborated mechanical hypothesis.

### Submission of manuscripts

Papers for consideration should be submitted online through <http://ees.elsevier.com/eeb/>

Submission of an article implies that the work described has not been published previously (except in the form of an abstract or as part of a published lecture or academic thesis), that it is not under consideration for publication

elsewhere, that its publication is approved by all authors and tacitly or explicitly by the responsible authorities where the work was carried out, and that, if accepted, it will not be published elsewhere in the same form, in English or in any other language, without the written consent of the Publisher.

Upon acceptance of an article, authors will be asked to transfer copyright (for more information on copyright see <http://www.elsevier.com/authors>). This transfer will ensure the widest possible dissemination of information. If excerpts from other copyrighted works are included, the author(s) must obtain written permission from the copyright owners and credit the source(s) in the article. Elsevier has preprinted forms for use by authors in these cases: contact ELSEVIER, Global Rights Department, P.O. Box 800, Oxford, OX5 1DX, UK; phone: (+44) 1865 843830, fax: (+44) 1865 853333, e-mail: [permissions@elsevier.com](mailto:permissions@elsevier.com)

### **Types of contribution**

1. Original full papers (Regular Papers)
2. Review articles

*Original papers* should report the results of original research. The material should not have been previously published elsewhere, except in a preliminary form.

*Reviews* should cover a subject of active current interest. They are written on invitation or after initial contact with the Editor-in-Chief.

### **Enquiries**

Authors can keep track on the progress of their accepted article, and set up e-mail alerts informing them of changes to their manuscript's status, by using the "Track a Paper" feature of Elsevier's <http://www.elsevier.com/authors>. For privacy, information on each article is password-protected. The author should key in the "Our Reference" code (which is in the letter of acknowledgement sent by the publisher on receipt of the accepted article) and the name of the corresponding author. In case of problems or questions, authors may contact the Author Service Department, E-mail: [authorsupport@elsevier.com](mailto:authorsupport@elsevier.com).

### **Preparation of manuscripts**

1. Manuscripts should be written in English. Authors whose native language is not English are strongly advised to have their manuscripts checked by an English-speaking colleague prior to submission.

**English language help service:** Upon request, Elsevier will direct Authors to an agent who can check and improve the English of their paper (*before submission*). Please contact [www.elsevier.com/locate/elsevierpublishing](http://www.elsevier.com/locate/elsevierpublishing)

2. The manuscript must be accompanied by a covering letter detailing what you are submitting (type of contribution, title, authors' names and affiliation, etc.). Please also indicate the author to whom we should address our correspondence in the case of multiple authors and include a contact address, telephone/fax numbers and E-mail address. Authors are requested to submit, with their manuscripts, the names, addresses and E-mail addresses of five potential referees (outside the country of origin of the authors) with their e-mail) who may or may not be contacted.

3. Manuscripts in general should be organized in the following order: Title (should be clear, descriptive and not too long)

Name(s) of (co-)author(s)

Complete postal address(es) of affiliations

Full telephone, Fax No. and E-mail address of the corresponding author

Present address(es) of author(s) if applicable

Complete correspondence address and E-mail address to which the proofs should be sent as a footnote indicated with an asterisk

Abstract followed by keywords (indexing terms), normally 3-6 items

Introduction

Material studied, area descriptions, methods, techniques

Results

Discussion

Conclusion

Acknowledgments and any additional information concerning research grants, etc.

References

Tables

Figure captions

### **Authors in Japan please note**

Upon request, Elsevier Japan will provide authors with a list of people who can check and if necessary improve the English of their paper (before submission). Please contact our Tokyo office:

Elsevier Japan

9-15, Higashi-Azabu 1-chome

Minato-ku, Tokyo 106-0044

Japan

Tel:(+81) 3-5561-5032

Fax: (+81)3-5561-5045

E-mail: [info@elsevier.co.jp](mailto:info@elsevier.co.jp)

### **Abstracts**

The abstract should be clear, descriptive and not longer than 400 words.

### **Tables**

1. Authors should take notice of the limitations set by the size and lay-out of the journal. Large tables should be avoided. Reversing columns and rows will often reduce the dimensions of a table.

2. If many data are to be presented, an attempt should be made to divide them over two or more tables.

3. Tables should be numbered according to their sequence in the text. The text should include references to all tables.

4. Each table should be typewritten on a separate page of the manuscript. Tables should never be included in the text.

5. Each table should have a brief and self-explanatory title.

6. Column headings should be brief, but sufficiently explanatory. Standard abbreviations of units of measurement  
[elsevier.com/wps/.../authorinstructions?..](http://elsevier.com/wps/.../authorinstructions?..)

should be added between parentheses.

7. Vertical lines should not be used to separate columns. Leave some extra space between the columns instead.
8. Any explanation essential to the understanding of the table should be given as a footnote at the bottom of the table.

## Electronic Artwork

A detailed guide on electronic artwork is available on our website:

☞ <http://www.elsevier.com/artworkinstructions>

You are urged to visit this site; some excerpts from the detailed information are given here

### *Formats*

Regardless of the application used, when your electronic artwork is finalised, please "save as" or convert the images to one of the following formats (Note the resolution requirements for line drawings, halftones, and line/halftone combinations given below.):

EPS: Vector drawings. Embed the font or save the text as "graphics".

TIFF: Colour or greyscale photographs (halftones): always use a minimum of 300 dpi.

TIFF: Bitmapped line drawings: use a minimum of 1000 dpi.

TIFF: Combinations bitmapped line/half-tone (colour or greyscale): a minimum of 500 dpi is required.

DOC, XLS or PPT: If your electronic artwork is created in any of these Microsoft Office applications please supply "as is".

### **Please do not:**

- Supply embedded graphics in your wordprocessor (spreadsheet, presentation) document;
- Supply files that are optimised for screen use (like GIF, BMP, PIC, WPG) the resolution is too low ;
- Supply files that are too low in resolution;
- Submit graphics that are disproportionately large for the content.

### ***Colour Reproduction***

If, together with your accepted article, you submit usable colour figures then Elsevier will ensure, at no additional charge, that these figures will appear in colour on the web (e.g., ScienceDirect and other sites) regardless of whether or not these illustrations are reproduced in colour in the printed version. For colour reproduction in print, you will receive information regarding the costs from Elsevier after receipt of your accepted article. For further information on the preparation of electronic artwork, please see ☞ <http://www.elsevier.com/artworkinstructions>.

### **References**

**Note:** Authors are strongly encouraged to check the accuracy of each reference against its original source.

1. All publications cited in the text should be presented in a list of references following the text of the manuscript.

The manuscript should be carefully checked to ensure that the spelling of author's names and dates are exactly the same in the text as in the reference list.

2. In the text refer to the author's name (without initial) and year of publication, followed - if necessary - by a short reference to appropriate pages. Examples: "Since Peterson (1988) has shown that..." "This is in agreement with results obtained later (Kramer,1989, pp. 12-16)".

3. If reference is made in the text to a publication written by more than two authors the name of the first author should be used followed by "et al.". This indication, however, should never be used in the list of references. In this list names of first author and co-authors should be mentioned.

4. References cited together in the text should be arranged chronologically. The list of references should be arranged alphabetically on authors' names, and chronologically per author. If an author's name in the list is also mentioned with co-authors the following order should be used: publications of the single author, arranged according to publication dates -- publications of the same author with one co-author -- publications of the author with more than one co-author. Publications by the same author(s) in the same year should be listed as 1994a, 1994b, etc.

5. Use the following system for arranging your references, please note the proper position of the punctuation:

*a. For periodicals*

Chettri, M.K., Sawidis, T., Zachariadis, G.A., Stratis, J.A., 1997. Uptake of heavy metals by living and dead *Cladonia thalli*. *Environ. Exp. Bot.*37, 39-42.

*b. For edited symposia, special issues, etc., published in a periodical*

Rice, K., 1992. Theory and conceptual issues. In: Gall, G.A.E., Staton, M. (Eds.), *Integrating Conservation Biology and Agricultural Production. Agriculture, Ecosystems and Environment* 42, 9-26.

*c. For books*

Gaugh, Jr., H.G., 1992. *Statistical Analysis of Regional Field Trials*. Elsevier, Amsterdam.

*d. For multi-author books*

DeLacy, I.H., Cooper, M., Lawrence, P.K., 1990. Pattern analysis over years of regional variety trials: relationship among sites. In: Kang, M.S. (Ed.), *Genotype by Environment Interaction and Plant Breeding*. Louisiana State University, Baton Rouge, LA, pp. 189-213.

6. Abbreviate the titles of periodicals mentioned in the list of references according to the *Bibliographic Guide for Editors & Authors* (The Chemical Abstracts Service, The Ohio State University, Columbus, OH 43210, USA).

7. In the case of publications in any language other than English, the original title is to be retained. However, the titles of publications in non-Roman alphabets should be transliterated, and a notation such as "(in Russian)" or "(in Greek, with English abstract)" should be added.

8. Work accepted for publication but not yet published should be referred to as "in press".

9. References concerning unpublished data and "personal communications" should not be cited in the reference list but may be mentioned in the text.

## Formulae

1. Leave ample space around formulae in the manuscript.
2. Subscripts and superscripts should be clear.
3. Greek letters and other non-Roman or handwritten symbols should be explained in the margin where they are first used. Take special care to show clearly the difference between zero (0) and the letter O, and between one (1) and the letter l.
4. Give the meaning of all symbols immediately after the equation in which they are first used.
5. For simple fractions use the solidus (/) instead of a horizontal line.
6. Equations should be numbered serially at the right-hand side in parentheses. In general only equations explicitly referred to in the text need be numbered.
7. The use of fractional powers instead of root signs is recommended. Also powers of e are often more conveniently denoted by exp.
8. Levels of statistical significance which can be mentioned without further explanation are \*P <0.05, \*\*P <0.01 and \*\*\*P <0.001.
9. In chemical formulae, valence of ions should be given as, e.g., Ca<sup>2+</sup>, not as Ca<sup>++</sup>.
10. Isotope numbers should precede the symbols, e.g., <sup>18</sup>O.
11. The repeated writing of chemical formulae in the text is to be avoided where reasonably possible; instead, the name of the compound should be given in full. Exceptions may be made in the case of a very long name occurring very frequently or in the case of a compound being described as the end product of a gravimetric determination (e.g., phosphate as P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>).

**Articles in Special Issues:** Please ensure that the words 'this issue' are added (in the list and text) to any references to other articles in this Special Issue.

## Footnotes

1. Footnotes should only be used if absolutely essential. In most cases it should be possible to incorporate the information in normal text.
2. If used, they should be numbered in the text, indicated by superscript numbers, and kept as short as possible.

## Nomenclature

1. Authors and editors are, by general agreement, obliged to accept the rules governing biological nomenclature, as laid down in the *International Code of Botanical Nomenclature*, the *International Code of Nomenclature of Bacteria*, and the *International Code of Zoological Nomenclature*.

2. All biotica (crops, plants, insects, birds, mammals, etc.) should be identified by their scientific names when the English term is first used, with the exception of common domestic animals. The authority of a species should only be given in the Materials and Methods section.
3. All biocides and other organic compounds must be identified by their Geneva names when first used in the text. Active ingredients of all formulations should be likewise identified.
4. For chemical nomenclature, the conventions of the *International Union of Pure and Applied Chemistry* and the official recommendations of the *IUPAC-IUB Combined Commission on Biochemical Nomenclature* should be followed.

### Supplementary data

Elsevier now accepts electronic supplementary material to support and enhance your scientific research. Supplementary files offer the author additional possibilities to publish supporting applications, movies, animation sequences, high-resolution images, background datasets, sound clips and more. Supplementary files supplied will be published online alongside the electronic version of your article in Elsevier web products, including ScienceDirect: <http://www.sciencedirect.com>. In order to ensure that your submitted material is directly usable, please ensure that data is provided in one of our recommended file formats. Authors should submit the material in electronic format together with the article and supply a concise and descriptive caption for each file. For more detailed instructions please visit <http://www.elsevier.com/authors>.

### Offprints

The corresponding author, at no cost, will be provided with a PDF file of the article via e-mail. The PDF file is a watermarked version of the published article and includes a cover sheet with the journal cover image and a disclaimer outlining the terms and conditions of use.

***Environmental and Experimental Botany has no page charges.***

Revised: September 2005

This is a spacer...

[↑ Top of Page](#)

© Copyright 2009 Elsevier | <http://www.elsevier.com>

DOI: 10.1002/iroh.200811086

MÁRCIO JOSÉ SILVEIRA<sup>1</sup>, SIDINEI MAGELA THOMAZ\*<sup>2</sup>, ROGER PAULO MORMUL<sup>3</sup> and FRANCIELE PEREIRA CAMACHO<sup>4</sup>

<sup>1</sup>M.Sc. student, Programa de Pós-graduação em Biologia Comparada, Universidade Estadual de Maringá – UEM, Bloco H90, Av. Colombo, 5790, CEP 87020–900, Maringá, Paraná, Brazil

<sup>2</sup>Universidade Estadual de Maringá – UEM, Departamento de Biologia, Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aqüicultura – Nupélia, Bloco H90, Av. Colombo, 5790, CEP 87020–900, Maringá, Paraná, Brazil; e-mail smthomaz@nupelia.uem.br

<sup>3</sup>Ph.D. student, Programa de Pós-graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais, Universidade Estadual de Maringá – UEM, Bloco H90, Av. Colombo, 5790, CEP 87020–900, Maringá, Paraná, Brazil

<sup>4</sup>Graduate student, Programa de Especialização em Gestão Ambiental, Centro de Tecnologia – Departamento de Engenharia Química, Universidade Estadual de Maringá – UEM, Bloco H90, Av. Colombo, 5790, CEP 87020–900, Maringá, Paraná, Brazil

## Research Paper

# Effects of Desiccation and Sediment Type on Early Regeneration of Plant Fragments of Three Species of Aquatic Macrophytes

*key words:* invasive species, reservoir, floodplain, Hydrocharitaceae

## Abstract

We tested the effects of desiccation and type of sediment (clay or sand) on the regeneration of fragments of the apical shoots of three species of Hydrocharitaceae: *Egeria najas*, *E. densa* and *Hydrilla verticillata*. The shoots were left to dry on clay or sand from zero to four days, and were then returned to aquaria containing water. To approximate natural conditions, the aquaria containing clay had higher turbidity and nutrient (P and N) concentrations than did the aquaria with sand. All species dried faster on sand substrate, which led to lower regeneration (in terms of dry weight, length, sprout and root formation) in this treatment. *H. verticillata* fragments elongated faster than the other species, but *E. najas* was the most successful species (in terms of increase in dry weight) in the sand treatment. Our results indicate that the exotic *H. verticillata* has a competitive advantage, at least in its early stages of regeneration, over the other two, native species, especially in more eutrophic and turbid habitats; whereas *E. najas* fragments have a competitive advantage in less-turbid, oligotrophic and sand-dominated sites.

## 1. Introduction

Several species of Hydrocharitaceae grow in natural and man-made freshwater ecosystems in Neotropical regions, and are important components of these ecosystems (BINI *et al.*, 1999; MARCONDES *et al.*, 2003; THOMAZ *et al.*, 2006; BIANCHINI JR. *et al.*, 2006, CAMARGO *et al.*, 2006; MARTINS *et al.*, 2008). Despite their ecological importance in maintaining biodiversity and ecosystem services (ESTEVES, 1998), these species can also become nuisances in Neotropical waterbodies, where problems due to excessive growth of *Egeria najas* and *E. densa* have been recorded, especially after 1990 (TANAKA *et al.*, 2002; MARCONDES *et al.*, 2003).

\* Corresponding author



Sexual reproduction and seed dispersal seem to be unimportant for species of *Egeria* (COOK and URMI-KÖNIG, 1984; KISSMAN, 1997). Thus, vegetative propagules such as stem fragments, which are essential for the dispersal and colonization of many macrophyte species (RIIS and SAND-JENSEN, 2006), may be of special significance for this genus. Macrophyte fragments are released by several types of disturbance caused by sediment mobility, herbivory and changes in water flow (RIIS and SAND-JENSEN, 2006). Fragments may travel considerable distances via water flow or birds, and initiate colonization in distant habitats. This mechanism of dispersal is also important for *Elodea* (BARRAT-SEGRETAIN and CELLOT, 2007) and *Hydrilla verticillata* (SCULTHORPE, 1967), other very common nuisance members of Hydrocharitaceae that have spread all over the world.

The understanding of biological aspects and competitive ability of macrophytes, especially exotic species, has increased in recent decades (*e.g.*, MADSEN *et al.*, 2001; RIIS and SAND-JENSEN, 2006; MONY *et al.*, 2007). Although nutrients in water and sediment may limit the growth of submerged vegetation (BARKO and SMART, 1986; THOMAZ *et al.*, 2007), it is recognized that, in general, light availability is the main abiotic factor affecting these species (CHAMBERS and KALFF, 1985; MADSEN *et al.*, 2001; TAVECHIO and THOMAZ, 2003). Although these abiotic variables may also influence the survival and colonization success of plant fragments, their effects on vegetative propagules are little known.

Great differences in sediment quality occur between ecosystems as well as within the same ecosystem. More-turbid habitats where clay dominates differ consistently from those dominated by sand. In general, clay sediments are richer in nutrients than sand sediments are (BARKO and SMART, 1986; BARKO *et al.*, 1986; THOMAZ *et al.*, 2007). Resuspension of sediment can release nutrients into the open water, and simultaneously reduces light availability by increasing turbidity (MADSEN *et al.*, 2001). In reservoirs and natural freshwater habitats of the Upper Paraná River basin, for example, phosphorus in water is, in general, positively correlated with phosphorus in sediment (BINI *et al.*, 1999), and its concentrations are also usually lower in less-turbid habitats (THOMAZ *et al.*, 2004; PAGIORO *et al.*, 2005). Thus, in these ecosystems the physical and chemical properties of the water seem to be related to sediment characteristics, and plant fragments reaching habitats with different physical and chemical properties may differ in their success in colonization and growth.

In addition to light and nutrients, desiccation is also an important determinant of plant growth and success of fragment development in freshwater ecosystems (PIERINI *et al.*, 2006; THOMAZ *et al.*, 2006). This type of stress is important in reservoirs, where drawdown due to dam operation is usual (*e.g.*, THOMAZ *et al.*, 2006), and also in certain types of wetlands, where natural flood and drought pulses exist (NEIFF, 1990; COMBROUX and BORNETTE, 2004). Following water drawdown, plant recolonization may involve both sexual and vegetative propagules from the local propagule bank, but also vegetative propagules transported from other sites (*e.g.*, plant fragments; COMBROUX and BORNETTE, 2004; THOMAZ *et al.*, 2006; BARRAT-SEGRETAIN and CELLOT, 2007). Shallow zones of freshwater ecosystems are favourable for plant fragments to begin growing, but at the same time these areas are also more affected by water drawdown. However, few investigations have addressed how macrophyte fragments reaching these sites respond to desiccation (COMBROUX and BORNETTE, 2004; BARRAT-SEGRETAIN and CELLOT, 2007).

There is evidence that *H. verticillata* may effectively outcompete *E. densa* in experimental conditions (MONY *et al.*, 2007). Similarly, HOFSTRA *et al.* (1999) concluded that *H. verticillata* may have a competitive advantage over *E. densa* after natural or deliberate disturbance, although the growth of the former was significantly reduced in tanks in the presence of the latter. Data concerning *E. najas* and *H. verticillata* interactions are lacking, according to our knowledge. Because of the potential strong competitive capacity of *H. verticillata* and of its high capacity for regeneration and growth, as measured in habitats all over the world, we predicted that fragments of this species would grow faster and recover more quickly than would fragments of the two native species. However, regeneration of fragments may depend

on their degree of desiccation, which is affected by the type of substrate where they may lodge and dry out. In the present investigation, we assessed the effects of desiccation and type of sediment (clay versus sand) on the early regeneration of apical shoot fragments (vegetative propagules) of three species of Hydrocharitaceae (the natives *E. najas* and *E. densa*, and the exotic *H. verticillata*).

## 2. Methods

*E. najas* and *H. verticillata* plants, and clay and sand sediments were collected in backwaters of the Upper Paraná River floodplain (between 22°40' S and 23°40' S and between 53°10' W and 53°40' W). *E. densa* plants were collected in the Rosana Reservoir (Parapanema River, between 22°30' S and 23°45' S and between 52°00' W and 52°45' W). Water used in the experiments was collected simultaneously with the plants in the reservoir. All material was used within 42 hours of sampling.

All experiments were run in November–December 2007 (photoperiod 13–13.5 hours of light). In the laboratory, 5-cm apical shoot portions of the plants (hereafter “fragments”) were washed with the reservoir water to remove invertebrates, algae and debris, and weighed (fresh weight). We used 10 aquaria (0.3 m × 0.3 m × 0.2 m; five aquaria for each sediment treatment), which were filled with five liters of water from the Rosana Reservoir, previously filtered through a phytoplankton net (15 µm). To simulate different abiotic conditions, we added clay or sand to the aquaria.

We tested for the effects of clay versus sand on desiccation by measuring the water content of four fragments for each species after one, two, three and four days drying on clay or sand (total of 48 fragments).

To simulate desiccation, a total of 50 fragments were left in trays with clay or sand for zero, one, two, three and four days inside a greenhouse. Thus, they experienced approximately natural conditions of radiation and photoperiod. These desiccation periods were based on a previous experiment in which *E. najas* fragments did not recover after three days of desiccation (PIERINI *et al.*, 2006). Five fragments of each species were not dried, and were considered controls.

Ten fragments of each species were retrieved randomly from among the initial 50 fragments from the trays after the desiccation periods outlined above, and placed in the aquaria. We did not attempt to choose between live or dead fragments, because it was difficult to distinguish these two states. Each aquarium was divided into five compartments with nets (1 cm mesh size), and each compartment received fragments on a specific desiccation day. The compartments in each aquarium and the position of fragments in each compartment were randomized. Dividing the aquaria into compartments was important to keep the fragments separated and to facilitate recognizing fragments of each specific treatment (0–4 desiccation days) at the end of the experiment. All the aquaria were kept in a greenhouse, under ambient light and temperature, for 26 days.

At the beginning and every three days thereafter we measured water temperature and oxygen (YSI meter), pH (Digimed pH meter), alkalinity (Gran titration, CARMOUZE, 1994), turbidity (LaMotte) and underwater photosynthetic active radiation (YSI quanta-meter). On the first and last days, total phosphorus (spectrophotometer; GOLTERMAN *et al.*, 1978) and total nitrogen (spectrophotometer; ZAGATTO *et al.*, 1981) in the water were measured.

For each species, the following biological attributes were measured after 26 days: relative growth rates (RGR) of fragment length (cm), RGR of fragment dry weight (DW; g), including stem, leaves and adventitious roots, number of sprouts per fragment, and adventitious root dry weight (g). Dry weight was obtained after drying the fragments in an oven, at 60 °C, until constant weight. Initial dry weight was estimated through correlations between dry versus fresh weight, obtained for 20 independent fragments of each species. Relative growth rates through the period ( $t = 26$  days) were calculated for each species based on increases in length and DW, according to the equation  $RGR = (\ln X_t - \ln X_{t-1})/t$ , where  $X_t$  = length or DW at the end and  $X_{t-1}$  = length or DW at the beginning of the experiment.

Differences in the abiotic variables between the clay and sand treatments were tested by means of a t-test. The effects of desiccation period (zero through four days), sediment type (clay versus sand) and species (*E. najas*, *E. densa* and *H. verticillata*) on each biological attribute (fragment length RGR, fragment dry weight RGR, number of sprouts, and dry weight of adventitious roots) were measured by means of a three-way ANOVA. Normality and homogeneity were tested prior to each test, and showed that no transformation was necessary.

### 3. Results

After water was added, the clay sediment was resuspended, leading to significant differences between clay and sand treatments. The clay treatment provided a medium where water was more turbid and richer in nutrients than the sand treatment. We did not observe massive development of either periphytic or planktonic algae. The clay and sand treatments differed significantly in all abiotic parameters, except temperature, which was relatively constant throughout the experiment (Table 1). The sand treatment provided higher values of oxygen, total alkalinity and light availability, whereas the clay treatment provided higher turbidity and nutrient concentrations (Table 1).

Fragments dried faster in sand than in clay ( $F = 93.38$ ;  $P < 0.001$ ). The water content remaining in the fragments also differed among species ( $F = 17.47$ ;  $P < 0.001$ ). *E. najas* had the fastest, and *E. densa* the slowest desiccation (Fig. 1). The interaction between species and sediment type was also significant ( $F = 4.22$ ;  $P = 0.01$ ) (Fig. 1), meaning that the same species dried at different rates according to sediment type.

The fragment length RGR was significantly affected by desiccation period, species, and sediment type (Table 2). The interaction species  $\times$  sediment type was also significant, and the length RGR decreased over longer desiccation periods, especially for *H. verticillata* in sand (Fig. 2a). The length RGR of this species decreased to negative values after two days of desiccation, when this plant was submitted to the sand treatment. On average, the length RGR values of all three species were higher when they grew in clay. In this treatment, *H. verticillata* elongated most, reaching up to 18 cm after 26 days (Fig. 2a).

The effects of species and sediment type on fragment dry weight RGR were significant (Table 2). In general, the fragment dry weight RGR of *H. verticillata* and especially of *E. densa* decreased over longer desiccation periods (indicated by the significant interaction species  $\times$  desiccation) in the sand treatment (as indicated by the significant interaction species  $\times$  sediment treatment) (Table 2, Fig. 2b). The interaction between sediment type and desiccation was also significant, and thus, in the same desiccation period, the fragment dry weight RGR of the same species differed according to sediment type. Although its fragments elongated faster, the *H. verticillata* weight RGR was similar to the other species in the clay treatment (Fig. 2b). On the other hand, *E. najas* developed more biomass than the other species in the sand treatment, and this species grew even after four days of desiccation in this treatment (Fig. 2b).

Table 1. Mean values for the treatment (sand  $\times$  clay) of temperature, dissolved oxygen (DO), pH, alkalinity, radiation, turbidity ( $n = 6$  for each treatment), and nitrogen and phosphorus of water ( $n = 10$  for each treatment).

	Mean $\pm$ SD		t-Test	df	P
	Sand	Clay			
T °C	19 $\pm$ 4.47	19 $\pm$ 4.47	0.130	58	0.897
DO (mg/l)	9 $\pm$ 1.58	6 $\pm$ 2.59	5.668	48	0.000
DO (%)	98 $\pm$ 9.95	63 $\pm$ 25.36	7.108	38	0.000
pH	7.5 $\pm$ 0.56	7 $\pm$ 0.7	2.052	55	0.045
Alkalinity $\mu$ Eq/l	288 $\pm$ 56.5	185 $\pm$ 101.7	4.827	45	0.000
Radiation $\mu$ Mol	1714 $\pm$ 1747	868 $\pm$ 950	2.331	45	0.024
Turbidity NTU	26.6 $\pm$ 110	229 $\pm$ 174	-4.405	32	0.000
N (water) $\mu$ g/l	553.28 $\pm$ 260.5	1253.35 $\pm$ 728	2.863	11	0.015
P (water) $\mu$ g/l	75.9 $\pm$ 22	529 $\pm$ 496	2.884	9	0.018

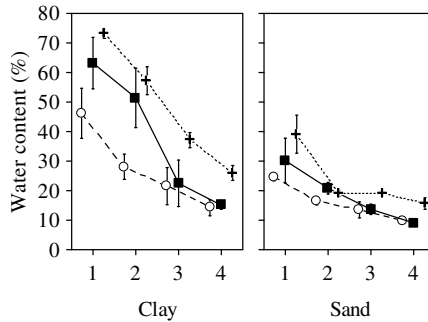


Figure 1. Means and standard errors of the desiccation rate of treatments (clay  $\times$  sand) for the plants ( $\circ$  *Egeria najas*,  $\blacksquare$  *Hydrilla verticillata*,  $+$  *Egeria densa*).

Table 2. Results of three-way ANOVA for the effects of desiccation (0 through 5 days of desiccation), plant species (*H. verticillata*  $\times$  *E. najas*  $\times$  *E. densa*) and sediment treatment (clay  $\times$  sand), and their interactions, on the fragment length RGR, fragment dry weight RGR, and sprout number/fragment and adventitious root weight/fragment.

	df	F	P
<b>Fragment length RGR</b>			
Period	4	3.332	0.013
Plant species	2	3.074	0.050
Treatment	1	22.355	<0.001
Period $\times$ plant species	8	0.744	0.652
Period $\times$ treatment	4	1.246	0.295
Treatment $\times$ plant species	2	8.146	<0.001
Treatment $\times$ period $\times$ plant species	8	0.386	0.926
<b>Fragment dry weight RGR</b>			
Period	4	2.364	0.057
Plant species	2	6.694	0.002
Treatment	1	19.069	<0.001
Period $\times$ plant species	8	2.455	0.017
Period $\times$ treatment	4	8.073	<0.001
Treatment $\times$ plant species	2	3.350	0.038
Treatment $\times$ period $\times$ plant species	8	1.566	0.142
<b>Sprout number/Fragment</b>			
Period	4	13.657	<0.001
Plant species	2	8.853	<0.001
Treatment	1	5.049	0.026
Period $\times$ plant species	8	3.346	0.002
Period $\times$ treatment	4	11.448	<0.001
Treatment $\times$ plant species	2	3.958	0.022
Treatment $\times$ period $\times$ plant species	8	3.171	0.003
<b>Adventitious root dry weight/Fragment</b>			
Period	4	1.193	0.317
Plant species	2	16.276	<0.001
Treatment	1	44.125	<0.001
Period $\times$ plant species	8	1.505	0.162
Period $\times$ treatment	4	4.431	0.002
Treatment $\times$ plant species	2	9.595	<0.001
Treatment $\times$ period $\times$ plant species	8	2.073	0.043

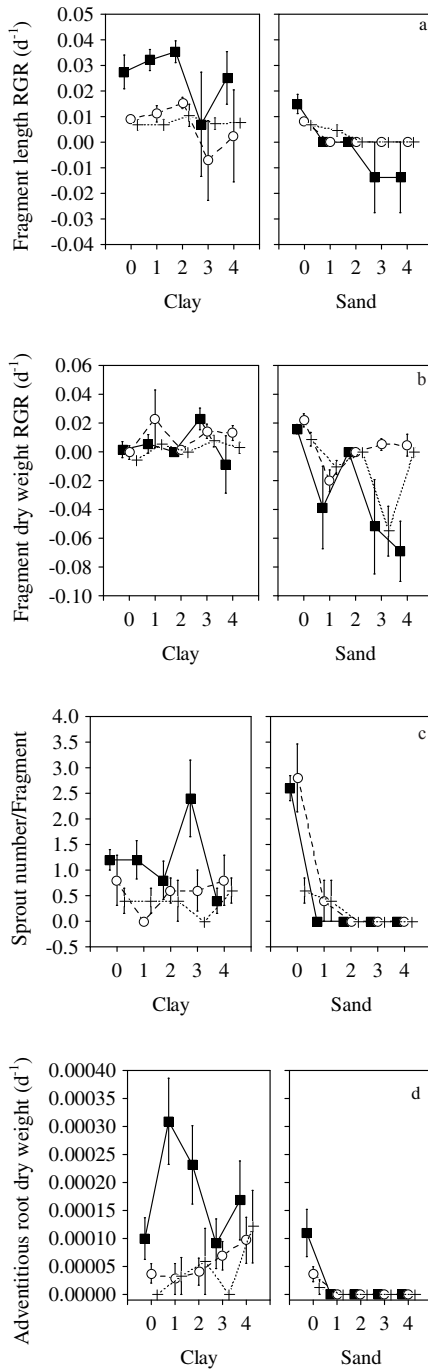


Figure 2. Means and standard errors of the fragment length RGR (a), fragment weight RGR (b), sprout number per fragment (c), and dry weight of adventitious roots (d) in each treatment for the plants ( $\circ$  *Egeria najas*,  $\blacksquare$  *Hydrilla verticillata*,  $+$  *Egeria densa*), calculated at the end of the experiment.

The number of sprouts was significantly affected by desiccation, species and sediment type, and all interactions were also significant (Table 2). In general, *H. verticillata* fragments developed more sprouts than those of the other two species (Fig. 2c). Sprouts were noted in all desiccation periods in the clay treatment, but no sprouts were produced after one day of desiccation by the three species in the sand treatment (Fig. 2c). *E. densa* produced the fewest sprouts in both treatments.

The effects of species and sediment type on adventitious root dry weight were significant, but the effect of desiccation period was not (Table 2). *H. verticillata* produced the most root weight in both treatments (Fig. 2d). However, in the sand treatment, adventitious roots were not produced by any species after one day of desiccation (Fig. 2d). There was a noticeable decrease in root production after three days of desiccation in *H. verticillata* in the clay treatment (Fig. 2d), but this occurred together with an increase in sprout production.

#### 4. Discussion

Submerged macrophytes are usually limited by a combination of abiotic factors, including phosphorus, nitrogen, carbon, and, mainly, solids and light availability (e.g., TAVECHIO and THOMAZ, 2003; HAVENS *et al.*, 2004). It is expected that the regeneration of vegetative fragments will also be affected by these variables. We did not isolate the effects of abiotic variables such as nutrients and light availability in our experiment, because they varied together when clay or sand were used, and thus our approach allowed a close simulation of natural conditions. In fact, in freshwater habitats, sites richer in clay usually have higher nutrient contents and turbidity compared to sand-dominated habitats (BARKO and SMART, 1986; BARKO *et al.*, 1986; MADSEN *et al.*, 2001; BINI *et al.*, 1999; THOMAZ *et al.*, 2004, 2007; PAGIORO *et al.*, 2005). For example, it is expected that plant fragments in shallow lakes and reservoirs will be exposed to pulses of nutrients together with reduced PAR after the wind resuspends sediments.

In general, despite the lower light availability, the clay treatment supported faster regeneration of desiccated fragments of the three macrophytes, as indicated by the fragment length, number of sprouts, and weight of adventitious roots. This effect of desiccation in the clay treatment occurred because fragments on clay did not become as dry as those on sand, which may have contributed to the increased viability of the former. We can presume that in the field, fragments drying in habitats with sand sediment probably dehydrate more quickly than those drying in clay sediment. For example, in sites dominated by gravel and silt, BARRAT-SEGRETAIN and CELLOT (2007) recorded live *Elodea* fragments under 5 cm of moist sediment. On the other hand, the non-desiccated fragments regenerated faster (as indicated by dry weight and number of sprouts) when growing in the sand treatment, probably because of higher PAR in this treatment (see Table 1).

Although they have similar architecture, the fragments of the three species of Hydrocharitaceae showed different regeneration strategies. Fragments of *H. verticillata* elongated much faster than those did of *E. najas* and *E. densa*, despite their slow growth in biomass, which suggests that these fragments are probably very successful when they reach the shallow zones of turbid habitats. In our controls (*i.e.*, when fragments were not exposed to desiccation), this species also showed faster elongation and greater root weight than the other two species, and more sprouts than *E. densa* in the low-nutrient sand treatment. Similar behavior to that measured for fragments in our experiments was also found for rooted plants of *H. verticillata* (BARKO and SMART, 1981). Fragments of this species also rapidly produced adventitious roots (as measured by root weight) and many branches, despite a small increase in weight. The rapid elongation and profuse branches exhibited by *H. verticillata* is typical of its canopy-forming strategy (e.g., HOFSTRA *et al.*, 1999; MONY *et al.*, 2007). Canopy-forming species have an apical meristem with their biomass disproportionately concentrated near the



top of the canopy (MADSEN *et al.*, 2001). This strategy is especially advantageous in turbid habits, allowing the plant to reach the euphotic zone. Although this strategy has also been suggested for *E. najas* and *E. densa* (TAVECHIO and THOMAZ, 2003; BINI and THOMAZ, 2005), it seems that, at least for fragments, these species are poor competitors compared to *H. verticillata*, whose length increased much faster, especially when growing in the more-turbid clay treatment. Although our results concern only the early stages of fragment growth, they are congruent with other studies that showed that *H. verticillata* successfully outcompeted *E. densa* (MONY *et al.*, 2007). However, HOFSTRA *et al.* (1999) showed that although it successfully colonized sites that were already colonized by other species, the relative growth of *H. verticillata* in multi-species stands depends on the period when species are established in a given habitat. Thus, additional experiments are necessary to better explain its success compared to other tropical and subtropical species.

The clear interaction between treatments and desiccation for three attributes (fragment weight, number of sprouts, and root weight) indicates that the recovery of fragments after desiccation depends on the sediment where they dry and/or the physical and chemical properties of the water where they grow. In fact, whereas the fragments regenerated even after four days of drought in the clay treatment, in the sand treatment all attributes decreased to near zero after one day under dry conditions (*H. verticillata* had negative growth, *i.e.*, part of its biomass decomposed). However, concerning increase in dry weight, *E. najas* fragments behaved differently from those of *E. densa* and *H. verticillata*, growing even after four days of desiccation in the sand treatment, although they remained the same length. These results have practical consequences: first, they suggest that methods to control plant growth using water drawdown may be more efficient in avoiding fragment regeneration when applied to less turbid, more oligotrophic and sand-dominated sites; and second, that fragments of *E. najas* are more resistant to desiccation than are those of *E. densa* and *H. verticillata*. Thus, *E. najas* fragments apparently have an early competitive advantage over the others, at least in more-oligotrophic, less-turbid and sand-dominated sites, and when submitted to desiccation. Lack of competitiveness of *H. verticillata* with *E. densa* under low-nutrient situations was also shown in subtropical conditions (MONY *et al.*, 2007).

The fragments of the exotic *H. verticillata* regenerate faster in more-turbid and nutrient-rich situations. Although *H. verticillata* does not gain weight more rapidly, its fragments invest energy in root weight and elongation, which enables it to increase nutrient uptake and to overcome light limitation in its early stages of regeneration. Thus, *H. verticillata* fragments show greater regenerative ability than the other two native species, at least when they are not submitted to desiccation. This may confer a higher invasive potential on this species compared to the natives *E. najas* and *E. densa*. However, we emphasize that these observations were recorded in the early stages of fragment regeneration, and whether they also pertain to later life stages is a matter for further investigation.

## 5. Acknowledgements

S. M. THOMAZ is thankful to the Brazilian Council of Research (CNPq), for continuous funding through a Research Productivity Grant. M. M. MORMUL is grateful as CAPES for providing a student scholarship. Funds for this research were provided by the Long-Term Ecological Project Program (LETR), funded by CNPq and by the Itaipu Binacional, PDTA/FPTI-BR. Comments by two anonymous reviewers were extremely helpful to improve our manuscript.

## 6. References

- BARKO, J. W. and R. M. SMART, 1981: Comparative influences of light and temperature on the growth and metabolism of selected submersed freshwater macrophytes. – *Ecol. Monogr.* **51**: 219–236.
- BARKO, J. W. and R. M. SMART, 1986: Sediment-related mechanisms of growth limitation in submersed macrophytes. – *Ecology* **67**: 1328–1340.
- BARKO, J. W., M. S. ADAMS and N. L. CLESCERI, 1986: Environmental-Factors and their consideration in the management of submersed aquatic vegetation – A Review. – *J. Aquat. Plant. Manage.* **24**: 1–10.
- BARRAT-SEGRETAIN, M. H. and B. CELLOT, 2007: Response of invasive macrophyte species to draw-down: The case of *Elodea* sp. – *Aquat. Bot.* **87**: 255–261.
- BIANCHINI JR. I., A. BITAR and S. M. B. CUNHA, 2006: Crescimento de *Egeria najas* Planchon da lagoa do óleo em condições laboratoriais. – In: SANTOS, J. E., J. S. PIRES and L. E. MOSCHINI, *Estudos Integrados em Ecossistemas – Estação Ecológica de Jataí*. – FAPESP, Ed: Ufscar, pp. 99–111.
- BINI, L. M., S. M. THOMAZ, K. J. MURPHY and A. F. M. CAMARGO, 1999: Aquatic macrophyte distribution in relation to water and sediment conditions in the Itaipu Reservoir Brazil. – *Hydrobiologia* **415**: 147–154.
- BINI, L. M. and S. M. THOMAZ, 2005: Prediction of *Egeria najas* and *Egeria densa* occurrence in a large subtropical reservoir (Itaipu Reservoir, Brazil-Paraguay). – *Aquat. Bot.* **83**: 227–238.
- CAMARGO, A. F. M., M. M. PEZZATO, G. G. HENRY-SILVA and A. M. ASSUMPÇÃO, 2006: Primary production of *Utricularia foliosa*, *Egeria densa* and *Cabomba furcata* from rivers of the coastal plain of the state of São Paulo, Brazil. – *Hydrobiologia* **570**: 35–39.
- CARMOUZE, J. P., 1994: O metabolismo dos ecossistemas aquáticos: fundamentos teóricos, métodos de estudo e análises químicas. – In: E. BLÜCHER (ed.): FAPESP. 253 pp.
- CHAMBERS, P. A. and J. KALFF, 1985: Depth distribution and biomass of submersed aquatic macrophyte communities in relation to secchi depth. – *Can. J. of Fish. Aquat. Sci.* **42**: 701–709.
- COMBROUX, I. C. S. and G. BORNETTE, 2004: Propagule banks and regenerative strategies of aquatic plants. – *J. Veget. Sci.* **15**: 13–20.
- COOK, C. D. K. and K. URMI-KÖNIG, 1984: A revision of the genus *Egeria* (Hydrocharitaceae). – *Aquat. Bot.* **19**: 73–96.
- ESTEVES, F. A., 1998: Fundamentos de limnologia. – Interciência/Finep: 603 pp.
- GOLTERMAN, H. L., R. S. CLYMO and M. A. M. OHMSTAD, 1978: Methods for physical and chemical analysis of freshwaters. – Blackwell Scientific publication. Oxford: 214 pp.
- HAVENS, K., B. SHARFSTEIN, M. A. BRADY, T. L. EAST, M. C. HARWELL, R. P. MAKI and A. J. RODUSKY, 2004: Recovery of submerged plants from high water stress in a large subtropical lake in Florida, USA. – *Aquat. Bot.* **78**: 67–82.
- HOFSTRA, D. E., J. CLAYTON, J. D. GREEN and M. AUGER, 1999: Competitive performance of *Hydrilla verticillata* in New Zealand. – *Aquat. Bot.* **63**: 305–324.
- KISSMANN, K. G., 1997: Plantas infestantes e nocivas. – Tomo I Ed. Basf. Hong Kong. 825 pp.
- MADSEN, J. D., P. A. CHAMBERS, W. F. JAMES, E. W. KOCH and D. F. WESTLAKE, 2001: The interaction between water movement, sediment dynamics and submersed macrophytes. – *Hydrobiologia* **444**: 71–84.
- MARCONDES, D. A. S., A. L. MUSTAFÁ and R. H. TANAKA, 2003: Estudos para manejo integrado de plantas aquáticas no reservatório de Jupia. – In: THOMAZ, S. M. and L. M. BINI, *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas*. – EDUEM, Maringá. Cap. 15. pp. 299–317.
- MARTINS, D., N. V. COSTA, M. A. TERRA and S. R. MARCHI, 2008: Caracterização da comunidade de plantas aquáticas de dezoito reservatórios pertencentes a cinco bacias hidrográficas do estado de São Paulo. – *Planta Daninha* **26**: 17–32.
- MONY, C., T. J. KOSCHNICK, W. T. HALLER and S. MULLER, 2007: Competition between two invasive Hydrocharitaceae (*Hydrilla verticillata* (L. f.) (ROYLE) and *Egeria densa* (PLANCH) as influenced by sediment fertility and season. – *Aquat. Bot.* **86**: 236–242.
- NEIFF, J. J. 1990: Ideas para la interpretacion ecológica Del Paraná. – *Interciência* **15**: 424–441.
- PAGIORO, T. A., S. M. THOMAZ and M. C. ROBERTO, 2005: Caracterização limnológica abiótica dos reservatórios. – In: RODRIGUES, L., S. M. THOMAZ, A. A. AGOSTINHO and L. C. GOMES (eds.), *Biocenoses em reservatórios padrões espaciais e temporais*. – RiMa, cap 2. pp. 17–37.
- PIERINI, S. A., D. SGORLON and S. M. THOMAZ, 2006: Efeito da exposição ao ambiente seco sobre o crescimento e regeneração de *Egeria najas* Planchon (Hydrocharitaceae). – *Acta Sci. Biol. Sci.* **28**: 31–34.



- RIIS, T. and K. SAND-JENSEN, 2006: Dispersal of plant fragments in small streams. – *Freshwat. Biol.* **51**: 274–286.
- SCHULTHORPE, C. D., 1967: *The Biology of Aquatic Vascular Plants*. – Edward Arnold Publishers, London. 610 pp.
- TANAKA, R. H., L. R. CARDOSO, D. MARTINS, D. A. S. MARCONDES and A. L. MUSTAFÁ, 2002: Ocorrência de plantas aquáticas nos reservatórios da Companhia Energética de São Paulo. – *Planta Daninha* **20**: 99–111.
- TAVECHIO, W. L. G. and S. M. THOMAZ, 2003: Effects of light on the growth and photosynthesis of *Egeria najas* PLANCHON. – *Braz. Arch. Biol. Technol.* **46**: 203–209.
- THOMAZ, S. M., T. A. PAGIORO, L. M. BINI, M. C. ROBERTO and R. R. A. ROCHA, 2004: Limnological characterization of the aquatic environments and the influence of hydrometric levels. – *In*: THOMAZ, S. M., A. A. AGOSTINHO and N. S. HAHN (eds.), *The Upper Paraná River and its Floodplain*. Backhuys, cap 4. pp. 75–102.
- THOMAZ, S. M., T. A. PAGIORO, L. M. BINI and K. J. MURPHY, 2006: Effect of reservoir drawdown on biomass of three species of aquatic macrophytes in a large sub-tropical reservoir (Itaipu, Brazil). – *Hydrobiologia* **570**: 53–59.
- THOMAZ, S. M., P. A. CHAMBERS, S. A. PIERINI and G. PEREIRA, 2007: Effects of phosphorus and nitrogen amendments on the growth of *Egeria najas*. – *Aquat. Bot.* **86**: 191–196.
- ZAGATTO, E. A. G., A. O. JACINTHO, B. F. REIS, F. J. KRUG, H. BERGAMIN, L. C. PESSENDA, R. J. MORTATTI, and M. F. GINÉ, 1981: *Manual de análises de plantas empregando sistemas de injeção em fluxo*. – USP/CENA. Piracicaba. 45 pp.

Manuscript received May 29th, 2008; revised September 11th, 2008; accepted October 1st, 2008