

Universidade Federal de São Carlos
Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais

Amanda Maria Pinheiro

Atributos ecológicos que contribuem para invasibilidade da macrófita *Hedychium coronarium* J.
König (Zingiberaceae)

Orientadora: Profa. Dra. Dalva Maria da Silva Matos
Co-orientador: Dr. Rafael de Oliveira Xavier

São Carlos
Junho/2018

Universidade Federal de São Carlos
Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais

Amanda Maria Pinheiro

Atributos ecológicos que contribuem para invasibilidade da macrófita *Hedychium coronarium* J.
König (Zingiberaceae)

Orientadora: Profa. Dra. Dalva Maria da Silva Matos
Co-orientador: Dr. Rafael de Oliveira Xavier

Dissertação apresentada para obtenção do
título de mestre em Ecologia e Recursos Naturais
pelo Programa de Pós-Graduação em Ecologia e
Recursos Naturais do Centro de Ciências
Biológicas e da Saúde, da Universidade Federal de
São Carlos, Campus São Carlos.

São Carlos
Junho/2018



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais

Folha de Aprovação

Assinaturas dos membros da comissão examinadora que avaliou e aprovou a Defesa de Dissertação de Mestrado da candidata Amanda Maria Pinheiro, realizada em 18/06/2018:

Daiva M. Silva Matos

Profa. Dra. Daiva Maria da Silva Matos
UFSCar

Odete Rocha

Profa. Dra. Odete Rocha
UFSCar

Maria Luiza Nicodemo

Profa. Dra. Maria Luiza Franceschi Nicodemo
EMBRAPA

“...passada a tempestade, você nem se lembrará de como a superou, como conseguiu sobreviver. Na verdade, nem sequer terá certeza de que a tempestade realmente tenha passado. Mas uma coisa é certa. Ao sair da tempestade, você não será a mesma pessoa que entrou nela. É este o motivo da tempestade.”

– Haruki Murakami, *Kafka à beira-mar*

Agradecimentos

Primeiramente eu agradeço a Deus. Foi à Ele que me agarrei inúmeras vezes e a quem me agarrarei outras inúmeras.

Agradeço à professora Dalva, pela orientação e por me receber com tanto carinho, mesmo caindo do nada, em seu laboratório.

Ao Rafa, meu herói do R. Obrigada pela paciência e pelos ensinamentos durante esse pouco tempo de co-orientação.

À minha família, mais especificamente à minha mãe, dona Cidinha, que é meu maior exemplo de força. Obrigada por ajudar a me lançar no mundo, e sempre manter os braços abertos quando o mundo me lança de volta.

Ao Matheus, a quem já devo mais do que tenho. Nenhuma palavra dita ou escrita pode demonstrar todo meu agradecimento pela sua existência. Obrigada por existir! Obrigada por me fazer resistir!

Aos colegas de laboratório, pelas grandes ajudas e boas conversas: Mari, Dri, Gabi, Guilherme, e principalmente a Ju, Nina e Rosane, pelos muitos desabafos compartilhados e apoio. Vocês são incríveis, meninas!

Ao Departamento de Hidrobiologia e seus técnicos, pela estrutura e auxílio oferecidos.

Ao Laboratório de Plâncton da Prof^a. Graça, por me permitir fazer uso de sua estrutura e me auxiliar com os equipamentos.

Aos meus queridos companheiros de campo: Jair, Júlia e Matheus.

À prof^a. Odete Rocha, por ser a alma mais linda na qual esbarrei nessa pequena aventura.

Aos membros da banca de qualificação, pelas correções e sugestões: Prof^a. Odete, prof^a Talita e prof. Sérgio.

À República MistoQuente: Henrique, Jussara, Leandro, Uriel, Jéssica, Tiago e Luís, e seus queridos agregados: Fer e Igor, pelos momentos que nunca sonhei passar, pelos cafés da tarde, pelas vezes que entrei na cozinha e sai cantando “Noites traiçoeiras” feat Belo, pela amizade e por terem os pets mais lindos de São Carlos e região: Boni, Chanel e Jully (In memoriam).

Aos amigos do coração: Luis Fernando, Amarílis, Ellen, Joyce, Amanda, Giulia e Gabe, por sempre estarem aqui.

Agradeço à Universidade Federal de São Carlos, ao PPGERN e aos seus funcionários.

Agradeço à CNPq, pelo financiamento da bolsa.

E por fim, as pessoas que passaram por mim e que eu tenha passado por elas, causando uma tempestade ou somente uma brisa suave.

Sumário

Resumo geral	6
Abstract	7
Introdução Geral	8
1. Invasão Biológica	8
2. Caracterização de espécie estudada	10
3. Caracterização das áreas de coleta	13
4. Objetivo e hipóteses	20
Referências bibliográficas	21
Capítulo 1	24
Abstract	25
1. Introduction	26
2. Material and Methods	28
3. Results	32
4. Discussion	33
References	38
Table	43
Figures	44
Considerações Finais	49

Resumo geral

A invasão biológica é considerada, hoje, uma das maiores causadoras de perda da diversidade biológica e ocorre quando uma espécie exótica é introduzida em um novo ambiente. Os efeitos das invasões biológicas são de grande preocupação, pois podem causar diversas alterações no ambiente e no funcionamento da comunidade. Em ambientes aquáticos, as invasões biológicas são problemas antigos no Brasil. A capacidade de uma macrófita aquática se tornar invasora é maior que a de uma planta terrestre, principalmente pelo meio que em está e sua dispersão. *Hedychium coronarium* é um exemplo de macrófita que apresenta alta capacidade de invasão. Caracterizada por ser uma macrófita perene de ambientes úmidos como sub-bosque, nativa da Ásia Tropical, foi introduzida fora da sua distribuição original para fins ornamentais. O presente estudo avaliou experimentalmente a produtividade (biomassa área seca e número, altura e biomassa de rametas) desta planta em diferentes condições ambientais (tratamentos com diferentes graus de umidade, temperatura e luminosidade). Foi encontrado no tratamento de alagamento um crescimento satisfatório, havendo um aumento na produção de rametas e produtividade de biomassa com o aumento do período de alagamento, diferente do que vimos nos tratamentos de dessecação, onde notamos alta mortalidade dos rizomas e rametas. A espécie apresentou produtividade menor a uma temperatura de 35°C em relação a 25°C, enquanto a biomassa dos rametas foi menor na ausência de luz em relação a um fotoperíodo de 12h. Dessa forma, *H. coronarium* apresenta uma alta tolerância ambiental e a habilidade de ajustar o padrão de crescimento clonal às condições ambientais locais. Esse alto potencial de invasão mesmo em condições abióticas diversas está possivelmente relacionado à dominância dessa espécie em ambientes ripários, indicando a necessidade de que técnicas efetivas de controle inicial dessa espécie sejam desenvolvidas.

Abstract

Biological invasions are an important cause of biodiversity loss and occur when an exotic species is introduced out of its native range, possibly changing the structure and functioning of invaded communities. The invasion potential of aquatic macrophytes is often greater than showed by terrestrial plants, especially due to their generally high dispersal efficiency. Not coincidentally, aquatic invasive plants have been a major threat to multiple ecosystems worldwide. *Hedychium coronarium* is a perennial macrophyte native from tropical Asia, where it is common in the understory of moist ecosystems. It has been introduced elsewhere for ornamental uses, where it has showed high invasion potential. In this study we assessed experimentally how the productivity of *H. coronarium* (aboveground biomass and number of ramets by rhizome; ramet biomass and height) is affected by previous rhizome exposition to contrasting water, temperature and light regimes. We found that increasing flooding was associated to greater ramet and biomass production. In contrast, prolonged rhizome desiccation led to high rhizome and ramet mortality. Ramet biomass was slightly lower after rhizome exposition to a 35°C than to a 25°C temperature, and productivity was lower under complete darkness than at a 12h daily photoperiod. These findings show that *H. coronarium* tolerates a broad range of abiotic conditions and may adjust its clonal growth pattern to the local environment. This ability to maintain high invasion potential even under extreme abiotic conditions possibly plays an important role in the dominance of the species in riparian ecosystems and highlights the importance of developing effective management strategies to avoid further spread of the species.

Introdução Geral

1. Invasão Biológica

A invasão biológica é considerada, hoje, uma das maiores causadoras de perda da diversidade biológica e ocorre quando uma espécie vinda de outras regiões – e, portanto, denominada exótica – é introduzida em um novo ambiente, onde pode formar população persistente e se expandir de forma descontrolada, passando a dominar o ambiente e a causar danos as espécies nativas além do próprio ambiente invadido. As invasões podem causar extinção de espécies nativas em muitos casos (Vitousek 1990; Simberloff e Rejmanek 2011; Pivello 2011).

Grande parte das invasões biológicas modernas foram causadas pelo homem, intencionalmente ou não, transportando e introduzindo espécies de um lugar para outro. Alguns casos de introdução animal e vegetal se tornaram clássicos, como a introdução de coelhos *Oryctolagus cuniculus* na Inglaterra e na Austrália, que se tornaram pragas nessas áreas e causaram prejuízo a atividades agrícolas (Pivello 2011). Um exemplo de introdução no Brasil foi o da abelha europeia africanizada *Apis mellifera*; essa espécie era usada em pesquisa científica no país e escapou do controle dos laboratórios, se espalhando por toda a América do Sul e Central (Pivello 2011).

A introdução de espécies vegetais teve início para suprir as necessidades agrícolas, ornamentais e de pastagem. Hoje, porém, a principal causa de introdução de plantas exóticas é o paisagismo, sendo responsável por metade das invasões por plantas (Primack e Rodrigues 2001; Ziller, 2001; Petenon e Pivello 2008). Exemplos para ambientes terrestres como *Impatiens parviflora* (beijinho), *Archontophoenix cunninghamiana* (palmeira imperial australiana), *Pinus* (pinheiro) e *Eucalyptus* (eucalipto), além de centenas de outras espécies. Para ambientes aquáticos podemos citar exemplos como *Salvinia molesta* e *Eichhornia crassipes* (aguapé), que alteram o ambiente e levam à morte muitos organismos aquáticos (Wittenberg e Cock 2001; Pivello 2011).

Charles Darwin, em 1860, foi o primeiro cientista a notar o problema da invasão biológica, porém foi o cientista Charles Elton, em 1958, o primeiro a escrever sobre o assunto. Já a comunidade científica só foi perceber o grande problema que é a invasão biológica por volta de 1980 (Pivello 2011).

Além de causar diversas alterações no ambiente, como nas relações entre diferentes grupos biológicos, nas taxas de decomposição, na estrutura da comunidade e nos ciclos biogeoquímicos, espécies invasoras também podem alterar o funcionamento da comunidade. Além da possibilidade de criação de híbridos (Tiberio et al. 2012) e alteração da produtividade do ecossistema (Simberloff e Rejmanek, 2011). Podemos citar também os danos econômicos em áreas de cultivo, elevando o custo de manejo e reduzindo o rendimento da produção agrícola, além de danos à saúde pública, quando a planta invasora possui substâncias tóxicas ou organismos patogênicos (Primack e Rodrigues 2001; Souza et al. 2007).

Segundo Richardson e colaboradores (2000), para uma espécie exótica se tornar invasora, ela precisa superar seis fases. São elas: 1. Transpor a barreira geográfica, podendo ocorrer com a ajuda intencional ou não do homem; 2. Superar barreiras bióticas e abióticas do novo ambiente; 3. Apresentar elevada capacidade de reprodução, formando população estável; 4. Apresentar capacidade de aumentar sua distribuição espacial, mesmo com a ausência de seus dispersores; 5. Tornar-se dominante em ambientes modificados (ou já invadidos) e; 6. Tornar-se dominante em ambientes semi-naturais ou naturais. Vencendo essas fases, a espécie torna-se invasora no novo ambiente e pode causar alterações no ecossistema onde foi introduzida (Richardson et al. 2000). As espécies com potencial para serem invasoras são altamente eficientes na competição por recursos, além de apresentar alta capacidade reprodutiva e de dispersão, podendo dominar as espécies nativas originais (Pivello 2011).

Como os custos para recuperação de uma área invadida são muito altos (Azevedo et al. 2010), deve-se prevenir a invasão, sendo esta a abordagem que deve ser priorizada. Existem diferentes formas para o manejo de espécies invasoras, desde o controle da espécie até a sua erradicação (Hulme 2006). Porém, erradicar uma espécie em áreas naturais exige tratamentos drásticos que podem afetar as espécies nativas locais, por isso a principal abordagem é manter a invasora sob controle (Wittenberg & Cock

2001). Para que isso ocorra são necessários cuidados minuciosos, como o estudo da área e da espécie, para que seja realizado o controle da mesma. Após esses cuidados deve-se verificar o sucesso da técnica com observações frequente da espécie invasora (Azevedo et al. 2010).

Em ambientes aquáticos, as invasões biológicas são problemas antigos e que tiveram início, no Brasil, no período colonial, onde foi trazido os primeiros organismos incrustados em navios da Europa e África (Souza et al. 2007). No século XX, com o início do comércio marítimo em larga escala, houve uma intensificação do transporte de organismos vindos de outros ambientes, e desde o fim do século XX até os dias atuais houve um grande interesse e preocupação devido às espécies invasoras e sua necessidade de controlá-las (Souza et al. 2007).

A capacidade de uma macrófita aquática se tornar invasora geralmente é maior que a de uma planta terrestre, principalmente pelo meio em que está e por sua dispersão. Como a dispersão de macrófitas ocorre no geral pela água, há um aumento da dispersão de propágulos desde a montante à jusante dos corpos de água (Sculthorpe 1967; Barrat-Segretain 1996). Além dessa característica, as macrófitas aquáticas apresentam crescimento vegetativo, o que aumenta sua capacidade de invadir um ambiente (Lambrecht-McDowell e Radosevich 2005; Thomas et al. 2006; Simberloff 2009).

2. Caracterização de espécie estudada

Hedychium coronarium J. König, Zingiberaceae, é uma macrófita perene de ambientes úmidos como o sub-bosque, nativa da Ásia Tropical, mas tem sido extensivamente introduzida fora da sua distribuição original para fins ornamentais, devido a sua flor branca e perfumada. É conhecida popularmente como lírio-do-brejo, Mariazinha-do-brejo, gengibre-branco ou lírio-borboleta (Kissmann & Groth 1991; Instituto Hórus 2005). Caracteriza-se por ser uma planta herbácea rizomatosa, apresentar caule simples cilíndrico e atingir até 2,0 m de altura (Macedo 1997) (Figura 1).

Suas folhas são simples, sésseis, distintas e alternadas. Sua área foliar é grande e apresenta fina cutícula, células cúbicas e retangulares (Boeger et al. 2007). As inflorescências são terminais, formada por botões e formando cones. Suas flores são brancas, perfumadas, zigomorfas, hermafroditas,

nectaríferas e antese noturna. A floração ocorre anualmente, geralmente de janeiro a abril, e dura cerca de 15 dias, sendo possível observar após esse tempo a formação de frutos. Já sua frutificação ocorre entre março e maio, quando o clima começa a ficar frio e seco. Sua polinização ocorre de forma natural, sendo sua flor bem atraente para se coletar néctar e pólen. Essa se dá por meio de abelhas, formigas, moscas, beija-flores, coleópteros e dermápteros (Souza e Correia 2007).

Apresenta frutos do tipo baga deiscente de cor verde, quando imatura, até atingir a cor alaranjada, quando maduro, o que ocorre após dois meses de desenvolvimento. Suas sementes são ovaladas de cor avermelhada, envoltas por mucilagem que atrai insetos e animais para sua dispersão (Souza e Correia 2007).



A.



B.

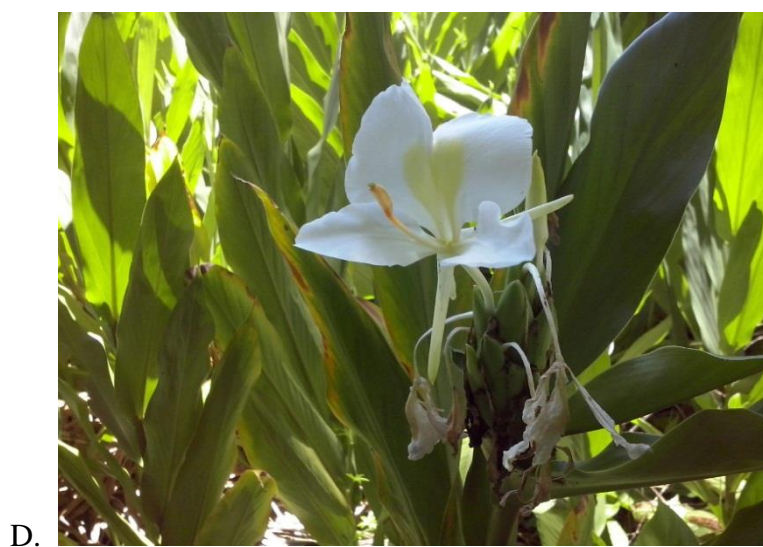
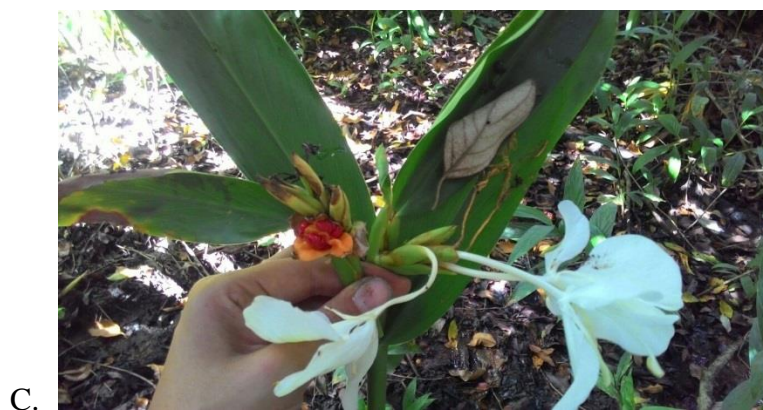


Figura 1. *Hedychium coronarium*. A. Indivíduos adultos. B. Rizoma subterrâneo. C. Fruto e flor. D. Flor vistosa (Fotos: Amanda Maria Pinheiro).

H. coronarium pode se reproduzir vegetativamente a partir da fragmentação dos rizomas e sexuadamente através de sementes. Essa espécie possui a capacidade de formar colônias difíceis de erradicar, podendo eliminar espécies nativas das áreas invadidas. (Instituto Hórus 2005; Lorenzi & Souza 2001; Kissmann & Groth 1997). Devido ao seu rápido crescimento e dispersão, *H. coronarium* é considerada invasora agressiva em áreas úmidas e pantanosas, margens de lagos, riachos e canais de drenagem, formando densas populações (Lorenzi 2000). Diante disso, ela consegue substituir a vegetação original e tornar-se invasora agressiva em diferentes continentes (Kissmann & Groth 1997; Stone et al., 1992; Cabi 2018). Apresenta difícil controle, devido sua reprodução por fragmentação do rizoma que pode ser disperso pela água, originando novas colônias (Kissmann & Groth 1991; Stone et al. 1992).

No Brasil é comum desde a floresta ombrófila densa até a floresta estacional semi decídua, em zonas ripárias de lagos, riachos, canais de drenagem e em regiões de brejo (Lorenzi & Souza 2001; Couto & Cordeiro 2005).

H. coronarium apresenta importância ornamental no país, devido à beleza e perfume das flores. Em outros países a espécie possui vários fins comerciais, como matéria-prima para produção de papel, para fins alimentícios, limpeza de esgotos e muito usada para fins medicinais (Martins 1949; Rodolfo e Lourdes 1996; Guimarães et al. 2000; Almeida e Almeida 2005; Facundo e Moreira 2005; Joy et al. 2007; Lu et al. 2009). Porém, como invasora, ela pode causar impactos ambientais por conta da sua larga distribuição, resultando em prejuízos, como obstrução de riachos e canais com a massa de rizomas (Lorenzi 2000).

3. Caracterização das áreas de coleta

Diante do que foi exposto sobre o potencial de invasão desta espécie, foi realizado um conjunto de experimentos para caracterizar as condições ambientais favoráveis à invasão. Foram realizadas coletas de rizomas em cinco diferentes áreas na região de São Carlos (Figura 2), no estado de São Paulo (47°30' a 48°30' Longitude Oeste e 21°30' a 22°30' Latitude Sul), caracterizada por terrenos sedimentares e clima classificado como Cwa, segundo o método Köppen, onde a região possui clima quente, com verões chuvosos e inverno seco (Perez Junior 1997, Silva *et al.* 2000). A vegetação predominante é de Cerrado e os solos predominantes são os latossolos vermelho-amarelo, latossolo roxo e as areias quartzosas (Guedes Pinto 1996). Segundo Lorandi (1985), “os solos da região urbana e suburbana e São Carlos situam-se em relevo ondulado com declividade variáveis e desenvolve-se a partir de alteração e desagregação de basaltos, diabásios, arenitos e sedimentos modernos. São solos de pH baixo, com teores elevados de alumínio, pobres em matéria orgânica e deficientes quanto à maioria dos elementos essenciais às plantas”.

Seu rio de maior importância é o rio Monjolinho que atravessa a cidade no sentido leste-oeste. A bacia hidrográfica do rio Monjolinho apresenta aproximadamente 275 km², sendo a maior parte de

sua área dentro do município de São Carlos (SP), e uma pequena parcela contida no município de Ibaté, no estado de SP. Essa sub-bacia faz parte da bacia hidrográfica do rio Jacaré-Guaçu, sendo este um dos importantes afluentes da margem direita do rio Tietê (Espíndola 2000, Peláez-Rodrigues 2001). A bacia do rio Monjolinho possui 26,3% de remanescente vegetal, sendo que deste total apenas 17,5% são fragmentos de vegetação natural e 8,8% são fragmentos de capoeira. A maioria da área vegetal, ou seja, 73,7% consiste em áreas de cultivo de cana-de-açúcar, com um total de 35,7%, e pasto cultivado, apresentando 20,0% (Silva *et al.* 2000).

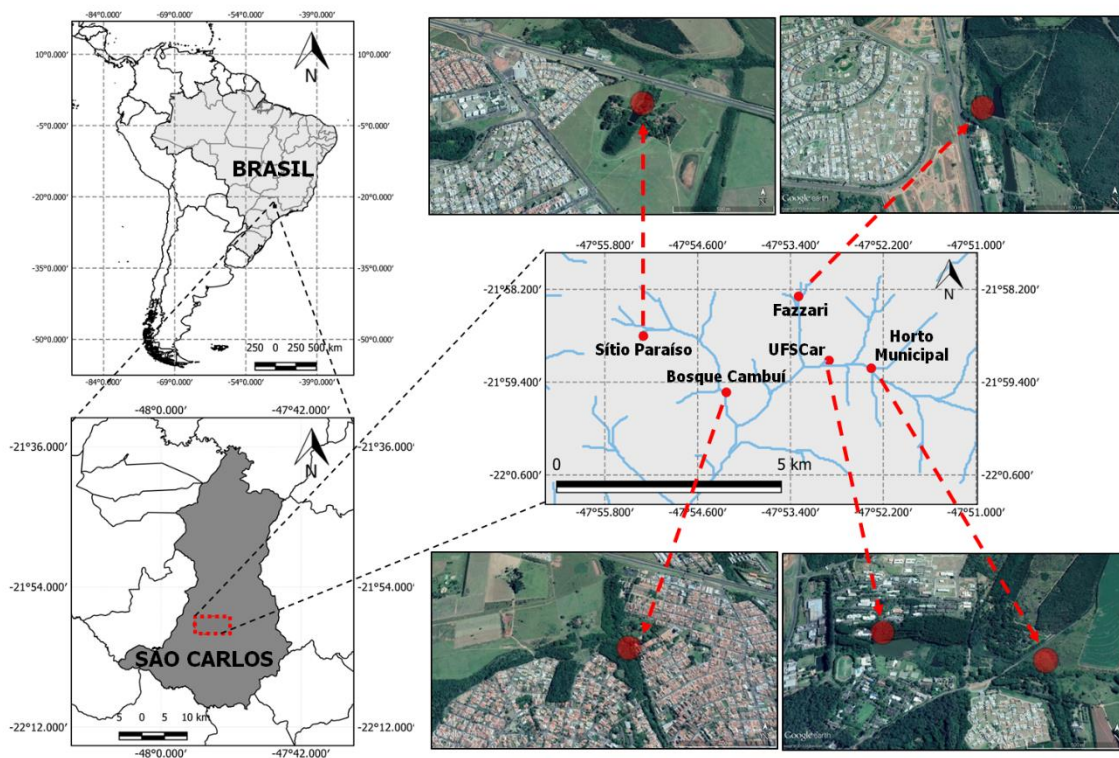


Figura 2. Áreas de coletas de rizomas no município de São Carlos/SP.

Figura por: Sérgio Henrique Vannucchi Leme de Mattos.

A primeira área de coleta está localizada às margens do lago dentro do Campus da Universidade Federal de São Carlos – Coordenadas $47^{\circ}52'54.1''$ O e $21^{\circ}59'07.2''$ S (Figura 3).



Figuras 3. *Hedychium coronarium* nas margens do lago dentro do Campus da Universidade Federal de São Carlos, São Carlos (SP). Foto: Amanda Maria Pinheiro.

A segunda área está localizada às margens da represa do Fazzari, ao lado de uma área de cerrado dentro do Campus da Universidade Federal de São Carlos – Coordenadas 47°53'17.7" O e 21°58'17.4" S (Figura 4).



Figura 4. *Hedychium coronarium* nas margens da represa do Fazzari, Campus da Universidade Federal de São Carlos, São Carlos (SP). Foto: Amanda Maria Pinheiro.

A terceira área está localizada do lado externo do Horto Municipal de São Carlos, em área alagável nas margens do Rio Monjolinho – Coordenadas 47°52'21.3" O e 21°59'13.2" S (Figura 5).



Figura 5. *Hedychium coronarium* em área externa ao Horto Municipal de São Carlos (SP). Foto: Amanda Maria Pinheiro.

A quarta área foi demarcada dentro da Sítio Paraíso, com um corpo d'água sem movimento, ao lado da rodovia Washington Luís, sentido Ibaté – Coordenadas 47°55'18.2" O e 21°58'48.2" S (Figura 6).



Figura 6. *Hedychium coronarium* localizado no Sítio Paraíso, ao lado da rodovia Washington Luís, São Carlos (SP). Foto: Amanda Maria Pinheiro.

A quinta e última área está localizada dentro do Bosque Cambuí, com presença de um pequeno corpo d'água em movimento, no perímetro urbano de São Carlos/SP – Coordenadas 47°54'13.8" O e 21°59'31.9" S (Figura 7).



Figura 7. *Hedychium coronarium* dentro do Bosque Cambuí, no perímetro urbano de São Carlos (SP). Foto: Amanda Maria Pinheiro.

4. Objetivo e hipóteses

Considerando a invasão agressiva de *Hedychium coronarium* em áreas úmidas no interior do estado de São Paulo, o objetivo desse trabalho foi avaliar como a submissão prévia dos rizomas a diferentes condições abióticas influencia a produtividade da macrófita anfíbia *Hedychium coronarium* J. König. Para isso avaliamos a produção de biomassa aérea a partir de rizomas previamente submetidos a diferentes condições experimentais de umidade, de luminosidade e de temperatura. Buscamos especificamente responder às seguintes perguntas: i) Qual o efeito do período de alagamento e de dessecação na produção de biomassa aérea e no número, tamanho e biomassa dos rametas? ii) Como essas mesmas variáveis são afetadas pela pré-exposição dos rizomas a condições distintas de temperatura e luminosidade?

Por ser uma espécie invasora que ocorre sob diferentes regimes hídricos e de luminosidade tanto em ambientes tropicais quanto temperados, esperamos que *H. coronarium* apresente ampla tolerância ambiental e mantenha produção de biomassa aérea relativamente alta mesmo após exposição dos rizomas a condições ambientes adversas.

Referências bibliográficas

- Almeida, R.A.; Almeida, N.A.M. Remoção de coliformes do esgoto por meio de espécies vegetais. *Revista eletrônica de Enfermagem*, v. 7, n. 3, p. 306-317, 2005.
- Azevedo, C.; Dechoum, M.S.; Zenni, R.D.; Ziller, S.R. e Zalba, S.M. Espécies exóticas invasoras. *Cadernos da Mata Ciliar*, São Paulo: SMA, 2010. Disponível em: http://www.sigam.ambiente.sp.gov.br/sigam2/Repositorio/222/Documentos/Cadernos_Mata_Ciliar_3_Especies_Invasoras.pdf.
- Barrat-Segretain, M.H.. Strategies of reproduction, dispersion, and competition in river plants: a review. *Vegetatio* 123: 13–37. 1996.
- Boeger, M.R.T.; Pill, M.W.B.O.; Belém Filho, N. Arquitetura foliar comparativa de *Hedychium coronarium* J. Koenig (Zingiberaceae) e de *Typha domingensis* Pers (Typhaceae). *IHERINGIA, Sér. Bot.*, Porto Alegre, v. 62, n. 1-2, p. 113-120, 2007.
- CABI. 2018. *Hedychium coronarium* (white butterfly ginger lily). <https://www.cabi.org/isc/datasheet/26678>. Retrieved 06-06-2018.
- Couto, O. S. & Cordeiro, R. M. S. 2005. Manual de reconhecimento de espécies vegetais da restinga do Estado de São Paulo. São Paulo: Centro de Editoração da Secretaria do Meio Ambiente, Departamento Estadual de Proteção de recursos naturais – DEPRN, 340p.
- Espíndola, E.L.G. O Rio Monjolinho: um estudo de caso. In: Espíndola, E.L.G; Silva, J.S.V; Marinelli, C.E; Abdon, M.M. *A Bacia Hidrográfica do rio Monjolinho*. 2000. Cap.3, p 36-40.
- Facundo, V.A.; Moreira, L.S. Estudo fitoquímico e farmacológico dos constituintes fixos e voláteis de *Hedychium coronarium* J. Koen. (Zingiberaceae). Associação Brasileira de Química, São Paulo. *Anais do XLV Congresso Brasileiro de Química*. Belém, 2005, p. 45.
- Guedes Pinto, L.F. (1996). *Estudo prospectivo visando o planejamento do uso da adubação verde nos agrossistemas de São Carlos, SP*. Dissertação (Mestrado) – Escola de Engenharia de São Carlos, Universidade de São Paulo, São Carlos.
- Guimarães, A.B.; Conte, M.L.; Leopoldo, P.R. Uso de plantas aquáticas para despoluição de esgoto sanitário no meio rural. *Arquivo do Instituto Biológico*, v.67, supl., p.72, 2000.
- Hulme, P.E. 2006. Beyond control: wider implications for the management of biological invasions. *Journal of Applied Ecology* 43:835-847.
- INSTITUTO HÓRUS DE DESENVOLVIMENTO E CONSERVAÇÃO AMBIENTAL. Espécies Exóticas Invasoras: Fichas técnicas, 2005. http://www.institutohorus.org.br/index.php?modulo=inf_ficha_hedychium_coronarium. Acesso em jun. 2018.
- Joy, B.; Rajan,A.; Abraham, E.. Antimicrobial activity and chemical composition of essential oil from

- Hedychium coronarium*. Phytotherapy Research, v. 21, Issue 5, pages 439–443, 2007.
- Kissmann, K.G. & Groth, D. 1997. Plantas infestantes e nocivas. 2nd edn – Tomo I. Editora BASF Pp. 808-810.
- Kissmann, K.G. & Groth, D. 1991. Plantas Infestantes e Nocivas. São Paulo: Basf Brasileira, p. 590-593.
- Lambrech-McDowell, S.C., Radosevich, S.R. Population demographics and trade-offs to reproduction of an invasive and noninvasive species of *Rubus*. *Biological Invasions*, 7: 281–295. 2005.
- Lorandi, R. 1985. *Caracterização dos solos das áreas urbana e suburbana de São Carlos (SP) e suas aplicações*. 181p. Tese (Doutorado) – ESALQ, Universidade de São Paulo, Piracicaba.
- Lorenzi, H. 1991. Plantas Daninhas do Brasil: Terrestres, Aquáticas, Parasitas, Tóxicas e Medicinais. 2. ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 440 p
- Lorenzi, H. & Souza, H., 2001. Plantas ornamentais. 3 ed. São Paulo: *Plantarum*.
- Lu, Y.; Zhong, C.X.; Wang, L.; Lu, C.; Li, X.L.; Wang, P.J.. Anti-inflammation activity and chemical composition of flower essential oil from *Hedychium coronarium*. *African Journal of Biotechnology* v. 8, n.20, p. 5373-5377, 2009.
- Macedo, J. F. 1997. O gênero *Hedychium koening* (Zingiberaceae) no Estado de Minas Gerais. *Daphne* 2: 27-31.
- Martins, A.Q. Contribuição para o conhecimento de *Hedychium coronarium* K. (lírio-do-brejo). *Lilloa*, v.16, p.243-49, 1949.
- Pelaéz-Rodrigues, M. *Avaliação da qualidade da água da bacia do Alto Jacaré-Guaçu/SP (Ribeirão do Feijão e Rio do Monjolinho) através de variáveis físicas, químicas e biológicas*. 2001. 145f. Tese (Doutorado) – Escola de Engenharia de São Carlos, Universidade de São Paulo, São Carlos, 2001.
- Perez-Junior, O. R. 1997. A cidade de São Carlos. In: Projeto de Educação Ambiental através da visão integrada de Bacia Hidrográfica via internet. Centro de Divulgação Científica e Cultural. São Carlos/SP.
- Petenon, D.; Pivello, V.R.. Plantas invasoras: representatividade da pesquisa dos países tropicais no contexto mundial. *Natureza & Conservação*, v.6, n.1, p. 65-77, 2008.
- Pivello, V.R. (2011) Invasões Biológicas no Cerrado Brasileiro: Efeitos da Introdução de Espécies Exóticas sobre a Biodiversidade. *ECOLOGIA.INFO* 33.
- Primack, R.B.; Rodrigues, E.. *Biologia da Conservação*. Londrina: Planta, 2001. 328p.
- Richardson, D.M.; Pyšek, P.; Rejmánek, M.; Barbour, M.G.; Panetta, F.D.; West, C.J.. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. In: *Diversity and Distributions*, v.6, n.2, p.93-107, 2000.
- Rodolfo, L.P.; Lourdes, C.M. Processo fito-pedológico aplicado no tratamento de efluentes domésticos. In: Congresso Interoamericano de Ingeniería Sanitaria Y Ambiental, 25, México. Anais ... México: AIDIS, 1996. v.1, p.1-8, 1996.
- Sculthorpe, C.D. *The Biology of Aquatic Vascular Plants*. Edward Arnold Publishers, London, 1967.

- Silva, A. C; Battistelle, R.A.G; Cabral, N.R.A.J. Clima. In: Espíndola, E.L.G; Silva, J.S.V; Marinelli, C.E; Abdon, M.M. *A Bacia Hidrográfica do Rio Monjolinho: uma abordagem ecossistêmica e a visão interdisciplinar*. Escola de Engenharia de São Carlos, USP, 2000. Cap.6, p. 60-76.
- Simberloff D. The Role of Propagule Pressure in Biological Invasions *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40: 81-102. 2009.
- Simberloff, D. e Rejmánek, M. (eds.) *Encyclopedia of Biological Invasions*. University of California Press, Berkeley & Los Angeles, 2011.
- Souza, J.A.; Correia, M.C.R. Biologia floral de *Hedychium coronarium* Koen. (Zingiberaceae). In: *Revista Brasileira de Horticultura Ornamental*. Campinas: Sociedade Brasileira de Floricultura e Plantas Ornamentais. V. 13 n. 01, 2007.
- Souza, R.C.C.L.; Calazans, S.H.; Silva, E.P.. Impacto das espécies invasoras no ambiente aquático. *Ciência e Cultura*, v.61, p. 35-41, 2009.
- Stone, C.P., Smith, C.W. & Tunison, J.T.. *Alien Plant Invasions in Native Ecosystems of Hawaii: Management and Research*. Honolulu: University of Hawaii, Cooperative National Park Resources Study Unit, 1992, 887p.
- Tiberio, F., T. Sampaio-e-Silva, P. Dodonov, V. Garcia, and D. Silva Matos. 2012. Germination and allometry of the native palm tree *Euterpe edulis* compared to the introduced *E. oleracea* and their hybrids in Atlantic rainforest. *Brazilian Journal of Biology* 72:955-962.
- Thomas, J.R., Middleton, B., Gibson, D.J.. A landscape perspective of the stream corridor invasion and habitat characteristics of an exotic (*Dioscorea oppositifolia*) in a pristine watershed in Illinois. *Biological Invasions*, 8: 1103–1113, 2006.
- Vitousek, P.M.. Biological invasions and ecosystem processes: towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos* 57(1):7-13, 1990.
- Ziller, S.R.. Plantas exóticas invasoras: a ameaça da contaminação biológica. *Revista CiênciaHoje*, São Paulo, v. 30, n.178, p.77-79, 2001.
- Wittenberg, R; Cock, M.J.W. (eds) (2001) *Invasive Alien Species: A toolkit of Best Prevention and Management Practices*. CAB International, Wallingford, Oxon, UK.

CHAPTER 1

**ECOLOGICAL ATTRIBUTES CONTRIBUTING TO INVASIBILITY
OF MACROPHITE *HEDYCHIUM CORONARIUM* J. KÖNIG
(ZINGIBERACEAE)**

ABSTRACT

- **Background and Aims** Although biological invasions are often related to superior competitive ability of an invasive species compared to a native species, studies investigating environmental tolerance and phenotypic plasticity of invaders may also contribute to the understanding of the invasion process and lead to effective risk assessment and management. *Hedychium coronarium* J. KÖNIG (Zingiberaceae) is an aggressive clonal invasive species in Brazil, where it mostly occurs under open canopy and warm and moist conditions. In this study we aimed to assess the effect of previous rhizome exposition to distinct abiotic conditions on the aboveground biomass production of *H. coronarium*.
- **Methods** We exposed rhizomes of *H. coronarium* from five sites to contrasting flooding (0 to 180 days) and desiccation (01 to 90 days) periods, as well as different temperature (15°C, 25°C and 35°C) and light (0h, 12h, 16h and 24h) regimes. We used generalized linear models to assess abiotic effects on the biomass production by rhizome (aboveground biomass and number of ramets by rhizome) and on the height and biomass of ramet.
- **Key Results** Although ramet production increased under longer flooding periods, *H. coronarium* maintained high productivity even under moderate to high desiccation periods, and only extreme desiccation periods caused ramet and rhizome mortality. The ramet biomass was slightly lower at 35° than at 25°C, and only constant darkness led to low aboveground biomass.
- **Conclusions** Our findings suggest that *H. coronarium* tolerates a wide range of abiotic conditions and may change the clonal growth pattern according to the local humidity, light and temperature regime. This ability may allow the species to become dominant in a wide range of abiotic conditions and hence play a key role on dominance of the species in riparian Neotropical ecosystems.

Key words: *Hedychium coronarium*, macrophyte, invasive, environmental tolerance, invasiveness

INTRODUCTION

Biological invasions are important drivers of biodiversity loss (Simberloff and Rejmánek, 2011), specially as a result of human interference during the last 200 years (Di Castri, 1989; Mack and D'Antonio, 1998). In addition, invasive species often compromise the provision of multiple ecosystem services, which are the benefits of ecosystems to the human well-being (Daily, 1997; Fenn *et al.*, 2003; Charles and Dukes, 2007; Pejchar and Mooney, 2009).

Invasive species often exhibit greater competitive ability than native species (Valéry *et al.*, 2008). However, species with broad environmental tolerance are also expected to be favored in novel ecosystems, associated to global changes (Chown *et al.*, 2007); therefore, many disturbed communities are dominated either by a few overabundant species (Pivello *et al.*, 2018) or by invasive species with superior competitive ability (Dukes, 2007). Phenotypic plasticity is an important mechanism for local adaptation (Ren and Zhang, 2009); in addition, it is a key factor during the invasion process (Simberloff and Rejmánek, 2011), as it may enable species to establish populations even when local conditions differ largely from the native environment (Sultan, 2001, Pigliucci, 2005) and allow a rapid and reversible response (Hoffmeister *et al.*, 2005). In this case, the invaders may exhibit distinct phenotypes depending on the local conditions, allowing its long-term persistence and competitive advantage against native species.

Macrophyte communities include species with a wide variety of morphological and physiological attributes, which have a large impact on the structure and functioning of aquatic and seasonally or permanently flooded ecosystems (Wetzel, 2001; Chambers

et al., 2008). These species often show highly effective dispersion, high growth rates and ability to reproduce both sexually and vegetatively; in addition, many species show high phenotypic plasticity, which enable their persistence under poor growth conditions as a result of high competitive pressure or environmental heterogeneity, such as commonly found in riparian areas (Spencer and Bowes, 1990; Richardson *et al.*, 2007). Environmental heterogeneity in riparian zones is mostly associated with seasonality, so that species must overcome these stressors to survive in these habitats. Thus, aquatic and amphibious macrophytes living in these areas experience repeated flooding and desiccation periods (Westwood *et al.*, 2006, Chu *et al.*, 2012), in addition to daily and inter-annual temperature variation (Rooney and Kalff 2000). Such tolerance contributes to the large impact of many invasive macrophytes on the biodiversity and ecosystem services provision of aquatic ecosystems (Pieterse and Murphy, 1990; Simberloff and Rejmánek, 2011).

In this study we assessed how the previous exposition of rhizomes to contrasting moisture, luminosity and temperature conditions affect the vegetative growth of the amphibious macrophyte *Hedychium coronarium* J. König, an important invasive species in tropical and subtropical riparian sites. We specifically aimed to answer the following questions: i) What is the relationship between the flooding and water stress period on the aboveground biomass production and on the abundance, size and biomass of emergent ramets? ii) How these same variables are affected by distinct temperature and light conditions? Considering that *H. coronarium* occurs under multiple water and light regimes in both tropical and temperate ecosystems (Castro *et al.*, 2016), we expect that the species will show broad environmental tolerance and maintain relatively high biomass production even after the exposure of the rhizomes to contrasting environmental conditions.

MATERIAL AND METHODS

1. Study site

We collected rhizomes of *H. coronarium* in five riparian sites in São Carlos, southeast Brazil (47°30' and 48°30' W and 21°30' and 22°30' S). In this region occur oxisoils and a tropical altitude climate with dry winter and rainy summer, with predominance of savanna vegetation (Perez Junior, 1997). The study sites included: 1) the border of a permanent lake (47°52'54.1" W; 21°59'07.2" S); 2) a reservoir border (47°53'17.7" W; S 21°58'17.4" S); 3) a river border (47°52'21.3" W; 21°59'13.2" S); an agricultural site adjacent to a highway (47°55'18.2" W; 21°58'48.2" S); 5) and an urban fragment (47°54'13.8" W; 21°59'31.9" S).

2. Species description

Hedychium coronarium J. König, Zingiberaceae, is native from the tropical Asia and has been extensively introduced outside its native range for ornamental uses (Kissmann and Groth, 1991). It reaches up to 2 m high rhizomatous herbaceous plant (Macedo, 1997), which produces white terminal inflorescences (Kissmann and Groth, 1991) but also reproduced vegetatively from rhizomes (Instituto Hórus, 2005; Lorenzi and Souza, 2001; Kissmann and Groth, 1997). As a result of its highly effective clonal growth and dispersion, *H. coronarium* produces dense stands (Lorenzi, 1991) and is an aggressive invader in different continents (Kissmann and Groth, 1997; Stone *et al.*, 1992; Cabi, 2016). It is currently common in many Brazilian ecosystems, including the Atlantic Forest, riparian sites and floodplains (Lorenzi and Souza, 2001; Couto and Cordeiro, 2005).

3. Methods

We randomly sampled rhizomes of *H. corornarium* in the five study sites; the rhizomes were then washed, dried at room temperature for 24h and divided into 10 cm fragments (Almeida, 2015). The resulting fragments were subjected to distinct flooding periods, water deficit periods, temperatures and light regimes.

3.1. Flooding experiment

We simulated distinct flooding regimes by submerging 50 rhizome fragments from each site in 30 x 30 x 20 cm glass chambers, which were filled with water from the same water bodies where samples were collected, during 15 distinct periods: 2h, 5h, 15h, 30h, 60h, 120h, one week, two weeks, three weeks, one month, two months, three months, four months, five months and six months. We replaced the water used for submersion every week with water from the same sites, and in each occasion we also obtained the number and site of newly emergent rhizomes in each rhizome.

Three rhizome fragments from each site were visually selected following each flooding treatment and transplanted to 10 x 10 cm trays with fertilized substrate, which then remained in a room at 24°C and 12h daily photoperiod during 60 days. Based on previous experiments with the species (Almeida, 2015), twice a week we watered the trays with 500 mL and obtained the abundance and height of emergent ramets. We obtained the dry biomass of each ramet at the end of the experiment after oven drying at 60°C for 48h.

3.2. Water deficit experiment

After applying the same sampling and fragmentation procedure used in the

flooding experiment, we oven dried the rhizomes of *H. coronarium* at the mean annual maximum temperature in the region (30°C) (CPTEC/INPE, 2016) during 12 distinct periods: 2h, 5h, 15h, 30h, 60h, 120h, one week, two weeks, three week, one month, two months and three months. After each treatment we applied the same planting and monitoring procedure used in the previous experiment in three rhizomes from each site.

3.3. Light and Temperature Experiments

We generally applied the same procedure used in the above mentioned experiment in experiments assessing the effect of distinct temperature and light treatments; however, in this case five rhizome fragments from each site were transplanted to trays, which were subjected to four photoperiods: (L1) constant light, (L2) constant darkness, (L3) alternation of 16h light and 8h darkness and (L4) alternation of 12 light and 12h darkness. In the constant darkness treatment we covered the trays with aluminum foil and placed them in black plastic bags, whereas in the remaining treatments, trays remained in rooms subjected to distinct photoperiods; in all treatments samples were subjected to a 24°C room temperature. In the temperature experiment we placed trays with rhizome fragments into germination chambers at three conditions ((T1) 15°C, (T2) 25°C and (T3) 35°C), always with a 12h light and 12h darkness photoperiod.

In both experiments the samples also were watered with 500 mL twice a week, and the abundance and height of emergent ramets was weekly obtained during 30 days. After this period the trays remained in a room at 24°C and 12h light and 12h darkness photoperiod for 60 days. We obtained the dry biomass of each ramet at the end of the experiment after oven drying at 60°C for 48h.

4. Statistical analysis

Considering the high number of flooding and water deficit treatments, we used generalized linear models to assess the effect of the flooding and water deficit period on the ramet number and aboveground biomass production by rhizome, as well as on the height and biomass of ramets of *H. coronarium*. We used similar analysis to assess the effect of temperature and light conditions on the vegetative growth of *H. coronarium*, in this case estimating the effect of light and temperature treatments as categorical variables.

We implemented all analysis using Restricted Maximum Likelihood estimation in the R package lme4 (Bates *et al.*, 2016), assuming a Gaussian error distribution for all continuous response variables and a negative binomial distribution for the number of ramets (Zuur *et al.*, 2009). We assumed study sites as random variable in the models assessing effects on the biomass and number of ramets by rhizome and a random effect of the rhizome nested in each study for assessing effects on the height and biomass of each ramet . We obtained the significance of fixed effects in the R package lmerTest using the Satterthwaite approximation for degrees of freedom (Kuznetsova *et al.*, 2015). In the case of heterogeneity in model residuals among temperature and light treatments we performed models allowing distinct variance between treatments (Zuur *et al.*, 2009) in the R package nlme (Pinheiro *et al.*, 2014). When fixed effects of temperature and light were significant, we performed pairwise comparison between all treatment levels using the glht function in the R package multcomp (Hothorn *et al.*, 2016). All analysis were implemented in the R statistical environment (R_Development_Core_Team., 2018).

RESULTS

Although we found that the previous rhizome exposition to distinct abiotic conditions generally affected the aboveground biomass production of *H. coronarium*, the type and extent of this effect differed between the experiments. (Table 1). The aboveground biomass and the number of ramets by rhizome increased when the rhizomes remained submerged for long periods (Table 1; Figure 1a e 1b). However, the flooding period had no effect on the height and biomass of ramets (Table 1; Figure 1c, d), suggesting that the flooding led to a greater biomass productivity in *H. coronarium* by increasing number of ramets by rhizome.

There was high rhizome mortality or absence of aboveground biomass production after rhizomes were subjected to certain water deficit treatments, especially for intermediate periods of water deficit. There was a positive effect of the period of water deficit on the aboveground biomass by rhizome (Table1), which seems to be associated to slightly high biomass production under the longest water deficit period (Figure 2 a,b). Conversely, the water deficit period had no significant effect on the height and biomass of ramets (Table 1, Figure 2 c,d).

Although both the aboveground biomass and number of ramets by rhizome showed large variation within temperature treatments (Figure 3a,b), temperature had a significant effect on the biomass production by rhizome (Table1); pairwise *a posteriori* comparisons showed that biomass production was greater at 25° C than at 35° C ($z=2.82$, $p=0.01$, Figure 3). There was no difference in number of ramets by rhizome among temperature treatments (Figure 3b), but there were differences in the biomass and height of ramets (Table1); a posteriori test showed that both the ramet biomass ($z=2.95$, $p=0.008$) and height ($z=2.74$, $p=0.016$) were greater at 25°C than at

35°C (Figure 3c,d).

The aboveground biomass production by rhizome and the biomass and height of ramets differed among light treatments (Table 1). Pairwise *a posteriori* comparisons showed that biomass production by rhizome was lower under constant darkness than under a 12h photoperiod (Figure 4a, $z=-3.79$, $p<0.001$). In contrast, ramets showed low height and biomass after rhizome exposition to constant darkness compared to a 24h ($z=-2.53$, $p=0.054$) and 16 h photoperiod ($z=2.57$, $p=0.048$) (Figure 4c,d). There was no difference in number of ramets by rhizome among light treatments (Figure 4b).

DISCUSSION

In this study we assessed how previous rhizome exposition to contrasting abiotic conditions affects the ramet production of *H. coronarium*. The production and morphology of ramets of *H. coronarium* was generally responsive to changes in light, temperature and water regimes, often maintaining high productivity even after exposition to extreme conditions. This broad environmental tolerance possibly plays a key role during the invasion process and has important implication to the management of this species.

The high number of ramets by rhizome of *H. coronarium* after rhizome exposition to long flooding periods is consistent with the prevalence of this species in permanently or seasonally flooded sites. However, a previous experimental showed that *H. coronarium* tolerates a short period of hypoxia but does not tolerate strict anoxia for a longer than 8-16 days period (Joly and Brandle, 1995); both conditions often lead to increasing lactic acid concentration, which changes the pH and energy charge values (Joly and Brandle, 1995). Therefore, *H. coronarium* survival in riparian-flooded habitats

is possibly related to the generally partial flooding in these sites, which would allow maintenance of gas exchange through leaves, rhizomes, roots and rhizosphere (Joly and Brandle, 1995).

Flooding is an environmental factor that may affect clonal morphology (Benot *et al.*, 2010). According to the clonal foraging concept, clonal species may change the ramet and production and spacing between ramets according to the local environmental conditions, with better conditions generally associated to increasing ramet density (De Kroon and Hutchings, 1995); therefore, the increase number of ramets by rhizome after a long flooding period would indicate that prolonged flooding is a cue for growing conditions favorable to *H. coronarium*. Thus, contrarily to expected for other clonal species, we hypothesized that dense stands of ramets could represent a stressful condition which is observed for long spaced ramets of other species. Further studies should focus on how the flooding regime affects clonal growth in terms of extension of lateral spread, multiplication rate and persistence of clonal connections of this invasive species.

We found that rhizomes of *H. coronarium* subjected to a prolonged desiccation period (01 to 90 days) showed high mortality rate. Experimental studies have showed that certain aquatic macrophytes commonly survive and resprout after exposition to a few hours of desiccation (1 or 3h) (Barnes *et al.*, 2013) to 26 days (Michelan *et al.*, 2010) as observed for the invasive aquatic grass *Urochloa arrecta*. However, consistent with our study, Michelan *et al.*, (2010) showed that few rhizomes survived and resprouted after exposition to long periods of desiccation. Despite this effect, the aboveground biomass production of surviving rhizomes of *H. coronarium* was affected by the desiccation period. Desiccation may affect several morphological traits and physiological processes, including photosynthetic rates (Alpert, 2006), which ultimately affect plant survival and performance. Desiccation tolerance mechanisms include changes in gene

expression (Bohnert and Jensen, 1996), which may stimulate the production of specific chemical compounds (e.g. sugars) that increase individual tolerance to water deficit (Parsell and Lindquist, 1993; Alpert, 2006). Possibly because of this high metabolic cost, which may decrease the individual competitive ability or reproductive performance, the frequency of desiccation-tolerant vascular plants is generally low (Hartung *et al.*, 1998). However, desiccation-tolerant vascular plants may occur from a small to a large geographical scale, eventually becoming locally dominant (Alpert, 2000) which could explain the dominance of certain species in desiccation prone areas. This reinforces the ability of *H. coronarium*, an amphibious macrophyte, of growing and be dominant where soils are periodically moist and dry.

Our results show that the height and biomass of ramets of *H. coronarium* was only lower at 35°C, possibly because this temperature is close to the maximum thermal tolerance of this species. However, previous studies found that this species grows well in warm and tropical temperatures (Sarangthem *et al.*, 2012, Flora of China, 2018, Ray *et al.*, 2018). Although there are no precise data about the highest temperature in its native range, Ray *et al.*, (2018) found that the maximum temperature of some of the regions where they collected this species was higher than 35°C. The direct effects of increased temperature are species specific because of their differences on thermal tolerances (Dhir, 2015). Increased temperatures may affect (a) metabolic events, including the balance between photosynthesis and respiration (Dhir, 2015); (b) change the C:N stoichiometry, eutrophication and competition between species (Netten *et al.*, 2010, Dhir, 2015); (c) affect the phenology, sexual reproduction and vegetative growth (Meis *et al.*, 2009, Davidovich *et al.*, 2018). Although we did not assess physiological responses, in our study *H. coronarium* was successful in a broad thermal range, even considered the decrease in ramet biomass observed at 35° C. In a previous study,

annual temperatures in Atlantic Forest sites invaded by the species ranged from 15°C (± 6) to 25°C (± 2) (Maciel, 2011). Based on our results and on the geographic distribution of *H. coronarium* in the Atlantic Forest (Silva Matos, personnel observation), we hypothesize that conditions at this region allow continuous ramet production by the species, contributing to its rapid spread and increasing the threat imposed in this biodiversity hotspot.

Here we found that ramet biomass and aboveground biomass by rhizome only decreased after rhizome were subjected to constant darkness. This is surprising considering that light is a key limiting factor for aquatic macrophytes (Dhir, 2015). It seems that *H. coronarium* grows well under partial shading, but also tolerate high levels of shading and full light when adequate soil moisture is provided (Cabi, 2018). Consequently, *H. coronarium* is commonly found in riverine forests adjacent to watercourses or forest edges (Joly and Brandle, 1995), so that exposure to full light will not be a problem, as the soil is usually moist. As observed for other tropical aquatic macrophytes, this species was also found in fully illuminated habitats (Pedralli, 2003; Serra do Vale Duarte *et al.*, 2015). Although the congeneric *Hedychium gardnerianum* Sheppard ex Ker Gawl. is a highly aggressive, shade-tolerant macrophyte commonly found in the understory of closed rainforests in Hawaii (Kamaluddin and Grace, 1993; Anderson and Gardner, 1999; Cabi, 2018), our results show that previous exposition to constant darkness limited the growth of *H. coronarium*. Therefore, it is possible that the species is less likely to be dominant in the understory of riparian forests with very high canopy cover.

In agreement with our initial expectation, the maintenance of vegetative growth after the rhizomes were exposed to extreme conditions suggests that *H. coronarium* has developed strategies to tolerate contrasting environmental conditions. Ramet

production was favored by prolonged flooding and ramet morphology changed according to temperature and light conditions, showing plasticity in the clonal growth of *H. coronarium* according to the local abiotic conditions. The high invasion potential of *H. coronarium* is reinforced considering that the dispersal of small rhizome fragments is a common spread mechanism showed by this species. Thus, this clonal growth plasticity showed by this species may support its establishment and spread under a wide range of environmental conditions, including extensive areas in the Atlantic forest and Neotropical riparian forests. Therefore, avoiding the expansion of *H. coronarium* is essential to avoid further losses of essential ecosystem services in this region. Our study highlights the importance of investigating the clonal plasticity to understand the factors driving the success of clonal invasive species and develop effective control strategies.

ACKNOWLEDGEMENT

We thank the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq - 134600/2016-9) for providing the scholarship to the first author. We are also thankful to J. R. Estêvão, J. Romero and M. Martins for the support during the fieldwork and experiment monitoring.

REFERENCES

- Almeida RV. 2015.** Invasividade de *Hedychium coronarium* J.König (Zingiberaceae) em diferentes umidades do solo. Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais, Universidade Federal de São Carlos.
- Alpert P. 2000.** The discovery, scope, and puzzle of desiccation tolerance in plants. *Plant Ecology*. **151**, 5–17.
- Alpert P. 2006.** Constraints of tolerance: why are desiccation tolerant organisms so small or rare? *J. Exp. Bot.* **209**, 1575–1584.
- Anderson RC, Gardner DE. 1999.** An Evaluation of the Wilt-Causing Bacterium *Ralstonia solanacearum* as a Potential Biological Control Agent for the Alien Kahili Ginger (*Hedychium gardnerianum*) in Hawaiian Forests. *Biological Control*. **15**, 89–96.
- Barnes MA., Jerde C L., Doug Keller, Chadderton WL., Howeth JG., and Lodge DM. 2013.** Viability of Aquatic Plant Fragments following Desiccation. *Invasive Plant Science and Management*. **6**, 320–325.
- Bates D, Maechler M, Bolker B. 2016.** Package ‘lme4’. In Edited(eds.), R Package Version. **1**, 1–10.
- Benot ML, Mony C, Merlin A, Marion B, Bouzille J-B, Bonis A. 2011.** Clonal growth strategies along flooding and grazing gradients in Atlantic coastal meadows. *Folia Geobotanica*. **46**, 219-235.
- Bohnert HJ, Jensen RG. 1996.** Strategies for engineering water-stress tolerance in plants. *ScienceDirect*. **14**, 89-97.
- Cabi. 2018.** *Hedychium coronarium* (white butterfly ginger lily). <https://www.cabi.org/isc/datasheet/26678>. Retrieved 06-06-2018.
- Castro WAC, Almeida RV, Leite MB, Marrs RH, Silva-Matos DM. 2016.** Invasion strategies of the white ginger lily *Hedychium coronarium* J. König (Zingiberaceae) under different competitive and environmental conditions. *Environmental and Experimental Botany*. **127**, 55–62.
- CEPTEC/INPE. 2016.** <http://www.cptec.inpe.br/cidades/tempo/4774>, acessado em 29/04/2016.
- Chambers PA, Lacoul P, Murphy KJ, Thomaz SM. 2008.** Global diversity of aquatic macrophytes in freshwater. *Hydrobiologia*. **595**, 9-26.
- Charles H, Dukes JS. 2007.** Impacts of invasive species on ecosystem services. *Biological Invasions*. **193**, 217-237.
- Chown SL, Slabber S, McGeoch MA, Janion C, Leinaas HP. 2007.** Phenotypic plasticity mediates climate change responses among invasive and indigenous arthropods. *Proc. R. Soc. B*. **274**, 2531–2537.
- Chu SH, Zhang QS, Liu SK, Tang YZ, Zhang SB, Lu ZC, Yu YQ. 2012.** Tolerance of *Sargassum thunbergii* germlings to thermal, osmotic and desiccation stress. *Aquat. Bot.* **96**, 1–

Couto OS, Cordeiro RMS. 2005. Manual de reconhecimento de espécies vegetais da restinga do Estado de São Paulo. São Paulo: Centro de Editoração da Secretaria do Meio Ambiente, Departamento Estadual de Proteção de recursos naturais –DEPRN, 340p.

Daily GC. 1997. Introduction: What are ecosystem services? Pages 1-10 in G. Daily, editor. *Natures Services: Societal Dependence on Natural Ecosystems*. Island Press, Washington, D.C.

Davidovich OI, Davidovich NA, Mouget JL. 2018. The Effect of Temperature on Vegetative Growth and Sexual Reproduction of Two Diatoms from the Genus *Haslea* Simonsen. *Russian Journal of Marine Biology*. **44**, 8-13.

De Kroon H, Hutchings MJ. 1995. Morphological Plasticity in Clonal Plants: The Foraging Concept Reconsidered. *Journal of Ecology*. **83**, 143-152.

Di Castri F. 1989. History of biological invasions with emphasis on the Old World. Pages 1–30 in J. Drake, F. di Castri, R. Groves, F. Kruger, H. A. Mooney, M. Rejmanek, and M. Williamson, editors. *Biological invasions: a global perspective*. Wiley, New York, New York, USA.

Dhir B. 2015. Status of aquatic macrophytes in changing climate: A perspective. *J. Environ. Sci. Technol.* **8**, 139–148.

Dukes JR. 2007. Tomorrows plant communities: different, but how? *New Phytol.* **176**, 235–237.

Fenn ME, Baron JS, Allen EB, et al. 2003. Ecological effects of nitrogen deposition in the western United States. *BioScience*. **53**, 404–420.

Flora of China. *Hedychium coronarium* in Flora of China @ efloras.org". www.efloras.org. Retrieved 06-06-2018.

Hartung W, Schiller P, Dietz JD. 1998. Physiology of poikilohydric plants. *Prog. Bot.* **59**, 299-327.

Hoffmeister TS, Vet LEM, Biere A, Holsinger K, Filser J. 2005. Ecological and Evolutionary Consequences of Biological Invasion and Habitat Fragmentation. *Ecosystems*. **8**, 657-667.

Hothorn T, Bretz F, Westfall P, et al. 2016. Package ‘multcomp’. Simultaneous inference in general parametric models. Project for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Instituto Hórus de desenvolvimento e conservação ambiental. 2005. Espécies Exóticas Invasoras: Fichas técnicas, 2005. http://www.institutohorus.org.br/index.php?modulo=inf_ficha_hedychium_coronarium. Acesso em fev. 2018.

Joly CA, Brandle R. 1995. Fermentation and adenylate metabolism of *Hedychium coronarium* J. G. Koenig (Zingiberaceae) and *Acorus calamus* L. (Araceae) under hypoxia

and anoxia. *Functional Ecology*. **9**, 505-510.

Kamaluddin M, Grace J. 1993. Growth and photosynthesis of tropical forest tree seedlings (*Bischofia javanica* Blume) as influenced by a change in light availability. *Tree Physiology*. **13**, 189-201.

Kissmann KG, Groth D. 1997. Plantas infestantes e nocivas. 2nd edn – Tomo I. Editora BASF. Pp. 808-810.

Kissmann KG, Groth D. 1991. Plantas Infestantes e Nocivas. São Paulo: Basf Brasileira, p. 590-593.

Kuznetsova A, Brockhoff P, Bojesen Christensen R. 2015. lmerTest: tests in linear mixed-effects models. R package version 2.0–32 [cited 2017 April 23]. *Edited by* Edited.

Lorenzi H. 1991. Plantas Daninhas do Brasil: Terrestres, Aquáticas, Parasitas, Tóxicas e Medicinais. 2. ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 440 p.

Lorenzi H, Souza H. 2001. Plantas ornamentais. 3 ed. São Paulo: *Plantarum*.

Macedo JF. 1997. O gênero *Hedychium koening* (Zingiberaceae) no Estado de Minas Gerais. *Daphne*. **2**, 27-31.

Maciel LA. 2011. Controle mecânico da herbácea exótica invasora lírio-do-brejo (*Hedychium coronarium* Koenig) no Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira - PETAR, SP. Dissertação (Mestrado) - Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”.

Mack MC, D’Antonio CM. 1998. Impacts of biological invasions on disturbance regimes. *Trends in Ecology and Evolution*. **13**, 195–198.

Meis S, Thackrey SJ, Jones ID. 2009. Effects of recent climate change on phytoplankton phenology in a temperate lake. *Freshwater Biol*. **54**, 1888-1898.

Michelan TS, Thomaz SM, Carvalho P, Rodrigues RB, Silveira MJ. 2010. Regeneration and colonization of an invasive macrophyte grass in response to desiccation. *Natureza & Conservacao*. **20**, 133–139.

Netten JJC, Arts GHP, Gylstra R, Nes EH, Scheffer M, Roijackers RMM. 2010. Effect of temperature and nutrients on the competition between free-floating *Salvinia natans* and submerged *Elodea nuttallii* in mesocosms. *Fundam. Appl. Limnol*. **177**, 125–132.

Parsell DA, Lindquist S. 1993. The function of Heat-shock Proteins in stress tolerance: Degradation and reactivation of damaged proteins. *Ann. Rev. Genetics*. **27**, 437-496.

Pedralli G. 2003. Macrófitas aquáticas como bioindicadoras da qualidade da água: alternativa para usos múltiplos de reservatórios. In: THOMAZ, S. M.; BINI, L. M. (eds.) Ecologia e Manejo de macrófitas aquáticas. Maringá: Universidade Estadual de Maringá. p. 171-188.

Pejchar L, Mooney HA. 2009. Invasive species, ecosystem services and human well-being. *Trends in Ecology and Evolution*. **24**, 497–504.

Perez-Junior OR. 1997. A cidade de São Carlos. In: Projeto de Educação Ambiental

através da visão integrada de Bacia Hidrográfica via internet. Centro de Divulgação Científica e Cultural. São Carlos/SP.

Pieterse AH, Murphy KJ. 1990. Aquatic Weeds. The Ecology and management of Nuisance Aquatic Vegetation. *Oxford Science Publications*, Oxford.

Pigliucci M. 2005. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends in Ecology and Evolution*. **20**, 481–486.

Pinheiro J, Bates D, Debroy S, Deepayan S. 2014. Nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. *Edited by Edited*. R package version 3.1-118.

Pivello VR, Vieira MV, Grombone-Guaratini MT, Silva Matos DM. 2018. Thinking about super-dominant populations of native species – Examples from Brazil. *Perspectives in ecology and conservation*. **16**, 74-82.

R_EVELOPMENT_CORE_TEAM. 2018. R: A language and environment for statistical computing. *Edited by Edited*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing.

Ray A, Jena S, Dash B, Kar B, Halder T, Chatterjee T, et al. 2018. Chemical diversity, antioxidant and antimicrobial activities of the essential oils from Indian populations of *Hedychium coronarium* Koen. *Industrial Crops & Products*. **112**, 353-362.

Ren MX, Zhang QG. 2009. The relative generality of plant invasion mechanisms and predicting future invasive plants. *Weed Research*. **49**, 449-460.

Richardson DM, Holmes PM, Eisler KJ, et al. 2007. Riparian vegetation: degradation, alien plant invasions, and restoration prospects. *Diversity and Distribution*. **13**, 126-139.

Rooney N, and Kalff J. 2000. Inter-annual variation in submerged macrophyte community biomass and distribution: the influence of temperature and lake morphometry. *Aquatic Botany*. **68**, 321-335.

Sarangthem N, Talukdar NC, Thongam B. 2012. Collection and evaluation of *Hedychium* species of Manipur, Northeast India. *Genet Resour Crop Evol*. **60**, 13-21.

Serra do Vale Duarte G, Pott VJ, Lemke AP, Rondon Suárez Y. 2015. Efeito das características ambientais sobre a riqueza e composição de macrófitas aquáticas em córregos urbanos *Ciência e Natura*, vol. **37**, núm. 3, pp. 74-94. Universidade Federal de Santa Maria Santa Maria, Brasil.

Simberloff D, Rejmánek M. 2011. (eds.) Encyclopedia of Biological Invasions. University of California Press, Berkeley & Los Angeles.

Spencer W, Bowes G. 1990. Ecophysiology of the world's most troublesome aquatic weeds. In: PIETERSE, A.H.; MURPHY, K.J. (Eds.). Aquatic weeds: The ecology and management of nuisance aquatic vegetation. *Oxford Science Publications*. New York, pp. 40-51.

Stone CP, Smith CW, Tunison JT. 1992. Alien Plant Invasions in Native Ecosystems of Hawaii: Management and Re-search. Honolulu: University of Hawaii, Cooperative National Park Resources Study Unit, p. 887.

Sultan SE. 2001. Phenotypic plasticity for fitness components in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *Ecology*. **82**, 328–343.

Valéry L, Fritz H, Lefeuvre JC, Simberloff D. 2008. In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biol Invasions*. **10**, 1345–1351.

Westwood CG, Teeuw RM, Wade PM, Holmes NTH, Guyard P. 2006. Influences of environmental conditions on macrophyte communities in drought-affected headwater streams. *River Res. Appl.* **22**, 703–726.

Wetzel RG. 2001. *Limnology –Lake and River ecosystems*. San Diego: *Academic Press*, 1006p.

Zuur A, Ieno EN, Walker N, Saveliev AA, Smith GM. 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Berlin, Springer.

Table

Table 1 – Results of generalized linear models assessing the effect of previous rhizome exposition to different flooding (02h - 4320h), desiccation (01 – 90 days), temperature (15°C, 25°C and 35°C) and light conditions (00h, 12h, 16h and 24h) on the aboveground biomass production by rhizome, number of ramets by rhizome and height and biomass of ramets of *Hedychium coronarium*. Models assessing effects on the number of ramets by rhizome assumed a negative binomial distribution, whereas for the remaining response variables was assumed a Gaussian distribution.

Model	Estimate	Std. Error	t value
Flooding period			
Biomass by rhizome (g)	0.001	0.003	2.52*
number of ramets by rhizome	0.004	0.001	2.56*
Ramet biomass (g)	-0.000	0.002	-0.12
Ramet height	0.03	0.02	1.63
Desiccation period			
Biomass by rhizome (g)	0.06	0.03	2.33*
number of ramets by rhizome	0.03	0.01	1.75
Ramet biomass (g)	0.01	0.01	1.05
Ramet height	-0.03	0.14	-0.20
	Squar. sum	Quadrados médios	F.value
Light treatment			
Biomass by rhizome (g)	48.66	16.22	6.04**
number of ramets by rhizome	0.93	0.31	0.31
Ramet biomass (g)	5.50	1.84	2.56*
Ramet height	701.52	233.84	2.73*
Temperature treatment			
Biomass by rhizome (g)	11.62	5.81	5.38*
number of ramets by rhizome	0.40	0.20	0.20
Ramet biomass (g)	6.84	3.42	4.95*
Ramet height	1747.8	873.4	5.07*

*** - $p < 0.001$, ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$

Figures

- Figure 1. Relationship between the period of rhizome exposition to flooding and the aboveground biomass by rhizome (a) number of ramets by rhizome (b), ramet biomass (c) and ramet height (d) of *Hedychium coronarium*. Lines are predicted values based on results of generalized mixed linear models.
- Figure 2. Relationship between period of rhizome exposition to desiccation at 30°C and the aboveground biomass by rhizome (a) number of ramets by rhizome (b), ramet biomass (c) and ramet height (d) in *Hedychium coronarium*. Lines are predicted values based on results of generalized mixed linear models.
- Figure 3. Aboveground biomass by rhizome (a), number of ramets by rhizome (b), ramet biomass (c) and ramet height (d) of *Hedychium coronarium* after rhizome exposition to different temperatures (15°, 25° and 35°C). The absence of at least an equal letter between two treatments indicate significant differences ($p < 0.05$).
- Figure 4. Aboveground biomass by rhizome (a), number of ramets by rhizome (b), ramet biomass (c) and ramet height (d) of *Hedychium coronarium* after rhizome exposition to different photoperiods (0h, 12h, 16h and 24h). The absence of at least an equal letter between two treatments indicate significant differences ($p < 0.05$).

Figure 1

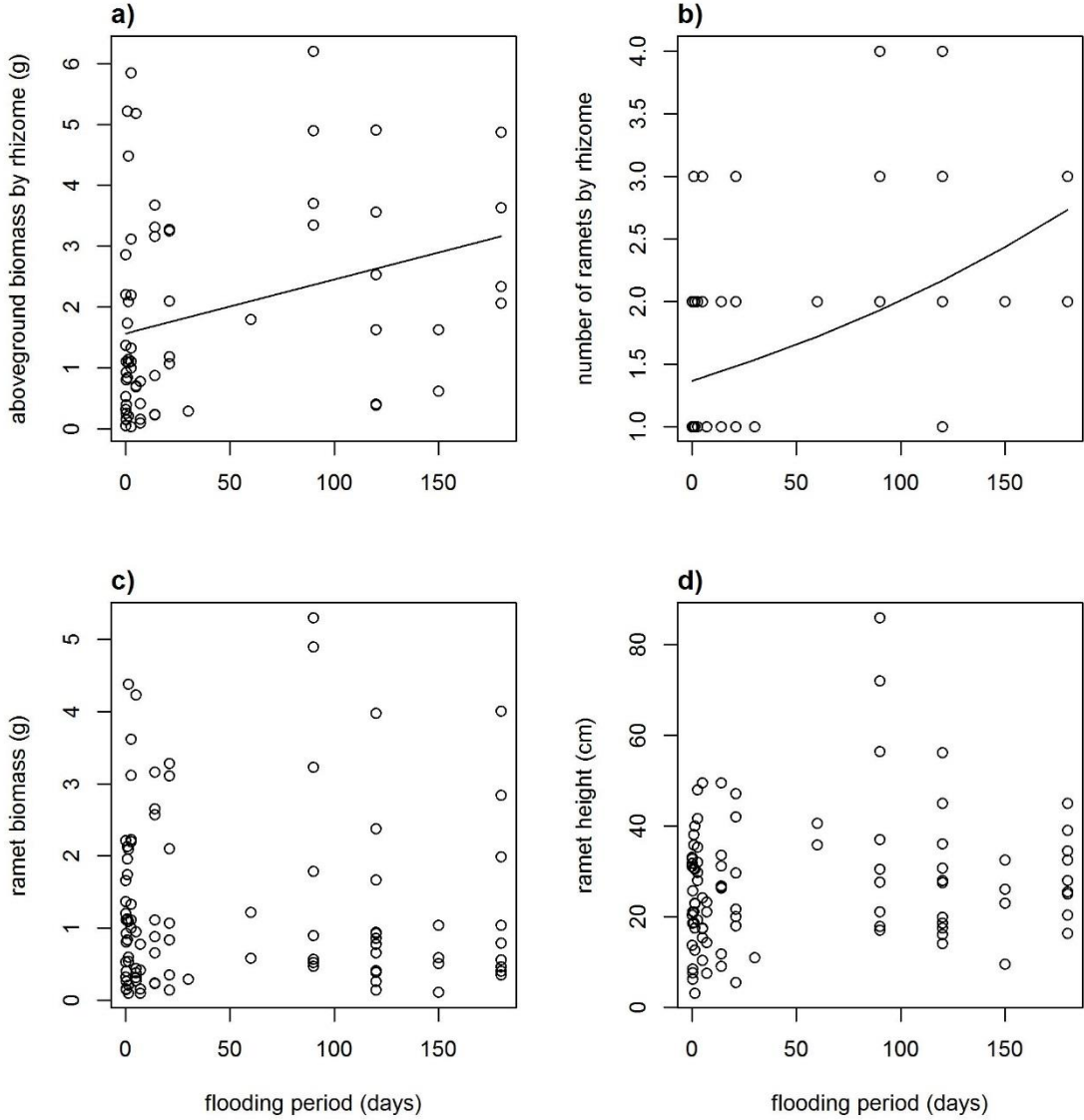


Figure 2

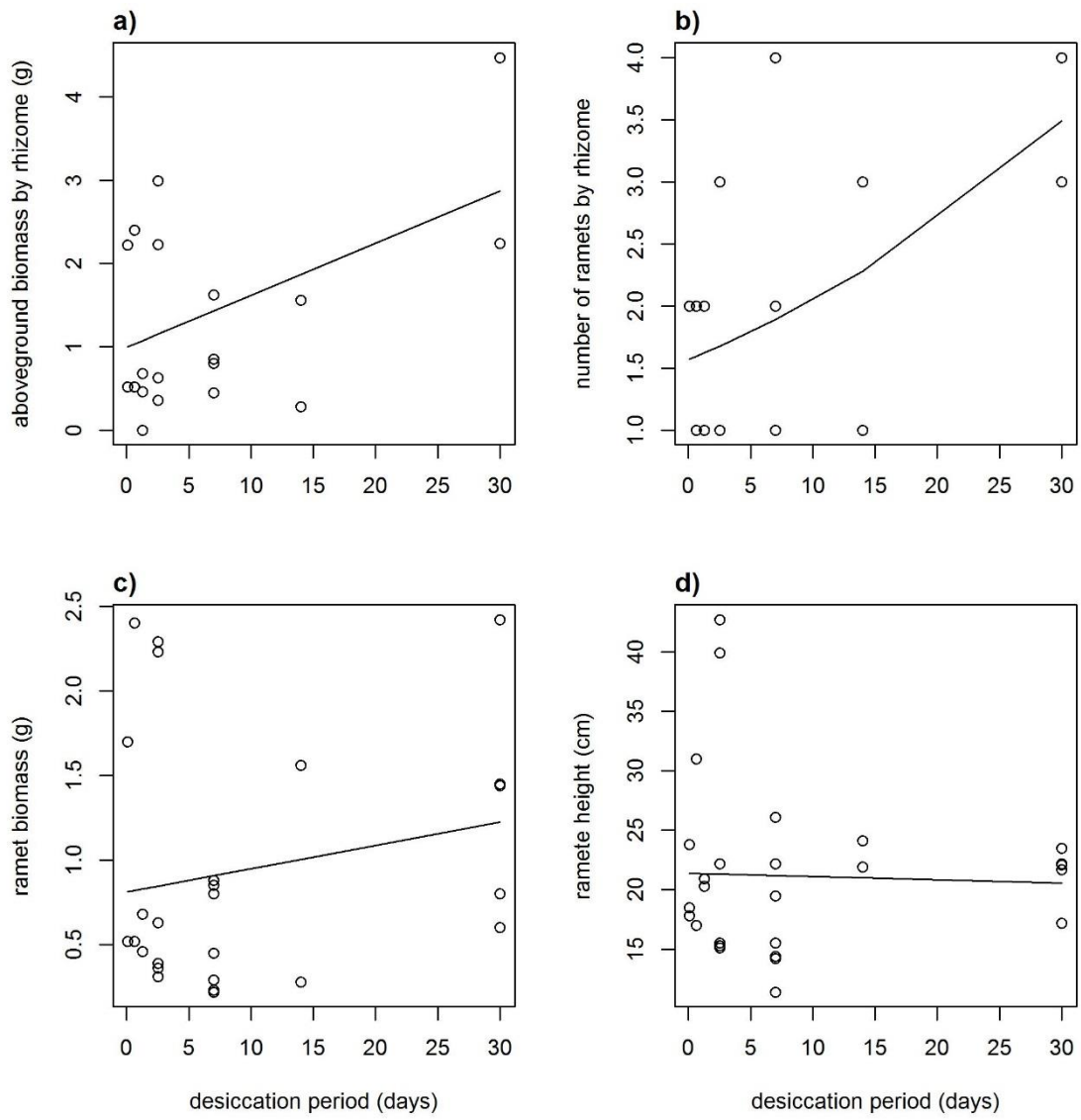


Figure 3

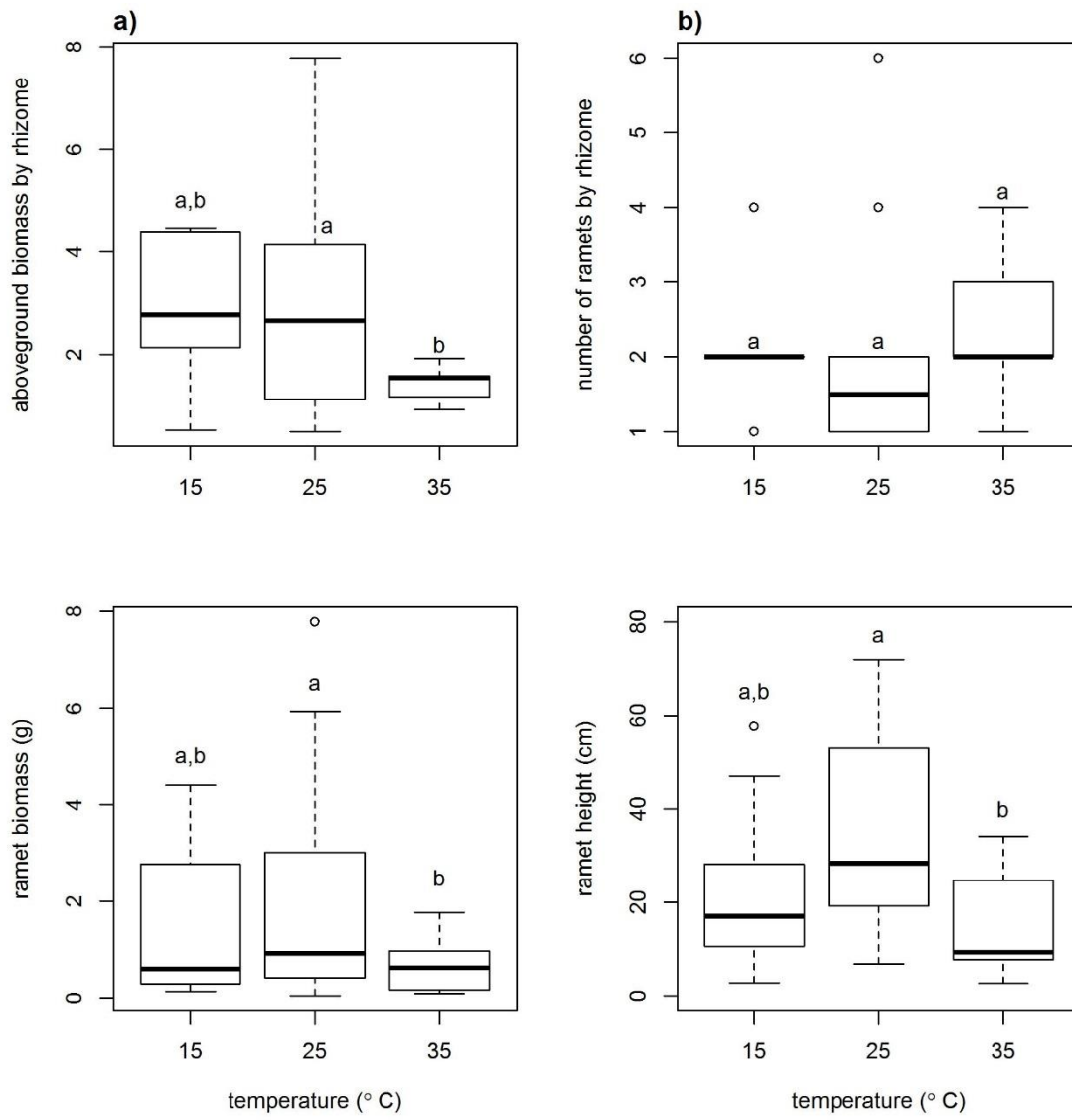
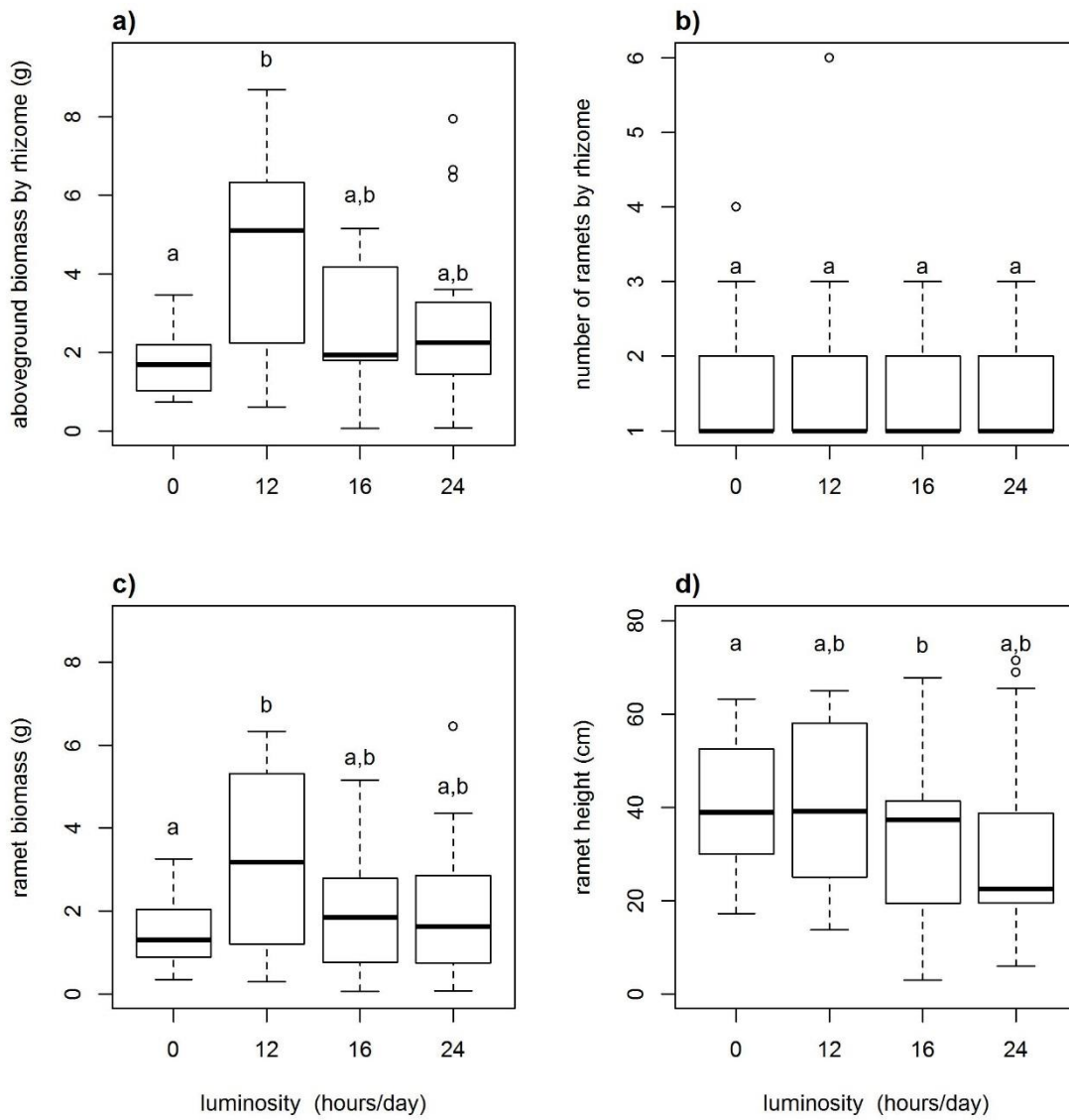


Figure 4



Considerações Finais

H. coronarium é uma macrófita que apresenta capacidade de invadir ambientes variados, estes podendo ser alagados ou não-alagados. Diante do seu local de origem (Ásia tropical) e áreas colonizadas, podemos ver que o potencial invasor dessa espécie é alto.

Este é o primeiro estudo brasileiro de tolerância da espécie invasora *Hedychium coronarium*, submetida a diferentes condições ambientais, como umidade, temperatura e luminosidade. Nossos resultados sugerem que sua adaptação as alterações ambientais pode favorecer o potencial invasivo e a ampla distribuição da espécie principalmente em áreas alagáveis, nos mostrando uma forte tolerância ambiental.

H. coronarium apresenta diversas características que devem ser pesquisadas em nível morfológico, fisiológico e genético, que a permite se manter em ambientes altamente dinâmicos. Seu potencial invasor é motivo de preocupação, pois sua dispersão por fragmentação de rizomas é rápida e eficiente, fazendo com que um único fragmento de rizoma origine uma densa colônia em um novo ambiente, levando ao estabelecimento em ambientes ocupados por plantas nativas, gerando competição e, muitas vezes, sobrepondo-se a essa vegetação. Portanto, é necessário encontrar diferentes estratégias de controle dessa espécie exótica e invasora para que se minimize a alteração de ambientes de vegetação nativa. Deve-se considerar também a fragilidade de florestas ripárias, onde existe alto risco de invasão e são protegidas por lei, sendo também o principal local de invasão por *H. coronarium*.

Esta é uma informação de suma importância para gestores de espaços naturais protegidos, que deverão levá-la em conta nos planos futuros de manejo de espécies exóticas invasoras. Dessa forma podendo priorizar a alocação de recursos para controle

e/ou erradicação de espécies exóticas invasoras, como nosso alvo de estudo. Métodos alternativos para seu controle devem ser perseguidos a longo prazo. Da mesma forma que se fazem necessárias políticas nacionais para controle de espécies exóticas que forem implantadas, envolvendo esclarecimento e educação da população sobre os riscos e danos que essas podem causar. É importante a criação de legislações específicas para transporte, introdução e contenção de espécies exóticas, além da fiscalização efetiva para o cumprimento dessas medidas.