

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO
EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

LILIAN AP. ARANTES DE MATTOS

Análise de parâmetros ecológicos sob influência da remoção da biomassa
aérea de *Hedychium coronarium* J. KÖNIG (ZINGIBERACEAE) e
enriquecimento do solo

São Carlos – SP
2022

LILIAN AP. ARANTES DE MATTOS

Análise de parâmetros ecológicos sob influência da remoção da biomassa
aérea de *Hedychium coronarium* J. KÖNIG (ZINGIBERACEAE) e
enriquecimento do solo

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em
Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal de
São Carlos, para obtenção do título de Doutora em
Ciências.

Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

Orientadora: Profa. Dra. Dalva Maria da Silva Matos

Coorientador: Rafael de Oliveira Xavier

São Carlos – SP
2022



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais

Folha de Aprovação

Defesa de Tese de Doutorado da candidata Lilian Aparecida Arantes de Mattos, realizada em 06/09/2022.

Comissão Julgadora:

Profa. Dra. Dalva Maria da Silva Matos (UFSCar)

Profa. Dra. Odete Rocha (UFSCar)

Prof. Dr. Augusto Florisvaldo Batisteli (UNESP)

Profa. Dra. Selma Freire de Brito (UECF)

Prof. Dr. Edson Montilha de Oliveira (Fundação Florestal)

O Relatório de Defesa assinado pelos membros da Comissão Julgadora encontra-se arquivado junto ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais.

Dedico este trabalho ao meu marido Sérgio e meus filhos Davi, João e Raquel

Agradecimentos

Agradeço a Deus imensamente e pra sempre.

Aos meus pais, José Augusto e Suzana que com a vivência de minha infância na chácara me despertaram o amor pela natureza e também comprando a Barsa e Novo Tesouro da Juventude me despertaram a curiosidade pelos conhecimentos dos livros. Obrigada pelo exemplo que são para mim e meus irmãos mostrando que todas as pessoas têm direito ao estudo..... me incentivaram a persistir no meu direito de aprender.

Aos meus irmãos Janaina, Junior e Lucas que sempre estão presentes.

Ao Conselho Nacional de Pesquisa (CNPq) pela concessão da bolsa de estudos e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelo apoio financeiro.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPGERN) da Universidade de São Carlos (UFSCar) e seus funcionários.

À Profa. Dra. Dalva M. Silva Matos, minha orientadora, pelos ensinamentos e oportunidade e incentivo à retomada da minha profissão.

Ao Dr. Rafael de Oliveira Xavier, meu coorientador, pela contribuição com o trabalho e apoio.

À Dra. Rosane Costa pelo acolhimento e auxílio no delineamento experimental e trabalho de campo e laboratorial.

Ao Prof. Dr. Marcus Arduim pela colaboração no trabalho de anatomia.

Ao técnico e biólogo do Luiz Aparecido Joaquim do Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva / DEBE- UFSCar, pela amizade e auxílio no transporte e trabalho de campo.

Ao técnico Helderson da Recepção de Amostras do Departamento de Solos da Universidade Federal de Viçosa pelas análises de nutrientes.

À técnica Renata do Laboratório Multiusuário de Nutrição Animal e Bromatologia, VNP/FMVZ/USP – Pirassununga, pela atenção e análises de amido.

À técnica Flávia do Laboratório de Solos da ESALQ/ USP- Piracicaba pela atenção e análises de solos.

À Gabriela e Raquel da SGAS- UFSCar/ São Carlos pela atenção e contribuição com informações sobre o enriquecimento do solo.

Aos colaboradores da SGAS- UFSCar/ São Carlos que auxiliaram na aclimação dos rizomas na estufa e carregamento da terra para o laboratório.

À minha amiga querida Ana Paula Freitas, que compartilhou comigo os corredores vazios e as incertezas durante o lockdown na pandemia.

À Ariane, minha amiga parceira pelos muitos momentos compartilhados e superados, pelo seu apoio constante durante todo o período do doutorado, você é uma verdadeira amiga.

Aos colegas do Laboratório de Ecologia e Conservação, Janaina, Rosane, Márcia, Bia, Mariane, Nina e Júlia pela amizade e compartilhamento de conhecimento científico.

“Ninguém ignora tudo. Ninguém sabe tudo. Todos nós sabemos alguma coisa. Todos nós ignoramos alguma coisa. Por isso aprendemos sempre.”

Paulo Freire

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

INTRODUÇÃO GERAL

Figura 1: Disposição de parte das caixas plásticas onde foram plantados rizomas de *H. coronarium* (foto superior) e detalhes da identificação dos rametas (foto inferior esquerda) e de amostra coletada para análise (foto inferior direita)..... p.08

CAPÍTULO I

Figure 1: Effect of aerial biomass removal over three successive cuts (4, 8 and 12 months) on aerial (a) and underground (b) biomass of *Hedychium coronarium*..... p.23

Figure 2: Effect of aerial biomass removal and nitrogen addition on foliar nitrogen content of *Hedychium coronarium*..... p.24

Figure 3: Effect of aerial biomass removal and soil nitrogen addition on starch content of rhizomes of *Hedychium coronarium*..... p.25

CAPÍTULO II

Figura 1: Secção transversal dos rizomas de *Hedychium coronarium*, corado com lugol, evidenciando a quantidade de amiloplastos..... p.40

Figura 2: Efeito da remoção da biomassa aérea e adição de N no solo na porcentagem de amiloplasto nos rizomas de *Hedychium coronarium*..... p.41

CAPÍTULO III

Figura 1: Dinâmica de crescimento em comprimento de rametas de *H. coronarium* provenientes de rizomas submetidos a remoção sucessiva da biomassa aérea a cada 4 meses (a, c, e) em relação ao tratamento controle (b, d, f), tanto mediante a adição de N (linhas tracejadas) quando sem adição (linhas contínuas)..... p.55

Figura 2: Variação nos valores de dois parâmetros do crescimento logístico (comprimento máximo/assíntota e ponto de inflexão da curva) obtidos para cada um dos rametas de *H. coronarium*, apresentados em função do tratamento de remoção da biomassa aérea, adição de N e período de desenvolvimento/corte..... p.56

Figura 3: Efeito do tratamento de remoção da biomassa aérea, adição de N e período de desenvolvimento/corte no diâmetro máximo e número de folhas de rametas de *H. coronariuum*..... p.57

Figura 4: Efeito do tratamento de remoção da biomassa aérea, adição de N e período de desenvolvimento/corte no número de rametas por rizoma produzidos por *H. coronariuum*..... p.58

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO I

Table 1 – Results of Analysis of Variance assessing the effect of aerial biomass removal, N addition and number of cut on measurements of biomass, leaf nutrient content and starch content in *H. coronarium* p.22

CAPÍTULO III

Tabela 1 – Efeito do período experimental, adição de N e remoção da biomassa aérea no comprimento máximo e ponto de inflexão do crescimento logístico de rametas de *H. coronarium*. Valores representam efeitos dos tratamentos e interações em Análises de Variância baseadas nos resultados de modelos lineares generalizados implementados para cada variável..... p.59

Tabela 2 – Efeito do período experimental, adição de N e remoção da biomassa aérea no número de rametas por rizoma, diâmetro dos rametas e número de folhas por rameta de *H. coronarium*. Valores representam efeitos dos tratamentos e interações em Análises de Variância baseadas nos resultados de modelos lineares generalizados implementados para cada variável..... p.60

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	p.01
Caracterização da espécie estudada.....	p.06
Delineamento experimental.....	p.07
Referências.....	p.09
CAPÍTULO I	
Abstract.....	p.15
1) Introduction.....	p.16
2) Material and Methods.....	p.18
2.1) Species description.....	p.18
2.2) Experimental design.....	p.19
2.3) Data analysis.....	p.20
3) Results.....	p.20
3.1) Biomass production.....	p.20
3.2) Leaf nutrient content.....	p.23
3.3) Starch content.....	p.25
4) Discussion.....	p.25
5) Bibliographic references.....	p.28
CAPÍTULO II	p.34
Resumo.....	p.34
1) Introdução.....	p.35
2) Material e Métodos.....	p.36
2.1) Descrição da espécie.....	p.36
2.2) Delineamento experimental.....	p.37
2.3) Análises estatísticas.....	p.39
3) Resultados.....	p.39
4) Discussão.....	p.41
5) Referências.....	p.42
CAPÍTULO III	p.47
Resumo.....	p.47
1) Introdução.....	p.48
2) Material e Métodos.....	p.48
2.1) Descrição da espécie.....	p.50
2.2) Delineamento experimental.....	p.51
2.3) Análise de dados.....	p.52
3) Resultados.....	p.53
3.1) Padrão de crescimento.....	p.53
3.2) Densidade e morfologia dos rametas.....	p.53
4) Discussão.....	p.60
5) Referências.....	p.63
CONCLUSÃO GERAL	p.67

RESUMO

Plantas com crescimento clonal são caracterizadas pela produção vegetativa de numerosos indivíduos descendentes, denominados rametas, que podem cobrir extensas áreas naturais, tornando-se independentes e interconectados por meio de entrenós em rizomas, levando à formação de grandes sistemas clonais e de longa duração. A manutenção desses sistemas é facilitada pela capacidade das espécies clonais de integração fisiológica (ou seja, a capacidade de compartilhar recursos como água, carboidratos e nutrientes minerais entre rametas interligados). A planta *Hedychium coronarium* J. König (Zingiberaceae) é uma macrófita rizomatosa nativa da Ásia amplamente distribuída no Brasil, principalmente em áreas ripárias e nas florestas ombrófilas. O manejo desta espécie requer estratégias específicas de controle, pois essa espécie tolera diferentes condições abióticas em zonas úmidas e apresenta um crescimento clonal eficiente, resultando em grande produção de biomassa acima do solo. Diante disso, o objetivo desse trabalho foi investigar a influência dos sucessivos cortes mecânicos e enriquecimento do solo com nitrogênio (N) ao longo do tempo nos padrões de produtividade, armazenamento de amido nos rizomas e crescimento de *H. coronarium*. Encontramos um efeito negativo da remoção da biomassa aérea na produção da biomassa, mostrando que a remoção da biomassa aérea pode contribuir no controle da espécie ao longo do tempo independente do enriquecimento do solo com N. Observamos ainda, um mecanismo de compensação e diminuição nas reservas de amido do rizoma e no crescimento dos rametas ao longo dos cortes mecânicos, mostrando que a diminuição da reserva energética da planta pode ser uma estratégia de manejo para esta planta.

Palavras-chave: Plantas invasoras, mata ripária, ecologia de invasoras, controle de invasor

ABSTRACT

Plants with clonal growth are characterized by the vegetative production of numerous descendant individuals, called ramets, which can cover extensive natural areas, becoming independent and interconnected through internodes in rhizomes, leading to the formation of large and long-lasting clonal systems (Price and Marshall 1999). The

maintenance of these systems is facilitated by the ability of clonal species for physiological integration (i.e., the ability to share resources such as water, carbohydrates and mineral nutrients between interconnected ramets) (Campoy, 2017). The plant *Hedychium coronarium* J. König (Zingiberaceae) is a rhizomatous macrophyte native to Asia widely distributed in Brazil, mainly in riparian areas and in ombrophilous forests. The management of this species requires specific control strategies, as this species tolerates different abiotic conditions in wetlands and presents an efficient clonal growth, resulting in large aboveground biomass production. Therefore, the objective of this work was to investigate the influence of successive mechanical cuts and soil enrichment with nitrogen (N) over time on yield patterns, starch storage in the rhizomes and growth of *H. coronarium*. We found a negative effect of aboveground biomass removal on biomass production, showing that aboveground biomass removal can contribute to the control of the species over time, regardless of soil enrichment with N. We also observed a compensation mechanism and decrease in reserves of starch in the rhizome and in the growth of the ramets along the mechanical cuts, showing that the reduction of the energy reserve of the plant can be a management strategy for this plant.

Keywords: Invasive plants, riparian forest, invasive ecology, invasive control

1. INTRODUÇÃO GERAL

Espécies exóticas potencialmente invasoras são em grande parte transportadas para além de suas áreas nativas por ações humanas, tanto deliberadamente quanto inadvertidamente, e muitas dessas espécies se estabelecem e se distribuem em seu novo habitat (Lewis e Maslin, 2015; Liu et al., 2019). A lista de espécies invasoras cresce anualmente sem sinais de saturação (Seebens et al. 2017), assim como o número de espécies que causam impactos econômicos e ecológicos significativos (Pimentel et. al. 2005; Lovell et al., 2006). Ao quebrarem as barreiras biogeográficas que criaram e mantiveram as peculiaridades das regiões biogeográficas, as invasões estão confundindo a distinção regional da biota da Terra (Vitousek, 1997; Keller et al. 2011).

Atualmente, as invasões biológicas causam diversos impactos ecológicos em diferentes níveis e interações tróficas de uma comunidade e são consideradas uma das causas mais importantes da perda da diversidade biológica global (Dawson e Schrama, 2016; Mea, 2005; Simberloff e Rejmanek, 2011). Em nível de espécies, a competição pode levar ao declínio ou perda de espécies com alto potencial econômico nos setores alimentício, agropecuário, combustível e farmacêutico (Chan, 2015; Santos, 2005). No nível da comunidade, as invasões podem levar à perda de funções ecológicas, tais como a interrupção de interações mutualísticas, comprometendo a polinização e os serviços de controle de pragas para a agricultura (Dechoume Ziller 2013; Van Kleunen et al., 2016). Assim, ao alterarem a integridade ecológica causam alterações profundas e muitas vezes irreversíveis na composição, estrutura e funcionamento dos ecossistemas nativos e nos serviços ecossistêmicos. (Vitousek, 1997; Mooney e Hobbs, 2000; Sakai et al., 2001; Ehrenfeld, 2010).

Perturbações antropogênicas são consideradas um dos fatores chave para o sucesso de espécies exóticas invasoras (Schneider, 2007). Mudanças no uso e cobertura da terra, como o enriquecimento do solo, eutrofização, perda de habitat, mudanças climáticas, com o aumento de emissão de carbono na atmosfera e baixa diversidade biológica tornam um local ecologicamente vulnerável à distribuição das espécies invasoras nos diferentes ecossistemas (Perrings, 2010; Kennedy et al. 2002; Vitousek, 1997). Além disso, o estabelecimento e disseminação de uma população invasora podem ser explicados por outras teorias ecológicas, como a pressão de propágulos, interações ecológicas entre população invasora e nativa, características intrínsecas dos invasores, nichos vazios, disponibilidade de recursos, liberação de inimigos naturais e alelopatia (Callaway et al.

2008; Inderjit et al. 2012; Keane, 2002; Blumenthal, 2009; Kolodziejek, 2019). Identificar os fatores responsáveis pelo sucesso de espécies invasoras é fundamental para iniciativas de controle, bem como a conservação e restauração ecológica local.

Atualmente, o aumento das invasões biológicas tem se tornado uma preocupação mundial e, por esta razão, esforços globalmente integrados são necessários e urgentes para controlar, gerenciar e entender a disseminação de espécies exóticas. A magnitude dos impactos causados por espécies exóticas na biota nativa e nas sociedades humanas está aumentando rapidamente (Van Kleunen et al., 2016). Em meados do ano 2000, organizações internacionais, como o Programa Global de Espécies Invasoras (GISP) e International Ocean Institute Southern África (CABI) reconheceram a necessidade urgente de ação para proteger o desenvolvimento, o crescimento econômico e ambiente natural mundial. Estes programas vêm combatendo invasões biológicas em todo o mundo por meio de uma série de projetos, ferramentas de conhecimento e informações como por exemplo detectar precocemente para prevenir a disseminação, fornecer soluções de controle e erradicação e quantificar impactos econômicos e ecológicos que colaboram com a proteção dos meios de subsistência da população local e preservação da mata nativa (CABI, 2021; GISP, 2021; Diagne et al., 2020).

Registros de espécies exóticas existem no Brasil desde o século 18, quando gramíneas africanas foram identificadas em pastagens próximas ao Rio de Janeiro, desde então são observados processos de invasão biológica em todos os biomas (Zenni e Ziller, 2011). Na Base de Dados I3N Brasil, há registro de invasão em 324 unidades de conservação em nível federal, estadual e municipal, somando 1.684 ocorrências, sendo que entre animais, plantas e microorganismos são 484 espécies invasoras registradas no Brasil, sendo 209 espécies de plantas (Instituto Hórus, 2022).

As florestas ripárias são uma interface entre ecossistemas terrestres e aquáticos, onde a dinâmica fluvial, conectividade hidrológica e alta riqueza de espécies caracterizam a grande importância desse ecossistema (Tockner e Stanford, 2002; Naiman et al., 2005; Wintle e Kirkpatrick, 2007; Bellini, 2021). A importância da conservação das florestas ripárias está diretamente ligada ao funcionamento do ecossistema, pois a alta riqueza de espécies influencia a qualidade da água (Fernandes et al., 2014; Audet et al., 2015) e atua como corredor ecológico no nível da paisagem (Naiman et al., 1993; Naiman e Decamps, 1997; Ward et al., 1999; Audet, 2015). Por esta razão, esse ecossistema é considerado elemento-chave para as bacias hidrográficas por desempenhar funções importantes como estabilizar as margens dos rios, reduzir a entrada de sedimentos e nutrientes, regular os

fluxos de energia e materiais, influenciando fortemente os ciclos biogeoquímicos e a qualidade da água dos riachos (Kuglerová et al., 2014; Souza et al., 2013; Flores-Díaz et al., 2018; Turunen et al., 2019). Ainda, as florestas ripárias contribuem para mitigar os efeitos das mudanças climáticas, influenciando a ciclagem do carbono (Dybala et al., 2019; Johnson e Almlöf, 2016).

Apesar da proteção legal, florestas ripárias vêm sofrendo devastações decorrentes da pressão antrópica (Hjältén et al., 2016; Audet et al., 2015; Behera 2018; Soares, 2020). A conversão da vegetação natural para pastagem e agricultura das zonas ribeirinhas pode acarretar impactos negativos na estrutura, funções ecológicas e serviços ecossistêmicos por meio de mudanças na estrutura da vegetação e qualidade dos solos e corpos d'água (da Silva et al., 2017; Souza et al., 2013). A utilização de fertilizantes agrícolas e o consequente enriquecimento do solo com N pode, por exemplo, reduzir o pH do solo, influenciando negativamente a biomassa microbiana e a decomposição da matéria orgânica (Chen et al., 2013; Fang et al., 2007). Esta conversão das florestas ripárias pode aumentar, também, o risco de invasões biológicas (Silva et al., 2014; Ehrenfeld, 2010). Uma vez estabelecidas, estas espécies comprometem a estrutura e funcionamento dos ecossistemas (Dechoum e Ziller 2012; Van Kleunen et al., 2015), sendo o manejo destas espécies, bastante complexo.

A conversão de vegetação natural em pastagem e agricultura nas zonas ripárias pode influenciar negativamente as funções e serviços do ecossistema por meio de mudanças na estrutura da vegetação, bem como na estrutura e qualidade dos solos e corpos d'água (da Silva et al., 2017; Souza et al., 2013). Portanto, uma das principais estratégias para conservar as zonas ripárias é a restauração ecológica das matas ciliares para acelerar processos sucessionais e a recuperação de funções e serviços ecossistêmicos (Chazdon, 2008; Gageler et al., 2014). O código florestal estabelece diretrizes para a proteção das matas ciliares, porém estas florestas continuam sendo extremamente devastadas devido à drenagem que converte as áreas úmidas em campos agrícolas (Tockner& Stanford, 2002; Verhoeven, 2014), canalização de riachos, e estabelecimento de represas (Audet et al., 2015). Sendo assim, as alterações no uso da terra causam uma grande pressão antrópica sobre os ecossistemas ripários (Hjältén et al., 2016). Portanto, os impactos negativos das espécies invasoras nas áreas ripárias afetam tanto a estrutura da vegetação, como a estrutura e qualidade dos solos e corpos d'água (da Silva et al., 2017; Soares, 2020). Dada a importância da preservação e restauração da mata ripária, o estudo das plantas invasoras nessa área é de grande importância (Hussner, 2017).

A expansão das espécies clonais invasoras tende a ser rápida devido à presença de genótipos colonizadores agressivos e também à plasticidade fenotípica em ambientes heterogêneos e perturbados (Eppinga, 2021; Klimešová e Jiří Doležal, 2011; Pinheiro, 2021; Ward et al., 2008). A integração fisiológica em plantas clonais ocorre devido a uma rede de módulos semiautônomos interconectados (De Kroon et al., 2005; Preston e Ackerly 2004), onde cada um tem a capacidade de receber e responder aos atributos abióticos ambientais, com modificações morfológicas (Haukioja 1991; de Kroon et al. 2005; Santamaria 2002). Além disso, essas respostas podem ser modificadas por sinais recebidos de outros módulos conectados que podem estar expostos a diferentes condições ambientais, resultando em uma resposta integrada e adaptativa ao nível de toda a planta a todo o seu contexto ambiental (Kroon, 2009; Xu et al. 2012; Portela, 2019).

O crescimento clonal favorece o sucesso de várias espécies exóticas invasoras, como por exemplo *Alternanthera philoxeroides*, *Potamogeton natans*, *P. pusillus*, *Aegopodium podagraria* (D'Hertefeldt et al., 2014; Ganie et al., 2015; Zhou et al., 2012), e também torna o controle de plantas invasoras clonais mais difícil. Experiências são relatadas na tentativa de controle em áreas invadidas pela macrófita invasora *Hedychium coronarium* no Havaí, onde foram aplicados herbicidas como Metsulfuron-metil e Imazapir, porém esses princípios ativos são persistentes e altamente móveis no solo, e podem provocar contaminação da água e impactos em espécies não-alvo (Dechoum e Ziller, 2012). Uma vez que esta espécie ocorre em áreas úmidas, torna-se mais difícil conter ou controlar esse impacto ambiental, inclusive em ambiente aquático. Um protocolo com uso combinado de técnicas mecânicas e aplicação de glifosato, por aspersão em folhas de plantas herbáceas (TU et al., 2001), foi testado em Santa Catarina/BR, tendo-se registrado mortalidade de 95% para *H. coronarium* (Dechoum e Ziller, 2012). Entretanto, o uso do corte mecânico dos rametas como técnica de controle sem uso de herbicida não foi ainda testado.

As espécies invasoras devem ser alvo de programas de controle e erradicação em áreas naturais, especialmente em unidades de conservação (Ziller, 2006), onde esses programas podem envolver métodos de controle mecânico, químico e biológico, que podem ser utilizados independentemente ou associados, como ocorre na maioria dos casos (Wittenberg e Cock, 2001).

Diante da dificuldade e complexidade do controle das plantas invasoras clonais, onde técnicas de controle de *H. coronarium* foram examinadas apenas recentemente (Dechoum e Ziller, 2012, Machado et al. 2020), este estudo teve como objetivo geral

avaliar como o corte da biomassa aérea e adição/enriquecimento por N afeta o desenvolvimento da espécie invasora *Hedychium coronarium*. Os objetivos específicos deste estudo foram:

- 1) Avaliar se os sucessivos cortes mecânicos dos rametas diminuem a produtividade da biomassa aérea ao longo do tempo;
- 2) Verificar se a quantidade de amido nos rizomas diminui após os sucessivos cortes;
- 3) Avaliar se o enriquecimento do solo com N aumenta a produção de biomassa aérea;
- 4) Avaliar se o enriquecimento do solo com N aumenta a quantidade de amido nos rizomas;
- 5) Investigar se a remoção da biomassa aérea e adição de N alteram a anatomia e quantidade de amiloplastos dos rizomas de *Hedychium coronarium*
- 6) Analisar o padrão de crescimento em comprimento e diâmetro ao longo dos sucessivos cortes mecânicos dos rametas e da adição de N no solo.

Assim, no Capítulo 1 avaliei a eficiência da remoção dos rametas desta planta invasora e também, como esta planta responde ao enriquecimento de nitrogênio do solo, simulando o impacto de fertilizantes da agricultura e se interferem na biomassa dessas plantas. Para isso, analisamos a biomassa seca, o amido presente nos rizomas e nitrogênio (N) nas folhas. No Capítulo 2 apresento uma abordagem por meio da quantificação da porcentagem de amido em cortes de rizomas, para avaliar se a remoção dos rametas e enriquecimento do solo com N afetam o armazenamento de amido ao longo do tempo, utilizado como reserva energética pela planta como uma estratégia no uso de recursos. No Capítulo 3, o objetivo foi avaliar se o corte mecânico dos rametas e enriquecimento do solo com N interferem no crescimento e capacidade de rebrota da planta. Para isso utilizei medidas de crescimento, como diâmetro basal, número de folhas e crescimento total dos rametas da invasora *H. coronarium* e finalmente, apresento uma conclusão geral do trabalho.

Caracterização da espécie estudada

Hedychium coronarium J. König (Zingiberaceae) é uma macrófita anfíbia (Lorenzi e Souza, 1995), herbácea, perene e rizomatosa (Macedo, 1997). Pode formar densas populações, uma vez que as folhagens de seus rametas são densas podendo atingir até 2,0 m de altura e interferir na vegetação nativa local por meio de sombreamento (De Castro et al. 2016; Ray et al. 2018) e produção de compostos fitotóxicos que afetam negativamente a germinação de espécies arbóreas nativas, o que pode aumentar sua dominância em matas ciliares (Costa et al., 2019). Esta planta é amplamente distribuída em diferentes fitofisionomias brasileiras, principalmente nas florestas ombrófilas (Zenni e Ziller, 2011).

Conhecida popularmente como lírio-do-brejo, mariazinha-do-brejo e gengibre-branco (Kissmann e Groth 1999), *H. coronarium* é nativa da região do Himalaia, na Ásia tropical (Macedo, 1997). Diferentemente de muitos lugares no mundo, na Índia o *H. coronarium* já foi superexplorado, devido ao seu grande potencial farmacológico, e também como consequência da perda do habitat natural da planta que fez com que estivesse presente na lista de plantas criticamente ameaçadas de extinção em vários estados da Índia (Chadha, 2005; Ved e Goraya, 2011; Manish, 2013).

A reprodução vegetativa confere a esta espécie clonal a capacidade de manter um desempenho semelhante mesmo em condições abióticas e densidades populacionais diferentes, sugerindo que este mecanismo de alocação de energia potencializa o sucesso desta planta invasora em habitats heterogêneos, como áreas florestais abertas e fechadas (Costa et al., 2021). Essa grande tolerância ambiental também foi verificada por Pinheiro et al., 2021, os quais verificaram respostas desta planta à diferentes regimes de temperatura, dessecação e luz. O desenvolvimento de *H. coronarium* apresenta uma alta variação sazonal, com aumento da quantidade de serapilheira na estação seca, que parece afetar os processos de decomposição (Castro, 2019; Zanata, 2019). O principal meio de dispersão é a fragmentação nos rizomas e suas unidades vegetativas (módulos) são dispersos ao longo dos corpos d'água (Tunison, 1991), sendo assim seu controle é complexo e requer efetivas estratégias de manejo.

Delineamento experimental

Os experimentos deste estudo foram realizados entre fevereiro de 2021 a fevereiro de 2022, no Laboratório de Ecologia da Conservação do Departamento de Hidrobiologia da Universidade Federal de São Carlos (UFSCar – campus de São Carlos). Em trabalho de campo realizado no dia 11 de março de 2020, rizomas de *H. coronarium* foram retirados a uma profundidade média de 50 cm, em áreas localizadas aproximadamente a 2 m da margem de uma represa (localizada nas coordenadas 21°58'S e 47°53'W) dentro do campus de São Carlos da UFSCar. Para que todos os rizomas usados no experimento fossem submetidos às mesmas condições (tipo de solo, umidade, luminosidade e interações abióticas). Logo após a coleta eles foram plantados em caixas d'água plásticas de 310 L preenchidas com solo argiloso e mantidas em estufa sob temperatura ambiente, com regas manuais duas vezes na semana ao longo de 8 meses antes do início do experimento. Em fevereiro de 2021, 96 fragmentos de rizomas de aproximadamente 20 cm foram plantados a uma profundidade média de 6 cm em caixas plásticas individuais de 17 L (515 × 300 × 150 mm). As 96 caixas com um fragmento de rizoma cada foram mantidas em uma sala climatizada com temperatura variando entre 20 a 25 °C, fotoperíodo de 12/12 h e umidade do solo mantida com rega manual com média de 500 mL/semana/caixa (Figura.1).



Figura 1: Disposição de parte das caixas plásticas onde foram plantados os rizomas de *H. coronarium* (foto superior) e detalhes da identificação dos rametas (foto inferior esquerda) e de amostra coletada para análise (foto inferior direita).

As caixas plásticas foram distribuídas aleatoriamente em quatro tratamentos, com 24 caixas em cada um deles, os quais foram denominados: 1) “remoção + adição de N”, no qual as amostras estavam em solo enriquecido com nitrogênio (N) e os rametas foram cortados; 2) “remoção”, correspondente a amostras em que os rametas foram cortados também, porém não foi adicionado nitrogênio no solo; 3) “adição de nitrogênio”, referente a amostras em que não foi feita a remoção dos rametas, mas que o solo foi enriquecido com N; e 4) “controle”, no qual não houve remoção dos rametas e nem enriquecimento do solo com N.

Para o enriquecimento do solo, tivemos como referência a pesquisa de Soares et al. (2020), que, estudando a fertilidade e estrutura da vegetação em zona ripária, verificaram uma variação de N entre 1500 e 2250 mgdm⁻³ no solo de florestas ripárias restauradas na região de estudo. Assim, aplicamos em cada caixa plástica dos tratamentos com adição de

N 0.5g de uréia (45% de N) em fevereiro, junho e outubro de 2021, totalizando 1,5g. Nestas mesmas ocasiões, realizamos a remoção total da biomassa aérea nos tratamentos com remoção, totalizando 3 cortes no decorrer do experimento.

Referências

Audet, J., Baattrup-Pedersen, A., Andersen, H. E., Andersen, P. M., Hoffmann, C. C., Kjaergaard, C., Kronvang, B., 2015. Environmental controls of plant species richness in riparian wetlands: Implications for restoration. *Basic and Applied Ecology*. 16(6), 480-489. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2015.04.013>

Behera, S., Kamila, P. K., Rout, K. K., Barik, D. P., Panda, P. C., Naik, S. K., 2018. An efficient plant regeneration protocol of an industrially important plant, *Hedychium coronarium* J. Koenig and establishment of genetic & biochemical fidelity of the regenerants. *Industrial Crops and products*. 126, 58-68. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2018.09.058>

Blackburn, T.M., Essl, F., Evans, T., Hulme, P.E., Jeschke, J.M., 2014. “A Unified Classification of Alien Species Based on the Magnitude of their Environmental Impacts”. *PloS Biol*. 12 (5), e1001850. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001850>

Blumenthal, D., Mitchell, C. E., Pyšek, P., Jarošík, V., 2009. Synergy between pathogen release and resource availability in plant invasion. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(19), 7899-7904.

Callaway, R. M.; Ridenour, W. M., 2004. Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2 (8), 436–443.

Campoy, J. G., Retuerto, R., Roiloa, S. R., 2016. Resource-sharing strategies in ecotypes of the invasive clonal plant *Carpobrotus edulis*: specialization for abundance or scarcity of resources. *Journal of Plant Ecology*. 10(4), 681-691. doi:10.1093/jpe/rtw073

Castro-Díez, P.; Alonso, Á., 2017. Effects of non-native riparian plants in riparian and fluvial ecosystems: a review for the Iberian Peninsula. *Limnetica*. 36 (2), 525–541.

Chan, E.W.C., Wong, S.K., 2015. Phytochemistry and pharmacology of ornamental gingers, *Hedychium coronarium* and *Alpinia purpurata*: a review. *Journal of Integrative Medicine*, 13(6), 368-379. doi:10.1016/s2095-4964(15)60208-4

Chazdon, R. L., 2008. Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Science*, 320(5882), 1458-1460.

Chen, Y., Zhou, Y., Yin, T. F., Liu, C. X., Luo, F. L., 2013. The invasive wetland plant *Alternanthera philoxeroides* shows a higher tolerance to waterlogging than its native congener *Alternanthera sessilis*. *PloS One*, 8(11): e81456. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0081456>

Dawson, W., Schrama, M., 2016. Identifying the role of soil microbes in plant invasions. *Journal of Ecology*. 104, 1211–1218. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12619>

- Dechoum, M.S., Ziller, S.R., 2013. Métodos para controle de plantas exóticas invasoras. *Biotemas* 26(1), 69-77. doi: 10.5007/2175-7925
- De Kroon, H., Huber, H., Stuefer, J.F., Van Groenendael, J. M., 2005. A modular phenotypic plasticity in plants. *New phytologist*. 166(1), 73-82.
- De Kroon, H., Visser, E. J., Huber, H., Mommer, L., Hutchings, M. J., 2009. A modular plant foraging behaviour: the interplay between local responses and systemic control. *Plant, Cell & Environment*, 32(6): 704-712.
- D'Hertefeldt, T., Eneström, J. M., Pettersson, L. B., 2014. Geographic and Habitat Origin Influence Biomass Production and Storage Translocation in the Clonal Plant *Aegopodium podagraria*. *PloS ONE*. 9(1), e85407. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0085407>
- Diagne, C., Leroy, B., Gozlan, R.E. et al., 2020. InvaCost, a public database of the economic costs of biological invasions worldwide. *Scientific Data* 7(277), 1-12. <https://doi.org/10.1038/s41597-020-00586-z>
- Dybala, K. E., Matzek, V., Gardali, T., Seavy, N. E. 2019. Carbon sequestration in riparian forests: A global synthesis and meta-analysis. *Global Change Biology*, 25(1), 57-67.
- Ehrenfeld, J. G. 2010. Ecosystem Consequences of Biological Invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 41(1), 59–80.
- Eppinga, M. B., Baudena, M., Haber, E. A., Rietkerk, M., Wassen, M. J., Santos, M. J., 2021. Spatially explicit removal strategies increase the efficiency of invasive plant species control. *Ecological Applications*, 31(3), e02257. <https://doi.org/10.1002/eap.2257>
- Fang, H., Mo, J., Peng, S., Li, Z., Wang, H., 2007. Cumulative effects of nitrogen additions on litter decomposition in three tropical forests in southern China. *Plant and Soil*, 297(1), 233-242.
- Fernandes, J., de, F., de Souza, A.L.T., Tanaka, M.O., 2014. Can the structure of a riparian forest remnant influence stream water quality? A tropical case study. *Hydrobiologia*. 724, 175–185. doi.org/10.1007/s10750-013-1732-1.
- Fleming, J. P., Dibble, E. D., 2015. Ecological mechanisms of invasion success in aquatic macrophytes. *Hydrobiologia*, 746(1), 23-37.
- Flores-Díaz, A. C., Guevara Hernández, R., Mendoza, M. E., Langrave, R., Quevedo, A., Maass, M., 2018. Hierarchical procedure for creating local typologies for riparian zone research and management based on biophysical features. *Physical Geography*. 39(2), 118-139. <https://doi.org/10.1080/02723646.2017.1387427>
- Gageler, R., Bonner, M., Kirchhof, G., Amos, M., Robinson, N., Schmidt, S., Shoo, L. P., 2014. Early response of soil properties and function to riparian rainforest restoration. *PloS One*. 9(8), e104198. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0104198>
- Ganie, A. H., Reshi, Z. A., Wafai, B. A., Puijalon, S., 2015. Clonal growth architecture and spatial dynamics of 10 species of the genus *Potamogeton* across different habitats in Kashmir Valley, India. *Hydrobiologia*, 767 (1), 289–299. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2509-5>

- Haukioja, E. 1991. The influence of grazing on the evolution, morphology and physiology of plants as modular organisms. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 333(1267), 241-247.
- Hussner, A., Stiers, I., Verhofstad, M.J., Bakker, E. S., et al., 2017. Management and control methods of invasive alien freshwater aquatic plants: a review. *Aquatic Botany*. 136, 112-137.
- Hjältén, J., Nilsson, C., Jørgensen, D., Bell, D. 2016. Forest–stream links, anthropogenic stressors, and climate change: implications for restoration planning. *BioScience*, 66(8), 646-654.
- Ikegami, M., Whigham, D.F, Werger, M.J.A., 2007. Responses of rhizome length and 558 ramet production to resource availability in the clonal sedge *Scirpus olneyi* A. Gray. *Plant Ecol*. 189, 247–259. doi: 10.1007/s11258-006-9181-9
- Inderjit, I., 2012. Exotic plant invasion in the plant defense against herbivores. *Plant Physiology*. 158(3), 1107-1114.
- Johnson, R. K., Almlöf, K., 2016. Adapting boreal streams to climate change: effects of riparian vegetation on water temperature and biological assemblages. *Freshwater Science*. 35(3), 984-997.
- Keane, R. M., Crawley, M. J., 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in ecology & evolution*, 17(4), 164-170.
- Keller, R.P., Geist, J., Jeschke, J.M. et al., 2011. Invasive species in Europe: ecology, status, and policy. *Environ Sci Eur*. 23, 23. <https://doi.org/10.1186/2190-4715-23-23>
- Kennedy, T. A., Naeem, S., Howe, K. M., Knops, J. M., Tilman, D., Reich, P., 2002. Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature*. 417(6889), 636-638.
- Klimešová, J., Doležal, J., Dvorský, M., De Bello, F., Klimeš, L., 2011. Clonal growth forms in eastern Ladakh, Western Himalayas: classification and habitat preferences. *Folia Geobotanica*. 46(2), 191-217.
- Kołodziejek, J., 2019. Growth and competitive interaction between seedlings of an invasive *Rumex confertus* co-occurring two native *Rumex* species in relation to nutrient availability. *Scientific Reports*, 9(1), 1-12. doi:10.1038/s41598-019-39947-z
- Kuglerová, L., Jansson, R., Ågren, A., Laudon, H., Malm-Renöfält, B., 2014. Groundwater discharge creates hotspots of riparian plant species richness in a boreal stream network. *Ecology*. 95(3), 715-725. <https://doi.org/10.1890/13-0363.1>
- Lewis, S.L., Maslin, M.A., 2015. Defining the Anthropocene. *Nature*. 519, 171–180. <https://doi.org/10.1038/nature14258>
- Liu, Y.Y., Sun, Y., Muller-Scharer, H., Yan, R., Zhou, Z.X., Wang, Y.J., Yu, F.H., 2019. Do invasive alien plants differ from non-invasives in dominance and nitrogen uptake in response to variation of abiotic and biotic environments under global anthropogenic change? *Sci. Total Environ*. 672, 634–642. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.04.024>
- Lovell, S. J., Stone, S. F., Fernandez, L. 2006. The economic impacts of aquatic invasive species: a review of the literature. *Agricultural and resource economics review*. 35(1), 195-208.

- Pimentel, D., Zuniga, R., Morrison, D., 2005. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological economics*. 52(3), 273-288.
- Mooney, H. A., Hobbs, R. J., 2000. *Invasive species in a changing world*. Washington, D. C. Island Press.
- Naiman, R. J., Decamps, H., Pollock, M., 1993. The role of riparian corridors in maintaining regional biodiversity. *Ecological applications*. 3(2), 209-212.
- Naiman, R. J., Decamps, H. 1997. The ecology of interfaces: riparian zones. *Annual review of Ecology and Systematics*. 621-658.
- Naiman, R. J., Decamps, H., McClain, M. E., Likens, G. E., 2005. Catchments and the physical template. *Riparia: ecology, conservation, and management of streamside communities*. 19-48.
- Perrings, C., Burgiel, S., Lonsdale, M., Mooney, H., Williamson, M., 2010. International cooperation in the solution to trade-related invasive species risks a. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 1195(1), 198-212.
- Pinheiro, A.M., Matos, D.M.S., Dawson, W., Xavier, R.O., 2021. Effect of rhizome exposure to contrasting abiotic conditions on the performance of the invasive macrophyte *Hedychium coronarium* J. Koenig (Zingiberaceae). *Plant Ecol*. 222, 375–385 <https://doi.org/10.1007/s11258-020-01112-2>
- Portela, R., Dong, B.-C., Yu, F.-H., Barreiro, R., Roiloa, S. R., 2019. Effects of physiological integration on defense strategies against herbivory by the clonal plant *Alternanthera philoxeroides*. *Journal of Plant Ecology*. 12(4), 662-672. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtz004>
- Preston, G. M. 2004. Plant perceptions of plant growth-promoting *Pseudomonas*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 359(1446), 907-918.
- Sakai, A. K., Allendorf, F. W., Holt, J. S., Lodge, D. M., Molofsky, J., With, K. A., Weller, S. G., 2001. The population biology of invasive specie. *Annual review of ecology and systematic*. 305-332.
- Santamaría, L., 2002. Why are most aquatic plants widely distributed? Dispersal, clonal growth and small-scale heterogeneity in a stressful environment. *Acta oecologica*, 23(3), 137-154.
- Santos, S. B., Pedralli, G., Meyer, S. T., 2005. Aspectos da fenologia e ecologia de *Hedychium coronarium* (Zingiberaceae) na estação ecológica do Tripuí, Ouro Preto-MG. *Planta daninha*. 23, 175-180.
- Schneider, R.K., Helmuth, B., 2007. Spatial variability in habitat temperature may drive patterns of selection between an invasive and native mussel species. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 339, 157–67.
- Seebens, H., Blackburn, T.M., Dyer, E. E., Genovesi, P., et al. 2017. No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature communications*. 8(14435), 1-9. [doi:10.1038/ncomms14435](https://doi.org/10.1038/ncomms14435)

- Silva, E. R., Overbeckand, G. B., Soares, G.L.G., 2014. Phytotoxicity of volatiles from fresh and dry leaves of two Asteraceae shrubs: Evaluation of seasonal effects South African. Journal of Botany. 93, 14-18. <http://dx.doi.org/10.1016/j.sajb.2014.03.006>
- Silva, S.B., Sousa, V.C., Santos, C.M. et al., 2017. Levantamento florístico do componente arbustivo-arbóreo da vegetação ciliar de fragmento no rio parauapebas. Agroecossistemas. 9 (1), 99 – 115. doi: <http://dx.doi.org/10.18542/ragros.v9i1.4780>
- Simberloff D., Rejmanek M., 2011. Encyclopedia of biological invasions. No. 3. Berkeley CA Univ of California Press.
- Soares, J.A.H., Souza, A.L.T., Pestana, L.F.A., Tanaka, M.O., 2020. Combined effects of soil fertility and vegetation structure on early decomposition of organic matter in a tropical riparian zone. Ecological Engineering. 152, 105899. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2020.105899>
- Souza-Alonso, P., Lorenzo, P., Rubido-Bará, M., González, L., 2013. Effectiveness of management strategies in *Acacia dealbata* Link invasion, native vegetation and soil microbial community responses. Forest Ecology and Management. 304, 464-472. doi:10.1016/j.foreco.2013.05.053
- Tockner, K., Stanford, J. A. 2002. Riverine flood plains: present state and future trends. Environmental conservation. 29(3), 308-330.
- TU, M.; Hurd, C.; Randall, J. M. 2001. Weed control methods handbook: tools & techniques for use in natural áreas. Davis: The Nature Conservancy. 219 p.
- Tunison, T. 1991. Element Stewardship Abstract for *Hedychium coronarium*: the Nature Conservancy. Arlington, Virginia.
- Turunen, M., Hyväluoma, J., Heikkinen, J., et al., 2019. Quantifying Physical Properties of Three *Sphagnum*-Based Growing Media as Affected by Drying–Wetting Cycles. Vadose Zone Journal. 18(1), 1-19. <https://doi.org/10.2136/vzj2019.04.0033>
- Van Kleunen, M., Dawson, W., Maurel, N., 2016. Characteristics of successful alien plants. Invasion Genetics: The Baker and Stebbins Legacy, 40-56. <https://doi.org/10.1002/9781119072799.ch3>
- Ved, D.K., Goraya, G.S., 2011. Indian Medicinal Plant Species of Conservation Concern in Trade. ENVIS Newsletter on Medicinal Plants. 3, 1-15.
- Verhoeven, K. J., Preite, V., 2014. Epigenetic variation in asexually reproducing organisms. Evolution. 68(3), 644-655. doi:10.1111/evo.12320
- Vitousek, P.M., D’Antonio, C.M., Loope, L.L., Westbrooks, R., 1997. Biological invasions as global environmental change. Am. Sci. 84, 468–478.
- Ward, J. V., Tockner, K., Schiemer, F., 1999. Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity1. River Research and Applications, 15(1-3), 125-139.
- Ward, S. M., Gaskin, J. F., Wilson, L. M., 2008. Ecological genetics of plant invasion: what do we know? Invasive Plant Science and Management, 1(1), 98-109. doi:10.1614/ipsm-07-022.1
- Wintle, B. C., & Kirkpatrick, J. B. 2007. The response of riparian vegetation to flood-maintained habitat heterogeneity. Austral Ecology, 32(5), 592-599.

Wittenberg, R., Cock, M. J. 2001. Invasive alien species. A Toolkit of Best Prevention and Management Practices. Publication of GISP, CAB International, Wallingford, Oxon, UK.

Xu, L., Yu, F. H., van Drunen, E., Schieving, F., Dong, M., Anten, N. P., 2012. Trampling, defoliation and physiological integration affect growth, morphological and mechanical properties of a root-suckering clonal tree. *Annals of Botany*, 109(5), 1001-1008.

Zenni, R.D., Ziller, S.R., 2011. An overview of invasive plants in Brazil. *Brazilian Journal of Botany* 34(3), 431.

Ziller, S. R. 2006. Espécies exóticas da flora invasoras em Unidades de Conservação. Unidades de Conservação: ações para valorização da biodiversidade. Instituto Ambiental do Paraná, Curitiba, 34-52.

Zhou J., Dong, B.C., Alpert, P. et al ., 2012. Effects of soil nutrient heterogeneity on 372 intraspecific competition in the invasive, clonal plant *Alternanthera philoxeroides*. *Annals of Botany*. 109(4): 813–818. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr314>

CAPÍTULO I

Effect of aerial biomass removal and nitrogen enrichment on productivity of *Hedychium coronarium* J. KÖNIG (Zingiberaceae)

ABSTRACT

Introduction

Clonal growth in plants tends to favor the invasion success, mainly in locations with nutrient-rich soils. To avoid negative impacts of clonal invasive species, mechanical control techniques have been recommended both for small-scale initial invasions as well as for controlling the density and abundance of the target species. *Hedychium coronarium* is one of the main invasive species of neotropical riparian environments and there has been suggested that mechanical control could be used to control this species. However, the efficiency of this strategy is poorly known, as well as is interaction with local nutrient availability conditions.

Objective

Evaluate whether mechanical removal and soil enrichment with nitrogen (N) affect aerial biomass, starch reserve and leaf N content in *Hedychium coronarium*.

Methods

Rhizomes of *H. coronarium* were placed in boxes filled with soil and submitted to four treatments that combined the execution or not of mechanical cutting and soil enrichment with N every four months. Multifactor analysis of variance was used to identify the effects of aerial biomass removal, N addition, number of cuts in aerial and subterranean biomass, leaf nitrogen content and starch in the rhizomes of *H. coronarium*.

Results

There was a decline in the aerial biomass of the ramets and starch in the rhizomes of *H. coronarium* under mechanical cutting, while no effect of the addition of N on the aerial biomass was found. Considering the underground biomass, there was a decline during the experimental period regardless of mechanical removal. The leaf N content presented significant variations when considering the joint effects between the cutting period, aerial biomass removal and N addition. Regarding the starch content in the rhizome, significant associations were found with the interaction between the cutting period and removal of aerial biomass.

Conclusions

Our data suggest that mechanical control, represented by the successive mechanical removal of ramets, can be a control strategy for the invasive plant *Hedychium coronarium*, since it can lead to a reduction of starch reserves in its rhizomes and limit the production of aerial biomass over time, regardless of N availability in the soil.

Keywords: Biological invasion, Riparian forest, *Hedychium coronarium*, Nutrients, Mechanical control

1. Introduction

One of the great challenges of research on biological invasions is to identify the drivers of the success of invasive exotic species, in order to develop more effective strategies for managing invaded systems and mitigating negative impacts (Hussner et al., 2017). Biological invasions are particularly frequent in disturbed areas (Catford et al., 2011; Richardson et al., 2000; Schneider et al., 2007; Vitousek et al., 1997). This fact is predicted in the floating resources hypothesis (Davis et al. 2000, Rubio et al., 2003), according to which, the susceptibility of a community to invasion increases as the availability of resources released after disturbances increases, such as the addition of nutrients. In wetland ecosystems, nitrogen (N) input is particularly important, as riparian environments can be impacted (Zhang et al., 2016) due to the increasing use of fertilizers and fertigation in agricultural activities that can provide excessive input of nutrients such as nitrogen and phosphorus, causing eutrophication of waterways (Abbot et al., 2018, Reddy et al., 2018).

Environments with heterogeneous availability of resources tend to be particularly favourable to the occupation and establishment of these invasive plants (Funk and Vitousek, 2007; Pinheiro et al., 2021). Invasive species with clonal growth would have even more advantages in these nutritionally enriched environments, as they can store nutrients that can be utilized for survival and growth in unfavorable environmental conditions (Hinman and Fridley, 2018). Not coincidentally, the capacity for clonal growth tends to favor the success of invasion, and several invasive exotic plants are among the invasive plants that have had the most negative impacts on various ecosystems (Liu et al., 2006; Wang et al., 2019).

In this sense, disturbances caused by the transport of agricultural nutrients can make these environments more vulnerable to occupation by invasive plants, highlighting the role of disturbance in the process of facilitating plant invasions and the effect of these invasions on floristic diversity.

The rhizomes of clonal species, in addition to allow translocation of resources between ramets, generally store large amounts of reserves, and the storage in rhizomes of clonal plants is related to the development of the aerial part of the plant (Holdredge et al., 2010; Suzuki and Stuefer, 1999). One of the main carbohydrates reserve in rhizomes of clonal species is starch (Hartmann and Trumbore 2016; Thalmann and Santelia, 2017)

which favors the growth and initial establishment of new ramets (Hartmann and Trumbore 2016; Dietze et al., 2014). This refined strategy of resource use by invasive clonal plants favors their success in relation to native species and makes controlling them difficult (Roiloa et al., 2020; Wersal et al., 2017., Gonzales et al., 2010). Given the difficulty and complexity of controlling invasive clonal plants with extensive underground reserves, cutting is a common form of mechanical control of invasive species (Marrs and Watt, 2006) and ensures maximum removal of carbohydrates and nutrients from the rhizome reserves (Williams and Foley, 1976), being an important management strategy, invasive species control and local ecological restoration technique (Jacquemart et al., 2003; Cox et al., 2008; Marrs et al., 1998).

In Brazil, one of the main invaders of riparian environments is the clonal species *Hedychium coronarium*, native to Southeast Asia (Castro et al., 2019; Costa et al., 2019, 2021). Recent studies have shown that *H. coronarium* has a high primary productivity and low decomposition (Castro et al., 2019; Zannata, 2019) in addition to producing a direct impact on the fauna and flora of these environments through the release of allelochemical compounds (Costa et al., 2019, 2021). One of the management strategies of this species is the mechanical control, which occurs with the manual removal of plants through techniques such as pulling, cutting and mowing, which are more recommended for initial small-scale invasions, and also for the control of density and abundance of the target species. The expansion of *H. coronarium* is possibly associated with the supply of nutrients from urban and agricultural areas adjacent to riparian areas, but it is not clear how this enrichment can influence the success of the species and these control actions. Given the current scenario of environmental disturbances and the expansion of invasive species, studies that seek to elucidate invasiveness are necessary to evaluate better strategies for controlling invasive species, which can bring more effective results in terms of minimizing the impact on natural environments. Thus, considering the complexity evidenced in the trade-offs in clonal plants, in this work we will try to answer the following questions and test the respective hypotheses related to them:

1st Question: Is aerial biomass productivity affected by mechanical cutting?

Hypothesis: Successive mechanical cuts will decrease aerial biomass productivity over time, because successive cuts will deplete carbohydrate reserves;

2nd Question: Is the amount of starch in the rhizomes affected by mechanical cutting?

Hypothesis: The amount of starch in the rhizomes will decrease after successive mechanical cuts, because large amounts of carbohydrates reserves will be used for the regrowth;

3rd Question: Does nitrogen enrichment affect the production of aerial biomass and the amount of starch in the rhizomes?

Hypothesis: In the absence of mechanical control, soil enrichment with nitrogen will increase the production of aerial biomass and the amount of starch stored in the rhizomes, because this is a limiting resource in the oligotrophic water bodies of nutrient poor savanna (cerrado biome) of Neotropical region.

4th Question: Does nitrogen enrichment have an effect on leaf nutrient content?

Hypothesis: The foliar nutrient content will increase as the soil is enriched with nitrogen.

2) Material and Methods

2.1) Species description

Hedychium coronarium J. König (Zingiberaceae) is an amphibian macrophyte (Lorenzi and Souza, 1995), herbaceous, perennial, rhizomatous, native to the Himalayas, in tropical Asia (Macedo, 1997) and found in riparian forests and swamps (Costa et al., 2019; Couto and Cordeiro 2005) where the foliage of its ramets can reach 2.0 m in height, forming dense clusters (Chan et al. 2015; Macedo, 1997). Its main form of dispersion occurs through fragmentation of the rhizomes, which can be carried over long distances in water bodies, thus allowing the invasion of new stretches of the same water body or other associated ones (Catford and Jansson 2014). It is widely distributed in several regions, such as Hawaii and South America, including the Dense Ombrophilous Forest (Zeni and Ziller 2011). This species invades riparian forests with great capacity for competition and phenotypic plasticity, considering factors such as light, temperature and soil moisture (Almeida, 2015; Costa et al., 2019; Pinheiro et al., 2021), negatively affecting regeneration and biodiversity of the plant community (Castro et al. 2016, 2019).

In Brazil, it is common to find this invasive species in riparian areas close to agricultural areas or pastures, which are frequently subject to nutrient deposition.

2.2) Experimental design

The experiment was carried out between February 2021 and February 2022. In March 2020, rhizomes of *H. coronarium* were collected at an average depth of 50 cm in areas located approximately 2 m from the edge of a dam (21°58'S and 47°53'W) inside the campus of the Federal University of São Carlos, southeastern Brazil. In order to avoid the influence of eventual local differences in the source environment on the response of the rhizomes used in the experiment, all rhizomes were acclimatized under the same conditions (soil, moisture, luminosity, and abiotic interactions). Therefore, immediately after collection, the rhizomes were planted in a 310 L plastic box filled with clay soil and kept in a greenhouse at room temperature, with manual watering twice a week for 8 months prior to the start of the experiment. In February 2021, a fragment of approximately 20 cm of rhizome was planted in each 17 L (515 × 300 × 150 mm) plastic box, totaling 96 boxes, which were kept in an acclimatized room with a temperature ranging from 20 to 25 °C, photoperiod of 12/12 h and soil moisture maintained with manual irrigation with an average of 500 ml/week/box.

For the experiment, the boxes were randomly distributed into four treatments, with 24 boxes in each of them, which were called: 1) “nitrogen removal and addition”, in which the samples were in nitrogen-enriched soil and underwent mechanical cutting of the ramets; 2) “removal”, corresponding to samples that were also submitted to the removal of ramets, but in whose soil nitrogen had not been previously added; 3) “nitrogen addition”, referring to samples in which the ramets were not removed, but the soil was enriched with nitrogen; and 4) “control”, in which there was no removal of ramets or soil enrichment with nitrogen. For soil enrichment, we had as reference the research by Soares et al. (2020), who found a variation of N between 1500 and 2250 mgdm⁻³ in the soil of riparian forests restored in the study region. Thus, for enrichment we applied 0.5g of urea (45% N) in February, June and October 2021, totaling 1.5g. On these same occasions, we removed the aerial biomass in the treatments with removal, totaling twocuts during the experiment.

We used destructive growth analysis (Cardoso et al., 2006) to obtain dry biomass, analysis of starch in the rhizomes and amount of nutrients in the leaves, where six randomly selected trays of each treatment, were dismantled in the fourth and eighth months after the implantation of the experiment, from which we removed the aerial and underground biomass of *H. coronarium*. After removing the ramets, the leaves were oven-dried at 60 °C to constant weight. Part of this material was used for the analysis of leaf content, according to the methodology of Sarruge and Haag (1974), while for analysis of starch, part of the rhizome was previously dried at 60 °C for 72 h and determined according to the methodology of Pereira and Junior (1995) and Hendrix (1993).

2.3) Data analysis

We used multifactorial analysis of variance (ANOVA) to identify the effect of aerial biomass removal (with and without cutting), N addition (with and without addition) and cutting time (4, 8 or 12 months after the beginning of the experiment), as well as the interaction between these factors, in aerial biomass, underground biomass, starch content in the rhizomes and foliar N content of *H. coronarium*. Data adherence to the ANOVA normality and homoscedasticity assumptions was evaluated using the Shapiro-Wilk and Levene tests, respectively. In the event of significant effects of treatments and interactions, we performed pairwise comparisons using Tukey's post-hoc test to assess the significance of differences between all treatment combinations. The analyses were performed in the R environment (R Development Core Team 2021).

3) Results

3.1. Biomass production

The results of the Analysis of Variance indicated a significant effect of the interaction between biomass removal and mechanical cuts ($p < 0.001$) in the aerial biomass of the ramets of *H. coronarium*, but no effect of N addition (Table 1). Post-hoc tests showed that there was a decrease in the production of aerial biomass where the treatment with removal over time was applied, while for the treatment without removal there was an increase in this process (Figure 1). In the first case, the aerial biomass in the 2nd cut was equivalent to 44.6% in relation to the 1st cut and 57.8% in the 3rd cut in relation to the 2nd cut; the aerial biomass in the 3rd cut was equivalent to 25.8% in relation

to the 1st cut. For the treatment without removal, after 8 (1st cut) and 12 (2nd cut) months of development, the aerial biomass was about 160% higher compared to 4 months of development (1st cut) $p < 0.001$, Figure 1).

For underground biomass, there was a significant difference ($p < 0.001$) among cutting periods (Figure 1). Comparing the underground biomasses of the 2nd and 3rd cuts with the 1st cut, they were, respectively, 17% and 13% ($p < 0.001$). And, comparing the underground biomass between cuts 2 and 3, the underground biomass of the 3rd cut represented 77% in relation to the 2nd cut.

Table 1 – Results of Analysis of Variance of the effect of aerial biomass removal, N addition and number of cut on measurements of biomass, leaf nutrient content and starch content in *H. coronarium*.

	Sum of Squares	Average of Squares	F value	Pr(>F)
Aerial Biomass				
Cuts	36.5	18.2	1.992	0.145
Removal	319.3	319.3	34.884	1.60e-07***
N addition	7	7	0.762	0.386
Cuts × removal	313.3	156.7	17.114	1.21e-06***
Underground Biomass				
Cuts	199478	99739	66.321	<2e-16***
Removal	21	21	0.014	0.905
N addition	50	50	0.033	0.856
Foliar N				
Cuts	1.840	0.9199	8.054	0.000912***
Removal	0.966	0.9657	8.455	0.005378**
N addition	0.982	0.9820	8.598	0.005029**
Cuts × removal	0.834	0.4171	3.652	0.032937*
Cuts × N addition	0.153	0.0765	0.670	0.516037
Removal × N addition	0.089	0.0891	0.780	0.381251
Cuts × removal × N addition	0.512	0.2560	2.242	0.381251
Rhizome starch				
Cuts	2402	1201.2	11.356	6.14e-05***
Removal	939	939.5	8.882	0.00409**
N addition	28	28.1	0.266	0.60783
Cuts × removal	927	463.6	4.383	0.01651*

• p<0.05, ** p<0.01, *** p<0.001

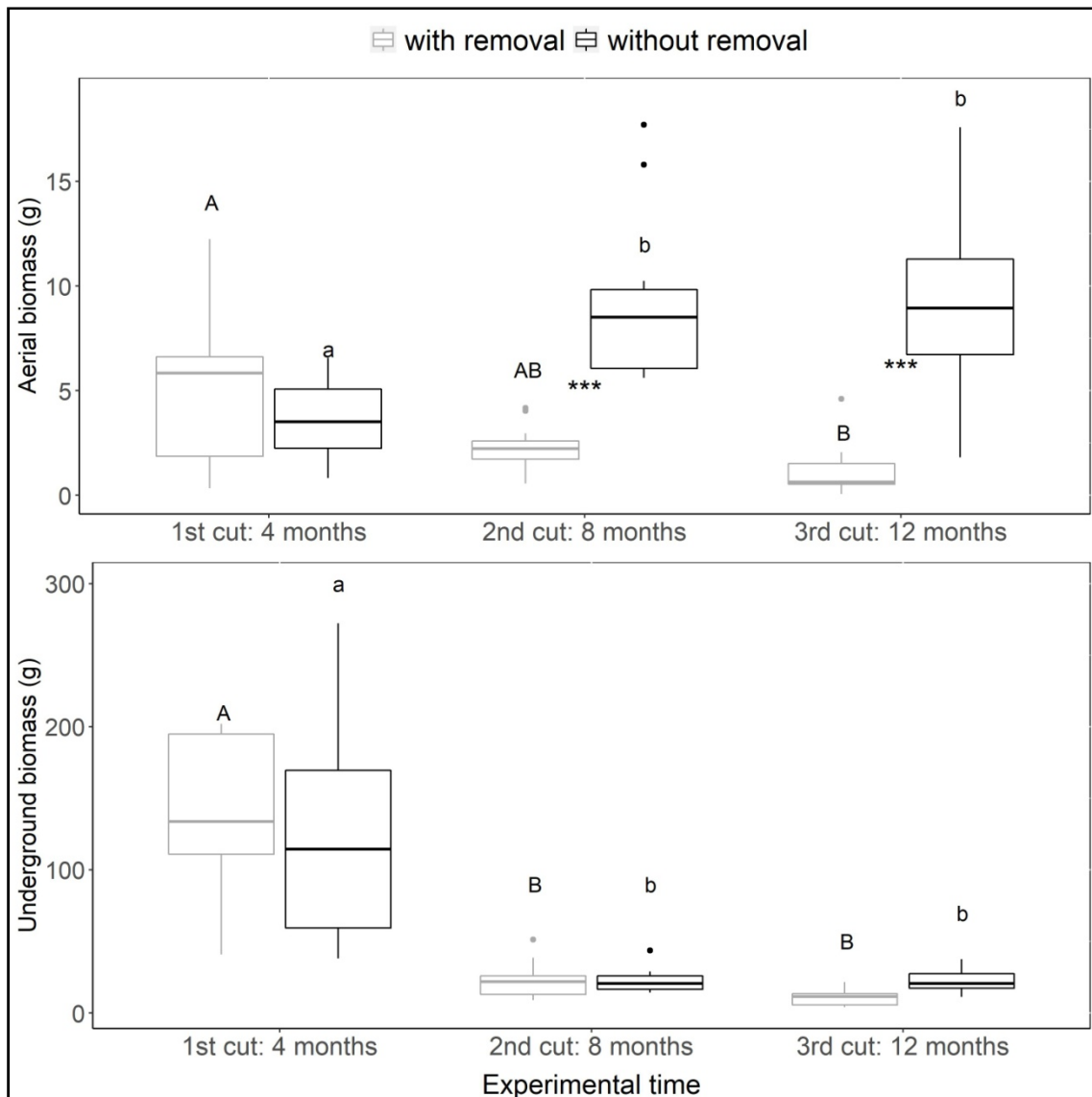


Figure 1 – Effect of aerial biomass removal over three successive cuts (4, 8 and 12 months) on aerial (a) and underground (b) biomass of *Hedychium coronarium*. Horizontal lines indicate average values. Asterisks indicate significant differences between removal treatments in each cutting period ($*=p<0.05$). Different lowercase letters indicate statistically significant differences between cut 1, 2 and 3 for the treatment without removal, while different capital letters indicate differences between cut 1, 2 and 3 for the treatment with removal.

3.2. Leaf N content

The amount of leaf N showed significant variations when considering the joint effects of cutting period, aerial biomass removal and N addition (Table 1, Figure 2). For both treatments under no removal of aerial biomass, there was a decrease in leaf N content during the cutting periods, being, respectively for the treatments with and without addition of N in the soil, 4.3% and 3.2% between the 1st and 2nd cut and 12.1% and 13.8%

from the 2nd to the 3rd cut (Figure 2). As for the treatments with removal, without N addition there were increases in the amount of foliar nitrogen of about 18.7% and 1.34% between the 1st and 2nd cuts and the 2nd and 3rd cuts, respectively. For the treatment with cutting and soil enrichment, there was between the 1st and 2nd cutting (approximately 10.3%), followed by a more representative decrease between the 2nd and 3rd cutting (29%).

In the 2nd cutting period, foliar N content was significantly higher in the treatment with biomass removal compared to the control, both with nitrogen enrichment ($p = 0.032$) and without enrichment ($p = 0.015$) (Figure 2). For the 3rd cutting period, such differences were only present between the two treatments in which there was no enrichment ($p=0.0036$), while comparing the 2nd and 3rd cutting periods, a significant difference was found between the two treatments with ($p = 0.037$).

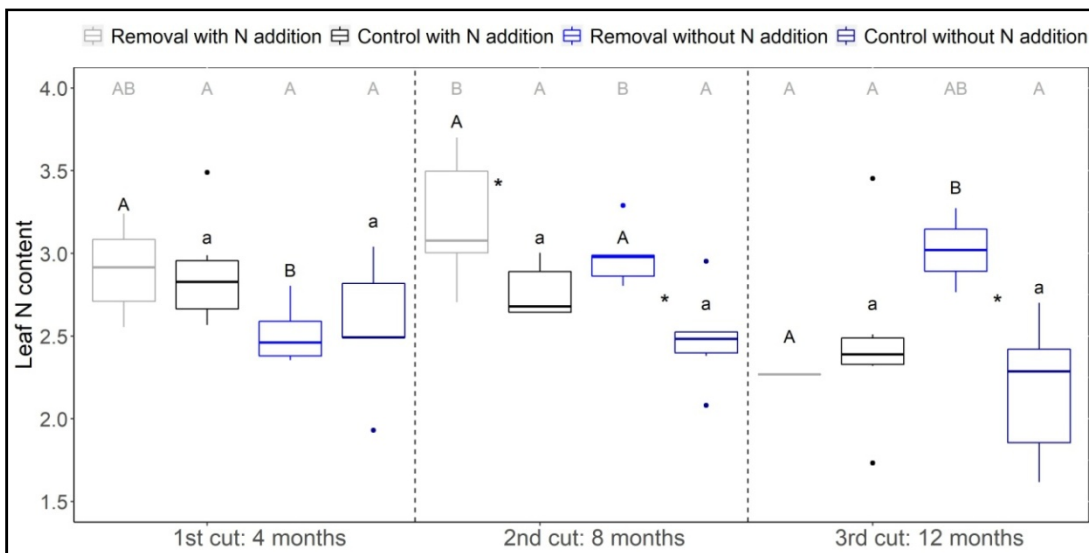


Figure 2– Effect of aerial biomass removal and nitrogen addition on foliar nitrogen content of *Hedychium coronarium*. Horizontal lines indicate average values. Asterisks indicate significant differences between nitrogen addition treatments within each removal treatment (*= $p<0.05$,**= $p<0.01$). Different lowercase letters indicate statistically significant differences between treatments with and without cut within cut 1, 2 and 3, while different uppercase letters indicate differences between cut 1, 2 and 3 within each combination of N removal and addition.

3.3. Starch content

Regarding the starch content in the rhizome there was a significant interaction between the cutting period and aerial biomass removal (Table 1). Comparing the treatments, those in which there was no aerial biomass removal showed an increase of 153.4% between the 1st and 2nd cutting periods ($p = 0.0002$), followed by a reduction of 164.6% between the 2nd and 3rd cutting periods ($p = 0.0001$) (Figure 3). As for the treatment in which the aerial biomass was removed, there was no change in starch content between the 1st and 2nd cuts, while there was a three-fold decrease between the last two cuts.

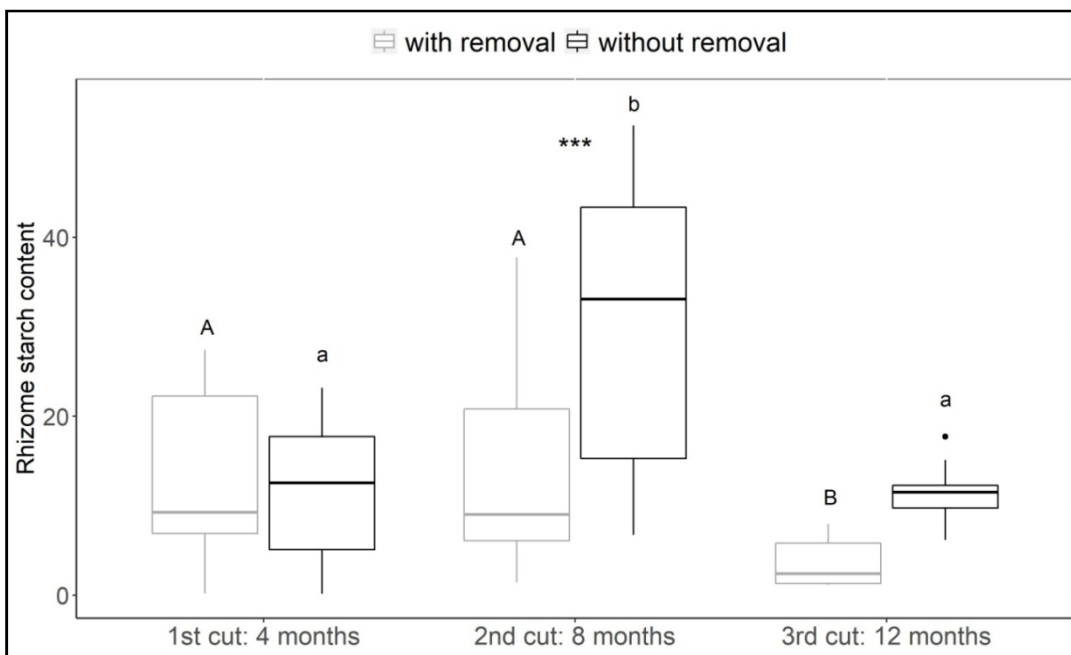


Figure 3- Effect of aerial biomass removal and soil nitrogen addition on starch content of rhizomes of *Hedychium coronarium*. Horizontal lines indicate average values.

Legend: Different lowercase letters indicate statistically significant differences between treatments with and without removal within each cut-off period, while different uppercase letters indicate differences between cuts 1 and 2 within each combination of N removal and addition.

4) Discussion

Our study assessed changes in the biomass production, rhizome storage and leaf nutrient content of *H. coronarium* in response to the removal of aerial biomass and enrichment of the soil with N. We observed, in general, a reduction in the production of aerial biomass and a decrease of starch in the rhizomes due to the repeated mechanical

cutting of the ramets, while encountered no effect of the addition of N except for a small increase in the leaf N content. These results suggest little benefits of N addition on the productivity of *H. coronarium*, so that successive removal of the aerial biomass of *H. coronarium* may be an effective control strategy even in riparian sites subjected to N enrichment.

The removal of ramets promoted a reduction in the production of aerial biomass over time, while the treatments without removal presented an increase in the production of aerial biomass. The removal of aerial biomass has been considered an effective technique for controlling clonal plants (Jacquemart et al., 2003; Klimes and Klimesova, 2002), thus also promoting vegetation restoration and maintaining species richness (Jacquemart et al., 2003; Middleton et al., 2006; Moen et al., 2015). For example, among clonal species of the genus *Pteridium*, cutting the aerial biomass two or three times a year caused a large reduction in the biomass of sites dominated by these species (Marrs et al., 1998; Xavier et al in prep).

Mowing or cutting may be more appropriate for managing biodiversity in swamps (Middleton et al., 2006; Moen et al., 2015) and has been used in wetlands in Switzerland (Kohler et al., 2004; Middleton, 2002; Stammel et al., 2003), indicating that the removal of biomass is important in maintaining biodiversity (Hald and Vinther, 2000; Stammel et al., 2003). Satisfactory results were also demonstrated by Klimes and Klimesova, 2002, with the application of cutting in clonal species, accomplishing decreases of averages in aerial biomass of 68%, 79% and 81%, for *Bromus erectus*, *Calamagrostis* and *Molinia* respectively.

The analysis of foliar N content as an ecological parameter allowed us to assess whether *H. coronarium* increases N acquisition in N-rich soils, or even whether N is a limiting factor for this plant. In this sense, our data suggests that, although there are some records of a decrease in this variable between successive cuts, there is no clear reduction over time for any treatment. Invasive species tend to have a high capacity to absorb and use resources in the soil, which allows their establishment and dispersion in different environments (Funk and Vitousek, 2007; Gonzales et al., 2010; Roiloa et al., 2020; Wang et al., 2015; Young and Mangold, 2008); accordingly, we expected an increase in leaf N content in response to N addition. The foliar N content in general was higher in the treatments with removal, which is expected because, with successive cuts, the leaves tend to be younger, and in general this implies a higher concentration of N. However, in the control treatment, the leaves, as they are older, tend to accumulate more C and have less

N content. These results suggest that apparently there was no allocation of the soil N to leaves in all treatments, contrary to what was reported in other studies with aquatic macrophytes that found positive correlations between nutrient availability in the medium and the chemical composition of plants (Davis et al., 2000; Domingues, 2013; Moran, 2006; Sardans et al., 2012).

Another important result found in this study was the increase in the starch content of the rhizomes in the periods of 4 to 8 months and decrease between 8 to 12 months in the treatments without removal of aerial biomass regardless of the addition of N in the soil. Trade-offs in resource use imply that the plant stores nutrients and starch or uses them for its survival, growth and reproduction (Chen et al., 2019). Some studies have shown that the amount of stored starch may be related to the frequency and intensity of environmental disturbance (Suzuki and Stuefer, 1999; Iwasa and Kubo, 1997; You et al., 2017). In our study, we found that the amount of starch in the rhizome did not increase over time when aerial biomass was removed, which may suggest that successive cuts limited starch accumulation, thus influencing the reduction of biomass production. In spite of that, soil enrichment with nitrogen showed no interference in this process. This result suggests that the successive cuts of the ramets can prevent the accumulation of starch in the rhizomes, independently of the available resources in the soil. This occurs in the clonal species *Spartina argentinensis*, which uses starch stored in the rhizome and leaf sheath as an energy source for the regeneration of ramets after disturbances, until the aerial part of the plant is again photosynthetically independent (Feldman et al., 2007). Therefore, the results obtained in the present study indicate that the failure to store starch may be directly related to the broad negative effect of the removal of aerial biomass on the productivity of *H. coronarium*, which is expected even under N-enriched soil conditions.

Our results show that the removal of aerial biomass can lead to a large decrease in starch reserves in the rhizomes of *H. coronarium* and hinder the production of aerial biomass over time. This efficiency of aerial biomass removal as control strategy occurred even under nitrogen addition, thus suggesting that soil nitrogen enrichment is probably not a determining factor for the success of this species in riparian sites. Our study suggests that repeated mechanical removal may be an highly effective strategy to control the invasive plant *H. coronarium* in riparian Neotropical ecosystems.

Acknowledgments

We'd like to thank:

CNPQ – National Council of Scientific and Technological Development for the scholarship to the first author (CNPQ n°141216/2018-2).

Research Support Foundation of the State of São Paulo for the research funding – FAPESP: 2017-19522-5

Authors' contributions

Experimental design, Lilian Ap. Arantes, Rosane Oliveira Costa, Dalva M. Silva Matos and Rafael de Oliveira Xavier.

Material preparation, gathering, data analysis and writing were done by Lilian Ap. Arantes de Mattos, Rafael de Oliveira Xavier, Rosane Oliveira Costa e Dalva M.Silva Mattos.

The first draft of the manuscript was written by Lilian Ap. Arantes de Mattos and all the authors commented posterior versions of the initial manuscript. All the authors read and approved the final manuscript.

5) Bibliographic references

Abbott, B.W., Moatar, F., Gauthier, O.R., et al., 2018. Trends and seasonality of river nutrients in agricultural catchments: 18 years of weekly citizen science in France. *Science of the Total Environment*. 624, 845–858.

Almeida, R.V., 2015. Invasividade de *Hedychium coronarium* J. Koenig (Zingiberaceae) em diferentes umidades do solo. MSc Thesis, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos.

Cardoso, G.D., Alves, P.L.C.A., Beltrão, N.E.M., Barreto, A.F., 2006. Uso da análise de crescimento não destrutiva como ferramenta para avaliação de cultivares. *Revista de biologia e ciências da terra*. 6 (2), 79-84.

Castro, W.A.C., Almeida R., Leite, M., Marrs, R., Matos, D.S., 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.

Castro, W.A.C., Almeida, R.V., Xavier, R.O., Bianchini, I.J., Moya, H., Matos, D.M.S., 2019. Litter accumulation and biomass dynamics in riparian zones in tropical South America of the Asian invasive plant *Hedychium coronarium* J. König (Zingiberaceae). *Plant Ecology & Diversity*. doi: 10.1080/17550874.2019.1673496

Castro, W.A.C., Almeida, R.V., Xavier, R.O., Arduin, M., Moya, M. H., Matos, D.M.S., 2021. Response of rhizomes of the invasive *Hedychium coronarium* J. König (Zingiberaceae) to different soil moisture conditions. *Acta Botanica Brasilica*. 35(1), 122-125. doi: 10.1590/0102-33062020abb0343

Catford, J.A., Jansson, R., 2014. Drowned, buried and carried away: Effects of plant traits on the distribution of native and alien species in riparian ecosystems. *New Phytologist*. 204: 19–36, <https://doi.org/10.1111/nph.12951>

- Catford, J.A., Daehlerb, C.C., Murphyc, H.T., Sheppard, A.W. et al., 2011. Flow regulation reduces native plant cover and facilitates exotic invasion in riparian wetlands. *Journal of Applied Ecology*. 48 (2), 432-442. doi:10.1016/j.ppees.2011.12.002
- Chan, W. Ch.E., Wong, S. K., 2015. Phytochemistry and pharmacology of ornamental gingers, *Hedychium coronarium* and *Alpinia purpurata*: a review. *Journal of Integrative Medicine*. 13(6): 368–379. [http://dx.doi.org/10.1016/S2095-4964\(15\)60208-4](http://dx.doi.org/10.1016/S2095-4964(15)60208-4)
- Chen, D., Ashfaq, A., Xiao-Hui, Y., et al., 2019. A multi-species comparison of selective placement patterns of ramets in invasive alien and native clonal plants to light, soil nutrient and water heterogeneity. *Science of the Total Environment*. 657, 1568–1577. doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.12.099
- Costa, R.O., Markowitsch, J.C., Grombone-Guaratini, M.T., Matos, D.M.S., 2019. Chemical characterization and phytotoxicity of the essential oil from the invasive *Hedychium coronarium* on seeds of Brazilian riparian trees. *Flora*. 257: 151411. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2019.05.010>
- Costa, R.O., Vieira, B.H., Espindola, E.L.G. et al., 2021. Toxicity of rhizomes of the invasive *Hedychium coronarium* (Zingiberaceae) on aquatic species. *Biol Invasions* . <https://doi.org/10.1007/s10530-021-02501-y>
- Couto, O.S., Cordeiro, R.M.S., 2005. Manual de reconhecimento de espécies vegetais da restinga do Estado de São Paulo. Centro de Editoração da Secretaria do Meio Ambiente, Departamento Estadual de Proteção de recursos Naturais, São Paulo.
- Cox, E. S., Marrs, R. H., Pakeman, R. J., Le Duc, M. G., 2008. Factors Affecting the Restoration of Heathland and Acid Grassland on *Pteridium aquilinum*-Infested Land across the United Kingdom: A Multisite Study. *Restoration Ecology*. 16(4), 553–562. doi:10.1111/j.1526-100x.2007.00326.x
- Davis, M. A., Grime J. P., Thompson, K. ,2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology*. 88, 528-534.
- Dechoum, M.S., Ziller, S.R., 2013. Métodos para controle de plantas exóticas invasoras. *Biotemas*. 26(1): 69-77. doi: 10.5007/2175-7925
- Dietze, M.C., Sala, A., Carbone, M.S. et al., 2014. Nonstructural carbon in woody plants. *Annual review of plant biology*.65: 667-687.
- Domingues F.D., Estequiometria de macrófitas aquáticas flutuantes do Reservatório De Vigário-RJ.Dissertação Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro,
- Eisen, K.E., Siegmund, G.F., Watson, M.A., Geber, M.A., 2022. Variation in the location and timing of experimental severing demonstrates that the persistent rhizome serves multiple functions in a clonal forest understorey herb. *Functional Ecology*. 36,356–367. DOI: 10.1111/1365-2435.13970
- Farrer, E.C., Goldberg. D.E., 2009. Litter drives ecosystem and plant community changes in cattail invasion. *Ecological Applications*. 19(2), 398-412
- Feldman, S.R., Gattuso, S.J., Lewis, J.P., 2007. The Development of the Tussock of a Clonal Grass. *Interciencia*. 32(6), 399-403.

- Funk, J.L., Vitousek, P.M., 2007. Resource-use efficiency and plant invasion in low-resource systems. *Nature*. 446, 1079-1081. doi:10.1038/nature05719
- González, A.L., Kominoski, J.S., Danger, M., Ishida, S. et al., 2010. Can ecological stoichiometry help explain patterns of biological invasions? *Oikos*. 119, 779–790doi: 10.1111/j.1600-0706.2009.18549.x
- Hald, A. B., Vinther, E., 2000. Restoration of a species-rich fen-meadow after abandonment: response of 64 plant species to management. *Applied Vegetation Science*. 3(1), 15-24. <https://doi.org/10.2307/1478914>
- Hartmann, H., Trumbore, S., 2016 Understanding the roles of nonstructural carbohydrates in forest trees – from what we can measure to what we want to know. *New Phytologist*. 211, 386–403. doi: 10.1111/nph.13955
- Hendrix, D. L., 1993. Rapid extraction and analyses of nonstructural carbohydrates in plant tissues. *Crop Science*. (33), 1306-1311.
- Hinman, E.D., Fridley, J.D., 2018. To spend or to save? Assessing energetic growth-storage tradeoffs in native and invasive woody plants. *Oecologia*. 188 (3), 659-669. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4177-4>
- Holdredge, C., Bertness, M.D., Von Wettberg, E., Silliman, B.R., 2010. Nutrient enrichment enhances hidden differences in phenotype to drive a cryptic plant invasion. *Oikos*. 119, 1776–1784 doi: 10.1111/j.1600-0706.2010.18647.x
- Huenneke, L.F., Hamburg, S.P., Koide, R., Mooney, H.A., Vitousek, P.M., 1990. Effects of soil resources on plant invasion and community structure in californian serpentine grassland *Ecology*. 71(2), 478-491.
- Hussner, A., Stiers, I., Verhofstadd, M.J.J.M., Bakker, E.S., et al., 2017. Management and control methods of invasive alien freshwater aquatic plants: a review. *Aquatic Botany*. 136, 112-137. <http://dx.doi.org/10.1016/j.aquabot.2016.08.002>
- Iwasa, Y., Kubo, T., 1997. Optimal size of storage for recovery after unpredictable disturbances framework for biological invasions. *Trends Ecol Evol*. 26, 333–339.
- Jacquemart, A. L., D. Champluvier, and J. De Sloover. 2003. A test of mowing and soil-removal restoration techniques in wet heaths of the High Ardenne, Belgium. *Wetlands*. 23,376–385.
- Kercher, S.M., Herr-Turoff, A., Zedler, J.B., 2007. Understanding invasion as a process: the case of *Phalaris arundinacea* in wet prairies. *Biological Invasions* 9,657-665.
- Kohler, F., Gillet, F., Gobat, J.-M., Buttler, A., 2004. Seasonal vegetation changes in mountain pastures due to simulated effects of cattle grazing. *Journal of Vegetation Science*. 15(2), 143–150. doi:10.1111/j.1654-1103.2004.tb02249.x
- Kiem, P.V., Thuy, N.T., Anh Hle, T., et al., 2011. Chemical constituents of the rhizomes of *Hedychium coronarium* and their inhibitory effect on the pro-inflammatory cytokines production LPS-stimulated in boné marrow-derived dendritic cells. *Bioorg Med Chem Lett*. 21(24),7460–7465. doi:10.1016/j.bmcl.2011.09.129
- Klimeš, L., Klimešová, J., 2002. The effects of mowing and fertilization on carbohydrate reserves and regrowth of grasses: do they promote plant coexistence in species-rich meadows? *Evolutionary Ecology*. 15(4-6), 363–382. doi:10.1023/a:1016041100087

- Kołodziejek, J., 2019. Growth and competitive interaction between seedlings of an invasive *Rumex confertus* and of co-occurring two native *Rumex* species in relation to nutrient availability. *Scientific reports*. 9, 3298. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-39947-z>
- Li T., Luo P., Luo, C., Yang, H., Li, Y.J., Zuo, D.D. et al., 2020. Long-term empirical monitoring indicates the tolerance of the giant panda habitat to climate change under contemporary conservation policies. *Ecol. Indic.* 110, 105886.
- Lorenzi, H.; Souza, H.M. 1995. Plantas ornamentais no Brasil– Arbustivas, herbáceas e trepadeiras. Nova Odessa: Plantarum.
- Liu, J., Dong, M., Miao, S. L., Li, Z. Y., Song, M. H., & Wang, R. Q., 2006. Invasive alien plants in China: role of clonality and geographical origin. *Biological Invasions*. 8(7), 1461–1470. doi:10.1007/s10530-005-5838-x
- Lowe, P.N., Lauenroth, W.K, Burke, I.C., 2003. Effects of nitrogen availability on competition between *Bromus tectorum* and *Bouteloua gracilis*. *Plant Ecology*. 167, 247–254.
- MacDougall, A. S., Turkington, R., 2005. Are invasive species the drivers or passengers of change in degraded ecosystems? *Ecology*. 86(1): 42–55.
- Macedo, J.F., 1997. O gênero *Hedychium* Koenig (Zingiberaceae) no Estado de Minas Gerais. *Daphne*. 7 (2), 27–31.
- Maciel, L.A., 2011. Controle mecânico da herbácea exótica invasora lírio-do-brejo (*Hedychium coronarium* Koenig) no Parqur Estadual Turístico do Alto Ribeira-PETAR, SP. Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz –Universidade de São Paulo.
- Marrs, R. H., S. W. Johnson, Le Duc , M. G., 1998. Control of bracken and the restoration of heathland. VI. The response of fronds to 18 years of continued bracken control or 6 years of control followed by recovery. *Journal of Applied Ecology*. 35:479–490.
- Marrs, R.H., and Watt, A.S., 2006. Biological Flora of the British Isles: *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. *Journal of Ecology*. 94, 1272–1321. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01177.x>
- Moen, A., Lyngstad, A., Øien, D.I., 2015. Hay crop of boreal rich fen communities traditionally used for haymaking. *Folia Geobotanica*. 50(1), 25–38. doi:10.1007/s12224-015-9204-1
- Moran, P. J., 2006. Water nutrients, plant nutrients, and indicators of biological control on waterhyacinth at Texas field sites. *Journal of Aquatic Plant Management*. 44, 109-114.
- Pereira, J.R.A., Junior, P.R. 1995. Manual Prático de Avaliação Nutricional de Alimentos. Fundação de Estudos Agrários Luiz de Queiroz. FEALQ. Piracicaba. São Paulo. 34p.
- Pinheiro, A.M., Matos, D.M.S., Dawson, W., Xavier, R.O., 2021. Effect of rhizome exposure to contrasting abiotic conditions on the performance of the invasive macrophyte *Hedychium coronarium* J. Koenig (Zingiberaceae). *Plant Ecol.* 222, 375–385. <https://doi.org/10.1007/s11258-020-01112-2>
- R Development Core Team., 2021. R: a Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Reddy, V. R., Cunha, D. G. F., Kurian, M., 2018., A Water–Energy–Food Nexus Perspective on the Challenge of Eutrophication. *Water* 10, 101. doi:10.3390/w10020101

- Richardson, D.M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M.G., Panetta, F.D., West, C.J., 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Divers. Distrib.* 6 (2), 93–107.
- Roiloa, S.R., Yub, Fei-Hai, Barreiro, R., 2020. Plant invasions: Mechanisms, impacts and management. *Flora*. 267, 151603. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2020.151603>
- Rubio, G., Zhu, J., Lynch, J.P., 2003. A critical test of the two prevailing theories of plant response to nutrient availability. *American Journal of Botany*. 90(1): 143–152.
- Sardans, J., Peñuelas, J., 2012. The Role of Plants in the Effects of Global Change on Nutrient Availability and Stoichiometry in the Plant-Soil System. *Plant Physiology*. 160 (4), 1741–1761. <https://doi.org/10.1104/pp.112.208785>
- Sarruge, J.R., Haag, H.P., 1974. Análise química de plantas. Piracicaba, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, 56p.
- Schneider, R.K., Helmuth, B., 2007. Spatial variability in habitat temperature may drive patterns of selection between an invasive and native mussel species. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 339, 157–67.
- Shea, K., Chesson, P., 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Ecology & Evolution*. 17 (4), 170-176.
- Soares, J.A.H., Souza, A.L.T., Pestana, L.F.A., Tanaka, M.O., 2020. Combined effects of soil fertility and vegetation structure on early decomposition of organic matter in a tropical riparian zone. *Ecological Engineering*. 152, 105899. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2020.105899>
- Stammel B, Kiehl K, Pfadenhauer J., 2003. Alternative management on fens: Response of vegetation to grazing and mowing. *Appl Veg Sci*. 6,245–254.
- Suzuki, J., Stuefer, J.F., 1999. On the ecological and evolutionary significance of storage in clonal plants. *Plants Species Biology*. 14, 11-17.
- Thalman, M., Santelia, D., 2017. Starch as a determinant of plant fitness under abiotic stress. *New Phytologist*. 214 (3), 943-951. <https://doi.org/10.1111/nph.14491>
- Vanderhoeven, S., Dassonville, N., Chapuis-Lardy, L.H.M., Meerts, P., 2006. Impact of the invasive alien plant *Solidago gigantea* on primary productivity, plant nutrient content and soil mineral nutrient concentrations. *Plant Soil*. 286, 259–68. doi: 10.1007/s11104-006-9042-2
- Vitousek, P.M., D'Antonio, C.M., Loope, L.L., Westbrooks, R., 1996. Biological invasions as global environmental change. *Am. Sci.* 84, 468–478.
- Vitousek, P.M., D'Antonio, C.M., Loope, L.L., Rejmanek, M., Westbrooks, R., 1997. Introduced species: a significant component of human-caused global change. *N. Z. J Ecol.* 21 (1), 1–16
- Wang, J., Abdullah, I., Xu, T., Zhu, W., Gao, Y., & Wang, L., 2019. Effects of mowing disturbance and competition on spatial expansion of the clonal plant *Leymus chinensis* into saline-alkali soil patches. *Environmental and Experimental Botany*, 103890. doi:10.1016/j.envexpbot.2019.103
- Wersal, R. M., Madsen, J. D., Cheshier, J. C., 2013. Seasonal Biomass and Starch Allocation of Common Reed (*Phragmites australis*) (Haplotype I) in Southern Alabama, USA. *Invasive Plant Science and Management*, 6(01), 140–146. doi:10.1614/ipsm-d-12-00061.1

Williams, G.H., Foley, A., 1976. Seasonal variations in the carbohydrate content of bracken. *Botanical Journal of the Linnean Society*.73, 87–93.

Xavier et al in preparation.

You, C., Wu, F., Gan, Y., Yang, W., 2017. Grass and forbs respond differently to nitrogen addition: a metaanalysis of global grassland ecosystems. *Scientific Reports*. 7, 1563. doi:10.1038/s41598-017-01728-x

Young, K., Mangold, J., 2008. Medusahead (*Taeniatherum Caput-medusae*) Outperforms Squirreltail (*Elymus Elymoides*) Through Interference and Growth Rate. *Invasive Plant Science and Management*. 1(1), 73-81. <https://doi.org/10.1614/IPSM-07-021.1>

Zannata, M.P., 2019. O impacto da invasão por *Hedychium coronarium* J. König (Zingiberaceae) em áreas ripárias. Tese de doutorado, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos.

Zhang, H., Liu, F. Wang, R., Liu J., 2016. Roles of Clonal Integration in both Heterogeneous and Homogeneous Habitats. *Front. Plant Sci*. 7,551. doi: 10.3389/fpls.2016.00551

Zenni, R.D., Ziller, S.R., 2011. An overview of invasive plants in Brazil. *Brazilian Journal of Botany* 34(3), 431.

CAPÍTULO II

Quantificação de amiloplastos em rizomas de *Hedychium coronarium* sob influência da remoção da biomassa aérea e enriquecimento do solo com nitrogênio

Resumo

Introdução

A espécie clonal *Hedychium coronarium* é uma das principais plantas invasoras em ambientes ripários neotropicais. Parte desse sucesso tem sido atribuída à sua capacidade de armazenar uma grande quantidade de amido nos seus rizomas. Embora técnicas de controle mecânico dessa espécie tenham sido recomendadas, pouco se sabe sobre seu efeito no armazenamento de amido no sistema de rizomas.

Objetivo

Avaliar se a remoção da biomassa aérea e enriquecimento do solo com nitrogênio (N) afetam a reserva de amido do rizoma em *Hedychium coronarium*.

Métodos

Rizomas de *H. coronarium* foram colocados em caixas preenchidas com solo enriquecido e não enriquecido com N e submetidos a quatro tratamentos que combinaram a remoção e não remoção da biomassa aérea com 4, 8 e 12 meses de experimento. Análise de variância multifatorial (ANOVA) foi utilizada para identificar os efeitos da remoção da biomassa aérea e adição de N na porcentagem de amiloplastos por área nos rizomas de *H. coronarium*.

Resultados

Os resultados obtidos indicaram que a porcentagem de amiloplastos por área presente nos rizomas de *H. coronarium* diminuiu ao longo do tempo nos tratamentos com remoção da biomassa aérea independente da adição de N no solo.

Conclusão

Os sucessivos cortes mecânicos da biomassa aérea diminuíram o armazenamento das reservas de amido nos rizomas da planta independentemente da disponibilidade de N no solo, possivelmente devido ao consumo de suas reservas antes de conseguir atingir sua reposição.

Palavras-chave: Invasão biológica, Mata ripária, *Hedychium coronarium*, Nutrientes, Controle mecânico

1) Introdução

Uma das características importantes das plantas invasoras é a ocorrência de *trade-offs* como resposta ecológica a diferentes condições ambientais (Chen et al., 2019; Gonzales, 2010), onde essas espécies são capazes de investir recursos de forma diferenciada, em crescimento ou armazenamento de substâncias de reserva, de acordo com as condições a que estão submetidas (Castro et al., 2016).

Uma teoria eminente quanto à disseminação de espécies invasoras é sua distribuição em áreas naturais perturbadas causadas por intervenções antropogênicas (Catford, 2011; Schneider, 2007). O nitrogênio (N) do solo é o fator mais limitante para o crescimento e produtividade de plantas em ecossistemas terrestres (Elser et al., 2007; He, 2011), onde atividades antrópicas estão aumentando a deposição de N em todo o mundo (Nybakken et al., 2009) e dentre estas destaca-se uso intensivo de fertilizantes agrícolas que pode levar ao processo de eutrofização dos corpos hídricos e causar grandes danos ambientais (Reddy, 2018). Além disso, ambientes perturbados em estágios iniciais de sucessão são mais suscetíveis à invasão porque os recursos e as oportunidades de colonização são elevados (Calford, 2011).

O estudo anatômico dos órgãos vegetativos das plantas é de grande importância na geração de dados tanto para a identificação das plantas como para aspectos ecológicos, fisiológicos evolutivos (Metcalf e Chalk, 1985). A anatomia ecológica investiga a estrutura interna da planta em função de pressões ambientais, possibilitando a adaptação do organismo àquelas condições ou demonstrando vulnerabilidade a tais situações (Castro et al., 2009; Castro et al., 2021; Pereira, 2010) sendo que as respostas anatômicas podem ilustrar características que resultem em indícios de adaptação em determinadas mudanças ambientais (Pereira, 2010). Um exemplo dessa importância da anatomia pode ser exemplificada pelas macrófitas invasoras, cuja alta capacidade de se dispersarem e se tornarem dominantes em novos habitats está muitas vezes intimamente relacionada às adaptações do rizoma (Weber, 2011), tornando seu controle nos ambientes naturais cada vez mais difícil. Portanto, investigar as respostas morfológicas e fisiológicas de espécies invasoras à variabilidade na área introduzida é essencial para entender os fatores de sucesso da invasão (Williams et al., 2008).

Um dos principais carboidratos armazenados em rizomas de espécies clonais é o amido, que se distribui na região cortical (Apezzato-da-Glória e Carmello-Guerreiro, 2003) e é fundamental para processos funcionais das plantas, como por exemplo, o

fornecimento de energia necessária para as reações químicas, biológicas e para a síntese de outros compostos orgânicos (Thalmann e Santelia, 2017; Hartmann e Trumbore, 2016). Além disso, os carboidratos não estruturais, como o amido, sofrem transformações frequentes, incluindo a conversão de açúcar solúvel em amido para armazenamento ou a conversão de amido em açúcar solúvel para metabolismo (Hartmann e Trumbore, 2016). Portanto, o açúcar e o amido solúveis nos tecidos mantêm um *trade-off* dinâmico entre crescimento e armazenamento (Dietze et al., 2014), que podem representar resiliência das plantas em face às mudanças ambientais (Li, 2020).

Apesar do seu papel central na função da planta e na ciclagem de carbono, a compreensão da dinâmica de armazenamento, seus controles e resposta a estresses ambientais são muito limitados (Hartmann e Trumbore, 2016). Especificamente para espécies clonais invasoras, ainda é pouco claro como estratégias de controle frequentemente usadas (e.g. controle mecânico), interferem na dinâmica de armazenamento de reservas nos rizomas, que pode influenciar diretamente o sucesso do manejo dessas espécies. O objetivo deste trabalho é investigar como a remoção da biomassa aérea e adição de N afetam/alteram a capacidade de armazenamento de amido nos rizomas de *Hedychium coronarium*. Mais especificamente, pretendemos avaliar se há variação na quantidade de amiloplastos nos rizomas, após a remoção da parte aérea dessa espécie e também após a adição de N. Considerando a complexidade evidenciada nos *trade-offs* em plantas clonais, nesta pesquisa procuraremos responder às seguintes perguntas e testar as respectivas hipóteses a elas relacionadas:

1ª Pergunta: A porcentagem de amido nos rizomas é afetada pelo corte mecânico?

Hipótese: A quantidade de amido nos rizomas diminuirá em consequência dos sucessivos cortes mecânicos.

2ª Pergunta: O enriquecimento do solo com N tem efeito sobre a porcentagem de amido nos rizomas?

Hipótese: O enriquecimento do solo com N não altera a reserva de amido nos rizomas.

2) Material e Métodos

2.1. Descrição da espécie

A espécie *Hedychium coronarium* J. König (Zingiberaceae) é uma macrófita anfíbia encontrada em matas ripárias e brejos (Costa 2019; Couto e Cordeiro 2005) onde forma densos aglomerados (Chan et al. 2016). Sua principal forma de dispersão ocorre por meio de fragmentação dos rizomas, que podem ser levados a longas distâncias nos corpos d'água, possibilitando assim a invasão em novos trechos do mesmo corpo hídrico ou em outros associados (Catford e Jansson, 2014) possibilitando uma ampla distribuição em várias regiões, como o Havaí e América do Sul, incluindo a Floresta Ombrófila Densa (Zeni e Ziller, 2011). Esta espécie invade matas ripárias com grande capacidade de competição e plasticidade fenotípica, considerando fatores como luz, temperatura e umidade do solo (Pinheiro et al., 2021, Costa et al., 2019, Almeida, 2015) afetando negativamente a regeneração e a biodiversidade da comunidade vegetal (Castro et al. 2019, 2016). No Brasil, é comum encontrarmos essa invasora em áreas agrícolas ou pastagens próximas a zonas ripárias, o que, além dos impactos provocados pela substituição da vegetação, pode provocar um agravado desequilíbrio ambiental em consequência da deposição de nutrientes nestas áreas.

Estudos anteriores sugerem que *H. coronarium* pode acumular uma grande quantidade de amido nos rizomas sob condições favoráveis (Castro et al., 2021). Além das considerações ecológicas, os rizomas desta planta são utilizados na alimentação de animais de criação, e deste também se extrai a fécula que é utilizada para a confecção de doces e biscoitos (Martins, 2010; Pio Correa, 1969).

2.2) Delineamento experimental

O experimento foi realizado entre fevereiro de 2021 a fevereiro de 2022. Os rizomas de *H. coronarium* foram coletados no dia 11 de março de 2020 de uma profundidade média de 50 cm em áreas localizadas aproximadamente a 2 m da margem de uma represa (21°58'S e 47°53'W) dentro do campus da Universidade Federal de São Carlos. Para que todos os rizomas usados no experimento fossem submetidos à mesma condição de solo, umidade, luminosidade e interações abióticas logo após a coleta, os rizomas foram plantados em caixa plástica de 310 L preenchidas com solo argiloso e

mantidas em estufa sob temperatura ambiente, com regas manuais duas vezes na semana ao longo de 8 meses antes do início do experimento. Em fevereiro de 2021, os fragmentos de rizoma medindo aproximadamente 20 cm foram plantados individualmente em caixas plásticas de 17 L (515 × 300 × 150 mm), totalizando 96 caixas, que foram mantidas em uma sala climatizada com temperatura variando entre 20 a 25 °C, fotoperíodo de 12/12 h e umidade do solo mantida com rega manual de 500 mL/semana/caixa.

Para o experimento, as caixas foram distribuídas aleatoriamente em quatro tratamentos, com 24 caixas em cada um deles, os quais foram denominados: 1- “remoção da parte aérea+ adição de nitrogênio (N)”; 2- “remoção da parte aérea”; 3- “adição de N” e 4- “controle”, no qual não houve remoção dos rametas (da parte aérea) e nem enriquecimento do solo com N. Para o enriquecimento do solo, tivemos como referência a pesquisa de Soares et al. (2020), que estudando a fertilidade e estrutura da vegetação em zona ripária, verificou uma variação de N entre 1500 a 2250 mgdm⁻³ no solo de florestas ripárias restauradas na região de estudo. Assim, para o enriquecimento aplicamos 0,5g de uréia (45% de N) em fevereiro, junho e outubro de 2021, totalizando 1,5g. Nestas mesmas ocasiões, realizamos a remoção da biomassa aérea nos tratamentos com remoção, totalizando 3 cortes no decorrer do experimento.

Utilizamos a análise de crescimento destrutiva (Cardoso et al., 2006) para obtenção de dados histológicos, onde 6 bandejas de cada tratamento, selecionadas aleatoriamente, foram desmontadas no quarto e oitavo mês após a implantação do experimento, das quais removemos a biomassa aérea e subterrânea de *H. coronarium*.

As lâminas histológicas foram preparadas de acordo com a metodologia descrita por Kraus e Arduin (1997), onde 6 amostras de rizomas de *Hedychium coronarium* de cada tratamento foram seccionados à mão livre transversalmente e a fresco, que posteriormente foram coradas com Azul de Toluidina a 0,05% (O’Brien et al., 1964) por 3 minutos e lavadas com água destilada. A presença de grãos de amido foi identificada pelo emprego de lugol (Langeron, 1949).

Após a confecção das lâminas, foram feitas capturas de imagens do material preparado em microscópio óptico Leica DM LB com câmera digital Leica DC 300 F diretamente acoplada ao microscópio óptico e computador. As escalas micrométricas foram obtidas sob as mesmas condições ópticas utilizadas. Para cada lâmina, obtivemos a porcentagem de área de seção transversal ocupada por amiloplastos no software Image J

(Schneider et al., 2012), onde obtivemos as porcentagens médias para os quatro tratamentos nos quais os rizomas foram submetidos.

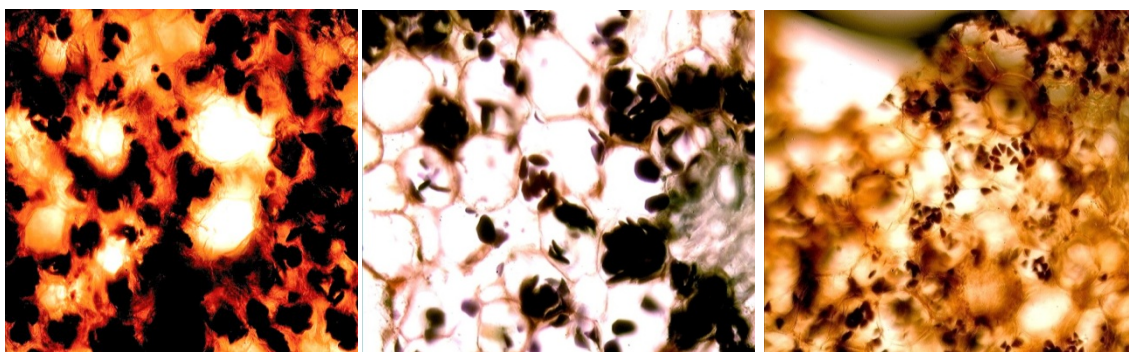
2.3) Análises estatísticas

Utilizamos análise de variância (ANOVA) multifatorial para identificar o efeito da remoção de biomassa aérea (com e sem corte), adição de N (com e sem adição) e momento de corte (4, 8 ou 12 meses após o início do experimento), assim como a interação entre esses fatores, na porcentagem da área de seção transversal nos rizomas de *H. Coronarium* ocupada por amiloplastos. A aderência dos dados aos pressupostos de normalidade e homocedasticidade da ANOVA foi avaliada a partir dos testes de Shapiro-Wilk e Levene, respectivamente. No caso de efeitos significativos dos tratamentos e interações, realizamos comparações pareadas utilizando o teste *post-hoc* de Tukey para comparar todas as combinações de tratamentos entre si. As análises foram realizadas no ambiente R (R Development Core Team, 2021).

3) Resultados

Rizomas de *H. coronarium* exibiram diferenças nas porcentagens de amiloplastos por área em resposta à remoção de biomassa aérea (Figura 1). No momento do primeiro corte não houve diferenças entre os tratamentos de remoção; entretanto, tanto no corte 2 ($p=0.225$) como no corte 3 ($p=0.003$), a porcentagem de amiloplastos no tratamento com remoção da biomassa aérea foi mais de cinco vezes maior comparado ao tratamento sem remoção (Figura 2). Já em relação à adição de N não foram encontradas diferenças significativas entre os tratamentos (Figura 2).

Com N + Remoção



Corte 1 - 43%

Corte 2 - 23,18%

Corte 3- 16,12%

Com N sem Remoção

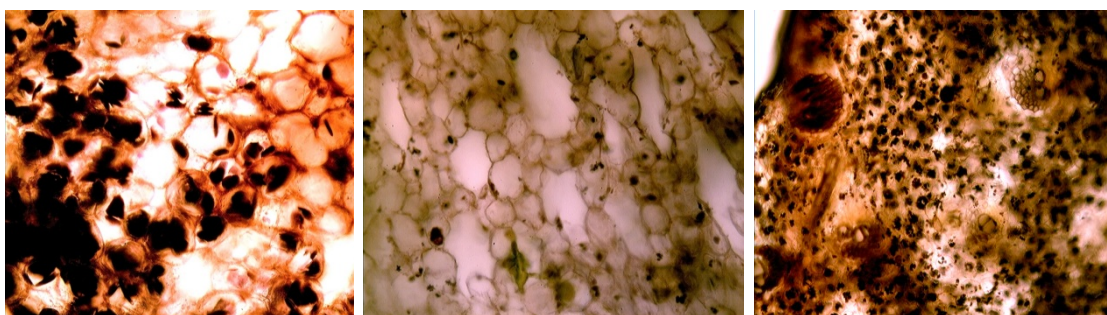


Corte 1- 30,93%

Corte 2- 29,51%

Corte 3- 19,71%

Sem N + Remoção

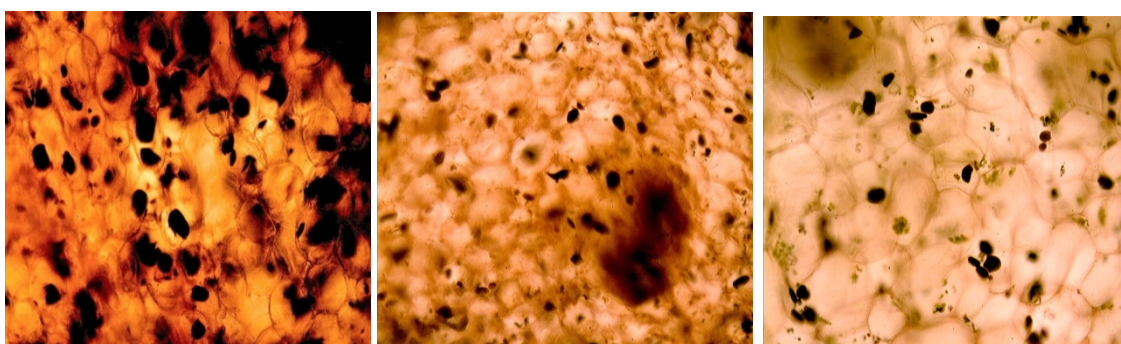


Corte 1- 30,88%

Corte 2- 9,71%

Corte 3- 6,36%

Controle



Corte 1-34,13%

Corte 2- 10,45%

Corte 3- 4,09%

Figura 1: Efeito da remoção da biomassa aérea e adição de N no solo na porcentagem de amiloplasto nos rizomas de *Hedychium coronarium*.

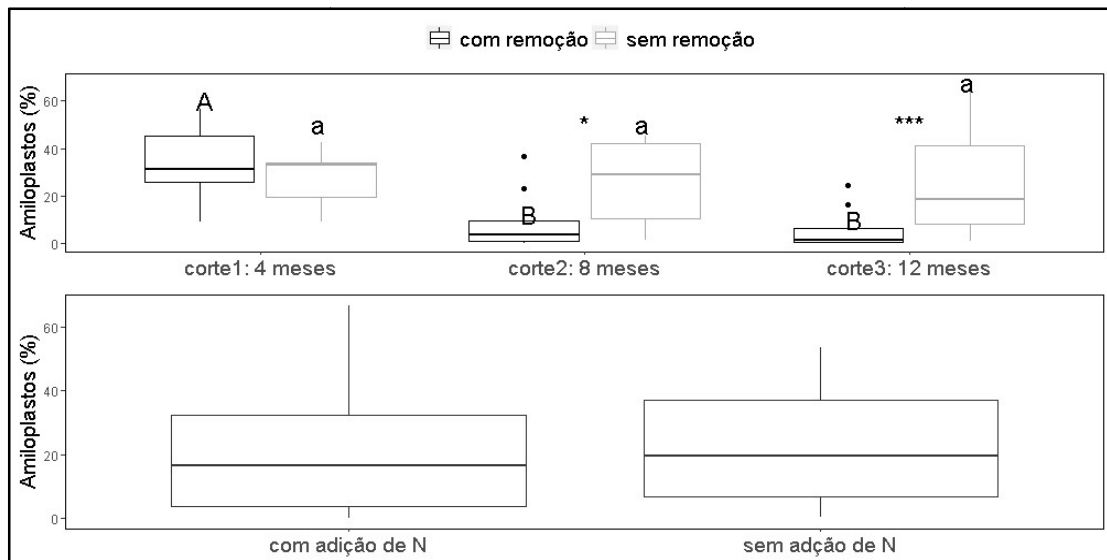


Figura 2: Efeito da remoção da biomassa aérea e adição de N no solo na porcentagem de amiloplasto nos rizomas de *Hedychium coronarium*. Linhas horizontais indicam valores médios. Letras diferentes minúsculas indicam diferenças estatisticamente significativas entre tratamentos com e sem remoção dentro de cada período de corte, enquanto letras em caixa alta diferentes indicam diferenças entre cortes 1, 2 e 3 dentro de cada combinação de remoção e adição de N.

4) Discussão

Encontramos que a porcentagem de amiloplastos por área presente nos rizomas de *H. coronarium* diminuiu ao longo do tempo nos tratamentos com remoção da biomassa aérea independente da adição de N no solo. Essa resposta anatômica observada neste estudo sugere que a remoção da biomassa aérea pode diminuir o armazenamento das reservas de amido planta, demonstrando claramente a eficiência da remoção da biomassa aérea no controle desta planta invasora.

Trade-offs no uso de recursos implicam que as plantas podem armazenar açúcares solúveis e amido, utilizando-os quando necessário em processos fundamentais para sua sobrevivência, crescimento, defesa e reprodução (Hiinman e Fridley, 2018; Chen et al., 2019). Alguns estudos mostraram que a quantidade de amido armazenado pode estar relacionada à frequência e à intensidade da perturbação ambiental (You et al. 2017; Suzuki e Stuefer 1999; Iwasa e Kubo, 1997). Em nosso estudo verificamos que a quantidade de amido no rizoma diminuiu ao longo do tempo quando se fez a retirada da biomassa aérea e que o enriquecimento do solo com nitrogênio não interferiu neste aspecto. Este resultado sugere que os sucessivos cortes dos rametas podem impedir o acúmulo de amido nos rizomas, de forma independente dos recursos disponíveis no solo.

Embora poucos trabalhos tenham investigado atributos anatômicos de espécies exóticas invasoras, um estudo recente com *H. coronarium* mostrou que a quantidade de amiloplastos nos rizomas da espécie responde a diferenças no regime hidrológico (Castro et al., 2021). Consistente com esse resultado, identificamos mudanças rápidas na anatomia dos rizomas da espécie em resposta a cortes sucessivos.

O estudo anatômico desta planta invasora nos permitiu relacionar a abundância de amido no córtex celular e verificar possíveis tendências adaptativas da planta em relação à retirada da biomassa aérea e adição de N no solo, onde evidenciamos a capacidade dessa espécie em ajustar suas reservas às condições ambientais locais, uma vez que as características dos indivíduos possuem um significado ecológico e que podem indicar estratégias do uso de recursos, como o amido presente no rizoma da planta.

Nossos resultados apontam que o N não limita o acúmulo de reservas e que a remoção da biomassa aérea, a partir do segundo tempo de corte mostrou uma diminuição na quantidade dos amiloplastos, o que confere à planta uma diminuição da sua reserva energética implicando, assim na diminuição de seu crescimento no decorrer do tempo. A diminuição dos amiloplastos no decorrer do tempo de corte apresenta-se como uma estratégia adequada no manejo e controle desta macrófita anfíbia invasora.

5) REFERÊNCIAS

- Almeida, R.V., 2015. Invasividade de *Hedychium coronarium* J. Koenig (Zingiberaceae) em diferentes umidades do solo. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos.
- Apezato-da-Glória, B., Carmello-Guerreiro, S.M., 2006. Anatomia vegetal. 2ª Ed. Viçosa: Editora UFV. 438 p.
- Callaway, R.M., Aschehoug, E.T., 2000. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science* 290, 521–523.
- Cardoso, G.D., Alves, P.L.C.A., Beltrão, N.E.M., Barreto, A.F., 2006. Uso da análise de crescimento não destrutiva como ferramenta para avaliação de cultivares. *Revista de biologia e ciências da terra*. 6 (2), 79-84.
- Castro, W.A.C., Almeida R., Leite, M., Marrs, R., Matos, D.S., 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.
- Castro, W.A.C., Almeida, R.V., Xavier, R.O., Bianchini, I.J., Moya, H., Matos, D.M.S., 2019. Litter accumulation and biomass dynamics in riparian zones in tropical South America of the Asian invasive plant *Hedychium coronarium* J. König (Zingiberaceae). *Plant Ecology & Diversity*. doi: 10.1080/17550874.2019.1673496

- Castro, E. M., Pereira, F. J., PAIVA, R., *Histologia Vegetal: estrutura e função dos órgãos vegetativos*. Lavras: UFLA, 2009. 234 p.
- Catford, J.A., Daehlerb, C.C., Murphyc, H.T., Sheppard, A.W. et al., 2011. Flow regulation reduces native plant cover and facilitates exotic invasion in riparian wetlands. *Journal of Applied Ecology*. 48 (2), 432-442. doi:10.1016/j.ppees.2011.12.002
- Catford, J.A., Jansson, R., 2014. Drowned, buried and carried away: Effects of plant traits on the distribution of native and alien species in riparian ecosystems. *New Phytologist*. 204, 19–36, <https://doi.org/10.1111/nph.12951>
- Chan FT, MacIsaac HJ, Bailey SA., 2016. Survival of ship biofouling assemblages during and after voyages to the Canadian Arctic. *Mar Biol*. 163, 250. doi: 10.1007/s00227-016-3029-1
- Chen, D., Ashfaq, A., Xiao-Hui, Y., et al., 2019. A multi-species comparison of selective placement patterns of ramets in invasive alien and native clonal plants to light, soil nutrient and water heterogeneity. *Science of the Total Environment*. 657, 1568–1577. doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.12.099
- Costa, R.O., Markowitsch, J.C., Grombone-Guaratini, M.T., Matos, D.M.S., 2019. Chemical characterization and phytotoxicity of the essential oil from the invasive *Hedychium coronarium* on seeds of Brazilian riparian trees. *Flora*. 257, 151411. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2019.05.010>
- Couto, O S., Cordeiro, R.M.S., 2005. Manual de reconhecimento de espécies vegetais da restinga do Estado de São Paulo. Centro de Editoração da Secretaria do Meio Ambiente, Departamento Estadual de Proteção de recursos Naturais, São Paulo.
- Davis, M. A. 2009. *Invasion biology*. Oxford University Press on Demand.
- Dechoum MS, Ziller SR., 2013. Métodos para controle de plantas exóticas invasoras. *Biotemas* 26(1): 69-77. doi: 10.5007/2175-7925
- Dietze, M. C., Sala, A., Carbone, M. S., Czimczik, C. I., Mantooth, J. A., Richardson, A. D., Vargas, R., 2014. Nonstructural carbon in plants. *Annual Review of Plant Biology*, 65, 667–687. doi:// 10.1146/annurev-arplant-050213-040054
- Elser, J.J., Bracken, M.E.S., Cleland, E.E., Gruner, D.S., Harpole, W.S., Hillebrand, H. et al., 2007. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*. 10, 1135–1142.
- Ehrenfeld, J. G., 2010. Ecosystem Consequences of Biological Invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 41 (1), 59–80.
- Feldman, S.R., Gattuso, S.J., Lewis, J.P., 2007. The development of the tussock of a clonal grass. *Interciência*. 32 (6), 399-403.
- González, A.L., Kominoski, J.S., Danger, M., Ishida, S. Et al., 2010. Can ecological stoichiometry help explain patterns of biological invasions? *Oikos*. 119, 779–790. doi: 10.1111/j.1600-0706.2009.18549.x

- Hartmann, H., Trumbore, S., 2016. Understanding the roles of nonstructural carbohydrates in forest trees – From what we can measure to what we want to know. *New Phytologist*. 211, 386–403. <https://doi.org/10.1111/nph.13955>
- He, W.M., Yu, G.L., Sun, Z.K., 2011. Nitrogen deposition enhances *Bromus tectorum* invasion: biogeographic differences in growth and competitive ability between China and North America. *Ecography*. 34(6), 1059-1066. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2011.06835.x>
- Hendrix D.L., 1993. Rapid extraction and analyses of nonstructural carbohydrates in plant tissues. *Crop Science*. 33, 1306-1311.
- Hinman, E.D., Fridley, Jason D., 2018. To spend or to save? Assessing energetic growth-storage tradeoffs in native and invasives plants. *Oecologia*, 188 (3), 659-669. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4177-4>
- Iwasa, Y., Kubo, T., 1997. Optimal size of storage for recovery after unpredictable disturbances *Evol. Ecol.* 11(44), 41-65.
- Kennedy, T. A., Naeem, S., Howe, K. M., Knops, J. M., Tilman, D., Reich, P., 2002. Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature*. 417(6889), 636-638.
- Kissmann, K..G., Groth, D., 1991. Plantas infestantes e nocivas. Basf Brasileira. São Paulo.
- Kraus, J.E., Arduin, M. 1997. Manual básico de métodos em morfologia vegetal. Editora da Universidade Rural, 198.
- Langeron, M., 1949. Précis de microscopie. Paris, Masson et Cie. 7^a Ed, 1430.
- Li T., Luo P., Luo, C., Yang, H., Li, Y.J., Zuo, D.D. et al., 2020. Long-term empirical monitoring indicates the tolerance of the giant panda habitat to climate change under contemporary conservation policies. *Ecol. Indic.* 110, 105886.
- Martins, M.B.G., Caravante, A.L.C., Apezato-Da-Glória, B., et al., 2010. Caracterização anatômica e fitoquímica de folhas e rizomas de *Hedychium coronarium* J. König (Zingiberaceae). *Rev. Bras. Pl. Med. Botucatu*. 12(2), 179-187.
- Metcalf, C. R., L. Chalk., 1985. *Anatomy of Dicotyledons*. V. 2. Clarendon press, Oxford.
- Nybakken, L., Johansson, O., Palmqvist, K., 2009. Defensive compound concentration in boreal lichens in response to simulated nitrogen deposition. *Glob Change Biol.* 15, 2247–2260. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01853.x>
- O'brien, T. P., Feder, N., Mccully, M. E., 1965. Polychromatic staining of plant cellwalls by toluidine blue O. *Protoplasma* 59(2), 368-373.
- Pio Correa, M., 1969. Dicionário de plantas úteis do Brasil e das exóticas cultivadas. Rio de Janeiro: Ministério da Agricultura. 4, 674-5.
- Pereira, I.M., Botelho, S.A., Van den Berg, E. et al., 2010. Caracterização ecológica de espécies arbóreas ocorrentes em ambientes de mata ciliar, como subsídio à recomposição de áreas alteradas nas cabeceiras do Rio Grande, Minas Gerais, Brasil. *Ciência Florestal*, Santa Maria, 20(2), 235-253.

- Pereira, J.R.A., Junior, P.R., 1995. Manual Prático de Avaliação Nutricional de Alimentos. Fundação de Estudos Agrários Luiz de Queiroz. FEALQ. Piracicaba. São Paulo. 34p.
- Perrings, C., Burgiel, S., Lonsdale, M., Mooney, H., Williamson, M., 2010. International cooperation in the solution to trade-related invasive species risks a. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1195(1), 198-212.
- Pinheiro, A.M., Matos, D.M.S., Dawson, W., Xavier, R.O., 2021. Effect of rhizome exposure to contrasting abiotic conditions on the performance of the invasive macrophyte *Hedychium coronarium* J. Koenig (Zingiberaceae). *Plant Ecol.* 222, 375- 385. <https://doi.org/10.1007/s11258-020-01112-2>
- R Development Core Team, 2021. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Reddy, V. R., Cunha, D. G. F., Kurian, M., 2018. A Water–Energy–Food Nexus Perspective on the Challenge of Eutrophication. *Water* 10, 101. <https://doi.org/10.3390/w10020101>
- Santos, S. B., Pedralli, G., Meyer, S. T., 2005. Aspectos da fenologia e ecologia de *Hedychium coronarium* (Zingiberaceae) na estação ecológica do Tripuí, Ouro Preto-MG. *Planta daninha*. 23, 175-180.
- Schneider, R.K., Helmuth, B., 2007. Spatial variability in habitat temperature may drive patterns of selection between an invasive and native mussel species. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 339, 157–67.
- Soares, J.A.H., Souza, A.L.T., Pestana, L.F.A., Tanaka, M.O., 2020. Combined effects of soil fertility and vegetation structure on early decomposition of organic matter in a tropical riparian zone. *Ecological Engineering*. 152, 105899. [//doi.org/10.1016/j.ecoleng.2020.105899](https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2020.105899)
- Suzuki, J., Stuefer, J.F., 1999. On the ecological and evolutionary significance of storage in clonal plants. *Plants Species Biology*. 14, 11-17.
- Thalmann, M., Santelia, D., 2017. Starch as a determinant of plant fitness under abiotic stress. *New Phytologist*. 214, 943-951. [//doi.org/10.1111/nph.14491](https://doi.org/10.1111/nph.14491)
- Van Kleunen, M., Dawson, W., Maarel, N. 2016. Characteristics of successful alien plants. *Invasion Genetics: The Baker and Stebbins Legacy*, 40-56. <https://doi.org/10.1002/9781119072799.ch3>
- Vilá, M., Ibáñez, I., 2011. Plant invasions in the landscape. *Landsc Ecol Rev.* 26 (4), 461–472. doi: 10.1007/s10980-011-9585-3
- Vitousek, P.M., D’Antonio, C.M., Loope, L.L., Westbrooks, R., 1997. Biological invasions as global environmental change. *Am. Sci.* 84, 468–478.
- You, C., Wu, F., Gan, Y., Yang, W., 2017. Grass and forbs respond differently to nitrogen addition: a metaanalysis of global grassland ecosystems. *Scientific Reports*. 7, 1563. doi:10.1038/s41598-017-01728-x
- Weber, E., 2011. Strong regeneration ability from rhizome fragments in two invasive clonal plants (*Solidago canadensis* and *S. gigantea*). *Biological Invasions*. 13, 2947-2955. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-9977-y>

Williams, J.L., Auge, H., Maron, J.L., 2008. Different gardens, different results: native and introduced populations exhibit contrasting phenotypes across common gardens. *Oecologia* 157: 239-248. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1075-1>

You, C., Wu, F., Gan, Y., Yang, W., 2017. Grass and forbs respond differently to nitrogen addition: a metaanalysis of global grassland ecosystems. *Scientific Reports*. 7, 1563. doi:10.1038/s41598-017-01728-x

Zenni, R.D., Ziller, S.R., 2011. An overview of invasive plants in Brazil. *Brazilian Journal of Botany* 34(3), 431. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042011000300016>

CAPÍTULO III

Influência da remoção dos rametas e adição de nitrogênio no crescimento de *Hedychium coronarium* J. König (Zingiberaceae)

LILIAN AP. ARANTES DE MATTOS

¹ Department of Hydrobiology, Federal University of São Carlos, Rod. Washington Luís, Km 235- 13565-905. São Carlos/SP, Brazil.

* E-mail: lilianarantes@yahoo.com.br+5516 3351-8308 (corresponding author)

Resumo

Introdução

O crescimento clonal pode conferir uma alta capacidade de crescimento e a capacidade de manter esse alto desempenho em condições abióticas e densidades populacionais diferentes. *Hedychium coronarium* apresenta um crescimento clonal eficiente, sugerindo que este mecanismo de alocação de energia potencializa o sucesso desta planta invasora em habitats heterogêneos. Entretanto, pouco se sabe sobre o padrão de crescimento de rametas de *H. coronarium*, bem como sua resposta a ações de controle ou diferentes condições de crescimento.

Objetivo

Avaliar a dinâmica de crescimento de rametas de *H. coronarium* em resposta às condições de remoção da biomassa aérea e enriquecimento do solo com N.

Método

Rizomas de *H. coronarium* foram colocados em caixas preenchidas com solo enriquecido e não enriquecido com N e submetidos a quatro tratamentos que combinaram a remoção e não remoção da biomassa aérea com 4, 8 e 12 meses de experimento. A análise de variância multifatorial foi utilizada para identificar os efeitos da remoção de biomassa aérea, adição de N, número de cortes no crescimento máximo dos rametas, diâmetro, número de folhas e número de rametas em *H. coronarium*.

Resultados

Os resultados obtidos indicaram que o crescimento em comprimento de *H. coronarium* possui um padrão logístico. De um modo geral houve uma tendência à redução ao comprimento dos rametas nos tratamentos com e sem remoção da biomassa aérea e a adição de N não teve um efeito consistente na dinâmica de crescimento da espécie.

Conclusão

Os sucessivos cortes mecânicos da biomassa aérea causaram uma diminuição do número de rametas e do crescimento máximo ao longo do tempo do experimento. A redução na produtividade de *H. coronarium* em resposta à remoção da biomassa aérea parece estar relacionada à produção de rametas menores com crescimento mais lento. Isso sugere que a morfologia dos rametas é alterada em resposta à remoção mecânica.

1) Introdução

Um dos fatores que explicam o sucesso da distribuição e estabelecimento de espécies invasoras é seu padrão de crescimento como resposta às condições ambientais (Wang et al., 2021).

Uma das teorias relacionadas à distribuição de espécies invasoras é sua ocorrência em áreas perturbadas causadas por pressões antropogênicas (Catford, 2011; Schneider 2007), como por exemplo o uso excessivo de fertilizantes agrícolas, que podem acarretar grandes danos ambientais devido ao processo de eutrofização dos corpos hídricos (Penuelas, 2009).

Esses fertilizantes aumentam a quantidade de nitrogênio no solo, podendo afetar o crescimento das plantas. O nitrogênio está ligado à alocação do crescimento das plantas pelo envolvimento direto com reguladores de crescimento (Marschner, 1995). As respostas das plantas quanto à disponibilidade de nitrogênio sugerem que o nitrogênio tem um status preferencial entre os nutrientes minerais, consistente com o fato de ser o nutriente mineral requerido em maior quantidade pelas plantas e que sua disponibilidade é grande na maioria dos ambientes (Rubio et al., 2003).

As plantas invasoras muitas vezes possuem plasticidade fenotípica maior quando comparadas às espécies não invasivas (Davidson et al., 2011), possibilitando ocupar diferentes condições abióticas de um ecossistema (Pinheiro et al., 2021). Embora os recursos ambientais possam limitar a distribuição da maioria das espécies invasoras, algumas plantas clonais apresentam padrões de crescimento e compensação entre as fases de colonização e competição (Zobel, 2010) através da plasticidade fenotípica como estratégia adaptativa quando submetidas a diferentes condições abióticas (Ikegami et al., 2007; Pinheiro et al., 2021), onde os distúrbios e heterogeneidades ambientais são tidas como pressões seletivas e podem estar inerentes à evolução de características que estão associadas ao crescimento e mobilidade clonal (Van Kleunen et al., 2007). Entre outras características, essa plasticidade pode se manifestar em termos do padrão de crescimento clonal, incluindo mudanças na morfologia, taxa de crescimento e abundância dos rametas em resposta a condições abióticas locais (Castro et al., 2019; Xavier et al., 2019).

Dentro das limitações da estrutura da paisagem, a abundância de uma espécie resulta de sua capacidade de dispersão e de sua capacidade de explorar novo habitat e nele persistir (Herben et al., 2014). Sendo assim, o crescimento clonal confere um

importante papel da mobilidade clonal na geração de padrões de vegetação (Zobel et al., 2010), disputa por espaço e armazenamento de recursos sem os custos da reprodução sexuada (Silvertown e Charlesworth, 2001).

A planta *Hedychium coronarium* é um exemplo do tão problemático e complexo que é o controle de macrófitas clonais invasoras, as quais mostram ter alta capacidade adaptativa a diferentes condições abióticas ambientais em zonas úmidas (Pinheiro et al., 2021), devido ao efetivo mecanismo de integração fisiológica presente nas espécies clonais (de Kroon et al., 2005) e também ao investimento em crescimento (Santos, 2005) e rebrotamento (Tunison, 1991) resultando em grande produção de biomassa acima do solo (Castro et al., 2016, 2019).

Diante da dificuldade e complexidade do controle das plantas invasoras clonais, onde técnicas de controle e restauração para *H. coronarium* foram examinadas apenas recentemente (Machado et al., 2020) o corte é uma forma comum de controle mecânico de espécies invasoras (Marrs, 2006) e que garante uma retirada máxima de carboidratos e nutrientes das reservas do rizoma (Williams e Foley, 1976). Assim, o corte mecânico dos rametas é uma importante estratégia de manejo para o controle de espécies invasoras e como técnica de restauração ecológica local (Marrs, 1998, 2008; Jacquemart et al., 2003).

O crescimento compensatório é definido como uma resposta positiva da planta frente ao dano, podendo resultar no aumento da biomassa ou aptidão que normalmente não ocorre na ausência de desfolha (Stevens, et al., 2008; Poveda et al., 2010; Fornoni, 2011). Esse mecanismo compensatório abrange várias respostas de crescimento à herbivoria, desde a supercompensação, quando ocorre, maior crescimento em plantas danificadas do que em não danificadas e até a compensação completa, quando não ocorre nenhuma diferença no crescimento entre plantas danificadas e não danificadas (Belsky, 1986).

Compreender melhor os mecanismos que conduzem às invasões de plantas é fundamental para estudos da invasão biológica e é crucial para o manejo de plantas invasoras (Kuebbing e Nuñez, 2015). No intuito de entender se o corte mecânico e adição de nitrogênio (N) no solo afetam o padrão de crescimento e controle de *H. coronarium*, nesta pesquisa quantificamos o comprimento total da planta, diâmetro basal e número de folhas a fim de responder às seguintes perguntas e testar as respectivas hipóteses a elas relacionadas:

- 1ª Pergunta: *O comprimento total e a taxa de crescimento são afetados pelo corte mecânico e adição de N?*

Hipótese: Os sucessivos cortes mecânicos diminuirão o comprimento total e taxa de crescimento da planta ao longo do tempo devido à diminuição da reserva energética.

- 2ª Pergunta: *O diâmetro basal final dos rametas é afetado pelo corte mecânico e adição de N?*

Hipótese: O diâmetro basal final dos rametas diminuirá após os sucessivos cortes mecânicos.

- 3ª Pergunta: *O número de folhas é afetado pelo corte mecânico e adição de N?*

Hipótese: O número de folhas diminui após os sucessivos cortes.

- 4ª Pergunta: *O número de rametas é afetado pelo corte mecânico e adição de N?*

Hipótese: O número de rametas diminui após os sucessivos cortes devido à diminuição da reserva energética.

- 5ª Pergunta: *O enriquecimento do solo com nitrogênio tem efeito sobre o comprimento total e o diâmetro basal final?*

Hipótese: O enriquecimento do solo com nitrogênio aumentará o comprimento total e diâmetro basal final.

- 6ª Pergunta: *O enriquecimento do solo com nitrogênio tem efeito sobre o número de folhas?*

Hipótese: O número de folhas aumentará com o enriquecimento do solo com nitrogênio.

2) Material e Métodos

2.1) Descrição da espécie

Hedychium coronarium J. König (Zingiberaceae) é uma macrófita anfíbia (Lorenzi e Souza, 1995), herbácea, perene e rizomatosa (Macedo, 1997), comumente encontrada em matas ripárias e brejos (Costa, 2019; Couto e Cordeiro, 2005), onde as folhagens de

seus rametas formam densos aglomerados (Chan et al., 2015). Conhecida popularmente como lírio-do-brejo, mariazinha-do-brejo e gengibre-branco (Kissmann e Groth, 1999), sua principal forma de dispersão ocorre por meio de fragmentação dos rizomas, que podem ser levados a longas distâncias nos corpos d'água, facilitando a invasão em novos trechos do recurso hídrico (Catford e Jansson, 2014). Esta planta é nativa do Himalaia, na Ásia tropical (Macedo, 1997), e encontra-se amplamente distribuída em várias regiões, como o Havá e América do Sul, incluindo o Brasil, principalmente na Floresta Ombrófila (Zeni e Ziller, 2011). Esta espécie possui bastante resiliência para se adaptar a diferentes condições ambientais abióticas devido à sua plasticidade fenotípica e potencial competitivo (Pinheiro et al., 2021; Costa et al., 2019; Almeida, 2015), afetando negativamente a regeneração e a biodiversidade da comunidade vegetal (Castro et al., 2019, 2016). No Brasil, é comum encontrarmos essa invasora em áreas agrícolas, pastagens ou áreas urbanas próximas a zonas ripárias, o que causa impactos ambientais provocados pela substituição da vegetação nativa (Bellini e Becker, 2021; Soares, 2020), como alteração da amplitude térmica e a interceptação de luz, chuva, sombreamento e acúmulo de serapilheira produzidos pelas altas taxas de crescimento vegetativo desta planta, que prejudicam a germinação de sementes e a emergência de plântulas nativas (Costa, 2019; Currie et al., 2014).

2.2) Delineamento experimental

O experimento foi realizado entre fevereiro de 2021 a fevereiro de 2022 no Laboratório de Ecologia da Conservação do Departamento de Hidrobiologia da Universidade Federal de São Carlos (UFSCar – campus de São Carlos). Em trabalho de campo realizado no dia 11 de março de 2020, rizomas de *H. coronarium* foram retirados do solo, a uma profundidade média de 50 cm, em áreas localizadas aproximadamente a 2 m da margem de uma represa (localizada nas coordenadas 21°58'S e 47°53'W) dentro do campus de São Carlos da UFSCar, para que todos os rizomas usados no experimento fossem submetidos às mesmas condições de solo, considerando o tipo de solo, umidade, luminosidade e interações abióticas. Logo após a coleta, eles foram plantados em caixas d'água plásticas de 310 L, preenchidas com solo argiloso e mantidas em estufa sob temperatura ambiente, com regas manuais duas vezes na semana ao longo de 8 meses antes do início do experimento. Em fevereiro de 2021, 96 fragmentos de rizomas de aproximadamente 20 cm foram plantados em caixas plásticas individuais de 17 L (515 × 300 × 150 mm). As 96 caixas com um fragmento de rizoma cada foram mantidas em uma

sala climatizada com temperatura variando entre 20 a 25 °C, fotoperíodo de 12/12 h e umidade do solo mantida com rega manual de 500 mL/semana/caixa.

As caixas plásticas foram distribuídas aleatoriamente em quatro tratamentos, com 24 caixas em cada um deles, os quais foram denominados: 1) “remoção+ adição de N”, no qual as amostras estavam em solo enriquecido com nitrogênio (N) e os rametas foram cortados; 2) “remoção”, correspondente a amostras que os rametas foram cortados também, porém não foi adicionado nitrogênio no solo; 3) “adição de nitrogênio”, referente a amostras em que não foi feita a remoção dos rametas, mas que o solo foi enriquecido com N; e 4) “controle”, no qual não houve remoção dos rametas e nem enriquecimento do solo com N.

Para o enriquecimento do solo, tivemos como referência a pesquisa de Soares et al. (2020), que, estudando a fertilidade e estrutura da vegetação em zona ripária, verificou uma variação de N entre 1500 a 2250 mgdm⁻³ no solo de florestas ripárias restauradas na região de estudo. Assim, aplicamos em cada caixa plástica dos tratamentos com adição de N 0.5g de uréia (45% de N) em fevereiro, junho e outubro de 2021, totalizando 1.5g. Nestas mesmas ocasiões, realizamos a remoção total da biomassa aérea nos tratamentos com remoção, totalizando 3 cortes no decorrer do experimento.

As medições de crescimento relativas ao comprimento total, diâmetro basal e número de folhas foram feitas semanalmente durante 12 meses. Para a obtenção do crescimento máximo da planta foi utilizado uma fita métrica e para a obtenção do diâmetro foi medido com o auxílio de um paquímetro.

2.3) Análise dos dados

Utilizamos modelos lineares e não lineares para quantificar o efeito do tempo de corte (um corte após 4 meses, dois cortes regulares ao longo 8 meses ou três cortes regulares ao longo 12 meses), remoção da biomassa aérea (remoção a cada 4 meses ou controle) e adição de N (com ou sem adição de N) do padrão de crescimento de rametas de *H. coronarium*. Primeiramente, para todos os rametas que sobreviveram até o final do período de duração do experimento para os respectivos tratamentos, ajustamos o crescimento em altura a uma logística com três parâmetros: (1) assíntota, que representa o tamanho máximo; (2) tempo no momento de tamanho médio, que representa o tempo necessário para atingir metade do tamanho máximo; (3) escala, o inverso da inclinação da

curva no ponto de inflexão, que representa quão rápido o indivíduo cresce após o crescimento inicial, com valores menores indicando crescimento mais rápido .

Em seguida, usamos modelos lineares generalizados mistos para estimar o efeito do período de corte, remoção e adição de N dos valores de cada um dos três parâmetros obtidos para todos os rametas emergentes, assim como para o diâmetro dos rametas, considerando cada uma das caixas como efeito aleatório. Para quantificar o efeito dos mesmos tratamentos no número de rametas emergentes, usamos modelos lineares generalizados. Selecionamos como melhores modelos aqueles com menores valores de AIC; quando a diferença entre modelos foi menor do que dois, selecionamos os modelos mais simples. No caso de efeitos significativos, comparamos todas as combinações de tratamentos entre si no pacote “emmeans”. Todas as análises foram realizadas no ambiente R (R Core Team, 2022).

3) Resultados

3.1) Padrão de crescimento

Em geral, o crescimento em comprimento dos rametas de *H. conorarium* seguiu um padrão consistente com o crescimento logístico, composto por um período inicial de crescimento mais lento, seguido por um momento de crescimento máximo (ponto de inflexão da curva logística) e um período final de desaceleração, até que o comprimento máximo (assíntota) fosse atingido (Figura 1). Entretanto, após 4 meses de desenvolvimento (antes do 1º corte), nas caixas destinadas aos tratamentos de remoção sucessiva da biomassa aérea, o tamanho máximo dos rametas foi 30 % maior no tratamento com adição de N (Figura 1, Figura 2^a, Tabela 1). Além disso, tanto no tratamento de remoção quanto no tratamento controle houve uma tendência de redução do comprimento máximo ao longo do período experimental, associada, sobretudo, a uma redução no tamanho final no período final de monitoramento (antes do 3º corte, após 12 meses de desenvolvimento) (Figura 1, Figura 2). Esse declínio foi acompanhado por uma redução no período de crescimento (menores valores para inflexão da curva logística), sobretudo após dois cortes sucessivos da biomassa aérea (Figura 2b).

3.2. Densidade e morfologia dos rametas

O diâmetro dos rametas de *H. conorarium*, em geral, mudou pouco durante o período de crescimento, por isso avaliamos apenas o efeito dos tratamentos experimentais

no diâmetro final. O diâmetro final dos rametas produzidos diminuiu ao longo do experimento independentemente da adição de N e remoção da biomassa aérea, com uma redução de quase 50% dos valores iniciais (após 4 meses) em relação aos valores do 3º corte (após 12 meses; Tabela 2, Figura 3^a). Por outro lado, também independentemente do tratamento de adição de N e remoção, o número de folhas por rameta diminuiu do primeiro (4 meses) para o segundo (8 meses) período de avaliação (Tabela 2; Figura 3b). Conforme esperado, após o primeiro corte, o número de rametas por rizoma foi consistentemente maior no tratamento controle em relação ao tratamento com remoção da biomassa aérea (Figura 4); além disso, na última amostragem, houve uma redução do número de rametas no tratamento com adição de N, que nessa amostragem foi significativamente menor em relação ao tratamento sem adição de N (Figura 4b).

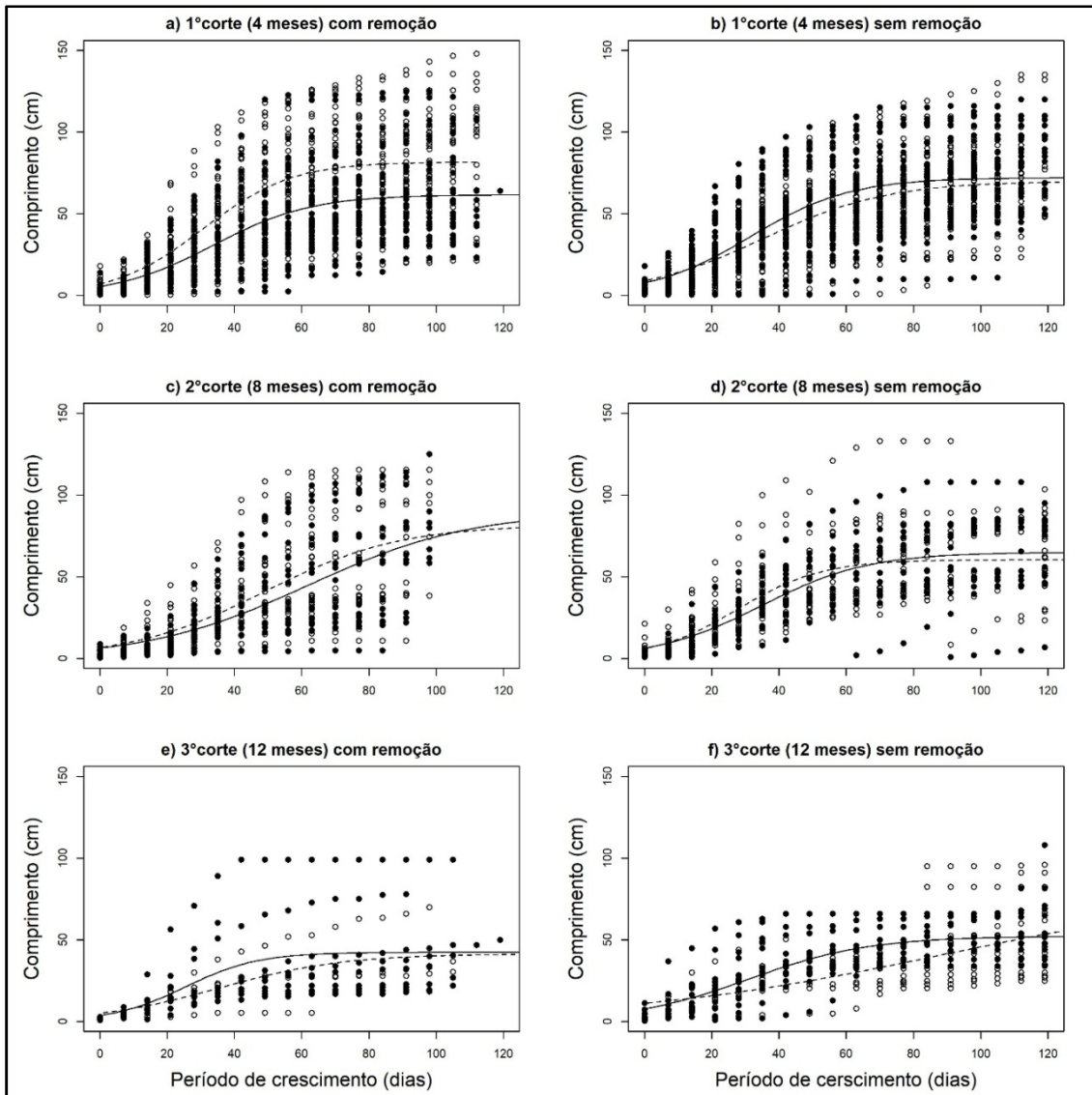


Figura 1 –Dinâmica de crescimento em comprimento de rametas de *H. coronarium* provenientes de rizomas submetidos à remoção sucessiva da biomassa aérea a cada 4 meses (a, c, e) em relação ao tratamento controle (b, d, f), tanto mediante a adição de N (linhas tracejadas) quando sem adição (linhas contínuas). Linhas representam a curva de crescimento logístico com três parâmetros (ponto de inflexão, escala e assíntota) ajustada para os valores médios de comprimento em cada período de tempo.

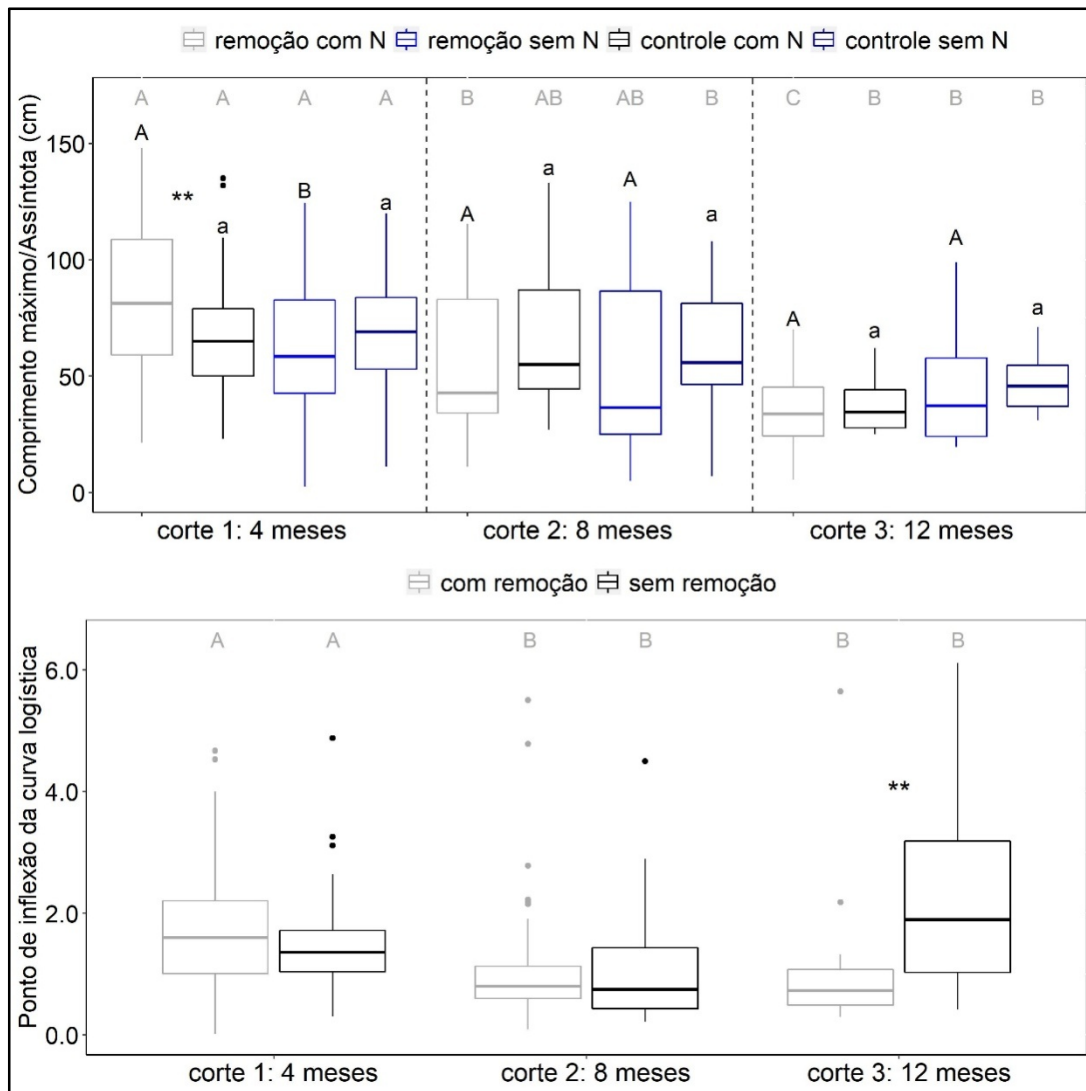


Figura 2 – Variação nos valores de dois parâmetros do crescimento logístico (comprimento máximo/assíntota e ponto de inflexão da curva) obtidos para cada um dos rametas de *H. coronarium*, apresentados em função do tratamento de remoção da biomassa aérea, adição de N e período de desenvolvimento/corte. Asteriscos indicam diferenças significativas entre tratamentos de remoção e letras em caixa alta na parte superior indicam diferenças entre períodos para cada combinação de tratamentos. Para o comprimento máximo, letras diferentes indicam diferenças entre tratamentos com e sem adição de N para cada tratamento de remoção e período (caixa alta – com remoção; caixa baixa, sem remoção).

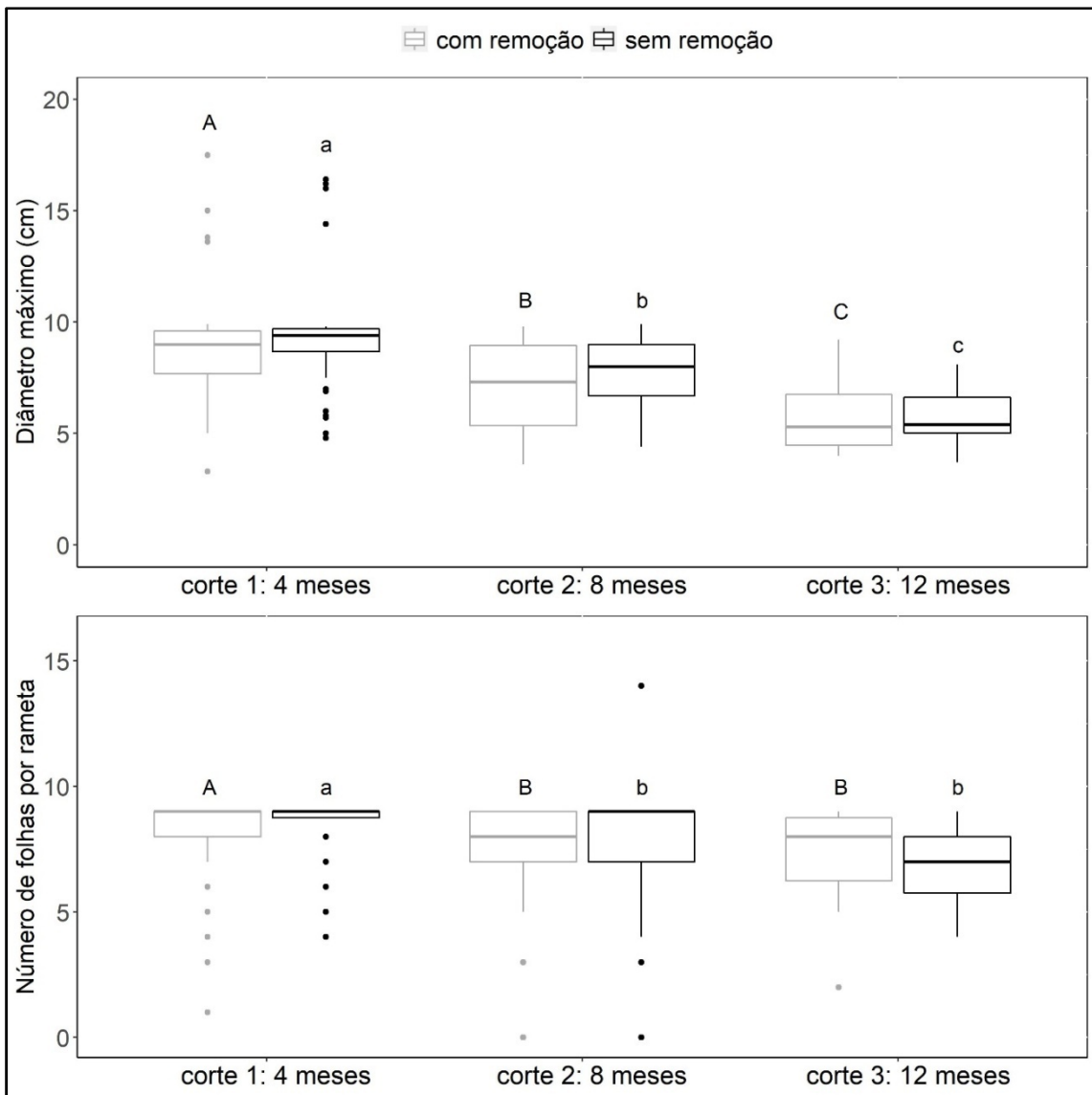


Figura 3 – Efeito do tratamento de remoção da biomassa aérea, adição de N e período de desenvolvimento/corte no diâmetro máximo e número de folhas de rametas de *H. coronarium*. Legenda: Letras diferentes indicam diferenças entre períodos para cada tratamento de remoção (caixa alta – com remoção; caixa baixa – sem remoção).

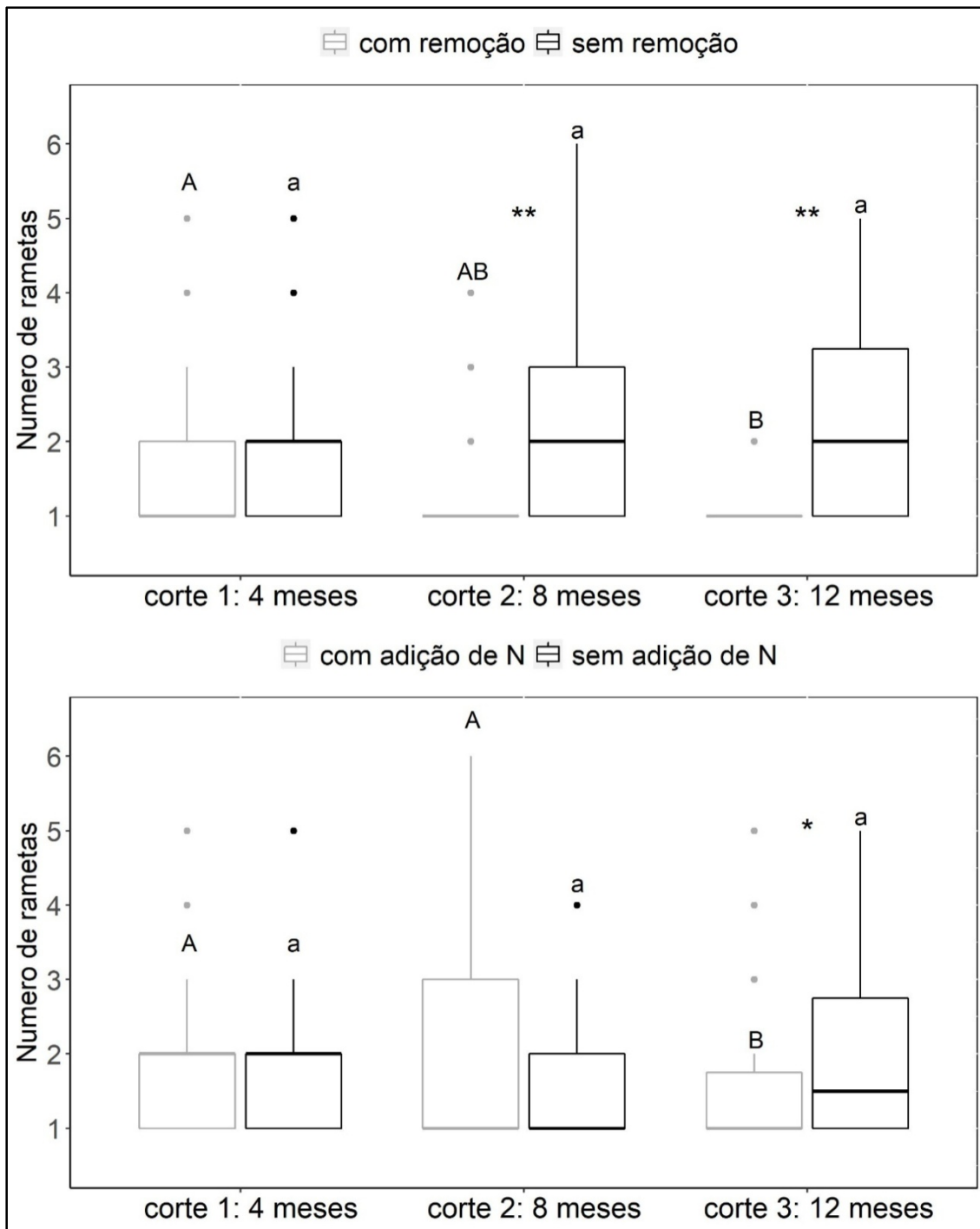


Figura 4 – Efeito do tratamento de remoção da biomassa aérea, adição de N e período de desenvolvimento/corte no número de rametas por rizoma produzidos por *H. coronariuim*. Letras diferentes indicam diferenças entre períodos para cada tratamento de remoção (caixa alta – com remoção; caixa baixa – sem remoção).

Tabela 1 – Efeito do período experimental, adição de N e remoção da biomassa aérea no comprimento máximo e ponto de inflexão do crescimento logístico de rametas de *H. coronarium*. Valores representam efeitos dos tratamentos e interações em Análises de Variância baseadas nos resultados de modelos lineares generalizados implementados para cada variável.

	Soma quadrados	Quadrados médios	GL	Valor de F/X ²	Valor de P
Comprimento máximo/assíntota					
Período de corte	28076.7	14038.3	2	38.46	<0.001
Remoção de biomassa aérea	148	148	1	0.40	0.525
Adição de N	0.3	0.3	1	0.00	0.977
Adição × Remoção	2708.5	1354.2	2	3.71	0.026
Adição × Período	89.6	89.6	1	0.24	0.621
Período × Remoção	1646.4	823.2	2	2.25	0.107
Adição × Remoção × Período	4683.1	2341.5	2	6.41	0.002
Ponto de inflexão crescimento logístico					
Período de corte	14.8	7.4	2	16.07	<0.001
Remoção de biomassa aérea	1.8	1.8	1	3.89	0.051
Adição de N	0.01	0.01	1	0.02	0.874
Período × Remoção	5	2.5	2	5.42	0.005

Tabela 2 – Efeito do período experimental, adição de N e remoção da biomassa aérea no número de rametas por rizoma, diâmetro dos rametas e número de folhas por rameta de *H. coronarium*. Valores representam efeitos dos tratamentos e interações em Análises de Variância baseadas nos resultados de modelos lineares generalizados implementados para cada variável.

Diâmetro					
Adição de N	0.1	0.1	1	0.03	0.869
Remoção da biomassa aérea	5.64	5.6	1	2.23	0.139
Período de corte	341.9	170.9	2	67.57	<0.001
Número de folhas					
Adição de N	1.8	1.8	1	0.64	0.428
Remoção biomassa aérea	3.6	3.6	1	1.30	0.258
Período de corte	54.6	27.3	2	9.78	<0.001
Número de rametas					
Adição de N	-	-	1	0.03	0.861
Período de corte	-	-	2	1.64	0.441
Remoção biomassa aérea	-	-	1	12.43	<0.001
Período × Remoção	-	-	2	10.42	0.005
Adição × Período	-	-	2	9.97	0.007

4) Discussão

Neste estudo, avaliamos as medidas de crescimento em rametas de *H. coronarium* como resposta às condições de remoção da biomassa aérea e enriquecimento do solo com N. Não houve aumento nas medidas de crescimento e número de rametas nos solos enriquecidos com N, exceto por um comprimento ligeiramente maior sob adição de N no início do experimento sugerindo que o N não é um recurso limitante para o crescimento dessa espécie. Diferentemente dos resultados obtidos neste trabalho, pesquisadores encontraram interações entre frequência, intensidade de desfolha e disponibilidade de recursos como moduladores das respostas compensatórias das plantas. Considerando a

hipótese de que espécies invasoras tendem a se beneficiar com a adição de N (Chen et al., 2019). Um estudo com espécies de *Pinus* invasoras mostraram que elas cresceram quase duas vezes mais rápido quando o N era alto e que essa interação significativa do fenótipo com o ambiente é evidência de que os invasores estão em conformidade com uma estratégia de aumentar a aptidão em resposta a um ambiente favorável (Matzek et al., 2012), sendo que uma medida de desempenho que serve como um *proxy* para a aptidão. O fornecimento de nutrientes com o uso de fertilizante à base de N, P e K possibilitou o aumento do crescimento das três espécies de *Rumex*: *R. acetosa*, *R. conglomeratus* e *R. confertus*, sendo o efeito foi mais pronunciado para a invasora *R. confertus* (Kołodziejek, 2019).

Além do nível de dano, a capacidade de uma planta de compensar a perda de biomassa depende da quantidade de recursos disponíveis, com o crescimento compensatório geralmente aumentando com o aumento da disponibilidade de recursos (Maschinski e Whitham, 1989; Ramula et al., 2019). Avaliando a altura da planta encontramos um crescimento exponencial até o crescimento máximo (ponto de inflexão da curva logística) e posteriormente, um período de desaceleração até que o comprimento máximo (assíntota) fosse atingido. A remoção da biomassa aérea decorreu em custos mais significativos com 12 meses, no 3º período de corte. Hipotetizamos que esta resposta está relacionada a um mecanismo de compensação de energia e investimento em crescimento das plantas que foram submetidas à remoção da biomassa aérea e solo sem enriquecimento de N, sendo que cresceram e atingiram comprimento máxima mais rapidamente, na tentativa de repor a perda da produção fotossintética e também atingiram um comprimento máximo menor, possivelmente devido à diminuição de suas reservas energéticas, quando comparadas com as plantas do tratamento controle. Respostas compensatórias aos danos são comuns em uma ampla gama de espécies de plantas selvagens e cultivadas (Garcia e Eubanks, 2019). De fato, muitas espécies de plantas invasoras são capazes de crescer rapidamente após a remoção da biomassa (Jia et al., 2009; Rouifed et al., 2011). Por reduzir a fotossíntese (Schwachtje e Baldwin, 2008), a remoção de biomassa tem a capacidade de alterar os padrões de alocação de recursos vegetais, medidos como armazenamento de carbono (Holland et al., 1996).

Da mesma forma, nossos resultados estão de acordo com pesquisas com a espécie *Populus tremuloides* (Mich.) realizadas por Erbilgin et al. (2014), que após duas desfolhas de alta intensidade, verificaram que o crescimento das plantas resultou em

compensação completa, uma vez que a biomassa foliar foi a mesma entre plantas desfolhadas e não desfolhadas, independentemente da disponibilidade de recursos.

A altura de uma planta e o intervalo de tempo em que atinge sua altura máxima podem ser atributos importantes para o sucesso plantas invasoras em relação a plantas nativas, conforme observado por Kołodziejek (2019), que encontrou alta correlação quando a invasora *R. confertus*, a qual inicialmente não era a mais alta e, posteriormente, ultrapassou espécies nativas bastante cedo. Assim, concluiu que *R. confertus* é um forte concorrente contra espécies nativas mais baixas, especialmente *R. acetosa*, que foi suprimida por *R. confertus* em todas as características mensuradas. Nossos resultados sugerem que a remoção sucessiva da biomassa aérea diminui o tamanho dos rametas de *H. coronarium*, que poderia favorecer o crescimento de espécies nativas. Entretanto, o possível mecanismo compensatório demonstrado pela espécie ressalta sua capacidade de manter a produção e crescimento dos rametas mesmo diante de eventos frequentes de remoção, dificultando o controle e regeneração de espécies nativas.

Nossa hipótese foi confirmada quando verificamos uma diminuição do diâmetro final dos rametas ao longo do tempo, porém essa diminuição foi independente da adição de N. Em uma pesquisa desenvolvida com a espécie *Pteridium arachnoideum* mostrou que o diâmetro da folhagem apresentou pouca variação (Xavier et al., 2019) e o diâmetro dos rametas foi menor sob luz natural, provavelmente devido à competição entre os rametas por rizoma. Em outro estudo com *H. coronarium* a produção de rametas e o número de folhas foram maiores sob luz natural mostrando, contudo, que houve um maior investimento no número de rametas do que no tamanho do rameta (Castro et al., 2016).

Contrariando a nossa hipótese, o número de rametas foi significativamente menor no tratamento com adição de N, devido supostamente à competição intraespecífica entre os rametas. Outros estudos mostram que a densidade dos rametas vizinhos afeta o crescimento, sobrevivência e aptidão de espécies clonais (Kleunen et al., 2001; Van Kleunen et al., 2005; Castro 2019).

Em um estudo de campo avaliando a influência da sazonalidade no tamanho dos rametas de *H. coronarium*, verificou maior decréscimo no tamanho dos rametas na estação seca, devido à alta exposição ao vento que causou alta mortalidade de rametas maduros e surgimento de novos rametas (Castro, 2019). Conforme Castro (2019) a remoção repetida de rametas logo após a maturidade e durante a estação chuvosa pode

esgotar os estoques de rizoma e contribuir para seu manejo em ecossistemas ripários tropicais. Nosso estudo sugere que apenas um corte mecânico não é efetivo em reduzir o crescimento desta planta e que apenas o 2º período de corte mecânico foi efetivo no processo de manejo e controle, uma vez que suas reservas energéticas diminuíram e, conseqüentemente, os rametas diminuíram seu crescimento.

5) Referências

- Almeida, R.V., 2015. Invasividade de *Hedychium coronarium* J. Koenig (Zingiberaceae) em diferentes umidades do solo. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos.
- Belsky, A.J., 1986. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *American Naturalist*. 127 (6), 870- 892.
- Bellini, G., Becker, G.F. 2021. Riparian degradation, stream position in watershed, and proximity to towns facilitate invasion by *Hedychium coronarium*. *Aquatic Invasions*, 16(1).
- Castro, W.A.C., Almeida R., Leite, M., Marrs, R., Matos, D.S., 2016. Invasion strategies of the ginger lily *Hedychium coronarium* J. König (Zingiberaceae) under different competitive and environmental conditions. *Environmental and Experimental Botany*. 127, 55-62.
- Castro, W.A.C., Almeida, R.V., Xavier, R.O., Bianchini, I.J., Moya, H., Matos, D.M.S., 2019. Litter accumulation and biomass dynamics in riparian zones in tropical South America of the Asian invasive plant *Hedychium coronarium* J. König (Zingiberaceae). *Plant Ecology & Diversity*. doi: 10.1080/17550874.2019.1673496
- Catford, J.A., Daehlerb, C.C, Murphyc, H.T., Sheppard AW et al., 2011. Flow regulation reduces native plant cover and facilitates exotic invasion in riparian wetlands. *Journal of Applied Ecology*. 48 (2), 432- 442. doi:10.1016/j.jpees.2011.12.002
- Catford, J.A., Jansson, R., 2014. Drowned, buried and carried away: Effects of plant traits on the distribution of native and alien species in riparian ecosystems. *New Phytologist*. 204, 19-36. <https://doi.org/10.1111/nph.12951>
- Cox, E.S., Marrs, R.H., Pakeman, R.J., Le Duc, M.G., 2008. Factors Affecting the Restoration of Heathland and Acid Grassland on *Pteridium aquilinum*-Infested Land across the United Kingdom: A Multisite Study. *Restoration Ecology*. 16 (4): 553-562. doi: 10.1111/j.1526-100X.2007.00326.x
- Davidson, A. M., Jennions, M., Nicotra, A. B., 2011. Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. *Ecology letters*, 14(4), 419-431. doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01596.x
- Dawson, W., Schrama, M., 2016. Identifying the role of soil microbes in plant invasions. *Journal of Ecology*. 104, 1211-1218. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12619>
- Dechoum MS, Ziller SR., 2013. Métodos para controle de plantas exóticas invasoras. *Biotemas*. 26(1): 69-77. doi: 10.5007/2175-7925

- De Kroon, H., Huber, H., Stuefer, J. F., Van Groenendael, J. M., 2005. A modular phenotypic plasticity in plants. *New phytologist*. 166(1), 73-82.
- Ehrenfeld, J. G., 2010. Ecosystem Consequences of Biological Invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 41 (1), 59-80.
- Fornoni, J., 2011. Ecological and evolutionary implications of plant tolerance to herbivory. *Functional Ecology*. 25, 399-407. Dóí: 10.1111/j.1365-2435.2010.01805.x
- Garcia LC, Eubanks MD., 2019. Overcompensation for insect herbivory: a review and meta-analysis of the evidence. *Ecology*.
- Herben, T., Nováková, Z., Klimešová, J., 2014. Clonal growth and plant species abundance. *Annals of Botany*. 114(2), 377-388.
- Holland, J.N., Cheng, W., Crossley, D.A. Jr., 1996. Herbivore-induced changes in plant carbon allocation: assessment of below-ground C fluxes using carbon-14. *Oecologia*. 107, 87- 94.
- Ikegami, M., Whigham, D.F, Werger, M.J.A., 2007. Responses of rhizome length and ramet production to resource availability in the clonal sedge *Scirpus olneyi* A. Gray. *Plant Ecol*. 189, 247- 259. doi: 10.1007/s11258-006-9181-9
- Jacquemart, A. L., Champluvier, D., De Sloover, J., 2003. A test of mowing and soil-removal restoration techniques in wet heaths of the High Ardenne, Belgium. *Wetlands* 23:376–385.
- Jia, X., Pan, X.Y., Li, B., Chen, J.K., Yang, X.Z., 2009. Allometric growth, disturbance regime, and dilemmas of controlling invasive plants: a model analysis. *Biol Invasions*. 11, 743–752.
- Kennedy, T. A., Naeem, S., Howe, K. M., Knops, J. M., Tilman, D., Reich, P., 2002. Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature*. 417(6889), 636-638.
- Kissmann, K. G., Groth, D. 1999. *Convolvulaceae Juss. Plantas infestantes e nocivas*, 3, 617-754.
- Kleunen, M. V., Fischer, M., Schmid, B., 2001. Effects of intraspecific competition on size variation and reproductive allocation in a clonal plant. *Oikos*, 94(3), 515-524.
- Kołodziejek, J., 2019. Growth and competitive interaction between seedlings of an invasive *Rumex confertus* 64óí64st co-occurring two native *Rumex* species in relation to nutrient availability. *Scientific Reports*. 9(1), 1-12.
- Kuebbing, S.E., Nuñez, M.A., 2014. Negative, neutral, and positive interactions among nonnative plants: patterns, processes, and management implications. *Global Change Biol* 21:926–934.doi: 10.1111/gcb.12711
- Lorenzi, H., Souza, H.M., 1995. *Plantas ornamentais no Brasil- Arbustivas, herbáceas e trepadeiras*. Nova Odessa: Plantarum.
- Machado, M.X., Castellani, T.T., Dechoum M.S., 2020. Integrating management techniques to restore subtropical forests invaded by *Hedychium coronarium* J. Koenig (Zingiberaceae) in a biodiversity hotspot. *Restoration Ecology* 28 (5): 1273–1282. Doi: 10.1111/rec.13213
- Marrs, R.H., Johnson, S.W., Le Duc, M.G., 1998. Control of bracken and the restoration of heathland. VI. The response of fronds to 18 years of continued bracken control or 6 years of control followed by recovery. *Journal of Applied Ecology* 35:479–490.

- Marrs RH, Watt A.S., 2006. Biological flora of the british Isles: *Pteridium aquilinum* (L.). J Ecol. 94, 1272–1321.
- Marschner, H., 1995. Mineral nutrition of higher plants, 2nd ed. Academic Press, London, UK.
- Maschinski, J., Whitham, T.G., 1989. The continuum of plant responses to herbivory: the influence of plant association, nutrient availability, and timing. Am Nat. 134:1-19.
- Matzek, V., 2012. Trait Values, Not Trait Plasticity, Best Explain Invasive Species' Performance in a Changing Environment. PloS One, 7(10), e48821. Doi:10.1371/journal.pone.0048821
- MEA, 2005. Millenium Ecosystem Assesment Ecosystems and human well-being: synthesis Island, Washington, DC.
- Oborny, B., Mony, C., Herben, T., 2012. From virtual plants to real communities: a review of clonal growth. Ecol Model. 234, 3-19. doi:10.1016/j.ecolmodel.2012.03.010
- Oliveira, M.T., Matzek, V., Dias Medeiros, C., Rivas, R. et al., 2014. Stress Tolerance and Ecophysiological Ability of an Invader and a Native Species in a Seasonally Dry Tropical Forest. PloS One. 9(8), e105514. doi:10.1371/journal.pone.0105514
- Perrings, C., Burgiel, S., Lonsdale, M., Mooney, H., Williamson, M., 2010. International cooperation in the solution to trade-related invasive species risks. Annals of the New York Academy of Sciences. 1195 (1), 198-212. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2010.05453.x>
- Pinheiro, A.M., Matos, D.M.S., Dawson, W., Xavier, R.O., 2021. Effect of rhizome exposure to contrasting abiotic conditions on the performance of the invasive macrophyte *Hedychium coronarium* J. Koenig (Zingiberaceae). Plant Ecol. 222, 375–385. <https://doi.org/10.1007/s11258-020-01112-2>
- Poveda, K., Jimenez, M.I.G., Kessler, A., 2010. The enemy as ally: herbivore-induced increase in crop yield. Ecological Application. 20, 1787-1793. <https://doi.org/10.1890/09-1726.1>
- Ramula, S., 2020. Annual mowing has the potential to reduce the invasion of herbaceous *Lupinus polyphyllus*. Biol Invasions. 22, 3163-3173. <https://doi.org/10.1007/s10530-020-02316-3>
- Ramula, S., Paige, K., Lennartsson, T., Tuomi, J., 2019. Overcompensation: a 30-year perspective. Ecology. 100(5), e02667. <https://doi.org/10.1002/ecy.2667>
- Reddy, V. R., Cunha, D. G. F., Kurian, M., 2018. A Water–Energy–Food Nexus Perspective on the Challenge of Eutrophication. Water. 10 (2), 101. <https://doi.org/10.3390/w10020101>
- Rouifed, S., Bornette, G., Mistler, L., Piola, F., 2011. Contrasting response to clipping in the Asian knotweeds *Fallopia japonica* and *Fallopia x bohemica*. Ecoscience. 18(2), 110–114. doi:10.2980/18-2-3408
- Rubio, G., Zhu, J., Lynch, J.P., 2003. A critical teste of the two prevailing theories of plant response to nutrient availability. American Journal of Botany. 90(1), 143–152. <https://doi.org/10.3732/ajb.90.1.143>
- Santos, S.B., Pedralli, G., Meyer, S.T., 2005. Aspectos da fenologia e ecologia de *Hedychium coronarium* (Zingiberaceae) na estação ecológica do Tripuí, Ouro Preto-MG. Planta Daninha. 23,175-180. <https://doi.org/10.1590/S0100-83582005000200002>

- Schneider, R.K., Helmuth, B., 2007. Spatial variability in habitat temperature may drive patterns of selection between an invasive and native mussel species. *Mar Ecol Prog S.* 339, 157- 167.
- Schwachtje, J., Baldwin, I.T., 2008. Why does herbivore attack reconfigure primary metabolism? *Plant Physiol.* 146, 845-851.
- Silva, V.P.R., 2004. On climate variability in Northeast of Brazil. *J Arid Environ.* 58(4), 575-596.
- Silvertown, J., Charlesworth, D., 2001. Introduction to plant population biology, 4th 350 ed. John Wiley & Sons.
- Simberloff D., Rejmanek M., 2011. Encyclopedia of biological invasions. Ed n° 3. Berkeley CA Univ of California Press.
- Soares, J.A.H., Souza, A.L.T., Pestana, L.F.A., Tanaka, M.O., 2020. Combined effects of soil fertility and vegetation structure on early decomposition of organic matter in a tropical riparian zone. *Ecological Engineering.* 152, 105899. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2020.105899>
- Stevens, M.T., Kruger, E.L., Lindroth, R.L., 2008. Variation in tolerance to herbivory is mediated by differences in biomass allocation in aspen. *Functional Ecology.* 22,40-47. doi: 10.1111/j.1365-2435.2007.01356.x.
- Tunison, T., 1991. Element Stewardship Abstract for *Hedychium coronarium*. The Nature Conservancy. Arlington, Virginia.
- Van Kleunen, M., Fischer, M., 2005. Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. *New phytologist*, 166(1), 49-60. doi:10.1111/j.1469-8137.2004.01296.x
- Van Kleunen, M. et al., 2007. Selection on phenotypic plasticity of morphological traits in response to flooding and competition in the clonal shore plant *Ranunculus reptans*. *J Evol Biol.* 20, 2126-2137. doi:10.1111/j.1420-9101.2007.01431.x
- Vitousek, P.M., D'Antonio, C.M., Loope, L.L., Westbrooks, R., 1997. Biological invasions as global environmental change. *Am. Sci.* 84, 468- 478.
- Weber, E., 2011. Strong regeneration ability from rhizome fragments in two invasive clonal plants (*Solidago canadensis* and *S. gigantea*). *Biological Invasions.* 13, 2947-2955. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-9977-y>
- Williams, G.H., Foley, A., 1976. Seasonal variations in the carbohydrate content of bracken. *Botanical Journal of the Linnean Society.* 73, 87–93.
- Xavier, R.O., Dodonov, P., Silva Matos, D. M., 2019. Growth and mortality patterns of the Neotropical bracken (*Pteridium arachnoideum*) and their response to shading in a savanna–riparian forest transition. *Flora.* doi:10.1016/j.flora.2019.02.005
- Zenni, R.D., Ziller, S.R., 2011. An overview of invasive plants in Brazil. *Brazilian Journal of Botany* 34(3), 431- 446. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042011000300016>
- Zobel, M., Moora, M., Herben, T., 2010. Clonal mobility and its implications for spatio-temporal patterns of plant communities: what do we need to know next? *Oikos.* 119, 802-806. doi: 10.1111/j.1600-0706.2010.18296.x

CONCLUSÃO GERAL

A floresta ripária está sendo cada vez mais impactada pelas intervenções humanas e essa é uma preocupação crescente, pois possui várias causas e conseqüências para as pessoas e meio ambiente. O entendimento e maneiras efetivas de se minimizar os impactos das plantas invasoras nos ambientes ripários é de extrema importância para a conservação desses ecossistemas, que quando impactados podem alterar as estruturas, funções e serviços ecossistêmicos nos diferentes níveis tróficos de uma comunidade.

A espécie *Hedychium coronarium* é uma planta com potencial invasor agressivo, devido à sua grande plasticidade fenotípica e clonalidade, que podem trazer vantagens em ambientes heterogêneos. Os resultados aqui apresentados apontaram que a disponibilidade de N não afetou a biomassa aérea, crescimento, número de rametas e reservas energéticas. Com base nesses resultados podemos inferir que o N não é um recurso limitante para esta planta. Assim, é possível que a espécie tenha alta eficiência de uso de recursos, fornecendo vantagens e reforçando sua alta resiliência para se distribuir e se estabelecer em ambientes com alta ou baixa disponibilidade de N ou até mesmo outros recursos possam ser limitantes para esta espécie.

Considerando a complexidade e dificuldade na escolha de métodos efetivos de manejo de uma espécie clonal invasora é importante avaliar as respostas dessa planta frente ao método de controle mecânico, onde verificamos que a remoção da biomassa aérea pode ser uma estratégia de manejo satisfatória para o controle da planta invasora *H. coronarium*, pois registramos uma diminuição de suas reservas de amido nos rizomas, produção de biomassa aérea e comprimento dos rametas ao longo do tempo. A associação de plantio de espécies nativas nas áreas onde houver a remoção da biomassa aérea poderia aumentar o sucesso, acelerando a regeneração.

A estequiometria possibilita compreender o equilíbrio de energia e elementos em interações ecológicas sendo assim estudamos a interação da remoção da biomassa aérea, período de corte e adição de N no solo e verificamos que o conteúdo de N foliar diminuiu nos tratamentos com N no solo, mostrando que a planta consumiu este nutriente ao longo do tempo. Já nos tratamentos sem adição de N no solo ocorreu uma maior quantidade de N foliar. As interações desses mecanismos sugerem a produção de efeitos sinérgicos para esta planta, uma vez que encontramos efeitos significativos na alocação de N foliar.

Evidenciamos em nossos estudos o mecanismo de “overcompensation” (Raution et al., 2005), onde vimos a compensação de energia e investimento em decorrência ao corte

mecânico e em solo não enriquecido com N, quando a planta cresceu e atingiu a altura mais rapidamente como estratégia de sobrevivência. Também evidenciamos uma diminuição do crescimento total da planta como resposta à diminuição das reservas de amido ao longo do tempo, mostrando um mecanismo de alto desempenho e capacidade de ocupação

Portanto, com este estudo pudemos compreender sobre as respostas estequiométricas de nutrientes, crescimento e reservas energéticas do *H. coronarium* impulsionadas pela remoção da biomassa aérea e disponibilidade de nutrientes permitirá decisões mais assertivas quanto ao seu manejo e controle. Recomendamos o uso periódico da remoção da biomassa aérea como controle mecânico com um mínimo de 3 cortes ao ano para que ocorra uma diminuição das reservas desta planta, e que assim resultados satisfatórios sejam obtidos a médio e longo prazo.