

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

NAYARA LOUBACK FRANCO

**A colonização da macrófita invasora *Hydrilla verticillata* aumenta com a pressão de propágulos mas não é afetada por competição com uma planta nativa**

Maringá  
2017

NAYARA LOUBACK FRANCO

**A colonização da macrófita invasora *Hydrilla verticillata* aumenta com a pressão de propágulos mas não é afetada por competição com uma planta nativa**

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

Orientador: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz

Maringá  
2017

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

F825c Franco, Nayara Louback, 1993-  
A colonização da macrófita invasora *Hydrilla verticillata* aumenta com a pressão de propágulos mas não é afetada por competição com uma planta nativa / Nayara Louback Franco.-- Maringá, 2017.  
35 f.: il. (algumas color.)  
Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)-- Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2017.  
Orientador: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz.  
1. *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle, 1839 (Hydrocharitaceae) "hydrilla" - Competição - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 2. Espécies aquáticas invasoras -Comunidades, Ecologia de - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 3. Macrófitas aquáticas invasoras - Planície de inundação - Alto rio Paraná. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23, ed. -584.73178309816  
NBR/CIP - 12899 AACR/2

NAYARA LOUBACK FRANCO

**A colonização da macrófita invasora *Hydrilla verticillata* aumenta com a pressão de propágulos mas não é afetada por competição com uma planta nativa**

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

COMISSÃO JULGADORA

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

Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Thaísa Sala Michelin  
Universidade Federal do Pará (UFPA)

Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Karina Fidanza Rodrigues  
Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Aprovada em: 16 de março de 2017.

Local de defesa: Anfiteatro Prof. “Keyshiu Nakatani”, Nupélia, Bloco G90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

## AGRADECIMENTOS

Ao Conselho Nacional de Pesquisas (CNPq) pela bolsa de mestrado.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES/PROEX) pelo financiamento das pesquisas desenvolvidas.

Ao meu orientador Dr. Sidinei Magela Thomaz, por ter prontamente me aceitado em seu laboratório, e por todo aprendizado científico, filosófico e político que foram naturalmente transmitidos durante a convivência nos últimos dois anos.

À minha família pelo apoio incondicional.

Aos amigos e amigas do Laboratório de Macrófitas Aquáticas: Edu, Mané, José Vitor, Thaísa, Mário, Dodô, Mika, Raytha, Mari e Márcio, que sempre estiveram prontos a me ajudar, e por tornarem o laboratório um ambiente descontraído.

Ao Laboratório de Limnologia Básica, em especial à Maria do Carmo, Sue Ellen, Natália Santana e Nathalia Lopes.

A todos funcionários do PEA e Nupelia pelo apoio administrativo, nas coletas e nos experimentos, em especial a Jocemara, Aldenir, Salete, João, Norton, Cecília, Marlyze, Seu Ni, Seu Celso, Tião, Alfredo e Gazo.

Aos amigos e amigas, Felipe, Bia, e Du pela parceria sempre.

A todas e todos que, de alguma forma, contribuíram para o desenvolvimento dos meus projetos durante o mestrado.

À natureza fonte das minhas inspirações que me instiga a estudá-la e conservá-la.

## **A colonização da macrófita invasora *Hydrilla verticillata* aumenta com a pressão de propágulos mas não é afetada por competição com uma planta nativa**

### **RESUMO**

Invasões biológicas são uma ameaça a biodiversidade. Espécies não-nativas são potenciais causadoras de impactos ecológicos e econômicos nos locais invadidos. A pressão de propágulos e a resistência biótica são mecanismos que influenciam diretamente se uma espécie exótica conseguirá ou não se estabelecer. *Hydrilla verticillata* é uma macrófita submersa que se dispersou em diversos locais do mundo. Formulou-se a hipótese que o estabelecimento de *H. verticillata* é afetado negativamente por um competidor nativo (resistência biótica) e positivamente pela pressão de propágulos. Para testar essa hipótese, desenvolveu-se um experimento fatorial cruzado ao ar livre, usando a nativa competidora *Echinodorus tenellus*, cuja forma biológica é semelhante a uma *isoetid*, a diferentes pressões de propágulos. A pressão de propágulos foi efetiva em aumentar a colonização de *H. verticillata*, enquanto que a resistência biótica apenas reduziu o desenvolvimento das raízes de *H. verticillata*. Isso não foi suficiente para impedir a colonização de *H. verticillata* mesmo nos tratamentos de baixa pressão de propágulos. Concluiu-se que a pressão de propágulos é um importante determinante no sucesso de hydrilla e que *E. tenellus* não impede o estabelecimento de *H. verticillata*. A falta de efeito da macrófita nativa no sucesso da hydrilla está provavelmente relacionado ao fato de que a espécie nativa tem seu tipo biológico parecido com uma *isoetid*. Isso a torna competitivamente inferior as com tipo biológico parecido com as *elodeids* assim como a espécie invasora.

**Palavras-chave:** Invasões biológicas. Macrófita. Exótica. Alien. Estabelecimento. Experimento.

# **The colonization of the invasive macrophyte *Hydrilla verticillata* increases with propagule pressure but is not affected by competition with a native plant**

## ***ABSTRACT***

Invasions are a threat to biodiversity because non-native species can lead to several ecologic and economic impacts in invaded ecosystems. Propagule pressure and biotic resistance are mechanisms that influence invasive species success. *Hydrilla verticillata* is a submerged macrophyte that was introduced worldwide, including the Paraná River basin. We hypothesized that *H. verticillata* establishment is affected negatively by a native competitor (biotic resistance), but it is positively influenced by propagule pressure. To test our hypothesis we developed a fully cross experiment outdoor, using the native isoetid-like *Echinodorus tenellus* as competitor, at different levels of propagule pressure. Propagule pressure was effective in increasing *H. verticillata* colonization while biotic resistance only decreased the development of hydrilla roots, but it was not enough to prevent hydrilla colonization even at the lowest propagule pressure. We conclude that propagule pressure is an important determinant of hydrilla success and that *E. tenellus* does not prevent hydrilla establishment. The lack of effect of this native macrophyte on *H. verticillata* success is likely related to the fact that the former species is a typical isoetid like-plant, what makes it to be competitively inferior to elodeids like the latter species.

**Keywords:** Invasion biology. Macrophyte. Exotic. Alien. Establishment. Experiment.

Dissertação elaborada e formatada conforme a norma da publicação científica *Frontiers in Plant Science*. Disponível em:  
< <http://journal.frontiersin.org/journal/plant-science#author-guidelines> >



## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO</b> .....	<b>8</b>
<b>2</b>	<b>MATERIAIS E MÉTODOS</b> .....	<b>11</b>
2.1	AMOSTRAGENS .....	11
2.2	EXPERIMENTO .....	13
2.3	ANÁLISE DE DADOS .....	15
<b>3</b>	<b>RESULTADOS</b> .....	<b>16</b>
<b>4</b>	<b>DISCUSSÃO</b> .....	<b>22</b>
	<b>REFERÊNCIAS</b> .....	<b>25</b>
	APÊNDICE A - Resultados das ANOVAs considerando biomassa, número de fragmentos somados aos brotos, número de brotos e número de fragmentos enraizados. ....	31
	APÊNDICE B - Resultados das ANOVAs para as variáveis abióticas.....	32
	APÊNDICE C - Média das variáveis abióticas mensuradas durante o experimento.....	33

## 1 1 INTRODUÇÃO

2 A alteração dos ambientes naturais por seres humanos acontece por diversos impactos, incluindo  
3 as mudanças climáticas, alterações dos ciclos biogeoquímicos, invasões biológicas, entre outros  
4 (Gucker et al., 2016; Lyra et al., 2016; Parmesan, 2006; Vitousek et al., 1997). Preocupações com  
5 os impactos que as espécies invasoras podem causar anteriormente foram evidenciados por Darwin  
6 (1859), mas o tema biologia da invasão apenas ganhou visibilidade após o livro de Elton “*The*  
7 *Ecology of Invasions by Animals and Plants*” (Elton, 1958).

8 Quando uma espécie é introduzida em áreas além de seu *habitat* nativo acidentalmente ou  
9 intencionalmente, essa espécie pode se tornar invasora se a mesma ultrapassa as barreiras bióticas  
10 e abióticas (Mack et al., 2000; Mark A. Davis, 2009; Pyšek and Richardson, 2010). A invasão  
11 pode ser primeiramente influenciada por humanos que rompem as barreiras biogeográficas  
12 naturais (Pyšek and Richardson, 2006). A chegada da espécie exótica é o início do processo de  
13 invasão, seguido pelo estabelecimento, expansão e finalmente por impactos ecossistêmicos e  
14 econômicos nesse novo local (Catford et al., 2009; Lockwood et al., 2010; Mark A. Davis, 2009;  
15 Vitousek et al., 1997).

16 O estudo dos mecanismos que afetam o sucesso de uma espécie invasora é importante para  
17 conhecer se a nova espécie será bem-sucedida ou não em seu novo *habitat*. Nesse sentido, há várias  
18 hipóteses que tentam explicar o sucesso das invasões. Por exemplo, a hipótese do escape do  
19 inimigo, pressão de propágulos e resistência biótica propõem mecanismos que explicam o sucesso  
20 ou falha da espécie invasora (Davis, 2009; Elton, 1958; Keane and Crawley, 2002; Levine et al.,  
21 2004; Prior et al., 2015; Simberloff, 2009).

22 A pressão de propágulos é um dos primeiros mecanismos que determina o sucesso de invasão de  
23 espécies não-nativas (Byun et al., 2014; Colautti et al., 2006; Lockwood et al., 2005; Simberloff,  
24 2009). Esse mecanismo é a medida do número de organismos ou propágulos que alcançam um  
25 novo *habitat* distante de seu *habitat* original (Duncan, 2011). Consequentemente, o aumento da  
26 pressão de propágulos nesse novo local aumenta a probabilidade de estabelecimento da espécie  
27 não-nativa (Blackburn et al., 2015; Colautti et al., 2006; Simberloff and Rejmanek, 2011). Além  
28 disso, aclimações que beneficiem a produção de propágulos aumentam o potencial de invasão.  
29 Plantas, em geral, produzem muitas formas de propágulos, como por exemplo sementes, turions,

30 e ramos laterais, o que facilita a sua dispersão (Thomaz et al., 2014a; Von Holle and Simberloff,  
31 2005; Xie et al., 2013).

32 Apesar da influência da pressão de propágulos no estágio de colonização, seu estabelecimento é  
33 determinado por fatores bióticos e abióticos que ocorrem em escalas espaciais reduzidas (Fridley  
34 et al., 2007; Thomaz et al., 2014b). Nessas escalas, a presença de espécies nativas pode reduzir ou  
35 até mesmo suprimir a colonização por uma espécie invasora, sendo esse mecanismo conhecido  
36 como resistência biótica (Elton, 1958; Levine et al., 2004).

37 A resistência biótica pode ser causada por alelopatia, predação, herbivoria, parasitismo, mas para  
38 plantas a competição é considerada um dos mecanismos mais influentes (Brooks et al., 2013; Byun  
39 et al., 2014; Gurevitch et al., 2011; Levine et al., 2004; Levine and Antonio, 1999). No contexto  
40 de competição, o uso de recurso é uma maneira efetiva pela qual espécies nativas mitigam a  
41 performance da espécie invasora (Levine et al., 2004; Levine and Antonio, 1999). Traços  
42 funcionais são relevantes para resistência biótica, principalmente em relação a plantas aquáticas  
43 pois seu tipo biológico e crescimento influenciam diretamente as interações competitivas (Borngis  
44 and Boyer, 2016; Byun et al., 2014).

45 *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle (hydrilla) é uma macrófita submersa nativa da Ásia e Austrália  
46 (Cook and Lüönd, 1982) e foi registrada pela primeira vez na Planície de Inundação do Rio Paraná  
47 em 2005 (Sousa et al., 2009). Estudos desenvolvidos no alto rio Paraná evidenciam que hydrilla  
48 tem eficiente potencial de colonização, rápida taxa de crescimento e fácil regeneração por  
49 fragmentos (Sousa et al., 2010; Umetsu et al., 2012a, 2012b). Existem evidências anedóticas que  
50 a pressão de propágulos é um dos mecanismos mais importantes para o estabelecimento da hydrilla  
51 em *habitats* do alto Rio Paraná (Thomaz et al., 2009), mas o papel desse mecanismo no sucesso  
52 de estabelecimento de hydrilla ainda não foi sujeito a testes experimentais.

53 A despeito da grande disseminação de hydrilla no rio e em reservatórios no alto Paraná (Mormul  
54 et al., 2010; Sousa, 2011; Sousa et al., 2009; Thomaz et al., 2009), essa espécie ainda não  
55 conseguiu se estabelecer em vários *habitats*, como por exemplo lagoas (Sousa et al., 2010). Essa  
56 ausência pode ser atribuída a altas concentrações de matéria orgânica no sedimento dos lagos  
57 (Silveira and Thomaz, 2015). Contudo, a resistência biótica provida por macrófitas nativas não  
58 pode ser descartada como uma opção de barreira à colonização dessa planta nas lagoas.

59 Ecossistemas aquáticos do alto rio Paraná, incluindo reservatórios, afluentes, rios e lagoas,  
60 apresentam alta riqueza e diversidade de macrófitas, com várias formas de vida e crescimento  
61 (Ferreira et al., 2011), indicando um potencial de nativos competidores. Existem resultados que  
62 analisaram interações competitivas entre hydrilla e espécies nativas, mas a competição foi apenas  
63 analisada entre espécies com a forma de crescimento similar à hydrilla (“*eloideids*”; Silveira and  
64 Thomaz, 2015). Não obstante, espécies nativas com diferentes formas de crescimento podem  
65 oferecer resistência à hydrilla principalmente em sua fase de colonização. Por exemplo a macrófita  
66 *Echinodorus tenellus* (Mart. ex Schult. & Schult. f.), é uma espécie de crescimento rasteiro  
67 (“*isoetid*”) nativa da região do alto rio Paraná que cresce no fundo de lagoas e reservatórios.  
68 *Echinodorus tenellus* pode formar tapetes que recobrem o sedimento desses ambientes, o que pode  
69 reduzir a colonização e o estabelecimento de hydrilla. Além da região do alto Paraná, essa espécie,  
70 associada a outras rasteiras, ocorre em outros locais importantes para a conservação no Brasil  
71 (Matias, 2007; Matias et al., 2003; Thomaz et al., 2005).

72 Com base nesses pressupostos, testamos a influência de *E. tenellus* no estabelecimento primário  
73 de *H. verticillata* em diferentes pressões de propágulos. Nossa hipótese é que o estabelecimento  
74 de *H. verticillata* é afetado negativamente por uma competidora nativa (resistência biótica) e  
75 positivamente pela pressão de propágulos. Ademais, predizemos que a biomassa de hydrilla  
76 aumentará com alta pressão de propágulos e diminuirá com a presença do *E. tenellus*.

77

78

79

80

81

82

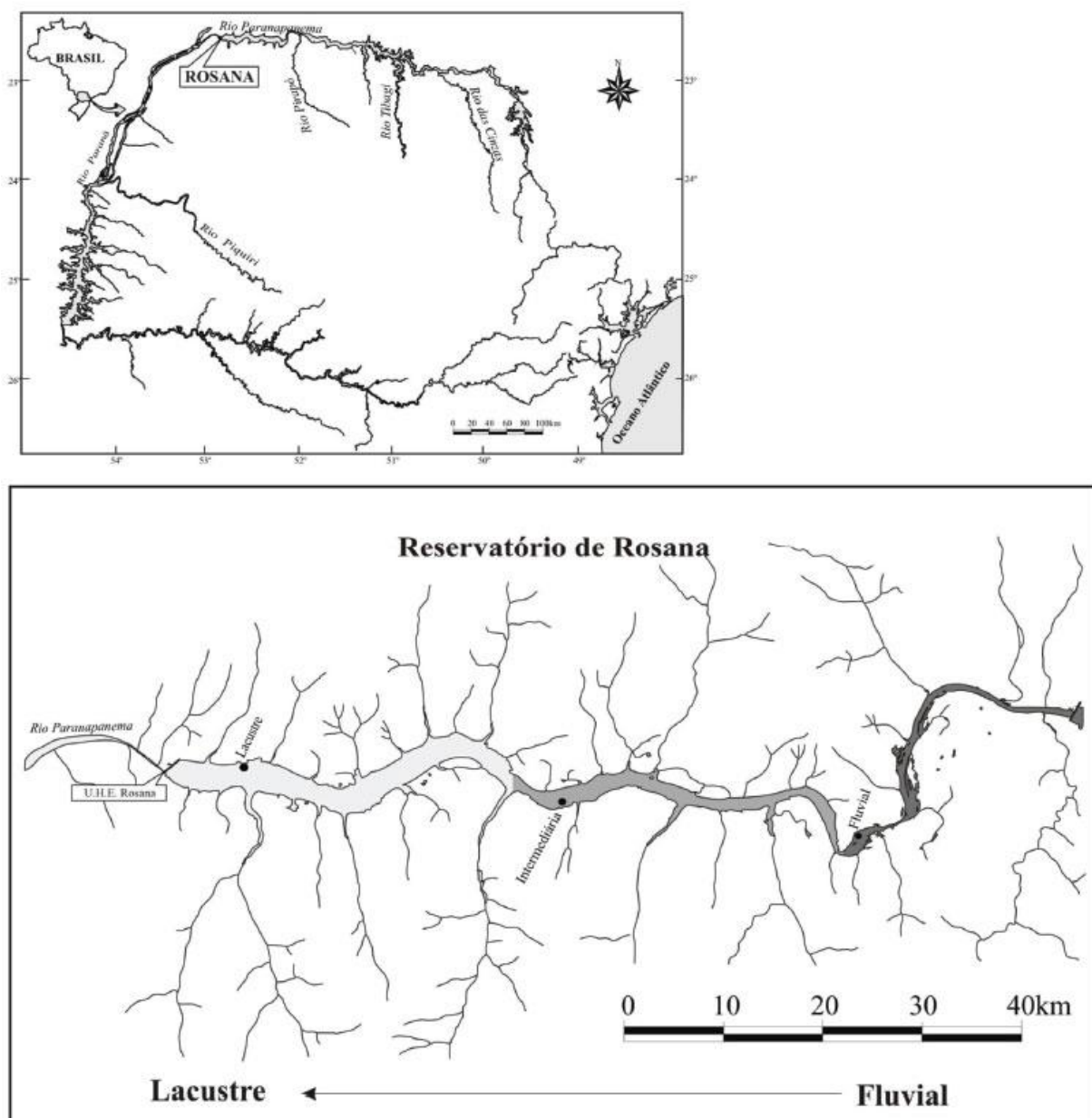
83

84

## 85 2 MATERIAIS E MÉTODOS

### 86 2.1 AMOSTRAGENS

87 Depois de algumas observações de campo verificamos indícios que hydrilla e *E. tenellus* estariam  
88 ocorrendo nos mesmos locais. Portanto realizamos uma coleta para averiguar os padrões de co-  
89 ocorrência de hydrilla e *E. tenellus*. Para isso, conduzimos amostragens no reservatório de Rosana  
90 (Fig. 1) em 2004 (antes da invasão de hydrilla) e em 2010 e 2016 (depois da invasão). Nessas três  
91 amostragens, averiguamos a presença de hydrilla e *E. tenellus* em 13 locais (georreferenciados)  
92 (entre 53 pontos investigados) nos quais *E. tenellus* ocorria em 2004. Os dados observacionais  
93 obtidos com essas coletas foram complementados com um experimento (veja abaixo).



94

95 Figura 1. Localização do reservatório UHE de Rosana (Bacia do rio Paranapanema), Paraná/São  
 96 Paulo, Brasil.

97

98

99

## 100            2.2 EXPERIMENTO

101 Foi desenvolvido um experimento (outubro a dezembro de 2015; primavera austral) na base de  
102 pesquisas avançada do Nupelia/UEM (22°45'56.43"S 53°15'24.93"O), onde a pressão de  
103 propágulos e presença do competidor nativo (resistência biótica) foram cruzados e aleatorizados  
104 (Fig 2).

105



106

107 Figura 2. Foto da distribuição das unidades amostrais.

108 Os níveis de pressão de propágulos foram equivalentes a 30 (baixo), 60 (médio) e 120 (alto)  
109 propágulos m<sup>2</sup>, liberados em aquários com e sem a presença do competidor nativo (*E. tenellus*).  
110 Todos os fatores cruzados geraram seis tratamentos que foram replicados dez vezes cada  
111 resultando em 60 unidades experimentais. O experimento foi desenvolvido ao ar livre apenas com  
112 uma rede de sombreamento acima das unidades experimentais. Os tratamentos e suas respectivas  
113 réplicas foram organizados em aquários (40x30x30cm) divididos ao meio em dois compartimentos  
114 isolados (20x30x30cm) e cada compartimento foi considerado uma unidade experimental. Foi  
115 adicionado uma camada de sedimento com 10% de argila e 90% de areia. Essa composição do  
116 sedimento foi considerada adequada para o crescimento de hydrilla (Sousa et. al., 2009; Silveira e

117 Thomaz, 2015). A argila foi coletada em um ambiente lântico (ressaco do Leopoldo:  
118 22°45'36.48''S 53°16'26.53''O) e a areia na calha principal do rio Paraná (22°46'29.82''S  
119 53°18'20.68''O).

120 A espécie nativa *E. tenellus* foi coletada em ambientes lânticos na planície de inundação do alto  
121 rio Paraná. Nós escolhemos uma parcela homogênea de *E. tenellus* que cobria 100% do sedimento.  
122 Removemos essa parcela das plantas (incluindo as raízes na camada do sedimento) e a usamos  
123 para simular os tratamentos com presença de resistência biótica. No local do experimento, as  
124 parcelas contendo a espécie nativa foram alocadas no tamanho exato dos compartimentos dos  
125 aquários (20x30x30cm) para simular precisamente as situações naturais dos tratamentos  
126 remetentes a resistência biótica. Nos tratamentos com resistência biótica *E. tenellus* cobriu 100%  
127 do sedimento, simulando o que ocorre em locais colonizados por essa espécie (observação  
128 pessoal). A hydrilla foi coletada e armazenada em recipientes plásticos transportadas até o local  
129 do experimento. Em seguida, selecionamos fragmentos de 10 cm de hydrilla e os liberamos nas  
130 densidades correspondentes a cada tratamento. Tanto as plantas/espécimes de hydrilla e de *E.*  
131 *tenellus* foram lavados e retirados os organismos associados antes de iniciarmos o experimento.  
132 Os aquários foram preenchidos com água do rio Paraná filtrada para reduzir o crescimento  
133 fitoplâncton nos aquários.

134 Após a liberação dos propágulos, medimos semanalmente as variáveis abióticas: pH,  
135 condutividade elétrica, turbidez, oxigênio dissolvido e temperatura com uma sonda  
136 multiparâmetro Horiba U-50 em todas as unidades experimentais. O experimento foi finalizado 51  
137 dias depois da liberação dos propágulos. Esse tempo foi suficiente para a colonização dos aquários  
138 por hydrilla, que foi confirmada pelo crescimento das raízes e formação dos ramos laterais. Ao  
139 fim do experimento, as plantas foram removidas e lavadas. As raízes e parte aérea de hydrilla  
140 foram secas a 60°C para determinação da biomassa (g). Nós consideramos como variáveis  
141 resposta: a biomassa total (fragmento principal+raízes+ramos laterais), biomassa dos ramos  
142 laterais, número de ramos laterais (um indicativo do potencial de dispersão, já que os ramos laterais  
143 formam propágulos vegetativos), número de plantas enraizadas (um indicativo do potencial de  
144 colonização inicial), a razão raiz e porção acima do sedimento (um indicativo da alocação de  
145 biomassa para aquisição de luz ou nutrientes).



## 146 2.3 ANÁLISE DE DADOS

147 Para analisar a variação temporal dos padrões de co-ocorrência de ambas espécies no reservatório  
148 de Rosana, foi realizada uma regressão logística (Gotelli and Ellison, 2010). Utilizando a presença  
149 de *H. verticillata* e *E. tenellus* como variável resposta e os anos (2004, 2010 e 2016) como variável  
150 preditora. Tendo em vista que hydrilla não ocorria no reservatório em 2004, essa análise permitiu  
151 inferir sobre o efeito da espécie nativa sobre o sucesso da invasora *in situ*.

152 Os valores da biomassa total, biomassa da parte aérea e das raízes foram analisados com ANOVA  
153 bifatorial seguindo um nível de significância  $\alpha=0.05$ . Os pressupostos de normalidade (teste de  
154 Shapiro-Wilk), homocedasticidade (teste de Levene) e independência foram atingidos. Para testar  
155 as diferenças significativas da resistência biótica e pressão de propágulos conduzimos  
156 comparações pareadas pelo teste de Tukey. Esses testes foram realizados no software Statistica  
157 7.0.

158 Ademais, foram avaliadas a biomassa da razão raiz:parte aérea, o número de ramos laterais, e o  
159 número de fragmentos que enraizaram, proporção ramos laterais: parte aérea. Todavia os dados  
160 não atingiram os pressupostos para ANOVA paramétrica. Então, foi utilizada a ANOVA (dois  
161 fatores fixos) por permutação (999 permutações). Esses testes foram conduzidos no software R.  
162 As comparações *post-hoc* foram desenvolvidas com teste de LSD Fisher no software Statistica 7.0.

163 Para os dados abióticos, foi utilizada a ANOVA por permutação (dois fatores fixos) com 999  
164 permutações para testar as diferenças das médias utilizando o software R.

165

166

167

168

169

170

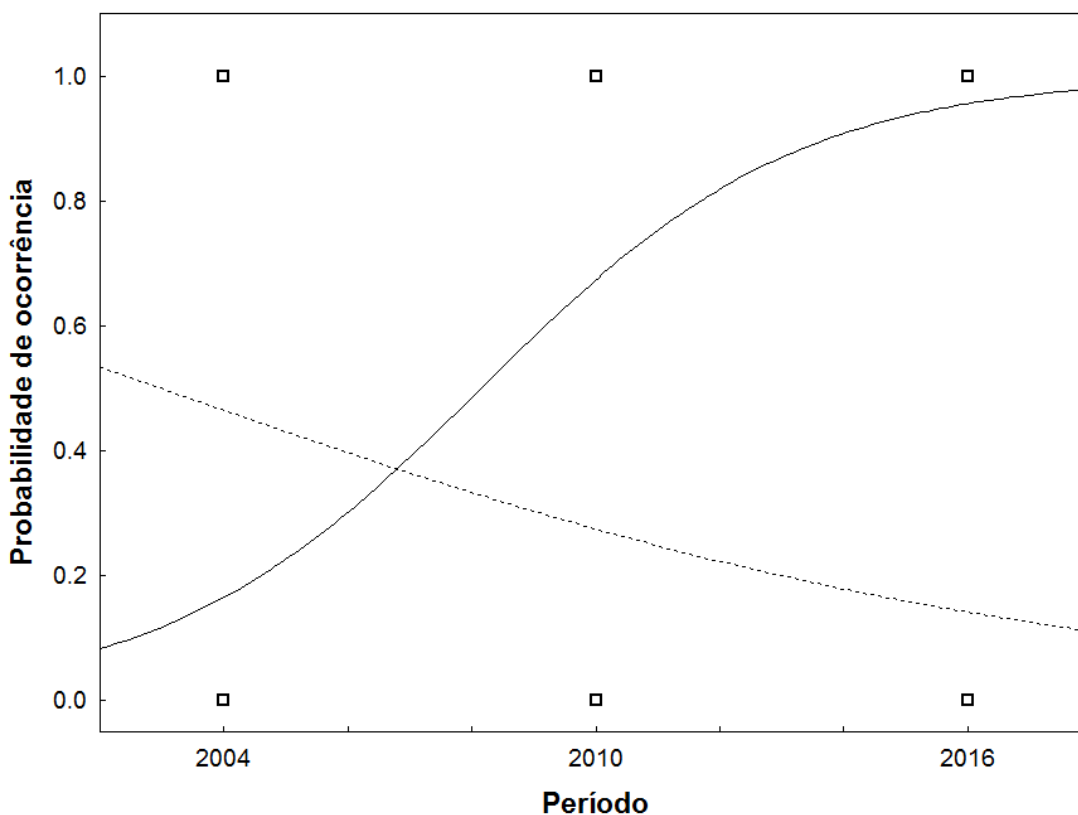
171 **3 RESULTADOS**

172 A regressão logística mostrou que os dados temporais de ocorrência diferiram entre a espécie  
 173 nativa e invasora nos locais colonizados por *E. tenellus* em 2004. A probabilidade de ocorrência  
 174 de hydrilla aumentou com o passar dos anos, enquanto o oposto foi observado para *E. tenellus*  
 175 (tabela 1; Fig. 3). Esses resultados sugerem que espécie invasora consegue invadir as áreas  
 176 colonizadas pela espécie nativa, houve uma redução da ocorrência da nativa nos locais invadidos.

177 Tabela 1. Resultados da regressão logística considerando a probabilidade de ocorrência de *H.*  
 178 *verticillata* e *E. tenellus*, em sites colonizados pela segunda espécie em 2004, no reservatório de  
 179 Rosana como função dos períodos de 2004, 2010 e 2016.

Variável resposta	Parâmetro	Coef.	Std. Coef.	Odds Ratio	<i>t</i>	$X^2$	McFadden's rho <sup>2</sup>	<i>p</i>
<i>H. verticillata</i>	Constante	-770.673	0	<0.001	-3.475*	20.9	0.3685	<0.001
	Período	0.384	3.83	1.468	3.475*			
<i>E. tenellus</i>	Constante	317.578	0	>8x10 <sup>1</sup> 37	1.999*	12.5	0.17	0.0328
	Período	-0.159	-1.72	0.40	-2.004*			

180



181

182 Figura 3. Probabilidade de ocorrência de *H. verticillata* e *E. tenellus* em locais colonizados pela  
 183 primeira espécie em 2004 no reservatório de Rosana ao longo do tempo. A linha preenchida  
 184 simboliza a invasora hydrilla e a linha pontilhada simboliza a nativa *E. tenellus*. O ano de 2004  
 185 representa o período de pré-invasão.

186

187 Das variáveis limnológicas medidas nas unidades experimentais a turbidez foi a única a apresentar  
 188 diferença significativa entre as médias, entretanto vale ressaltar que as médias do oxigênio  
 189 dissolvido foram parcialmente significativas. Foi observada menor turbidez nos tratamentos com  
 190 resistência biótica, e maior turbidez nos com ausência de resistência biótica (Tabela 2). Menores  
 191 porcentagens de oxigênio dissolvido foram constatadas nos tratamentos com resistência biótica e  
 192 maiores porcentagens de oxigênio dissolvido nos tratamentos sem resistência biótica (Tabela 2).

193

194

195 Tabela 2. Resultados da análise de variância para as variáveis abióticas. Pressão de propágulos  
 196 (PP), resistência biótica (RB).

Parâmetro	Tratamento	GL	Média dos Quadrados	F	p
pH	PP	2	0.643181667	2.401936	0.091
	RB	1	0.000106667	0.000398	0.985
	PP x RB	2	0.297651667	1.111568	0.355
Condutividade	PP	2	7.17E-05	1.689956	0.222
	RB	1	1.50E-05	0.353712	0.547
	PP x RB	2	5.00E-06	0.117904	0.87
<b>Turbidez</b>	PP	2	3.31358	0.340131	0.718
	RB	1	194.256027	19.93993	<b>0.001*</b>
	PP x RB	2	2.089647	0.214497	0.79
Oxigênio dissolvido (%)	PP	2	32.04589	0.858514	0.427
	RB	1	160.13201	4.28996	0.058
	PP x RB	2	23.55105	0.630936	0.516

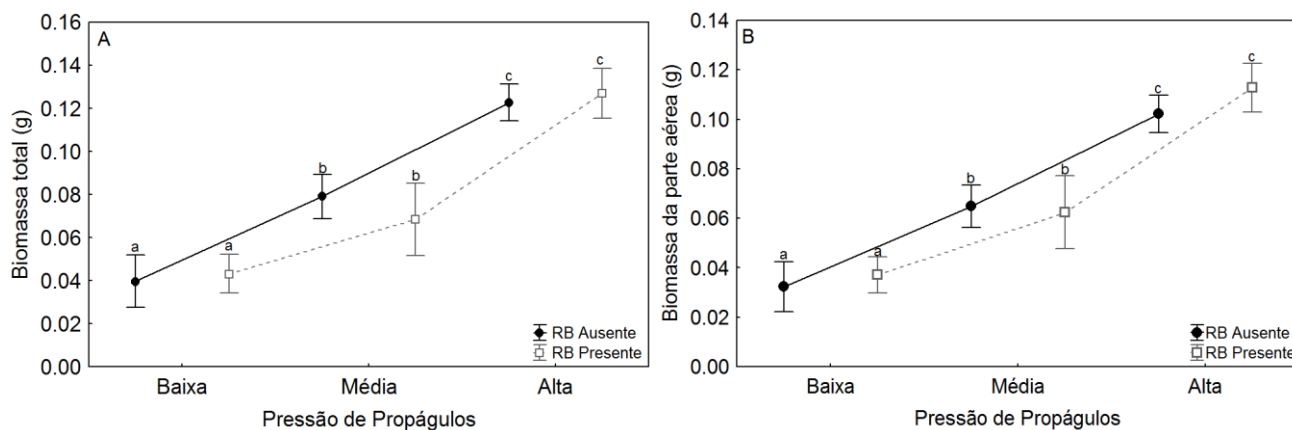
197

198 Os resultados da ANOVA bifatorial mostraram que a biomassa de hydrilla total foi  
 199 significativamente afetada pela pressão de propágulos ( $F=25.77$ ,  $p<0.001$ ) mas não pela resistência  
 200 biótica ( $F=0.0104$ ,  $p=0.919$ ). A interação dos fatores não foi significativa ( $F=0.257$ ,  $p=0.774$ ).  
 201 Segundo o teste de Tukey, houve um aumento da biomassa de hydrilla nos tratamentos  
 202 representando alta pressão de propágulos, que diferiram significativamente dos tratamentos de  
 203 média e baixa pressão de propágulos. Tratamentos de média pressão de propágulos resultaram em  
 204 maior biomassa que os de baixa pressão de propágulos. (Fig. 4).

205 A pressão de propágulos também influenciou significativamente o crescimento da porção acima  
 206 do solo (ANOVA bifatorial:  $F=26.73$ ,  $p<0.001$ ). Contudo os efeitos da resistência biótica  
 207 ( $F=0.279$ ,  $p=0.599$ ) e a interação entre resistência biótica e pressão de propágulos ( $F=0.21$ ,  
 208  $p=0.807$ ) não foram significativos. O teste de Tukey indicou o maior crescimento das porções  
 209 acima do solo de hydrilla nos tratamentos de alta pressão de propágulos. Os menores valores da  
 210 biomassa da porção acima do solo foram encontrados nos tratamentos de baixa pressão de  
 211 propágulos (Fig.4).

212

213



214

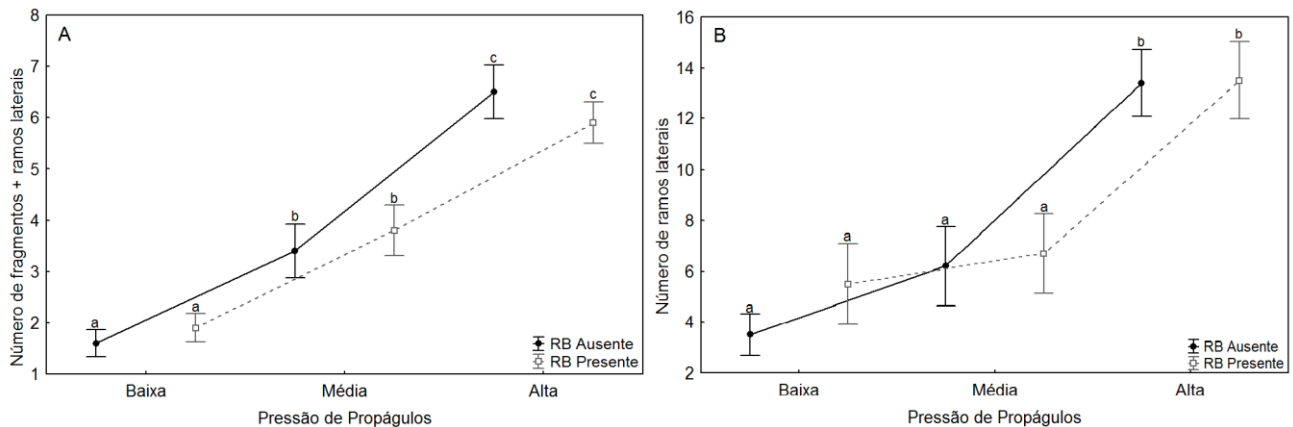
215 Figura 4. A: Biomassa seca (total de cada aquário) de *H. verticillata* (média  $\pm$  erro padrão) em  
 216 resposta a diferentes pressões de propágulos e resistência biótica (RB) provida por *E. tenellus*. B:  
 217 Biomassa seca da porção acima do solo (total de cada aquário) de *H. verticillata* (média  $\pm$  erro  
 218 padrão) em resposta a diferentes pressões de propágulos e resistência biótica provida por *E.*  
 219 *tenellus*.

220 A proporção de biomassa aérea por broto não foi afetada pela resistência biótica ( $F=1.19$ ,  
 221  $p=0.331$ ), pressão de propágulos ( $F=0.19$ ,  $p=0.947$ ), nem pela interação ( $F=0.60$ ,  $p=0.768$ ).

222 O número de fragmentos principais + brotos laterais diferiu significativamente entre as diferentes  
 223 pressões de propágulos ( $F=54.68$ ,  $p=0.001$ ). Entretanto, a resistência biótica ( $F=0.0091$ ,  $p=0.920$ ),  
 224 e interação não tiveram diferenças significativas (Fig. 5).

225 O número de ramos laterais apresentou diferença significativa para pressão de propágulos  
 226 (ANOVA;  $F=21.92$ ,  $p=0.001$ ), mas a ANOVA não detectou diferenças significativas para a  
 227 resistência biótica ( $F=0.56$ ,  $p=0.459$ ) e interação ( $F=0.25$ ,  $p=0.77$ ). O teste *post-hoc* de Fisher  
 228 denotou que os tratamentos de alta pressão de propágulos contém a maioria dos ramos laterais  
 229 comparados com os tratamentos de média e baixa pressão de propágulos (Fig.5).

230

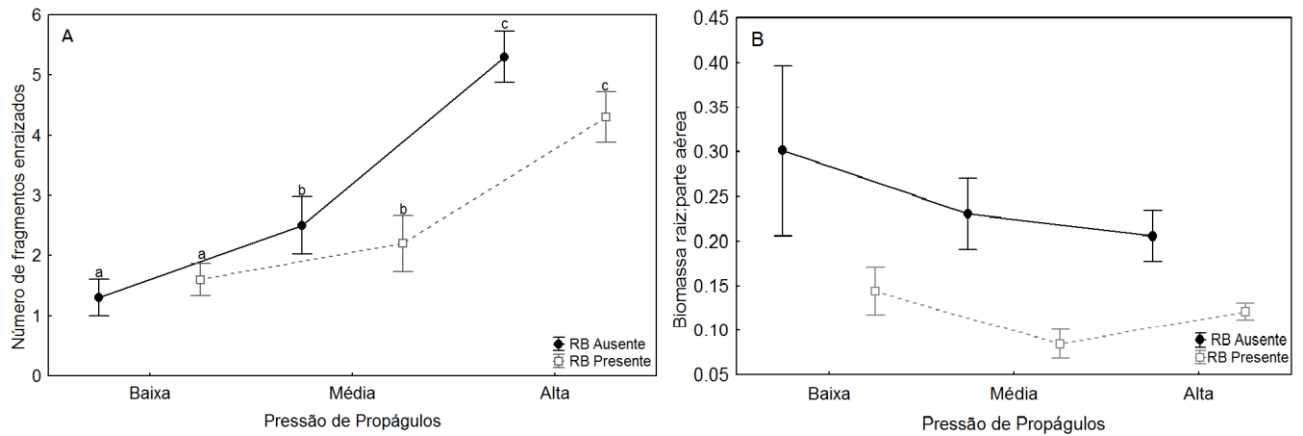


231

232 Figura 5. A: Número dos fragmentos principais somados aos os brotos laterais de *H. verticillata*  
 233 (média  $\pm$  erro padrão) em resposta a diferentes pressões de propágulos e resistência biótica provida  
 234 pelo *E. tenellus*. B: Número de ramos laterais de *H. verticillata* (média  $\pm$  erro padrão) em resposta  
 235 a diferentes pressões de propágulos e resistência biótica provida pelo *E. tenellus*.

236 Houve efeito significativo da pressão de propágulos sobre o número de fragmentos de hydrilla que  
 237 enraizaram (ANOVA;  $F=37.40$ ,  $p=0.001$ ). A resistência biótica ( $F=1.04$ ,  $p=0.317$ ) e a interação  
 238 ( $F=1.32$ ,  $p=0.266$ ) não apresentaram diferença significativa entre as médias dos tratamentos (Fig.  
 239 4).

240 A razão raiz:parte aérea não diferiu significativamente para a pressão de propágulos ( $F=1.01$ ,  $p=$   
 241  $0.381$ ) nem para a interação dos fatores ( $F=0.46$ ,  $p=0.7$ ). No entanto, a alocação de energia para  
 242 raízes foi significativamente maior nos tratamentos sem resistência biótica ( $F=14.315$ ,  $p=0.001$ )  
 243 (Fig. 4).



244

245 Fig. 4. A: Número de fragmentos principais enraizados de *H. verticillata* (por aquário; média  $\pm$   
 246 erro padrão) em resposta a diferentes pressões de propágulos e resistência biótica provida por *E.*  
 247 *tenellus*. B: Razão raízes:partes aéreas de fragmentos enraizados de *H. verticillata* (por aquário;  
 248 média  $\pm$  erro padrão) em resposta a diferentes pressões de propágulos e resistência biótica provida  
 249 por *E. tenellus*.

250 Os resultados estatísticos (graus de liberdade, média dos quadrados, valor de F e valor de p) dos  
 251 tratamentos estão expostos em uma tabela no material suplementar.

252

253

254

255

256

257

258

259

260

#### 261 4 DISCUSSÃO

262 Os estudos desenvolvidos em campo (reservatório de Rosana) indicam que após a invasão de  
263 hydrilla, a espécie nativa diminuiu sua probabilidade de ocorrência enquanto a probabilidade de  
264 ocorrência de hydrilla aumentou ao longo do tempo. Esses resultados indicam que hydrilla foi  
265 capaz de invadir locais colonizados por *E. tenellus* e que essa espécie não foi eficiente em impedir  
266 ou mesmo suprimir o desenvolvimento da invasora. De fato, os resultados experimentais  
267 confirmaram essa expectativa.

268 Mais de 95% dos propágulos iniciais liberados nos aquários se desenvolveram e se estabeleceram.  
269 Uma das características de *Hydrilla verticillata* é o rápido crescimento e alta taxa de reprodução  
270 por fragmentação (Langeland, 1996; Wang et al., 2008). Nosso estudo demonstrou uma  
271 considerável influência da pressão de propágulos no crescimento de hydrilla. Além disso, as  
272 diferentes pressões de propágulos (incluindo a menor delas) ultrapassaram a capacidade da espécie  
273 nativa de suprimir seu desenvolvimento, visto que a resistência biótica não afetou a maioria dos  
274 atributos mensurados.

275 A resistência biótica foi hábil em mudar a alocação de recursos das raízes de hydrilla, isso  
276 considerando a biomassa raízes:parte aérea. Esse resultado demonstra claramente uma atividade  
277 competitiva da espécie nativa, pois na presença do *E. tenellus* as raízes de hydrilla cresceram  
278 menos comparativamente às frações aéreas. A forma de vida do *E. tenellus* é similar a uma isoetes,  
279 e se desenvolve de forma rasteira formando tapetes sobre o sedimento de lagos e reservatórios.  
280 Com essas características, *E. tenellus* provavelmente exerça maior intensidade competitiva para  
281 obtenção de nutrientes. Porém, a resposta de hydrilla foi investir mais em partes aéreas, o que  
282 provavelmente implica em maior crescimento e sombreamento das espécies competidoras  
283 rasteiras, elevando a capacidade competitiva da invasora. Experimentos realizados nas áreas  
284 nativas de hydrilla também evidenciaram que em situação de competição, essa espécie alocou a  
285 maior parte da biomassa para porção aérea em relação a suas raízes (Wang et al., 2008). A despeito  
286 de alterar a alocação de biomassa para raízes e partes aéreas, a biomassa total não foi afetada pela  
287 presença de resistência biótica.

288 A despeito de alterar a alocação de recursos em hydrilla, a resistência biótica oferecida pela nativa  
289 *E. tenellus* não teve a capacidade de suprimir o sucesso de estabelecimento da hydrilla. Esse dado



290 evidencia ainda mais a elevada capacidade competidora da hydrilla, anteriormente elucidada por  
291 outros autores (Fleming and Dibble, 2014; Hofstra et al., 2010; Van et al., 1999; Wang et al.,  
292 2008). A macrófita invasora superou a resistência da nativa por meio do crescimento de raízes,  
293 brotos, folhas e biomassa em geral. Estudos anteriores mostraram que hydrilla compete com outras  
294 elodeides, por espaço e nutrientes (Mony et al., 2007). Uma explicação para hydrilla ter superado  
295 a resistência biótica é que ela está propensa a recrutar os recursos do ambiente primeiro que outras  
296 macrófitas submersas (Mony et al., 2007).

297 A turbidez foi a única variável abiótica que apresentou diferença significativa entre os tratamentos  
298 do experimento. Ela foi menor nos tratamentos com resistência biótica e maior nos tratamentos  
299 com ausência de resistência biótica, isso pode ser explicado porque plantas submersas (como *E.*  
300 *tenellus*) mantêm a água em condições claras (Vanderstukken et al., 2011). Essa característica  
301 pode ter facilitado a utilização de radiação solar pela hydrilla favorecendo o desenvolvimento de  
302 suas folhas e caule (porção aérea), fazendo com que essa espécie sobrepujasse a resistência biótica.

303 O experimento evidenciou que a pressão de propágulos é um mecanismo chave para invasão de  
304 hydrilla, e alta densidade de fragmentos aumenta significativamente a chance de estabelecimento  
305 em um novo local (Li et al., 2015). Os novos fragmentos lançados foram capazes de produzir raízes  
306 e brotos, o que é uma habilidade importante para a reprodução vegetativa, a forma de reprodução  
307 principal de hydrilla no rio Paraná (Umetsu et al., 2012b). A propagação vegetativa de plantas  
308 amplia a chance de sobrevivência em situações de distúrbios e flutuações ambientais (Martínez-  
309 Ghera and Ghera, 2006). Portanto, esses dados não refutam nossa hipótese de que a invasora  
310 hydrilla é afetada positivamente pela pressão de propágulos.

311 A dispersão por fragmentação é o principal mecanismo de liberação de propágulos no rio Paraná.  
312 A pressão de propágulos ajuda a explicar porque a hydrilla continua bem sucedida nesse rio mesmo  
313 depois de eventos estocásticos como as estações de cheia e seca, que diminuem consideravelmente  
314 a densidade de plantas submersas (Colautti et al., 2006; Gray et al., 2015; Gubiani et al., 2016;  
315 Lockwood et al., 2010; Mormul et al., 2010; Simberloff, 2009). Os resultados evidenciam que  
316 além de não ser suficiente para suprimir o estabelecimento de hydrilla, *E. tenellus* também não  
317 afetou a produção de ramos laterais, que é um indicativo da capacidade dispersora de hydrilla  
318 mesmo em condições de competição.

319 Nós sugerimos que a diminuição da pressão de propágulos de hydrilla possa reduzir a taxa de  
320 estabelecimento dessa espécie invasora. Todavia, os resultados demonstraram que a resistência  
321 biótica por uma espécie nativa rasteira não foi eficiente. Nesse sentido, destaca-se que a presença  
322 de outras espécies semelhantes morfológicamente à hydrilla (ex., *Egeria* spp) podem ser mais  
323 eficientes como competidoras e aumentarem o efeito da resistência biótica (D. Souza, dados  
324 inéditos). Assim, a presença de espécies nativas é essencial para a manutenção dos ecossistemas e  
325 mantém baixas as densidades de espécies invasoras (Betsy Von Holle, 2003; Fridley et al., 2007).

326 Hydrilla, como uma espécie amplamente distribuída no mundo, cada vez mais comprova sua  
327 capacidade de estabelecimento e competição por chegar e se estabelecer em diversos locais. Nosso  
328 estudo cooperou em evidenciar que a pressão de propágulos expande a probabilidade da hydrilla  
329 em relação ao sucesso de estabelecimento em seu período inicial de colonização e que essa espécie  
330 invasora possui elevado potencial de invadir locais colonizados por espécies de macrófitas  
331 submersas rasteiras.

332

333

334

335

336

337

338

339

340

341

342

343

344

345

346

347

348 **REFERÊNCIAS**

- 349 Betsy Von Holle, H. R. D. and D. S. (2003). The Importance of Biological Inertia in Plant  
350 Community Resistance to Invasion. *J. Veg. Sci.* 14, 8. doi:10.1658/1100-  
351 9233(2003)014[0425:TIOBII]2.0.CO;2.
- 352 Blackburn, T. M., Lockwood, J. L., and Cassey, P. (2015). The influence of numbers on invasion  
353 success. *Mol. Ecol.*, n/a-n/a. doi:10.1111/mec.13075.
- 354 Borgnis, E., and Boyer, K. E. (2016). Salinity Tolerance and Competition Drive Distributions of  
355 Native and Invasive Submerged Aquatic Vegetation in the Upper San Francisco Estuary.  
356 *Estuaries and Coasts* 39, 707–717. doi:10.1007/s12237-015-0033-5.
- 357 Brooks, W. R., Lockwood, J. L., and Jordan, R. C. (2013). Tropical paradox: A multi-scale  
358 analysis of the invasion paradox within Miami Rock Ridge tropical hardwood hammocks.  
359 *Biol. Invasions* 15, 921–930. doi:10.1007/s10530-012-0340-8.
- 360 Byun, C., de Blois, S., and Brisson, J. (2014). Interactions between abiotic constraint, propagule  
361 pressure, and biotic resistance regulate plant invasion. *Oecologia*, 285–296.  
362 doi:10.1007/s00442-014-3188-z.
- 363 Catford, J. A., Jansson, R., and Nilsson, C. (2009). Reducing redundancy in invasion ecology by  
364 integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Divers. Distrib.* 15, 22–40.  
365 doi:10.1111/j.1472-4642.2008.00521.x.
- 366 Colautti, R. I., Grigorovich, I. a., and MacIsaac, H. J. (2006). Propagule pressure: A null model  
367 for biological invasions. *Biol. Invasions* 8, 1023–1037. doi:10.1007/s10530-005-3735-y.
- 368 Cook, C. D. K., and Lüönd, R. (1982). A revision of the genus *Hydrilla* (Hydrocharitaceae).  
369 *Aquat. Bot.* 13, 485–504. doi:10.1016/0304-3770(82)90074-2.
- 370 Darwin, C. (1859). *A Origem das Espécies*.
- 371 Davis, M. (2009). *Invasion Biology*. Oxford University Press.

- 372 Duncan (2011). "Propagule Pressure," in *Encyclopedia of Biological Invasions*.
- 373 Elton, C. (1958). *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. University Of Chicago Press.
- 374 Ferreira, F. A., Mormul, R. P., Thomaz, S. M., Pott, A., and Pott, V. J. (2011). Macrophytes in  
375 the upper Paraná river floodplain: checklist and comparison with other large South  
376 American wetlands. *Rev Biol Trop* 2, 541–556.
- 377 Fleming, J. P., and Dibble, E. D. (2014). Ecological mechanisms of invasion success in aquatic  
378 macrophytes. *Hydrobiologia* 746, 23–37. doi:10.1007/s10750-014-2026-y.
- 379 Fridley, J. D., Stachowicz, J. J., Naeem, S., Sax, D. F., Seabloom, E. W., Smith, M. D., et al.  
380 (2007). Concepts & Synthesis Emphasizing New Ideas To Stimulate Research in Ecology  
381 the Invasion Paradox: Reconciling Pattern and Process in Species Invasions. *Ecology* 88, 3–  
382 17. doi:10.1890/0012-9658(2007)88[3:TIPRPA]2.0.CO;2.
- 383 Gotelli, N. J., and Ellison, A. M. (2010). *Princípios de Estatística em Ecologia*.
- 384 Gray, S. M., Dykhuizen, D. E., and Padilla, D. K. (2015). The effects of species properties and  
385 community context on establishment success. *Oikos* 124, 355–363. doi:10.1111/oik.01550.
- 386 Gubiani, E. A., Thomaz, S. M., Bini, L. M., and Piana, P. A. (2016). Metapopulation models  
387 predict the temporal response of two macrophytes to drought in a subtropical water  
388 reservoir.
- 389 Gucker, B., Rn, Silva, R. C. S., Graeber, D., Monteiro, J. A. F., Brookshire, E. N. J., et al.  
390 (2016). Dissolved nutrient exports from natural and human-impacted Neotropical  
391 catchments. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 25, 378–390. doi:10.1111/geb.12417.
- 392 Gurevitch, J., Fox, G. A., Wardle, G. M., Inderjit, and Taub, D. (2011). Emergent insights from  
393 the synthesis of conceptual frameworks for biological invasions. *Ecol. Lett.* 14, 407–418.  
394 doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01594.x.
- 395 Hofstra, D., Champion, P., and Clayton, J. (2010). Predicting invasive success of *Hydrilla*  
396 *verticillata* (L.f.) Royle in flowing water. *Hydrobiologia* 656, 213–219.

- 397       doi:10.1007/s10750-010-0445-y.
- 398   Keane, R. M., and Crawley, M. J. (2002). Exotic plant invasions and the enemy release  
399       hypothesis. *Trends Ecol. Evol.* 17, 164–170. doi:10.1016/S0169-5347(02)02499-0.
- 400   Langeland, K. a. (1996). *Hydrilla verticillata* (L.F.) Royle (Hydrocharitaceae), “The Perfect  
401       Aquatic Weed.” *Castanea* 61, 293–304.
- 402   Levine, J. M., Adler, P. B., and Yelenik, S. G. (2004). A meta-analysis of biotic resistance to  
403       exotic plant invasions. *Ecol. Lett.* 7, 975–989. doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00657.x.
- 404   Levine, J. M., and Antonio, C. M. D. (1999). Elton revisited: a review of evidence linking  
405       diversity and invasibility. *OIKOS* 87, 15–26.
- 406   Li, H. L., Wang, Y. Y., Zhang, Q., Wang, P., Zhang, M. X., and Yu, F. H. (2015). Vegetative  
407       propagule pressure and water depth affect biomass and evenness of submerged macrophyte  
408       communities. *PLoS One* 10, 1–12. doi:10.1371/journal.pone.0142586.
- 409   Lockwood, J. L., Cassey, P., and Blackburn, T. (2005). The role of propagule pressure in  
410       explaining species invasions. *Trends Ecol. Evol.* 20, 223–228.  
411       doi:10.1016/j.tree.2005.02.004.
- 412   Lockwood, J. L., Martha, F. H., and Marchetti, M. P. (2010). *Invasion Ecology*.
- 413   Lyra, A. D. A., Chou, S. C., and Sampaio, G. D. O. (2016). Sensitivity of the Amazon biome to  
414       high resolution climate change projections. *Acta Amaz.* 46, 175–188. doi:10.1590/1809-  
415       4392201502225.
- 416   Mack, R. N., Simberloff, D., Lonsdale, W. M., Evans, H., Clout, M., and Bazzaz, F. A. (2000).  
417       Issues in Ecology. *Bull. Ecol. Soc. Am.* 86, 249–250. doi:10.1890/0012-  
418       9623(2005)86[249b:IIE]2.0.CO;2.
- 419   Mark A. Davis (2009). *Invasion Biology*. Oxford University Press.
- 420   Martínez-Ghersa, M. A., and Ghersa, C. M. (2006). The relationship of propagule pressure to

- 421 invasion potential in plants. *Euphytica* 148, 87–96. doi:10.1007/s10681-006-5943-7.
- 422 Matias, L. Q. (2007). O gênero *Echinodorus* (Alismataceae) no domínio da Caatinga brasileira.  
423 *Rodriguésia* 59, 209–258.
- 424 Matias, L. Q., Amado, E. R., and Nunes, E. P. (2003). Macrófitas aquáticas da lagoa Jijoca de  
425 Jericoacara, Ceará, Brasil. *Acta bot. bras.* 17, 623–631. doi:10.1590/S0102-  
426 33062003000400015.
- 427 Mony, C., Koschnick, T. J., Haller, W. T., and Muller, S. (2007). Competition between two  
428 invasive Hydrocharitaceae (*Hydrilla verticillata* (L.f.) (Royle) and *Egeria densa* (Planch))  
429 as influenced by sediment fertility and season. *Aquat. Bot.* 86, 236–242.  
430 doi:10.1016/j.aquabot.2006.11.007.
- 431 Mormul, R. P., Ferreira, F. A., Michelan, T. S., Carvalho, P., Silveira, M. J., and Thomaz, S. M.  
432 (2010). Aquatic macrophytes in the large, sub-tropical Itaipu Reservoir, Brazil. *Rev. Biol.*  
433 *Trop.* 58, 1437–1452.
- 434 Parmesan, C. (2006). Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change.  
435 [Http://Dx.Doi.Org/10.1146/Annurev.Ecolsys.37.091305.110100](http://Dx.Doi.Org/10.1146/Annurev.Ecolsys.37.091305.110100) 37, 637–669.  
436 doi:10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100.
- 437 Prior, K. M., Powell, T. H. Q., Joseph, A. L., and Hellmann, J. J. (2015). Insights from  
438 community ecology into the role of enemy release in causing invasion success: the  
439 importance of native enemy effects. *Biol. Invasions* 17, 1283–1297. doi:10.1007/s10530-  
440 014-0800-4.
- 441 Pyšek, P., and Richardson, D. M. (2006). The biogeography of naturalization in alien plants. *J.*  
442 *Biogeogr.* 33, 2040–2050. doi:10.1111/j.1365-2699.2006.01578.x.
- 443 Pyšek, P., and Richardson, D. M. (2010). Invasive Species, Environmental Change and  
444 Management, and Health. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 35, 25–55. doi:10.1146/annurev-  
445 environ-033009-095548.
- 446 Silveira, M. J., and Thomaz, S. M. (2015). Growth of a native versus an invasive submerged

- 447 aquatic macrophyte differs in relation to mud and organic matter concentrations in  
448 sediment. *Aquat. Bot.* 124, 85–91. doi:10.1016/j.aquabot.2015.03.004.
- 449 Simberloff, D. (2009). The Role of Propagule Pressure in Biological Invasions. *Annu. Rev. Ecol.*  
450 *Evol. Syst.* 40, 81–102. doi:10.1146/annurev.ecolsys.110308.120304.
- 451 Simberloff, D., and Rejmanek, M. (2011). *Encyclopedia of Biological Invasions*. University of  
452 California Press.
- 453 Sousa, W. T. Z. (2011). *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae), a recent invader threatening  
454 Brazil's freshwater environments: a review of the extent of the problem. *Hydrobiologia*, 1–  
455 20. doi:10.1007/s10750-011-0696-2.
- 456 Sousa, W. T. Z., Thomaz, S. M., and Murphy, K. J. (2010). Response of native *Egeria najas*  
457 Planch. and invasive *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle to altered hydroecological regime in a  
458 subtropical river. *Aquat. Bot.* 92, 40–48. doi:10.1016/j.aquabot.2009.10.002.
- 459 Sousa, W. T. Z., Thomaz, S. M., Murphy, K. J., Silveira, M. J., and Mormul, R. P. (2009).  
460 Environmental predictors of the occurrence of exotic *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle and  
461 native *Egeria najas* Planch. in a sub-tropical river floodplain: The Upper River Paraná,  
462 Brazil. *Hydrobiologia* 632, 65–78. doi:10.1007/s10750-009-9828-3.
- 463 Thomaz, S. M., Carvalho, P., Mormul, R. P., Ferreira, F. A., Silveira, M. J., and Michelin, T. S.  
464 (2009). Temporal trends and effects of diversity on occurrence of exotic macrophytes in a  
465 large reservoir. *Acta Oecologica* 35, 614–620. doi:10.1016/j.actao.2009.05.008.
- 466 Thomaz, S. M., Mormul, R. P., and Michelin, T. S. (2014a). Propagule pressure, invasibility of  
467 freshwater ecosystems by macrophytes and their ecological impacts: a review of tropical  
468 freshwater ecosystems. *Hydrobiologia* 746, 39–59. doi:10.1007/s10750-014-2044-9.
- 469 Thomaz, S. M., Mormul, R. P., and Michelin, T. S. (2014b). Propagule pressure, invasibility of  
470 freshwater ecosystems by macrophytes and their ecological impacts: a review of tropical  
471 freshwater ecosystems. *Hydrobiologia* 746, 39–59. doi:10.1007/s10750-014-2044-9.
- 472 Thomaz, S. M., Pagioro, T. A., Bini, L. M., and Roberto, M. do C. (2005). “Ocorrência e

- 473           distribuição de macrófitas aquáticas em reservatórios,” in *Biocenoses em reservatórios*.
- 474   Umetsu, C. A., Evangelista, H. B. A., and Thomaz, S. M. (2012a). The colonization,  
475           regeneration, and growth rates of macrophytes from fragments: A comparison between  
476           exotic and native submerged aquatic species. *Aquat. Ecol.* 46, 443–449.  
477           doi:10.1007/s10452-012-9413-0.
- 478   Umetsu, C., Evangelista, H., and Thomaz, S. (2012b). Colonization, regeneration potential and  
479           growth rates of fragments of the exotic aquatic macrophyte *Hydrilla verticillata*. *Aquat.*  
480           *Biol.* 16, 197–202. doi:10.3354/ab00450.
- 481   Van, T. K., Wheeler, G. S., and Center, T. D. (1999). Competition between *Hydrilla verticillata*  
482           and *Vallisneria americana* as influenced by soil fertility. *Aquat. Bot.* 62, 225–233.  
483           doi:10.1016/S0304-3770(98)00100-4.
- 484   Vanderstukken, M., Mazzeo, N., van Colen, W., Declerck, S. A. J., and Muylaert, K. (2011).  
485           Biological control of phytoplankton by the subtropical submerged macrophytes *Egeria*  
486           *densa* and *Potamogeton illinoensis*: A mesocosm study. *Freshw. Biol.* 56, 1837–1849.  
487           doi:10.1111/j.1365-2427.2011.02624.x.
- 488   Vitousek, P. M., Mooney, H. a, Lubchenco, J., and Melillo, J. M. (1997). Human Domination of  
489           Earth’ s Ecosystems. *Science* (80-. ). 277, 494–499. doi:10.1126/science.277.5325.494.
- 490   Von Holle, B., and Simberloff, D. (2005). Ecological reistance to biological invasion  
491           overwhelmed by propagule pressure. *Ecology* 86, 3212–3218. doi:10.1890/05-0427.
- 492   Wang, J. W., Yu, D., Xiong, W., and Han, Y. Q. (2008). Above- and belowground competition  
493           between two submersed macrophytes. *Hydrobiologia* 607, 113–122. doi:10.1007/s10750-  
494           008-9371-7.
- 495   Xie, D., Yu, D., You, W. H., and Xia, C. X. (2013). The propagule supply, litter layers and  
496           canopy shade in the littoral community influence the establishment and growth of  
497           *Myriophyllum aquaticum*. *Biol. Invasions* 15, 113–123. doi:10.1007/s10530-012-0272-3.
- 498



499 APÊNDICE A - Resultados das ANOVAs considerando biomassa, número de fragmentos  
 500 somados aos brotos, número de brotos e número de fragmentos enraizados.

Variável resposta	Tratamento	GL	QM	F	p
Biomassa da parte aérea	PP	2	26.7355	281.0158	<0.000*
	RB	1	0.000281	0.2797	0.599
	PP x RB	2	0.001006	0.2141	0.808
Biomassa total	PP	2	0.035464	25.7668	<0.000*
	RB	1	0.000014	0.104	0.920
	PP x RB	2	0.000354	0.257	0.774
Biomassa raiz:parte aérea	PP	2	0.016344796	1.0139229	0.381
	RB	1	0.230777769	14.315924	<b>0.001*</b>
	PP x RB	2	0.007414642	0.4599553	0.7
Número de fragmetos+brotos	PP	2	99.95	54.6838906	0.001
	RB	1	0.01666667	0.00911854	0.92
	PP x RB	2	1.51666667	0.82978723	0.452
Número de brotos	PP	2	443.016667	21.9154452	<b>0.001*</b>
	RB	1	11.266667	0.557347	0.459
	PP x RB	2	5.016667	0.2481678	0.77
Número de fragmentos enraizados	PP	2	60.116667	37.39977	<b>0.001*</b>
	RB	1	1.666667	1.036866	0.317
	PP x RB	2	2.116667	1.31682	0.266

501

502

503

504

505

506

507

## 508 APÊNDICE B - Resultados das ANOVAs para as variáveis abióticas

Parâmetro	Tratamento	GL	Média dos Quadrados	F	p
pH	PP	2	0.643181667	2.401936	0.091
	RB	1	0.000106667	0.000398	0.985
	PP x RB	2	0.297651667	1.111568	0.355
Condutividade	PP	2	7.17E-05	1.689956	0.222
	RB	1	1.50E-05	0.353712	0.547
	PP x RB	2	5.00E-06	0.117904	0.87
<b>Turbidez</b>	PP	2	3.31358	0.340131	0.718
	RB	1	194.256027	19.93993	<b>0.001*</b>
	PP x RB	2	2.089647	0.214497	0.79
Oxigênio dissolvido (%)	PP	2	32.04589	0.858514	0.427
	RB	1	160.13201	4.28996	0.058
	PP x RB	2	23.55105	0.630936	0.516

509

510

511

512

513

514

515

516

517

518

519

520

521

## 522 APÊNDICE C - Média das variáveis abióticas mensuradas durante o experimento

Resistência Biótica	Pressão de Propágulos	pH	Condutividade (mS/cm)	Turbidez	Oxigênio Dissolvido (mg/L)	Oxigênio Dissolvido (%)	Temperatura (°C)
Ausente	Baixa	8.5	0.05	5.12	7.3	79.8	28.5
Ausente	Baixa	8.42	0.05	6.38	7.38	77.72	28.31
Ausente	Baixa	8.24	0.04	13.04	7.47	81.68	28.82
Ausente	Baixa	8.42	0.05	10.66	7.15	78.04	28.92
Ausente	Baixa	8.5	0.05	3.9	7.12	77.1	29.05
Ausente	Baixa	8.94	0.04	3.1	7.49	83.88	29.54
Ausente	Baixa	8.94	0.05	2.38	7.25	79.04	29.26
Ausente	Baixa	9.05	0.05	2.46	7.28	79.88	30.17
Ausente	Baixa	8.77	0.05	3.62	7.04	76.88	30.43
Ausente	Baixa	9.03	0.05	6.16	7.2	80.22	30.97
Ausente	Média	7.86	0.04	5.52	8.67	90.32	27.45
Ausente	Média	7.88	0.05	14.5	8.03	84.82	27.99
Ausente	Média	8.1	0.05	5.54	7.97	83.16	27.76
Ausente	Média	8.3	0.05	9.26	7.48	79.76	28.04
Ausente	Média	8.73	0.04	5.76	7.75	83.44	28.4
Ausente	Média	8.65	0.05	5.38	7.36	79.9	28.56
Ausente	Média	8.52	0.05	2.26	7.16	78.4	29.28
Ausente	Média	8.5	0.05	2.48	7.26	78.04	29.11
Ausente	Média	6.47	0.03	3.6	5.56	58.54	22.53
Ausente	Média	9.18	0.05	1.72	7.83	83.24	29.15
Ausente	Alta	7.96	0.04	5.7	8.54	89.92	27.51
Ausente	Alta	8.29	0.04	5.18	8.39	90.7	27.62
Ausente	Alta	8.35	0.04	5	8.23	87.68	27.76
Ausente	Alta	7.99	0.04	7.82	7.72	80.1	27.84
Ausente	Alta	8.5	0.05	4.4	7.23	77.28	29
Ausente	Alta	8.49	0.04	10.1	7.24	78.18	28.82
Ausente	Alta	8.55	0.05	3.32	6.88	74.28	28.9

Ausente	Alta	9.01	0.05	3.58	7.39	80.88	29.56
Ausente	Alta	6.82	0.04	3.14	6.09	63.04	23.4
Ausente	Alta	9.04	0.06	6.12	7.02	78.54	31.2
Presente	Baixa	8.26	0.05	0.76	6.5	71.82	28.64
Presente	Baixa	8.49	0.05	1.92	6.82	75.54	28.93
Presente	Baixa	8.28	0.05	0.64	6.77	75.8	28.69
Presente	Baixa	8.26	0.05	1.78	6.7	75.28	28.78
Presente	Baixa	8.16	0.04	0.82	6.43	72	29.08
Presente	Baixa	8.96	0.07	16.92	7.63	87.24	29.7
Presente	Baixa	8.57	0.04	1.14	6.58	72.08	29.05
Presente	Baixa	8.56	0.04	1.54	6.91	75.32	29.3
Presente	Baixa	8.83	0.05	1.38	6.74	73.4	29.77
Presente	Baixa	8.72	0.04	1.16	6.24	69.56	30.1
Presente	Média	8.03	0.05	1.1	8.5	89.8	27.69
Presente	Média	7.85	0.04	1.52	6.89	74.36	28.22
Presente	Média	8.22	0.05	0.9	7	75.02	28.35
Presente	Média	8.47	0.04	2.28	7.42	82.38	29.05
Presente	Média	8.69	0.04	1	7.65	84.36	28.91
Presente	Média	8.46	0.04	1.16	6.8	76.18	29.16
Presente	Média	8.45	0.04	1.72	6.95	75.68	28.96
Presente	Média	8.94	0.05	2.06	7.16	82.04	29.88
Presente	Média	8.94	0.04	1.82	7.06	76.92	30.23
Presente	Média	8.91	0.05	1.24	6.73	75.24	31.3
Presente	Alta	7.8	0.04	1	8.15	86.92	27.48
Presente	Alta	7.78	0.05	1.1	7.01	77.16	28.13
Presente	Alta	8.1	0.04	1.4	6.65	73	28.14
Presente	Alta	6.84	0.05	2.52	6.17	67.12	24.17
Presente	Alta	8.28	0.05	1.18	7.19	81.2	29.44
Presente	Alta	8.4	0.04	4.36	6.83	76.02	29.2
Presente	Alta	8.64	0.04	1.54	6.77	74.26	29.64
Presente	Alta	8.58	0.04	1.5	6.23	70.26	29.95

Presente	Alta	8.5	0.04	0.5	6.46	72.42	29.32
Presente	Alta	8.95	0.05	1.28	6.83	78.06	31.42

523