

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

RAFAEL PRANDINI TRAMONTE

**Efeito da complexidade de *habitats* sobre a herbivoria de um Gastrópode
invasor e a estrutura da comunidade perifítica**

Maringá
2016

RAFAEL PRANDINI TRAMONTE

Efeito da complexidade de *habitats* sobre a herbivoria de um Gastrópode invasor sobre a estrutura da comunidade perifítica

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.º Dr.º Roger Paulo Mormul

Coorientador: Prof.º Dr.º Flávio Henrique Ragonha

Maringá
2016

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

T771e

Tramonte, Rafael Prandini, 1990-

Efeito da complexidade de *habitats* sobre a herbivoria de um Gastrópode invasor e a estrutura da comunidade perifítica / Rafael Prandini Tramonte.-- Maringá, 2016.
33 f. : il. (algumas color.).

Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--
Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2016.

Orientador: Prof. Dr. Roger Paulo Mormul.

Orientador: Prof. Dr. Flávio Henrique Ragonha.

1. *Melanoides tuberculata* Müller, 1774 (Gastropoda, Thiaridae) - Comunidades, Dinâmica de – Herbivoria. 2. Algas perifíticas - Estrutura. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -594.381782
NBR/CIP - 12899 AACR/2

RAFAEL PRANDINI TRAMONTE

Efeito da complexidade de *habitat* sobre a herbivoria de um Gastrópode invasor sobre a estrutura da comunidade perifítica

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. Roger Paulo Mormul
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof.^a Dr.^a Liliana Rodrigues
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Dr. Fabrício Hiroiuki Oda
Centro Universitário de Maringá (UniCesumar)

Aprovado em: 16 de junho de 2016.

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

Dedicatória

Às pessoas mais importantes da minha vida, meus pais, meu irmão e a Juliety, meu grande amor.

Que me apoiaram de forma incondicional em todos os momentos.

AGRADECIMENTOS

Ao meu pai e minha mãe, pelo amor incondicional em todos os momentos, pelo apoio em todas as minhas escolhas, pela paciência e pelos grandes ensinamentos, pelos bons exemplos e por acreditarem em mim em todos os momentos.

Ao meu querido e único irmão Júlio Cesar, pelos conselhos e por estar sempre do meu lado mesmo dando bronca ou resmungando.

A minha querida namorada Juliety Silva Oliveira, que se dedicou integralmente para me apoiar em todos, não me deixando esquecer em momento algum da minha capacidade e perseverança frente aos desafios encontrados. Obrigado pelos momentos de carinho e dedicação, e por estar sempre ao meu lado.

Às minhas duas grandes amigas Renata (Rê), Camila (Camis), pessoas maravilhosas que trago comigo desde a graduação, que me ajudaram sempre, dando apoio em todos os momentos desta longa jornada acadêmica, obrigado pelas nossas conversas, festas, viagens, bebedeiras.

Aos amigos da turma de mestrado, pelas risadas, churrascos inesquecíveis, mas em especial, Matheus, Rafa Rosa, Tássia, Camila, Renata por todos os momentos bizarros e únicos, que não sairão das nossas memórias, e também pelo apoio e dedicação.

Às duas pessoas que me ajudaram como coorientadores Flávio Henrique Ragonha (Flávião) e Gisele Pinha (gi), que tiveram um esforço incondicional, que me ajudaram, me suporta e me inspiraram desde os primeiros anos da graduação, desde ajudar a escrever um projeto PIC até as análises estatística. Também pela ajuda no delineamento, montagem e finalização deste manuscrito.

As pessoas que me ajudaram na montagem do experimento Gisele, Lino, Marcelo, Flávio e Roger, sem a ajuda de vocês acredito que não seria possível a realização deste trabalho. Em especial agradeço a Nicolli Osório e ao laboratório de perifíton, por terem se prontificado de antemão a me ajudarem na contagem e identificação dos organismos perifíticos. Também agradeço aos barqueiros Sebastião Rodrigues (Tião) e Afredo Soares da Silva por me ajudarem na montagem e no transporte do material.

Aos integrantes do laboratório de zoobentos. Alice Takeda por ser a minha primeira referência acadêmica e uma pessoa inspiradora. E aos amigos: Camila (camis), Danielle (dani), Flávio (Flavião), Gisele (gi), Renata (rê), Ana Paula (ana), Marcelo (xanxo), Lino,

Jéssica, Bruno entre muitos outros que deixaram suas marcas. Muito obrigado pelas guerras de papel molhado, corridas de cadeira, pão de queijo, zoeira no facebook, “olha o vanpeta!!”, coletas com aquela dorzinha na lombar. Hoje eu vejo que, somos uma família unidas com nossas diferenças.

Ao meu orientador Roger Paulo Mormul, como um exemplo de profissional e pessoa. Não só por ter aceitado me orientar, mas por ter feito isso com muita paciência e dedicação. Incentivando-me a buscar sempre o melhor neste trabalho e na vida profissional.

Às secretárias do Programa de Pós-Graduação em Ambientes Aquáticos Continentais, Aldenir e Jocemara, pela paciência em momentos difíceis e pela eficiência nas questões burocráticas requeridas durante o curso.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais por fornecer a infraestrutura e pelo auxílio no desenvolvimento da pesquisa.

Aos professores do curso de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais por fazer parte da construção do meu conhecimento.

Ao órgão de fomento Cape's pela bolsa de mestrado.

“Eu tentei 99 vezes e falhei, mas na centésima tentativa eu consegui, nunca desista dos seus objetivos mesmo que esses pareçam impossíveis, a próxima tentativa pode ser a vitoriosa!”

(Albert Einstein)

Efeito da complexidade de *habitat* e da herbivoria de um Gastrópode invasor sobre a estrutura da comunidade perifítica

RESUMO

A complexidade de *habitat* é um importante componente estruturados das comunidades biológicas, podendo estabilizar as interações entre consumidor e recurso, reduzindo também a probabilidade de invasão por espécies não nativas. No experimento utilizamos macrófitas artificiais, simulando dois tipos de complexidade (alto e baixo), para testar os padrões de herbivoria da espécie invasora em relação a espécie nativa. Como variável resposta aos padrões de herbivoria, temos a densidade, riqueza e clorofila-*a* da comunidade perifítica. Para o teste das hipóteses foram realizadas as seguintes análises, um teste *t*, para conhecer a disponibilidade de recursos, além de uma ANOVA *two-way* tanto para identificar grupos específicos consumidos, e outra para avaliar padrões de herbivoria dos gastrópode e a interação com a complexidade. As regressões quadráticas foram feitas para avaliar os padrões de locomoção das espécies de gastrópodes. Como resultados da disponibilidade de recurso, podemos observar uma maior densidade de algas para o substrato complexo, entretanto este padrão não se mantém para riqueza e clorofila-*a*. Em relação aos padrões de consumo de clorofila-*a* e riqueza de espécies, podemos observar que complexidade estrutural afetou significativamente a taxa de consumo de espécies pelos gastrópodes, mas esse efeito foi dependente da espécie, sendo os habitats mais simples, reduzidos em riqueza e clorofila-*a*, pela herbivoria do gastrópode invasor. Em relação ao comportamento de locomoção dos gastrópodes, os resultados sugerem uma possível relação entre a exploração de recurso alimentar e a taxa de consumo. Tais resultados sugerem que a simplificação de habitats, somada a invasão de espécies, gerou um aumento do impacto do invasor sobre os atributos da comunidade de perifíton. Esses resultados indicam que a espécie invasora é capaz de causar impactos mais severos em locais estruturalmente mais simples, o que sugere que o sucesso da invasão possa ser determinado pela interação entre a invasividade e a invasibilidade.

Palavras Chaves: *M. tuberculata*. *A. chlorotica*. Riqueza. *Habitat* simplificado.

Effect of *habitat* complexity and the herbivory of an invasive Gastropod on the structure of periphyton community

ABSTRACT

The *habitat* complexity is an important of structurer component of the biological communities, can stabilize the interactions between consumer-resource also by reducing the probability of invasion by non-native species. In our experiment, we use artificial macrophytes, simulating two types of complexity (high and low), to test the herbivory patterns of invasive species relative to native species. As variable response to herbivory patterns, we have the density, richness and chlorophyll-*a* periphyton community. To test the hypotheses were performed a *t*-test to the availability of resources. Two-way ANOVA to identify specific groups consumed, and another for herbivores to measure patterns of the gastropod and interaction with complexity. To measure locomotor patterns were performed quadratic regressions. The resource availability, we can see a higher density of algae to complex substrate, however this pattern does not hold for riches and chlorophyll-*a*. In relation to the consumption patterns of chlorophyll-*a* and species richness, we can see that structural complexity significantly affected the species consumption rate by gastropods, but this effect was dependent on the species, the most simple habitats, reduced riches and chlorophyll-*a* by herbivory gastropod invader. Over the locomotor behavior of gastropods, the results suggest a possible relationship between the exploitation of food resources and the rate of consumption. These results suggest that the simplification of habitats, added the invasion of species, generated an increase in the invasive species impact on the attributes of the periphyton community. These results indicate that invasive species can cause more severe impacts structurally simpler sites, suggesting that the successful invasion can be determined by the interaction between the invasiveness and invasiveness.

Keywords: *M. tuberculata*. *A. chlorotica*. Richness. *Habitat* simplified.

Dissertação elaborada e formatada conforme as normas da revista científica *Freshwater Science* .Disponível em:
<<http://www.journals.uchicago.edu/toc/fws/current> >

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	13
2 MATERIAIS E MÉTODOS	15
2.1 ÁREA DE ESTUDO	15
2.2 DELINEAMENTO EXPERIMENTAL	16
2.3 ANÁLISE DE DADOS	19
3 RESULTADOS	20
4 DISCUSSÃO	26
REFERÊNCIAS	29

1 INTRODUÇÃO

A complexidade de *habitat* é um importante componente estruturador das comunidades biológicas e pode estabilizar as interações herbívoro-recurso (Otto, 1983; Suren, 1992; Alvarez e Peckarsky, 2013), além de favorecer o aumento da riqueza e abundância de organismos (Hixon e Menge, 1991; Taniguchi et al., 2003; Thomaz et al., 2008). Em geral, o aumento da diversidade é encontrado em ambientes com elevada complexidade estrutural, uma vez que as espécies exploram um grande número de microhabitats como locais de forrageamento e reprodução (Johnson, 2007), além de refúgio contra predadores (Hixon e Menge, 1991; Yee, 2010). Dessa forma, variações quanto a complexidade do *habitat* pode afetar as taxas de encontro entre consumidor e recurso, o que diminui a eficiência do consumidor (Briand e Cohen, 1987; Alvarez e Peckarsky, 2013), pois também interfere na dificuldade de locomoção do consumidor (Finke e Denno, 2002; Warfe e Barmuta, 2004), reduz o risco de predação para a presa.

Sendo assim, podemos considerar que ambientes de elevada complexidade estrutural afetam negativamente o forrageamento, pois reduzem o consumo, além de elevar o tempo de obtenção do recurso (Beckerman et al., 2006; Gibb e Parr, 2010). Quando a taxa de consumo é reduzida, o tempo de forrageamento deve ser elevado em detrimento da redução do ganho energético (McArthur e Pianka, 1966). Então, ambientes com maior complexidade elevam a dificuldade de consumo, o que aumenta a razão entre o esforço durante o forrageamento e a captura do alimento (Belovsky, 1997), tanto em ambientes terrestres quanto em ambientes aquáticos.

Em ambientes aquáticos a relação entre complexidade estrutural e consumo de recurso alimentar também pode determinar interações entre consumidor-recurso (Warfe e Barmuta, 2004; Warfe e Barmuta, 2006; Kovalenko et al., 2012). Além disso, *habitat* mais complexos são considerados menos susceptíveis à invasão por espécies não nativas (Byers e Noonburg, 2003; Tilman, 2004; Lockwood et al., 2007; Davis et al., 2009). Contudo, a crescente introdução de espécies tem gerado uma homogeneização da biota, tanto em escalas globais como também em escalas regionais, o que por consequência, pode acarretar em poucas comunidades sendo representadas apenas por espécies nativas (McKinney e Lockwood, 1999; Rahel, 2000; Olden e Rooney, 2006). A introdução de espécies parece ter

efeitos mais severos em ambientes aquáticos (Sala et al., 2000), uma vez que têm menor resistência de filtros bióticos (dispersão limitada, pressão de propágulo) e abióticos (limitação de recursos, regime hídrico) (Rahel e Olden, 2008; Catford et al., 2009; Larned et al. 2010; Fridley, 2011; Duncan, 2011).

Estudos ecológicos em ambientes aquáticos têm discutido amplamente o efeito das espécies invasoras sobre padrões de competição (Facon et al., 2004), parasitismo (Font, 2003), predação (Cox e Lima, 2006), redução da biodiversidade local (Gurevitch e Padilla, 2004) e transformação de *habitat* (Santos et al., 2012). Por outro lado, questões relacionadas ao efeito do forrageamento de espécies invasoras, em comparação a organismos nativos ou atributos de comunidades nativas ainda precisam ser mais bem explorados (Davis et al., 2009; Lockwood et al., 2007).

Nos ambientes aquáticos, o filo Mollusca é o táxon de invertebrados que se destaca, apresentando elevada diversidade de espécies (Strong et al., 2008). As classes com maiores diversidades são Gastropoda e Bivalvia, as quais colonizaram repetidamente e com êxito, ambientes de água doce continentais. Uma das espécies de Gastropoda que merece destaque é a espécie invasora *Melanoides tuberculata* Müller, 1774. Essa espécie é Afroasiática (Pilsbry e Bequaert, 1927) e foi introduzida na América do Sul, provavelmente via comércio aquarista, ou para combater o molusco vetor da esquistossomose (Vaz et al., 1986), sendo registrada pela primeira vez no Brasil em 1967 (Vaz et al., 1986). A dispersão da espécie ocorreu rapidamente por diversos estados brasileiros (Thiengo et al., 2007; Santos et al., 2012), podendo ser encontrada em diversos tipos *habitat* aquáticos (Giovanelli et al., 2005). *Melanoides tuberculata* pode causar tanto impacto econômico quanto relacionado à saúde (Santos et al., 2012), e também, impactos ecológicos que acarretam na redução de espécies nativas de gastrópodes (Guimarães et al., 2001; Giovanelli et al., 2003) via competição por recurso (Giovanelli et al., 2005). A principal redução de recursos está associada ao consumo de alguns grupos algais específicos como as filamentosas, visto que algumas espécies de gastrópodes possui uma preferência alimentar por este grupo de algas (Steneck & Watling, 1982).

O consumo elevado de perifíton pelo gastrópode invasor, pode afetar drasticamente a disponibilidade de produtores primários, aumentando da competição por recurso (Giovanelli et al., 2005), causando a diminuição no número de espécies de gastrópodes

nativos (Carlsson e Lacoursière, 2005; Nummi et al., 2006). Contudo, na literatura disponível podemos observar que grande parte dos trabalhos avaliam as interações competitivas, do molusco invasor em relação ao molusco nativo, em detrimento do impacto do molusco invasor sobre o recurso alimentar. Sendo assim, explorar melhor os efeitos de *M. tuberculata* sobre o recurso e compará-los com os efeitos de espécies nativas se torna fundamental para entender os impactos da invasão de *M. tuberculata* sobre os produtores primários.

Impactos de espécies invasoras sobre o recurso alimentar causa efeitos negativos em toda a comunidade (Shiganova, et al. 2001; Hillebrand, 2002; Capps e Flecker, 2015). Sendo assim, a herbivoria da espécie invasora *M. tuberculata* e seu comportamento de forrageamento podem afetar a comunidade perifítica. Neste estudo nós testamos a hipótese de que (1) as estruturas com maior complexidade reduzem a herbivoria das espécies de gastrópodes. Alternativamente, nós hipotetizamos que (2) o consumo do molusco invasor é maior que do nativo independente da complexidade estrutural do *habitat*, devido a sua maior atividade de locomoção. Para avaliação das hipóteses foi realizado um experimento, no qual foram manipulamos diferentes níveis de complexidade estrutural do *habitat*, que foram colonizados por perifíton em uma lagoa, posteriormente foram herbivorizados por duas espécies de gastrópodes, sendo espécie nativa *Aylacostoma chlorotica* Hylton Scott, 1954 e a espécie invasora *Melanoides tuberculata*.

2 METODOLOGIA

2.1 ÁREA DE ESTUDO

O experimento foi realizado inicialmente em campo (lagoa das Garças) e posteriormente em laboratório. A fase de campo consistiu na incubação de substratos artificiais para a colonização de perifíton, a qual foi realizada em uma lagoa localizada na planície de inundação do alto rio Paraná, onde a lagoa está permanente conectada ao rio Paraná (Figura 1). A lagoa possui profundidade média de 2,0m e comprimento de 2.128,1m. Suas margens são cobertas por gramíneas, com o entorno composto de vários estratos de vegetação ripária. O local escolhido para incubação dos substratos foi um banco e macrófitas dominado pela espécie *Eichhornea azurea* (Swartz) Kunth.

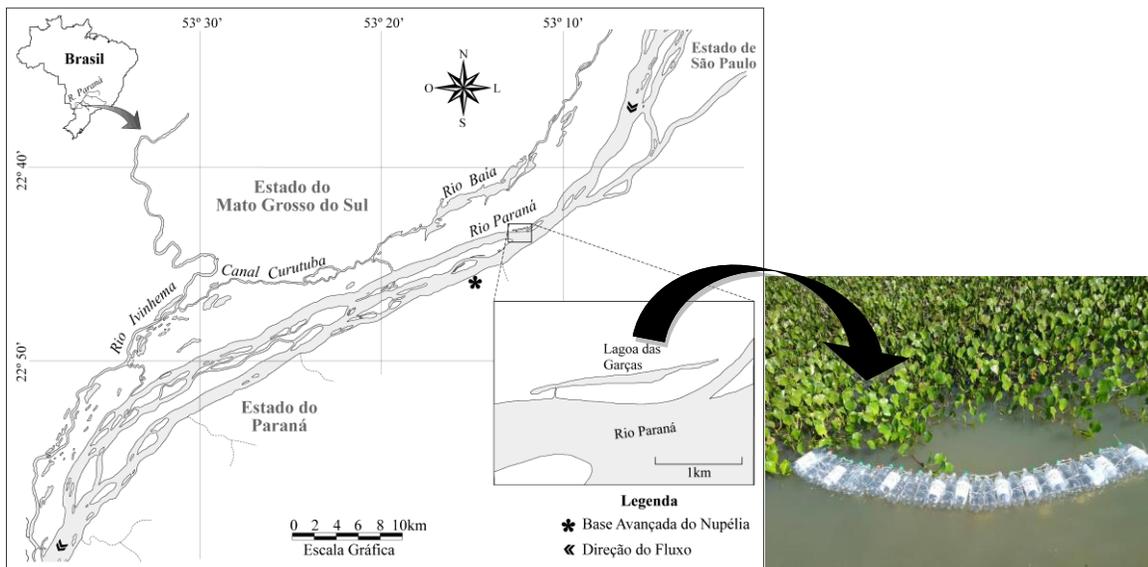


Figura 1 - Área de estudo na Lagoa das Garças ($22^{\circ}43'27,18''S$; $53^{\circ}13'4,56''O$)

2.2 DELINEAMENTO EXPERIMENTAL

Diversos estudos têm demonstrado que o uso de estruturas artificiais em experimentos sobre relações entre complexidade de *habitat* e atributos de comunidades foram bem-sucedidos (Taniguchi et al., 2003; Mormul et al., 2011). Esse procedimento permite manipular os fatores de interesse e controlar o efeito de fatores de confusão, o que possibilita: (i) a fácil manipulação dos níveis de complexidade estrutural (Mormul et al., 2011); (ii) o controle da área disponível para colonização (Matias et al., 2010; Taniguchi et al., 2003), e (iii) o controle da influência da biologia das plantas (e.g., liberação de compostos orgânicos e inorgânicos).

Dessa forma, produzimos estruturas artificiais a partir de tiras de plástico do tipo policloreto de polivinila (PVC) (30mm x 150mm x 0,3mm) seguindo o procedimento de Taniguchi et al. (2003) e Mormul et al. (2011). As estruturas artificiais foram preparadas com nível de alta complexidade, produzida com a adição de cortes transversais paralelos nas bordas das estruturas a cada 1 mm, e com nível de baixa complexidade, o qual não recebeu nenhum corte.

Utilizando-se uma base de polietileno, preparamos estandes de macrófitas artificiais, essa base recebeu cortes para o encaixe, aonde foram fixadas quatro tiras plásticas de

mesma complexidade. Foram produzidas um total de 40 estandes de macrófitas artificiais, cada estande foi preso a pesos e posteriormente foram amarrados a boias (Figura 2). Os estandes com boias foram levados até a lagoa das Garças onde permaneceram submersos próximos a bancos de macrófitas que serviram como fontes de organismos colonizadores por um período de 25 dias, tempo suficiente para a colonização do perifíton (Patrick et al., 1954; Vercellino e Bicudo, 2006; Figura 2).

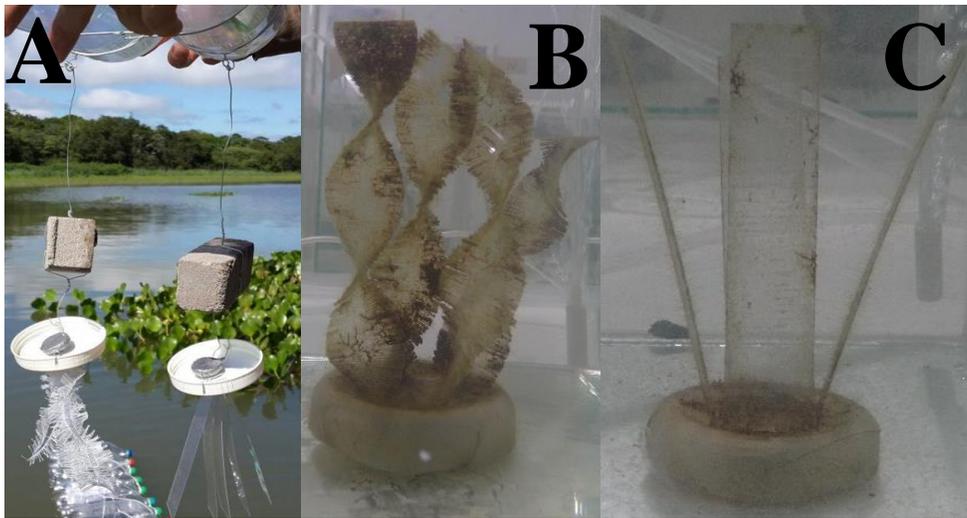


Figura 2 – Estandes fixados às boias prontos para a colonização (A), substratos complexos (B) e simples (C) colonizados por perifíton e dispostos nos aquários

Dos 40 estandes, cinco estandes simples e cinco estandes complexos foram escolhidos aleatoriamente para avaliação inicial da comunidade de algas perifítica. Primeiramente as tiras plásticas foram cuidadosamente removidas da base, posteriormente elas foram raspadas com auxílio de escova bitufo e jatos de água destilada. O material removido teve seu volume padronizado, do qual foram retiradas três alíquotas de 2,5ml com pipeta de Hensen-Stempel. A primeira alíquota foi destinada à análise quantitativa e fixada com solução de Lugol acético 5%. A contagem de algas perifíticas foi realizada de acordo com o método de Utermöhl (1958), utilizando microscópio invertido com o aumento de 400x e câmaras de sedimentação. Para a análise das amostras, foram delimitados transectos horizontais e verticais na câmara de contagem, até atingir, no mínimo 100 indivíduos do táxon predominante ou até atingir a estabilização da curva de espécies (Bicudo, 1990). A segunda alíquota foi destinada para análise qualitativa e fixada

em solução Transeau na proporção 1:1 recomendado por Bicudo e Menezes (2006). As análises qualitativas do perifíton foram realizadas por meio da preparação de lâminas temporárias, em microscopia óptica binocular, com ocular micrometrada, nos aumentos de 400x e 1000x (Bicudo e Menezes, 2006). Por fim, a terceira alíquota foi destinada para análise de clorofila-*a*, após filtragem em bomba a vácuo com filtros de fibra de vidro SeS GF 52-C. Para obtenção da concentração de clorofila-*a* foi realizada a extração de pigmento utilizando-se acetona 90% e mensuração em espectrofotômetro conforme Golterman et al. (1978).

Os 30 estandes restantes foram alocados nos aquários (39cm x 29cm) sendo que 10 estandes (cinco simples e cinco complexos) não foram submetidos à herbivoria, para avaliar qualquer mudança na composição da comunidade de algas perifítica durante o experimento (controle). Os demais estandes foram submetidos à herbivoria tanto pelo gastrópode nativo quanto pelo invasor, sendo 10 estandes (cinco simples e cinco complexos) disponibilizados ao gastrópode invasor (*M. tuberculata*; 15 ind. por aquário) e 10 estandes ao gastrópode nativo (*A. chlorotica*; 15 ind. por aquário).

Os gastrópodes usados no experimento foram coletados no ressaco do Pau Véio e no rio Paraná, em locais de maior profundidade os indivíduos foram coletados com auxílio de pegador de fundo tipo petersen modificado, nas margens (região mais rasa) os moluscos foram coletados manualmente. Os indivíduos coletados foram raspados e tanto seu peso quanto a medida (comprimento da concha) foram aferidos. Apenas indivíduos de biomassa similar (pesos e tamanhos similares) foram utilizados no experimento, para reduzir a variação de consumo dentro dos tratamentos. Contudo, não foi possível padronizar a biomassa entre os tratamentos de moluscos independente da complexidade, pois a espécie invasora não atinge biomassa similar à espécie nativa. Dessa forma, a biomassa de moluscos foi analisada separadamente, por ser considerada um fator de confusão. Os gastrópodes selecionados também tiveram suas conchas raspadas para evitar que o perifíton incrustado na concha fosse adicionado aos tratamentos.

Diferenças no comportamento de locomoção das espécies de Gastropoda foram avaliadas com observações em cada aquário para verificar a movimentação dos moluscos ao longo do tempo. Os aquários foram preenchidos com água do rio, e os estandes com macrófitas artificiais foram inseridos no centro dos aquários com pesos para evitar a

flutuação. Em cada aquário realizamos uma observação inicial do posicionamento dos indivíduos e uma observação 1h após o início do experimento. Em seguida, seguimos as demais observações com intervalos de 2h, totalizando 27h de experimento e 15 observações. Em cada observação, anotamos quantos indivíduos ocupavam cada uma das tiras plásticas. A partir destas observações, a cada tempo, considerando a quantidade total de indivíduos no aquário, foi calculada a porcentagem de indivíduos sobre o substrato. Após as 27h os moluscos foram retirados dos aquários e as tiras plásticas foram raspadas seguindo-se o procedimento de análise do perifíton anteriormente descrito.

2.3 ANÁLISE DE DADOS

Considerando a possibilidade de perda de algas por manipulação dos estandes ou tiras plásticas, a densidade de algas nos tratamentos simples e complexo que não sofreram herbivoria (controle) foi avaliada com teste *t* pareado em relação as médias dos grupos de algas para cada complexidade, para verificar se houve redução da densidade de algas do início para a fim do experimento. Os substratos simples e complexos também foram comparados quanto a densidade e riqueza de algas perifíticas no início do experimento com teste *t* pareado, para se conhecer a disponibilidade do recurso alimentar inicial em cada condição.

A hipótese de herbivoria foi avaliada com análise de variância bi-fatorial (ANOVA *two-way*) utilizando a complexidade e as espécies de moluscos como fatores, e a taxa de consumo de clorofila-*a* e de riqueza de táxons da comunidade perifítica como variáveis respostas. A taxa de consumo (T_c) foi calculada a partir da subtração das médias dos controles (\bar{C}) pelos tratamentos (T_m). Posteriormente a taxa de consumo foi dividida pela média da biomassa (\bar{b}) dos moluscos de cada aquário para cada tratamento. Esse procedimento foi realizado para obter o consumo ponderado pela biomassa (C_{Pb}) de molusco. Somente a clorofila-*a* foi logaritimizada (*ln*) para atender os pressupostos das análises.

$$T_c = \frac{\bar{C}}{T_m}$$

$$C_{Pb} = \frac{T_c}{\bar{b}}$$

A locomoção dos moluscos foi avaliada com regressões quadráticas, utilizando o período da observação como variável preditora e as porcentagens de indivíduos sobre os substratos como variável resposta. Essa análise auxilia a comparação entre o padrão de consumo de alimento por *M. tuberculata* e por *A. chlorotica* ao longo do tempo, uma vez que os coeficientes angulares da regressão podem indicar a magnitude do consumo das espécies.

Além do teste das hipóteses, o consumo dos diferentes grupos de algas também foi avaliado com análise de variância bi-fatorial (ANOVA *two-way*) para identificar se grupos específicos foram consumidos em alguma das condições manipuladas. Para essa análise foi utilizada a densidade e riqueza perifítica como variáveis respostas.

3 RESULTADOS

Em relação à composição de grupos de algas obtivemos nove grupos, sendo Bacillariophyceae, Oedogoniophyceae, Chlorophyceae, Zygnemaphyceae, Cyanophyceae, Xanthophyceae, Euglenophyceae, Craspedomonadophyceae e Crysophyceae. Dos nove grupos apenas dois não foram observados em todos os tratamentos, foram os grupos das Euglenophyceae, encontrados apenas nos controles (simples e complexo sem herbivoria) e no tratamento simples com o molusco invasor, e Crysophyceae que foi encontrado em ambos os substratos (simples e complexo) no tratamento com molusco invasor. Com relação a riqueza de espécies podemos verificar que suas médias ficaram iguais para ambos os substratos e ambos os tratamentos.

Verificamos que não houve diferença significativa entre os tratamentos controle simples e complexo (simples: $t=0,13$; $p=0,90$; complexo: $t= -1,32$ e $p=0,26$), indicando que as algas perifíticas não foram perdidas durante a manipulação ou por senescência dos organismos do início para o fim do experimento. Esse resultado indica que diferenças encontradas entre os tratamentos de diferentes complexidades podem ser de fato efeito da complexidade e/ou herbivoria. A análise da biomassa das espécies apresentou uma diferença significativa ($F=521,02$; $p<0,001$), sendo que a espécie nativa apresentou a maior biomassa, o que indica a ponderação da taxa de consumo pela biomassa de gastrópodes é necessária para se comparar os tratamentos com diferentes espécies. Quanto a disponibilidade de recursos (Tabela 1), nos substratos de maior complexidade observamos

maiores densidades dos grupos de Bacillariophyceae e Cyanophyceae, tendência também observada para a densidade total. Entretanto, em relação a riqueza e clorofila-*a* não obtivemos as mesmas tendências observadas para a densidade.

Tabela 1 – Resultados do teste *t* pareado, comparando os substratos simples e complexos quanto aos valores iniciais de densidade e riqueza por grupo de algas e clorofila total

Grupos de algas		Bacil	Oedo	Chlor	Zygne	Cyano	Xantho	Eugle	Craspedo	Cryso	Total
Densidade	t	-7,60	0,66	0,71	-2,20	-3,98	-1,08	1,00	1,00	---	-7,96
	p	0,00*	0,54	0,52	0,09	0,02*	0,34	0,37	0,37	---	0,00*
Riqueza	t	-0,23	1,18	2,02	-0,11	0,83	0,49	1,00	---	---	0,58
	p	0,83	0,30	0,11	0,92	0,46	0,65	0,37	---	---	0,59
Clorofila	t	---	---	---	---	---	---	---	---	---	-2,15
Total	p	---	---	---	---	---	---	---	---	---	0,10

* = resultado significativo. Bacil-Bacillariophyceae; Oedo-Oedogoniophyceae; Chloro-Chlorophyceae; Zygne-Zygnemaphyceae; Cyano-Cyanophyceae; Xantho-Xanthophyceae; Eugle-Euglenophyceae; Craspedo-Craspedomonadophyceae; Cryso-Crysophyceae

A complexidade estrutural afetou significativamente a taxa de consumo da clorofila-*a* por grama de gastrópode ($F=23,34$; $p<0,001$; Figura 3), porém esse efeito foi dependente da espécie de gastrópode ($F=16,40$; $p<0,001$; Figura 3). Com relação ao substrato simples podemos observar uma similaridade no padrão de consumo de ambas as espécies. Em contra partida, para o substrato complexo obtivemos que a taxa de consumo da espécie invasora *M. tuberculata* foi inferior a da espécie nativa. Apesar desse resultado, o efeito da interação espécie de gastrópode sobre a taxa de consumo de clorofila-*a* foi apenas marginalmente significativo ($F=3,51$; $p=0,08$; Figura 3). Além desses efeitos, houve também a redução significativa da densidade de algas das classes Bacillariophyceae, Zygnemaphyceae e Cyanophyceae no substrato simples (Tabela 2), porém o efeito da complexidade sobre a redução da densidade de Zygnemaphyceae dependeu da interação da espécie de gastrópode (Tabela 2). O maior consumo de Zygnemaphyceae foi registrado no substrato simples para a espécie invasora *M. tuberculata*, enquanto que o menor consumo de Zygnemaphyceae foi registrado no substrato complexo para a espécie nativa. Dos grupos de algas perifíticas registrados, apenas Oedogoniophyceae sofreu redução significativa da riqueza após a herbivoria dos gastrópodes (Tabela 2), sendo a maior redução encontrada no substrato simples.

Tabela 2 – Resultados da análise de variância avaliando o efeito dos tratamentos sobre o consumo de algas perifíticas em densidade e riqueza no período experimental

Grupo de alga	Fatores	Densidade	Riqueza
Bacil	Complexidade	F= 103,80; p= 0,001*	F= 0,55; p= 0,47
	Espécie	F= 1,40; p= 0,32	F= 0,25; p= 0,62
	Interação	F= 0,78; p= 0,39	F= 0,46; p= 0,51
Oedo	Complexidade	F= 1,47; p= 0,24	F= 13,64; p= 0,001*
	Espécie	F= 0,01; p= 0,92	F= 0,06; p= 0,81
	Interação	F= 0,68; p= 0,42	F= 0,06; p= 0,81
Chlor	Complexidade	F= 0,16; p= 0,69	F= 0,53; p= 0,48
	Espécie	F= 0,10; p= 0,75	F= 0,53; p= 0,48
	Interação	F= 0,21; p= 0,65	F= 0,88; p= 0,36
Zygne	Complexidade	F= 53,99; p= 0,001*	F= 0,39; p= 0,54
	Espécie	F= 0,38; p= 0,55	F= 0,39; p= 0,54
	Interação	F= 12,58; p= 0,001*	F= 2,74; p= 0,12
Cyano	Complexidade	F= 61,12; p= 0,001*	F= 0,02; p= 0,89
	Espécie	F= 1,43; p= 0,25	F= 0,16; p= 0,69
	Interação	F= 1,18; p= 0,29	F= 2,18; p= 0,16
Xantho	Complexidade	F= 3,05; p= 0,10	F= 0,00; p= 1,00
	Espécie	F= 0,06; p= 0,80	F= 0,08; p= 0,78
	Interação	F= 0,48; p= 0,50	F= 0,33; p= 0,58
Eugle	Complexidade	F= 0,21; p= 0,66	F= 0,00; p= 1,00
	Espécie	F= 0,66; p= 0,43	F= 1,14; p= 0,30
	Interação	F= 0,57; p= 0,46	F= 1,14; p= 0,30
Craspedo	Complexidade	F= 2,19; p= 0,16	F= 0,67; p= 0,43
	Espécie	F= 0,05; p= 0,83	F= 0,00; p= 1,00
	Interação	F= 0,06; p= 0,81	F= 0,00; p= 1,00
Cryso	Complexidade	F= 0,11; p= 0,75	F= 0,00; p= 1,02
	Espécie	F= 1,89; p= 0,19	F= 2,00; p= 0,18
	Interação	F= 0,11; p= 0,75	F= 0,00; p= 1,00

* = resultado significativo. Bacil-Bacillariophyceae; Oedo-Oedogoniophyceae; Chloro-Chlorophyceae; Zygn-Zygnemaphyceae; Cyano-Cyanophyceae; Xantho-Xanthophyceae; Eugleno-Euglenophyceae; Craspedo-Craspedomonadophyceae; Cryso-Crysophyceae

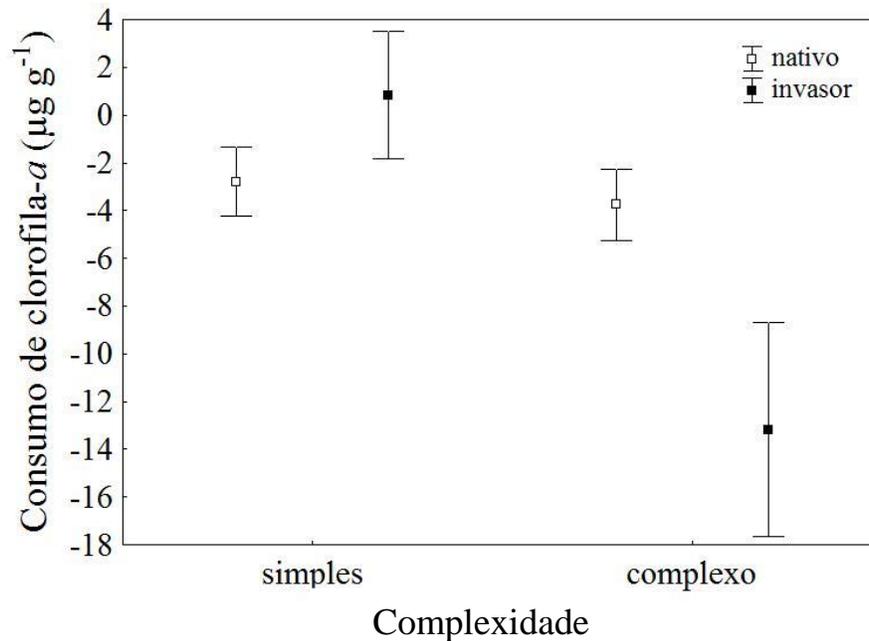


Figura 3 – Média e erro padrão da taxa de consumo de clorofila-a por grama de gastrópode

Padrão similar ao da clorofila-a foi registrado para a taxa de consumo de espécies perifíticas por grama de gastrópode. A complexidade estrutural afetou significativamente a taxa de consumo de espécies de algas pelos gastrópodes ($F=4,61$; $p=0,05$; Figura 4), mas esse efeito foi dependente da espécie de molusco ($F=6,17$; $p=0,03$), apesar de não haver efeito médio significativo da espécie *per se* sobre a taxa de consumo ($F=0,02$; $p=0,88$). A taxa de consumo de algas perifíticas foi similar entre os substratos com diferentes complexidades para a espécie nativa. Contudo, a taxa de consumo da espécie invasora *M. tuberculata* sobre as algas perifíticas foi menor no substrato complexo que no simples (Figura 4).

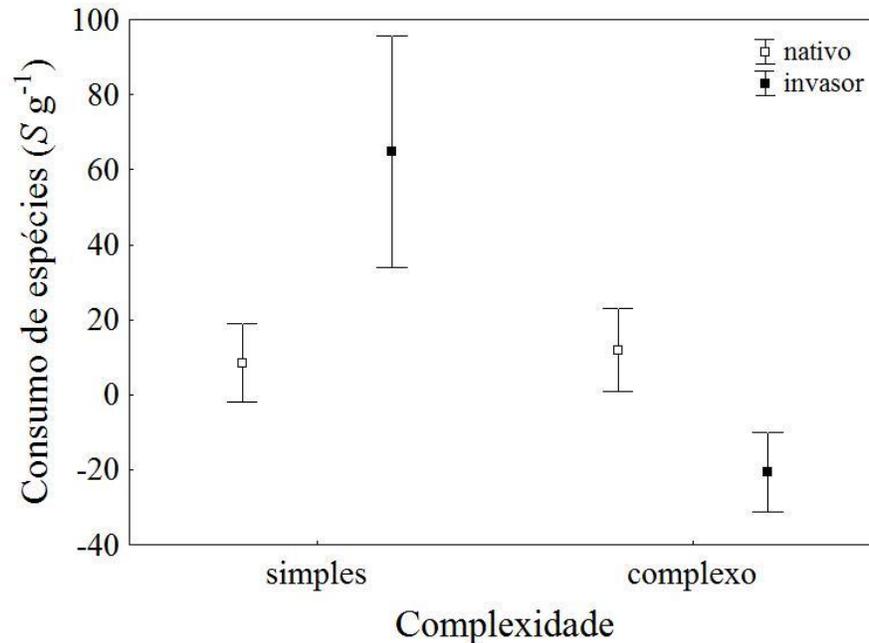


Figura 4 - Média e erro padrão da taxa de consumo de riqueza de espécies de algas perifíticas (S) por grama de gastrópode

O comportamento de locomoção dos gastrópodes ao longo do experimento foi congruente com as taxas de consumo de clorofila-*a* e dos táxons de algas perifíticas registradas. Durante todo o experimento a porcentagem de indivíduos da espécie invasora *M. tuberculata* sobre o substrato complexo foi superior à registrada para os demais tratamentos (Figura 5; Tabela 3). A porcentagem de indivíduos da espécie nativa *A. chlorotica* sobre o substrato simples e complexo foi similar ao longo do experimento. Além disso, a porcentagem de indivíduos sobre o substrato apresentou relação significativa de aumento nas 15 primeiras horas de experimento, e subsequente decréscimo nas 12 horas seguintes, com exceção do tratamento simples com *M. tuberculata* (Figura 5; Tabela 3).

Tabela 3 - Resultados da regressão quadrática entre as porcentagens de indivíduos de *A. chlorotica* e *M. tuberculata* sobre os substratos simples e complexos ao longo do experimento

Espécie	Substrato	R	p	Equação quadrática
<i>A. chlorotica</i>	Simple	0,92	<0,05	$y = -0,215*x^2 + 48,291*x - 2683,007$
	Complexo	0,93	<0,05	$y = -0,247*x^2 + 54,652*x - 2999,005$
<i>M. tuberculata</i>	Simple	0,37	0,19	$y = -0,123*x^2 + 26,632*x - 1422,146$
	Complexo	0,77	<0,05	$y = -0,233*x^2 + 51,400*x - 2805,249$

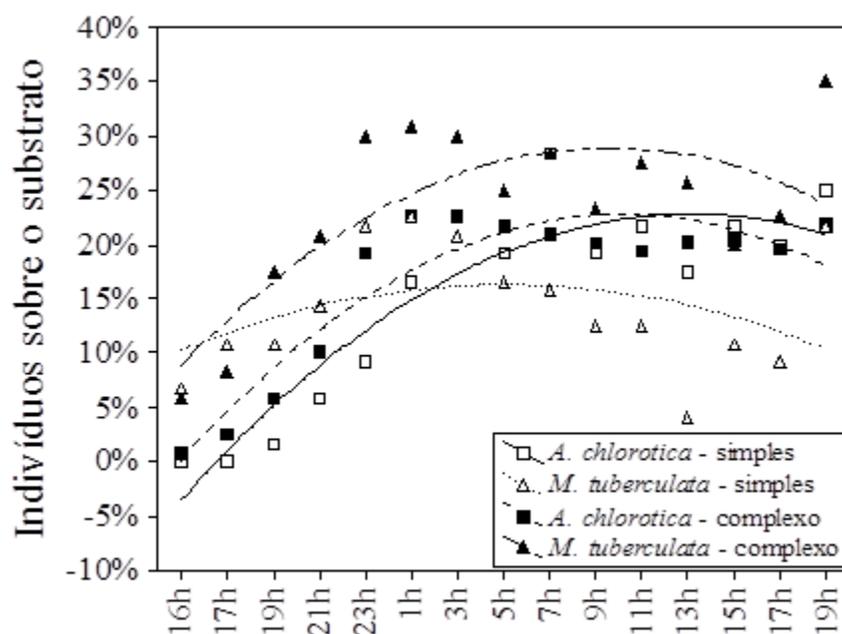


Figura 5 – Regressões quadráticas entre a porcentagem de indivíduos de gastrópodes sobre os substratos artificiais durante o período experimental

4 DISCUSSÃO

O gastrópode invasor *M. tuberculata* consumiu mais clorofila-*a* e algas perifíticas no substrato simples que no complexo, que resultou no efeito significativo da interação entre a espécie de gastrópode e a complexidade do substrato. Este resultado pode inferir que há um decréscimo da produção primária em áreas litorâneas de ecossistemas aquáticos invadidos. Esse resultado corrobora a hipótese de que substratos complexos reduzem a herbivoria, além de indicar que a espécie invasora é capaz de explorar o recurso alimentar diferentemente da espécie nativa, tendo mais sucesso na exploração de recursos em *habitat* simplificados.

As maiores taxas de herbivoria pelo molusco invasor nos substratos simples são resultados da redução da barreira física exercida pela complexidade do *habitat* (Warfe e Barmuta, 2004). A modificação dos *habitat* aquáticos é resultado de uma série de processos que incluem alterações do regime hidrológico (Bunn e Arthington, 2002), construção de barragens (Nilsson e Berggen 2000), e destruição da vegetação (Radomski e Goeman 2001). Esta simplificação de *habitat* acarreta em maior probabilidade de invasão de espécies (Alexander et al., 2015), por alterar os padrões da invasibilidade local (Lonsdale, 1999; Mitchell et al., 2006; Didham et al., 2007).

Em relação ao padrão de locomoção, nosso experimento evidenciou que *habitat* mais estruturados são capazes de reduzir o impacto da espécie invasora sobre as comunidades (Byers e Noonburg, 2003; Tilman, 2004; Hillebrand et al., 2008), este padrão sugere uma relação entre a exploração de recurso alimentar e a taxa de consumo. Após a herbivoria dos gastrópodes a riqueza da classe Oedogoniophyceae foi reduzida, provavelmente pelo fato de gastrópodes terem uma certa preferéncia alimentar por algas filamentosas, como as espécies deste grupo algas. (Steneck & Watling, 1982). Além disso, a redução das densidades de Bacillariophyceae e Cyanophyceae estão ligadas a redução da riqueza da classe das Oedodogoniohyceae, pois esta classe algal é usada como substrato para fixação de outras espécies de algas (Carapunarla et al., 2014; Bichoff et al., 2016). Também evidenciamos a redução da densidade de algas da classe Zygnemaphyceae (desmideas) por herbivoria dos gastrópodes nos substratos simples, provavelmente devido ao modo de vida das espécies dessa classe, que por serem metafiticas elas encontram mais refúgios contra predação em substratos mais complexos por apresentarem maior área de

colonização (Warfe e Barmuta, 2004; Murakami, Bicudo e Rodrigues, 2009; Thomaz e Cunha, 2010)

Os resultados obtidos demonstram que de fato, a simplificação de *habitat* pode aumentar o efeito negativo do molusco invasor sobre os atributos da comunidade de perifítica, pois segundo Dick et al. (2014) e Alexander et al. (2015) *habitat* mais simplificados são facilmente degradados pelas espécies invasoras. Dessa forma, os resultados sugerem que o impacto de herbivoria de espécies invasoras sobre os produtores primários pode depender da interação entre a invasividade (e.g. atividade de locomoção) e a invasibilidade (dada pela diferença na complexidade do *habitat*). Em nosso experimento, o efeito negativo da herbivoria sobre as algas foi maior nos substratos mais simples. Assim, sugerimos ainda que o impacto da herbivoria de espécies invasoras sobre os produtores primários pode afetar a composição funcional dos produtores primários, uma vez que os grupos significativamente herbivorizados são funcionalmente distintos (Swamikannu e Hoagland, 1989; Steinman, 1996; van Dam et al., 2002).

A exploração de recursos alimentares por espécies invasoras é bem entendida para espécies como *Dreissena polymorpha*, Pallas 1771. (Naddafi et al., 2007), *Limnoperna fortunei* Dunker, 1857 (Boltovskoy et al., 2009) e *Corbicula fluminea* Müller, 1774 (Sousa et al., 2008). Dentre os impactos ecológicos da atividade alimentar de moluscos podemos evidenciar, por exemplo, a redução da diversidade de produtores primários (Hillebrand e Kahlert, 2001) e consequentemente a redução da produtividade primária (Rosemond et al., 1993; Hillebrand et al., 2000). A espécie invasora *M. tuberculata* aparentemente pode causar impactos similares, porém, apenas em *habitat* menos estruturados, onde o controle descendente exercido pela herbivoria de *M. tuberculata* sobre as algas perifíticas é significativo. Contudo, devido à seletividade do controle descendente exercido pela herbivoria de *M. tuberculata* é possível que apenas *habitat* com dominância dos grupos de algas perifíticas mais consumidos sejam impactados significativamente com o processo de invasão.

Padrões de impacto causados por espécies invasoras sobre o recurso alimentar são verificados tanto em ambientes terrestres quanto em ambientes aquáticos (Davis et al., 2009; Lockwood et al., 2007). Courchamp et al. (2003) e Van Vuren e Coblentz (1987), na qual os autores relatam um decréscimo dos produtores primários pelo extenso pastoreio em

sistemas terrestres. Em ambientes aquáticos, Capps et al. (2015) observou que em uma família de peixes invasor pode causar efeito redutor nos produtores primários locais. Resultados similares foram encontrados para as espécies de bivalves invasoras *Dreissena polymorpha* e *Limnoperna fortunei*, sendo estes organismos capazes de causar impacto nas comunidades aquáticas devido ao seu grande poder de filtração (Horgan e Mills, 1997; Darrigran, 2002). Portanto, a espécie invasora *M. tuberculata*, também tem um efeito redutor na comunidade perifítica, principalmente em locais simplificados.

A combinação entre a simplificação de *habitat* e a invasão pela espécie não nativa, gerou um aumento do impacto do invasor sobre os atributos da comunidade de algas perifíticas. Esses resultados indicam que a espécie invasora é capaz de causar impactos mais severos em locais estruturalmente mais simples, sugerindo que o sucesso de invasão possa ser determinado pela interação entre a invasividade e a invasibilidade. Entretanto, é preciso avaliar o impacto de espécies invasoras não apenas sobre os recursos alimentares, mas também sobre os atributos do ecossistema.

Cada vez mais, os ecossistemas de água doce em todo o mundo estão constantemente ameaçados, tanto com a simplificação de seus *habitat* quanto com a introdução de espécies não nativas. Por isso a compreensão de como os invasores se comportam em ambientes simplificados ou estruturados é de fundamental importância para a conservação de *habitat*. Os resultados da nossa investigação trazem alguns detalhes do efeito potencial do pastoreio do molusco invasor *Melanoides tuberculata* sobre a comunidade perifítica, em ambientes simplificados. Com isso, nosso experimento fornece evidência quantitativa de que esta espécie invasora pode afetar fortemente a comunidade perifítica e sua função no ecossistema em *habitat* menos estruturados. Dessa forma, esses resultados reforçam a importância da manutenção de *habitat* bem estruturados para a conservação da biodiversidade e produtividade de um ecossistema .

REFERÊNCIAS

- Alexander, M. E., H. Kaiser, O. L. F. Weyl, J. T. A. Dick. 2015. *Habitat* simplification increases the impact of a freshwater invasive fish. *Environmental Biology of Fishes* 96:1–10.
- Alvarez, M., B. L. Peckarsky. 2013. The influence of moss on grazers in high-altitude streams: food, refuge or both? *Freshwater Biology* 58:1982–1994.
- Beckerman, A.P., O. L. Petchey, P. H. Warren. 2006. Foraging biology predicts food web complexity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103:13745–13749.
- Belovsky, G. E. 1997. Optimal foraging and community structure: The allometry of herbivore food selection and competition. *Evolutionary Ecology* 11:641–672.
- Bichoff, A., N.C. Osório, B. Dunck, L. Rodrigues. 2016. Periphytic algae in a floodplain lake and river under low water conditions. *Biota Neotropica* 16: on-line first. (<http://dx.doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2016-0159>)
- Bicudo, C. E. M., M. Menezes. 2006. Gêneros de Algas de Águas Continentais do Brasil: Chave para identificação e descrições. RiMa, São Carlos.
- Bicudo, D.C. 1990. Considerações sobre metodologias de contagem de algas do perifíton. *Acta Limnologica Brasiliensia* 3:459–475.
- Boltovskoy, D., A. Karatayev, L. Burlakova, D. Cataldo, V. Karatayev, F. Sylvester, A. Mariñelarena. 2009. Significant ecosystem-wide effects of the swiftly spreading invasive freshwater bivalve *Limnoperna fortunei*. *Hydrobiologia* 36:271–285.
- Briand, E., J. E. Cohen. 1987. Environmental correlates of food chain length. *Science* 238:956–960.
- Bunn, S. E., A. H. Arthington. 2002. Basic principles and ecological consequences of altered flow regimes for aquatic biodiversity. *Environmental Management* 30:492–507.
- Byers, J. E., E. G. Noonburg. 2003. Scale dependent effects of biotic resistance to biological invasion. *Ecology* 84:1428–1433.
- Capps, K. A., A. J. Ulseth, A. S. Flecker. 2015. Quantifying the top-down and bottom-up effects of non-native grazers in freshwaters. *Biological Invasions* 13:1256–1266.
- Capps, K. A., and A. S. Flecker. 2015. High impact of lowtrophic- position invaders: nonnative grazers alter the quality and quantity of basal food resources. *Freshwater Science* 34:784–796.
- Carapunarla, L., D. Baumgartner, L. Rodrigues. Community structure of periphytic algae in a floodplain lake: a longterm study. *Acta Scientiarum. Biological Sciences. Maringá*, 36:147–154.
- Carlsson, N. L., J. Lacoursière. 2005. Herbivory on aquatic vascular plants by the introduced golden apple snail (*Pomacea canaliculata*) in Lao PDR. *Biological Invasions* 7: 233–241.
- Catford, J.A., R. Jansson, C. Nilsson, 2009. Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and Distributions* 15:22–40.
- Courchamp, F., J. L. Chapuis, M. Pascal. 2003. Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. *Biological Reviews* 78:347–383.

- Cox, J. G., S. L. Lima. 2006. Naiveté and an aquatic-terrestrial dichotomy in the effects of introduced predators. *Trends in Ecology and Evolution* 21:674–680.
- Darrigran, G. 2002 Potential impact of filter-feeding invaders on temperate inland freshwater environments. *Biological Invasions* 4:145–156.
- Dick, J. T. A., M. E. Alexander, J. Jeschke, A. Ricciardi, H. MacIsaac, T. Robinson, S. Kumschick, Weyl, L. F. Olaf, A. M. Dunn, M. J. Hatcher, R. A. Paterson, K. D. Farnsworth, D. M. Richardson. 2014. Advancing impact prediction and hypothesis testing using a comparative functional response approach. *Biological Invasions* 16:735–753.
- Didham, R.K., J. M. Tylianakis, N. J. Gemmill, T. A. Rand, M. Robert. 2007. Interactive effects of *habitat* modification and species invasion on native species decline. *Trends in Ecology and Evolution* 20:470–475.
- Dillon, R. T. 2000. *The Ecology of Freshwater Molluscs*. 1st edition. Cambridge University Press, Cambridge.
- Duncan, R.P., 2011. Propagule pressure. Pages 561-563. *in* Simberloff, D., M. Rejmànek (editors). *Encyclopedia of Biological Invasions*. University of California Press, Berkeley.
- Facon, B., E. Machline, J. P. Pointier, P. David. 2004. Variation in desiccation tolerance in freshwater snails and its consequences for invasion ability. *Biological Invasions* 6:283–293.
- Finke, D. L., R. F. Denno, 2002. Intraguild predation diminished in complex-structured vegetation: Implications for prey suppression. *Ecology* 83:643-652.
- Font, W. F. 2003. The global spread of parasites: what do Hawaiian Streams tell us? *Bioscience* 53:1061-1067.
- Fridley, J. D., 2011. Invasibility, of communities and ecosystems. Pages 356-360. *in* Simberloff, D., M. Rejmànek (editors), *Encyclopedia of Biological Invasions*. University of California Press, Berkeley.
- Gibb, H., C. L. Parr. 2010. How does *habitat* complexity affect ant foraging success? A test using functional measures on three continents. *Oecologia* v164:1061-1073.
- Giovanelli, A., C. L. P. A. C. Silva, G. B. E. Leal, D. F. Baptista. 2005. *Habitat* preference of freshwater snails in relation to environmental factors and the presence of the competitor snail *Melanooides tuberculatus* (Müller, 1774). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 100:169-176.
- Giovanelli, A., M. V. Vieira, C. L. P. A. C. Silva. 2003. Apparent Competition Through Facilitation between *Melanooides tuberculatus* and *Biomphalaria glabrata* and the Control of Schistosomiasis. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 98:429-431.
- Golterman, H. L., R. S. Clymo, M. A. M Ohnstad. 1978. *Methods for physical and chemical analysis of Freshwaters*. 8th edition. IBP Handbook. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Guimarães, C. T., C. P. Souza, D. M. Soares. 2001. Possible Competitive Displacement of Planorbids by *Melanooides tuberculatus* in Minas Gerais, Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 96:173-176.
- Gurevitch, J., D. K. Padilla. 2004. Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends in Ecology and Evolution* 19:470–474.
- Hillebrand, H. 2002. Top-down versus bottom-up control of autotrophic biomass: a meta-analysis on experiments with periphyton. *Journal of the North American Benthological Society*, 21:349–369.

- Hillebrand, H., B. Worm, H. K. Lotze. 2000. Marine microbenthic community structure regulated by nitrogen loading and grazing pressure. *Marine Ecology Progress Series* 204:27-38.
- Hillebrand, H., D. M. Bennett, M. W. Cadotte. 2008. Consequences of dominance: A review of evenness effects on local and regional ecosystem processes. *Ecology* 89:1510-1520.
- Hillebrand, H., M. Kahlert. 2002. Effect of grazing and water column nutrient supply on biomass and nutrient content of sediment microalgae. *Aquatic Botany* 72:143-159.
- Hixon, M. A., B. A. Menge. 1991. Species diversity: prey refuges modify the interactive effects of predation and competition. *Theoretical Population Biology* 39:178-200.
- Horgan, M. J., E. L. Mills. 1997. Clearance rates and filtering activity of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*): implications for freshwater lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 54:249-255.
- Johnson, D. W. 2007. *Habitat* complexity modifies post-settlement mortality and recruitment dynamics of a marine fish. *Ecology* 88:1716-1725.
- Kovalenko, K. E., S. M. Thomaz, D. M. Warfe. 2012. *Habitat* complexity: approaches and future directions. *Hydrobiologia* 685:1-17.
- Larned S.T., T. Datry, D.B. Arscott, K. Tockner. 2010. Emerging concepts in temporary-river ecology. *Freshwater Biology*, 55:717-38.
- Lockwood, J. L., M. A. Hoopes, M. P. Marchetti. 2007. *Invasion Ecology*. 2nd edition. Blackwell Publishing, Malden, Massachusetts, USA.
- Lonsdale, W. M. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80:1522-1536.
- Matias, M. G., A. J. Underwood, R. A. Coleman. 2010. Independent effects of patch size and structural complexity on diversity of benthic invertebrates. *Ecology* 91:1908-1915.
- McArthur, R. H., E. R. Pianka. 1966 On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist* 100:603-609.
- McKinney, M. L., J. L. Lockwood. 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology and Evolution* 14:450-453.
- Mitchell, C. E., A. A. Agrawal, J. D. Bever, G. S. Gilbert, R. A. Hufbauer, J. N. Klironomos, J. L. Maron, W. F. Morris, I. M. Parker, A. G. Power, E. W. Seabloom, M. E. Trochin, D. P. Vázquez. 2006. Biotic interactions and plant invasions. *Ecology Letters* 9:726-740.
- Mormul, R. P., S. M. Thomaz, A. M. Takeda, R. D. Behrend. 2011. Structural complexity and distance from source *habitat* determine invertebrate abundance and diversity. *Biotropica* 43:738-745.
- MURAKAMI, E.A., D.C. BICUDO, L. RODRIGUES. 2009. Periphytic algae of the Garças Lake, Upper Paraná River foodplain: comparing the years 1994 and 2004. *Brazilian Journal of Biology*, 69:459-468.
- Naddafi, R., K. Pettersson, P. Eklov. 2007 The effect of seasonal variation in selective feeding by zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) on phytoplankton community composition *Freshwater Biology* 52:823-842.
- Nilsson, C., K. Berggen. 2000. Alterations of riparian ecosystems caused by river regulation. *Bioscience* 50:783-792.
- Nummi, P., V. M. Vaananen, J. Malinen. 2006. Alien grazing: indirect effects of muskrats on invertebrates. *Biological Invasions* 8:993-999.

- Olden, J. D. T. P. Rooney. 2006. On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography* 15:113–120.
- Otto, C. 1983 Adaptations to benthic freshwater herbivory. Pages 199-205. in R. G. Wetzel (editor). *Periphyton of Freshwater Ecosystems*. The Hague, Boston, Lancaster.
- Patrick, R., M. H. Hohn, J. H. Wallace. 1954. A new method for determining the pattern of the diatom flora. *Notulae Naturae* 259:1-9.
- Pilsbry, H. A., J. Bequaert. 1927. Aquatic Mollusks of Belgian Congo. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 53:59-602.
- Radomski, P., T. J. Goeman. 2001. Consequences of human lakeshore development on emergent and floating-leaf vegetation abundance. *North American Journal Fish Management* 21:46–61.
- Rahel, F. J. 2002. Homogenization of freshwater faunas. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:291–315.
- Rahel, F.J. and J.D. Olden. 2008. Assessing the effects of climate change on Aquatic invasive species. *Conservation Biology*, 22:521–533.
- Rosemond, A. D., P. J. Mulholland, J. W. Elwood. 1993. Top-down and bottom-up control of stream periphyton: effects of nutrients and herbivores. *Ecology* 74:1264–1280.
- Sala, O. E., F. S. III Chapin, J. J. Armesto, E. Berlow, J. Bloomfield, R. Dirzo, E. Huber-Sanwald, L. F. Huenneke, R. B. Jackson, A. Kinzig, R. Leemans, D. M. Lodge, H. A. Mooney, M. Oesterheld, N. L. Poff, M. T. Sykes, B. H. Walker, M. Walker, D. H. Wall. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287:1770–1774.
- Santos, S. B., S. C. Thiengo, M. A. Fernandez, I. C. Miyahira, I. C. B. Gonçalves, R. F. Ximenes, M. C. D. Mansur, D. Pereira. 2012. Espécies de moluscos límnicos invasores no Brasil. Páginas 25-49. in C. P. Santos, D. Pereira, I. C. P. PAZ, L. M. Zurita, M. C. D. Mansur, M. T. Raya Rodriguez, M. V. Nerhke, P. A. Bergonci (editores). *Moluscos límnicos invasores no Brasil: biologia, prevenção e controle*. Redes Editora, Porto Alegre.
- Shiganova, T.A., Z.A. Mirzoyan, E.A. Studenikina, S.P. Volovik, I. Siokou-Frangou, S. Zervoudaki, E.D Christou, A.Y. Skirta, H.J. Dumont. 2001. Population development of the invader ctenophore *Mnemiopsis leidyi*, in the Black Sea and in other seas of the Mediterranean basin. *Marine Biology*, 139:431–445.
- Sousa R., C. Antunes, L. Guilhermino. 2008. Ecology of the invasive Asian clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in aquatic ecosystems: an overview. *Annales de Limnologie* 44:85–94.
- Steinman, A.D. 1996. Effects of grazers on benthic freshwater algae. Pages 341-373 in: R. J. Stevenson, M. L. Bothwell, R. L. Lowe (editors) *Algal ecology—freshwater benthic ecosystems*. Academic Press, San Diego.
- Steneck R.S., L. Watling. 1982. Feeding capabilities and limitations of herbivorous molluscs: a functional group approach. *Marine Biology*, 68:299-319.
- Strong, E. E., O. Gargominy, W. F. Ponder, P. Bouchet. 2008. Global diversity of gastropods (Gastropoda; Mollusca) in freshwater. *Hydrobiologia* 595:149–166.
- Suren, A. M. 1992. The influence of periphyton, detritus and shelter on invertebrate colonization of aquatic bryophytes. *Freshwater Biology* 27:327–339.
- Swamikannu, X., K. D. Hoagland. 1989. Effects of snail grazing on the diversity and structure of a periphyton community in a eutrophic pond. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46:1698–1704.

- Taniguchi, H., S. Nakano, M. Tokeshi. 2003. Influences of *habitat* complexity on the diversity and abundance of epiphytic invertebrates on plants. *Freshwater Biology* 48:718–728.
- Thiengo, S. C., M. A. Fernandez, A. C. Mattos, A. F. Barbosa. 2007. Dispersão do molusco introduzido *Melanoides tuberculatus* (Muller, 1774) (Gastropoda; Thiaridae) no Brasil, página 101-106. in S. B. Santos, A. D. Pimenta, S. C. Thiengo. S. C., M. A. Fernandez, R. S. Absalão (organização). Tópicos em Malacologia - Ecos do XVIII Encontro Brasileiro de Malacologia. Rio de Janeiro.
- Thomaz, S. M., E. D. Dibble, L. R. Evangelista, J. Higuti, M. L. Bini. 2008. Influence of aquatic macrophyte *habitat* complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. *Freshwater biology* 53:358–367.
- Thomaz, S.M., E.R. Cunha, 2010. The role of macrophytes in *habitat* structuring in aquatic ecosystems: methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages' composition and biodiversity. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 22:218-236.
- Tilman, D. 2004. Niche trade-offs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101:10854–10861.
- Utermöhl, H. Zur Vervollkommung der quantitativen phytoplankton-methodik. *Mitteilungen internationale vereinigung für theoretische und angewandte limnologie*, Stuttgart 9:1–38.
- van Dam, A. A., M. C. M. Beveridge, M. E. Azim, M. C. J. Verdegem. 2002. The potential of fish production based on periphyton. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 12:1–31.
- Van Vuren, D.; B. E. Coblenz. 1987. Some ecological effects of feral sheep on Santa Cruz Island, California, USA. *Biological Conservation* 41:253–268.
- Vaz, J. F., H. M. S. Teles, M. A. Correa, S. P.S. Leite. 1986. Ocorrência no Brasil de *Thiara* (*Melanoides*) *tuberculata* (O.F. Muller, 1774) (Gastropoda, Prosobranchia), primeiro hospedeiro intermediário de *Clonorchis sinensis* (Cobbold, 1875) (Trematoda, Plathyhelminthes). *Revista de Saúde Pública* 20:318-322.
- Vercellino, I. S., D. C. Bicudo. 2006. Sucessão da comunidade de algas perifíticas em reservatório oligotrófico tropical (São Paulo, Brasil): Comparação entre período seco e chuvoso. *Revista Brasileira de Botânica* 29:363-377.
- Warfe, D. M., L. A. Barmuta. 2004. *Habitat* structural complexity mediates the foraging success of multiple predator species. *Oecologia* 141:171–178.
- Warfe, D. M., L. A. Barmuta. 2006. *Habitat* structural complexity mediates food web dynamics in a freshwater macrophyte community. *Oecologia* 150:141–154.
- Yee, D. A. 2010. Behavior and aquatic plants as factors affecting predation by three species of larval predaceous diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae). *Hydrobiologia* 637:33–43.