

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

MÁRIO SÉRGIO DAINEZ FILHO

Interações inesperadas da estruturação do substrato por plantas emergentes afetando o estabelecimento de macrófitas submersas enraizadas

Maringá-PR
2017

MÁRIO SÉRGIO DAINEZ FILHO

Interações inesperadas da estruturação do substrato por plantas emergentes afetando o estabelecimento de macrófitas submersas enraizadas

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

Coorientadora: Prof.^a Dr.^a Thaisa Sala Michelin

Maringá-PR
2017

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

D133i Dainez Filho, Mário Sérgio, 1993-
Interações inesperadas da estruturação do substrato por plantas emergentes afetando o estabelecimento de macrófitas submersas enraizadas / Mário Sérgio Dainez Filho. -- Maringá, 2017.
22 f. : il.

Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)-- Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2017.
Orientador: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz.
Coorientadora: Prof.^a Dr.^a Thaisa Sala Michelan.

1. Macrófitas aquáticas - Comunidades, Ecologia de - Estruturação do sedimento - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 2. Espécies invasoras - Eventos extremos - 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. -581.62178209816
NBR/CIP - 12899 AACR/2

MÁRIO SÉRGIO DAINEZ FILHO

Interações inesperadas da estruturação do substrato por plantas emergentes afetando o estabelecimento de macrófitas submersas enraizadas

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 (Presidente)
Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Prof. Dr. Edson Fontes de Oliveira
Universidade Tecnológica Federal do Paraná (UTFPR)

Prof.^a Dr.^a Karina Fidanza Rodrigues
Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Aprovado em: 22/02/2017

Local de defesa: Anfiteatro Nupélia, Bloco H-90, *campus* da Universidade estadual de Maringá

AGRADECIMENTOS

Ao Conselho Nacional de Pesquisas (CNPq/CAPES), pela bolsa concedida e financiamento do projeto de pesquisa.

Ao meu orientador Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz, por me direcionar nas primeiras “engatinhadas” na ciência; por toda a sua solicitude e pelas cachaças nas horas vagas.

À minha coorientadora Prof.^a Dr.^a Thaisa Sala Michelan, por toda a sua atenção e fundamental contribuição.

Ao Prof. Dr. Roger Paulo Mormul e ao meu colega de laboratório Msc. Eduardo Ribeiro Cunha por todas as discussões regadas a um bom café.

A todos os meus colegas de laboratório pela estimada companhia e ajuda na realização dos experimentos José Vittor B. Fasoli, Douglas Costa Souza, Nayara Franco, Emanuel C. G. Silva, Marcio José da Silveira, Lucas Lolis, Mariana Sanches, Raytha Murillo, Rodrigo Leal, Fabielle Mucio Bando.

Às meninas da Limnologia, Suelen e Natália, pela ajuda durante o mestrado.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA).

À equipe da secretaria, em especial à Aldenir Cruz Oliveira e Jocemara Celestino dos Santos, por toda atenção.

A todos os docentes e funcionários do Núcleo de Pesquisa em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (NUPÉLIA).

À Biblioteca Setorial do Nupélia, em especial à Maria Salete Ribelatto Arita e a João Fábio Hildebrandt.

Aos meus estimados companheiros de casa, Augusto Frota e Matheus Frota por todas as incríveis discussões sobre ecologia e capital.

À turma de biologia UEM 2011 e à turma de mestrado PEA 2015.

Aos meus pais, pelo exemplo.

À minha família pelo suporte e amor incondicional.

À minha querida Mikaela Marques Pulzatto por todo carinho, atenção, ajuda e parceria.

A todos os “gigantes” da ciência que, assim como Isaac Newton se apoiou, eu tento me apoiar para enxergar mais longe.

Interações inesperadas da estruturação do substrato por plantas emergentes afetando o estabelecimento de macrófitas submersas enraizadas

RESUMO

A biomassa de plantas emergentes inundada após uma seca extrema confere uma nova estruturação ao sedimento. Testou-se as hipóteses de que (i) as ocorrências de macrófitas submersas enraizadas são negativamente associadas com ocorrência de locais onde o sedimento é estruturado pela necromassa inundada de macrófitas emergentes; (ii) o sedimento estruturado pela biomassa recém inundada de *Urochloa arrecta* dificulta o estabelecimento de *Egeria najas* e *Hydrilla verticillata*; (iii) que *H. verticillata*, mesmo sendo afetada negativamente pela estruturação do sedimento proporcionada por *U. arrecta*, ainda apresentaria maior taxa de crescimento relativo e investimento em raízes que *E. najas* já que *H. verticillata* possui melhores habilidades de colonização. Testou-se também, a hipótese de que (iv) o sedimento estruturado pela biomassa inundada de *Urochloa arrecta* promoveria maior liberação de nutrientes dissolvidos que o sedimento sem estruturação. Foram coletados dados de ocorrência das macrófitas submersas e de locais com substrato estruturado por vegetação inundada dois anos após uma seca extrema. Avaliou-se, experimentalmente, a taxa de crescimento relativo (TCR) e o investimento em raízes das macrófitas submetidas a quatro tipos de estruturação de substrato: estruturado pela biomassa inundada de *U. arrecta*; por *Polygonum ferrugineum*; estruturado artificialmente e por sedimento não estruturado. Divergências entre a abordagem amostral e experimental surgiram revelando que interações entre macrófitas emergentes e as submersas, como verificado para as espécies estudadas, não devem ser negligenciadas. Devida a alta dominância dessas espécies (especialmente de *U. arrecta*, por ser invasora), os aportes de nutrientes promovidos por sua decomposição pode aumentar a invasibilidade facilitando o estabelecimento de espécies submersas invasoras, conforme sugerido pelos experimentos. Ao mesmo tempo, caso não ocorra a presença de propágulos de invasoras na fase de liberação de nutrientes, o acúmulo de necromassa parece inibir o crescimento das mesmas, conforme encontrado *in situ*.

Palavras-chave: Eventos extremos. Facilitação. Susceptibilidade à invasão.

Unexpected interactions of substrate structuring by emergent plants affecting the establishment of rooted submerged macrophytes

ABSTRACT

The flooding of emergent plants after an extreme drought confers a new sediment structuration. This study tested the hypotheses that (i) the submersed macrophytes occurrences decrease in sites where the sediment is structured by emergent macrophyte flooded biomass, and that (ii) the sediment structured by the biomass one emergent macrophyte (*Urochloa arrecta*) recently flooded hinder *Egeria najas*' and *Hydrilla verticillata* colonization; (iii) the submersed invader (*H. verticillata*) is less affected than *E. najas* owing to its better colonization potential, and (iv) the structured sediment by *U. arrecta* would promote higher dissolved nutrient release than the non-structured sediment. It was collected data about the occurrence of submersed macrophytes in sites with and without structuration by biomass of emergent macrophytes that were flooded two years before this study. It was also experimentally assessed the submersed macrophytes relative growth rates and the root investment on four kinds of substratum structuration provided by *U. arrecta*; by *P. ferrugineum*; artificially structured and by non-structured sediment. Divergence between the experimental and the observational approaches revealed that the interactions between emergent and submersed macrophytes, as the species studied in this work, should not be neglected. Owing to the high dominance of these species (highlighting the invasive *U. arrecta*), the nutrient inputs promoted by their decomposition could increase the invisibility, facilitating the establishment of invasive submersed macrophytes, as verified in our experiments. At the same time, if invaders propagules pressure is low at the nutrient release stage, death biomass accumulation seems to inhibit their growth, as verified *in situ*.

Keywords: Extreme events. Facilitation. Invasibility.

Dissertação elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *Hydrobiologia*. Disponível em: <http://www.springer.com/life+sciences/ecology/journal/10750?detailsPage=pltc_i_911058>

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	9
2 MATERIAIS E MÉTODOS.....	10
2.1 AMOSTRAGEM	10
2.2. EXPERIMENTAÇÃO.....	11
2.2.1 EXPERIMENTO 1.....	11
2.2.2 EXPERIMENTO 2.....	12
3 RESULTADOS.....	13
4 DISCUSSÃO.....	16
REFERÊNCIAS.....	18
APÊNDICE A – Resultados do experimento 2 (Tipo de estruturação do substrato afetando o estabelecimento de macrófitas submersas enraizadas).....	21

1 INTRODUÇÃO

As macrófitas aquáticas são importantes componentes dos ecossistemas aquáticos, onde elas influenciam outras comunidades e os aspectos físicos e químicos dos habitats aquáticos (e.g., Bunn et al., 1998; Carniatio et al., 2014; Leguizamon et al., 1992). As assembleias de macrófitas são afetadas por uma série de fatores químicos e físicos, sendo que a flutuação do nível d'água é considerado um dos mais importantes determinantes dos atributos das assembleias de macrófitas (Junk et al., 1989; Barrat-Segretain & Cellot, 2007). Por exemplo, eventos de cheias extremas podem eliminar a biomassa de plantas submersas em planícies de inundação (Sousa et al., 2010). Não obstante, secas extremas podem mudar a composição, a distribuição e, até mesmo, a dinâmica sucessional das macrófitas aquáticas (Keddy & Fraser, 2000; Boschilia et al., 2012).

Baixos níveis d'água promovem o crescimento de espécies emergentes em detrimento da vegetação submersa (Boschilia et al., 2012), que é pouco resistente à dessecação (Boschilia et al., 2012; Silveira et al., 2009). À medida que o nível d'água é restaurado, a vegetação emergente é inundada e, após perecer, cria uma camada de biomassa sobre o sedimento. Períodos de seca também provocam mortandade maciça da vegetação emergente, cuja biomassa em decomposição volta a ser inundada com o posterior aumento dos níveis de água. Ambos esses processos podem influenciar o estabelecimento das espécies submersas enraizadas, pois essas plantas são diretamente afetadas pelas características físicas e químicas do sedimento (Barko et al., 1983; Boeger, 1992; Silveira & Thomaz, 2015).

Espécies emergentes invasoras que apresentam altas taxas de crescimento, por exemplo, a gramínea africana *Uroclhoa arrecta* (Hack. Ex T. Durand & Schinz) Morrone & Zuloaga tende a dominar os ambientes invadidos, acumulando elevada biomassa viva e morta (Michelan et al., 2010). Nessas condições, os locais invadidos apresentam um aumento da deposição de sedimento, biomassa viva e necromassa, o que altera a estrutura física e química dos habitats aquáticos (Bunn et al., 1998). A deposição e decomposição da necromassa em questão podem influenciar outras espécies negativamente, como pela liberação de compostos secundários (e.g. compostos alelopáticos e/ou fitotóxicos) com potencial de afetar negativamente o estabelecimento de outras plantas aquáticas (Bailey et al., 2001; Morris et al., 2009; Wu et al., 2009). Por outro lado, a liberação de nutrientes que ocorre durante a decomposição de detritos de macrófitas (p. ex., Leguizamon et al., (1992)), pode ser um fator estimulador do crescimento de plantas aquáticas atuando em oposição às substâncias alelopáticas e fitotóxicas.

É bem conhecido que colonização de *U. arrecta*, uma Poacea emergente invasora muito comum e abundante em reservatórios neotropicais (Michelan et al., 2010; Thomaz et al., 2009), acarreta em mudanças na estruturação do habitat levando a impactos negativos nas comunidades nativas (Carniatio et al., 2013; Michelan et al., 2010). Contudo, o presente trabalho visou avaliar a influência de *U. arrecta* sobre as macrófitas aquáticas submersas tendo em vista a estruturação do substrato proporcionado por ela, e não pelo sombreamento (Michelan et al., 2010; Thomaz & Michelan, 2011) ou sedimentação ((Bunn et al., 1998) - para *Brachiaria mutica*). Este estudo focou em um cenário derivado de uma seca extrema durante a qual *U. arrecta* sofreu mortalidade maciça, sendo posteriormente inundada quando o nível hidrológico se reestabeleceu.

Cabe salientar que os efeitos dos mecanismos discutidos acima sobre o desenvolvimento das macrófitas aquáticas submersas variam de acordo com os atributos das últimas. Por exemplo, espécies invasoras tendem a aproveitar de forma mais eficiente os recursos que as nativas sendo mais resistentes a distúrbios (Fleming & Dibble, 2015; Thomaz et al., 2015; Umetsu et al., 2012).

A despeito das diferenças entre espécies nativas e invasoras, ainda não se sabe até que grau o desenvolvimento das macrófitas emergentes afeta o balanço de estabelecimento de macrófitas submersas nativas e invasoras. Além disso, fatores como a estrutura física do sedimento e a liberação de substâncias pela decomposição atuam em conjunto, mas a maior parte dos estudos que envolvem esses fatores os trata de forma isolada (e.g. Barko et al., 1991; Bunn et al., 1998).

Hydrilla verticillata (L.f.) Royle é uma macrófita submersa enraizada invasora amplamente distribuída na bacia do alto rio Paraná (Sousa, 2011). Quando comparada à *Egeria najas* Planch., outra Hydrocharitaceae não invasora de morfologia similar à *H. verticillata*, a invasora submersa apresenta maior habilidade de colonização, regeneração, crescimento e também maior habilidade competitiva (Sousa et al., 2010; Umetsu et al., 2012). Dessa maneira, este estudo teve como objetivos (i) verificar a associação *in situ* entre a estruturação do

substrato promovida por plantas emergentes e a ocorrência de *Hydrilla verticillata* e *Egeria najas*; bem como (ii) avaliar a interferência da estruturação do sedimento proporcionada por *Urochloa arrecta* sobre a colonização de uma macrófita aquática submersa não invasora, da família Hydrocharitaceae - *Egeria najas*, e outra submersa invasora, *Hydrilla verticillata*. Ainda, objetivou-se (iii) verificar a influência da estruturação do substrato por *U. arrecta* sobre os parâmetros físicos e químicos da água. Para tal, foram utilizadas abordagens observacionais (*in situ*) e experimentais (em uma casa de vegetação).

Portanto, testaram-se as hipóteses de que (i) as ocorrências de macrófitas submersas enraizadas são negativamente associadas com a ocorrência de locais onde o substrato é estruturado pela biomassa inundada de macrófitas emergentes; (ii) a estruturação do sedimento proporcionada pela biomassa inundada de *Urochloa arrecta* dificulta o estabelecimento de *Egeria najas* e *Hydrilla verticillata*. Para a segunda hipótese tem-se a predição de que as plantas submersas (*H. verticillata* e *E. najas*) apresentariam menor taxa de crescimento e menor investimento em raízes em sedimento estruturado por *Urochloa arrecta* do que em sedimento sem estruturação. Também hipotetizamos (iii) que *H. verticillata*, mesmo sendo afetada negativamente pela estruturação do sedimento proporcionada por *U. arrecta*, ainda apresentaria maior taxa de crescimento relativo e investimento em raízes que *E. najas* já que *H. verticillata* possui melhores habilidades de colonização. Por fim também testou-se a hipótese de que (iv) o sedimento estruturado pela biomassa inundada de *Urochloa arrecta* promoveria maior liberação de nutrientes dissolvidos que o sedimento sem estruturação.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. AMOSTRAGEM – OCORRÊNCIA DE MACRÓFITAS SUBMERSAS EM LOCAIS ESTRUTURADOS POR DETRITOS DE MACRÓFITAS EMERGENTES – *IN SITU*.

Para testar a hipótese de que as ocorrências de macrófitas submersas enraizadas são negativamente associadas com as ocorrências de locais onde o substrato é estruturado pela biomassa inundada de macrófitas emergentes, foi realizada uma amostragem em setembro de 2016 em oito braços da margem leste do reservatório de Itaipu (Arroio Guaçú; Rio São Francisco Verdadeiro; Rio São Francisco Falso; Rio São Vicente; Rio São João; Rio Ocoí; Rio Pinto e Rio Passo Cuê), localizado entre as latitudes 24°05'S e 25°33'S; longitudes 54°00'W e 54° 37'W (ver Thomaz et al., 2006). Foram coletados dados referentes à ocorrência (presença = 1; ausência = 0) de *E. najas*, *H. verticillata* e material vegetal em decomposição de plantas emergentes, depositados no sedimento do reservatório. O acúmulo de material dessas macrófitas ocorreu após a recuperação dos níveis do reservatório que se seguiram a um período de seca, durante o qual houve mortandade maciça das macrófitas emergentes. A amostragem ocorreu dois anos após a recuperação dos níveis e foi realizada de barco em velocidade baixa e constante. A coleta consistiu em um arrasto ao longo da margem dos braços utilizando um garfo graduado em profundidades de até 4,40 m. O fundo dos locais foi rastelado e as macrófitas aquáticas submersas foram retiradas e identificadas, sendo também anotada a presença ou ausência de material em decomposição das macrófitas emergentes. Ao total foram realizadas 3495 transeções.

Para analisar os padrões de associação entre a presença de espécies submersas e a presença de substrato de macrófitas emergentes, foi calculado o *Corrected Proportion of Occurrences score (CPO_{ii})* (Thomaz & Michelan, 2011) sobre uma matriz binária de presença (1) e ausência (0). O *CPO_{ii}* propõe uma média para associação de pares que leva em consideração a frequência de ocorrências de cada espécie (entre a espécie X (*H. verticillata* ou *E. najas*) e a presença de substrato). Basicamente, é expresso pela diferença entre a proporção das coocorrências observadas e a proporção de coocorrências esperadas. O *CPO_{ii}* é calculado por meio da fórmula:

$$CPO = \frac{n_{it}}{n_i \cdot \frac{n_t}{N}}$$

Onde n_{it} é o número de sites em que a necromassa de macrófitas estavam estruturando o sedimento e *E. najas* coocorrem juntas; n_i é o número total de pontos em que *E. najas* ocorre; n_t refere-se ao total de pontos em que o substrato estava estruturado pela necromassa de plantas emergentes; N é o número total de pontos amostrados. Essa métrica indica se tais espécies coocorrem mais ($CPO_{it} > 1$) ou menos ($CPO_{it} < 1$) que o esperado acaso. Para testar o CPO_{it} estatisticamente foi utilizado um modelo nulo ($\alpha=0.05$) com 10,000 randomizações. O mesmo foi calculado para *H. verticillata* em relação à presença da necromassa estruturante de macrófitas emergentes. A hipótese (i) seria corroborada caso os valores de CPO fossem significativamente menores que o esperado ao acaso.

Para evitar inflações no índice devido a grande quantidade de pontos com ausência de plantas, foram utilizados apenas sites em que pelo menos uma das plantas alvo ocorreram. Dessa maneira foram utilizados dados de 940 locais para calcular o CPO para a associação entre *H. verticillata* e locais estruturados por biomassa de macrófitas emergentes, e 1375 locais para *E. najas* e a necromassa estruturante.

2.2 EXPERIMENTAÇÃO

Para testar as demais hipóteses, dois experimentos foram elaborados. Em ambos os experimentos foram utilizados fragmentos com cinco centímetros de *E. najas* e *H. verticillata*. As plantas submersas foram coletadas na planície de inundação do alto rio Paraná e foram mantidas em casa de vegetação durante 60 dias para aclimação. Para a escolha dos fragmentos foram descartados os cinco centímetros apicais e porções medianas de cinco cm foram selecionadas. Foram escolhidas as porções medianas porque são as mais abundantes nos bancos de macrófitas, compreendendo grande parte dos propágulos gerados naturalmente. Todas as réplicas de todos os tratamentos (ver abaixo) foram compostas por recipientes plásticos de 700 ml onde os fragmentos foram liberados na superfície da água e deixados a naufragar naturalmente. Cada unidade experimental recebeu apenas um propágulo, seja de *H. verticillata* ou *E. najas*.

Foi adicionada uma camada de dois centímetros de sedimento composto por areia (50%) e solo (50%) em todas as réplicas, demonstrado em experimentos anteriores como adequado para o desenvolvimento dessas espécies submersas (dados não publicados). O sedimento foi homogeneizado e posteriormente dividido entre todas as réplicas. Após o início dos experimentos, não houve substituição das plantas e/ou substratos.

As plantas emergentes utilizadas para a estruturação dos substratos nos diferentes experimentos foram coletadas no reservatório de Itaipu. Para minimizar a decomposição excessiva dessas plantas durante os experimentos duas abordagens foram utilizadas. Primeiramente as plantas foram secas em estufa (70°C) durante uma semana antes de serem colocadas nas unidades experimentais. Posteriormente, com o intuito de promover maior similaridade com processos que ocorrem *in situ* (e.g. lixiviação e diluição), todas as réplicas tiveram sua água trocada totalmente de dois em dois dias durante os experimentos.

2.2.1. Experimento 1 – Ação da estruturação física do substrato por detritos de macrófitas emergentes sobre espécies submersas.

Para testar as hipóteses de que o sedimento estruturado pela biomassa inundada de *U. arrecta* afetaria negativamente o estabelecimento das espécies submersas, bem como a hipótese de que *H. verticillata*, mesmo sendo afetada negativamente pela estruturação do sedimento por *U. arrecta*, apresentaria maior TCR e investimento em raízes que *E. najas*, um experimento bifatorial foi realizado. Para isso, foram construídos quatro tratamentos com diferentes estruturas com dez réplicas cada para cada uma das espécies submersas, *E. najas* e *H. verticillata*, totalizando 80 unidades experimentais.

O primeiro tratamento foi estruturado com uma camada de caules de *U. arrecta* (média = 16.2 g ± 3.6DP) sobre o sedimento (largura média da camada de 9.0 cm ± 1,1DP) que cobriu todo o fundo das réplicas. O segundo tratamento consistiu em um controle do primeiro utilizando uma macrófita emergente nativa,

Polygonum ferrugineum Wedd., para estruturar o sedimento e verificar se a seu efeito sobre as espécies submersas seria diferente da invasora. Para tal, uma camada de fragmentos de caule dessa espécie (média = 24,4 g ± 1,7DP) recobriu o sedimento de cada réplica atingindo uma largura média de 8,8 cm (± 0,8DP).

Para o terceiro tratamento, as réplicas foram estruturadas artificialmente com canudos plásticos de PVC (8mm de diâmetro) a fim de excluir o possível efeito da decomposição da biomassa inundada sobre as espécies submersas. Dessa maneira, apenas a influência do efeito puro da estruturação física atuou sobre as macrófitas submersas. Tais canudos recobriram todo o fundo das unidades experimentais e formaram uma camada de, em média 8,8 cm (± 0,57DP) de largura.

Por fim, como controle geral, foram confeccionados recipientes sem estruturação contendo apenas sedimento. Para isso, foi adicionada uma camada de sedimento (o mesmo sedimento comum a todas as réplicas) de 7,5 cm de largura, para padronizar a altura do substrato em relação aos demais tipos de estruturação.

Cada unidade experimental recebeu um fragmento de macrófita submersa, seja de *E. najas* ou *H. verticillata*. O experimento teve duração de 30 dias. Ao término do experimento, todos os fragmentos das macrófitas submersas de todas as réplicas foram retirados, lavados, tiveram as raízes separadas da porção acima do sedimento e ambas as porções foram secas a ca. 70°C até atingirem peso constante. Como o volume das réplicas foi pequeno e as trocas de água poderiam ressuspender o sedimento e ocasionar a deposição do mesmo sobre os fragmentos das macrófitas submersas, as amostras, depois de secas, foram incineradas a 550°C e a diferença entre peso seco e o peso queimado foi utilizada para obter a matéria orgânica total final (Wetzel & Likens, 1991). Dessa maneira, evitou-se superestimação da biomassa final causada pela matéria inorgânica aderida. Também foi mensurada a razão entre a matéria orgânica das raízes e a da porção acima do solo (R/PAS), a qual indica a alocação de recursos da planta para a produção de raízes.

Foram calculadas a taxa de crescimento relativo (TCR) para ambas as espécies submersas enraizadas. A TCR é calculada pela fórmula $TCR = (\ln(gMO_f) - \ln(gMO_i)) / 30$ – onde gMO_f refere-se a matéria orgânica total no final do experimento; gMO_i refere-se a matéria orgânica total no início do experimento, e, o denominador “30” é referente ao período de duração do experimento, em dias. A biomassa inicial de *E. najas* e *H. verticillata* foi estimada por meio da mediana de 25 fragmentos de cada espécie com cinco centímetros, semelhantes aos colocados nas réplicas do experimento que foram secos e incinerados da mesma forma que os demais. Os valores de biomassa inicial foram 0.0054g (Q1=0.0045; Q3=0.0066) para *H. verticillata* e 0.0287 (Q1=0.0208; Q3=0.0521) para *E. najas*.

Para verificar se a TCR e a proporção R/PAS das macrófitas submersas diferiram entre os tratamentos estruturados pela Poacea invasora e os demais controles, bem como para verificar diferenças entre as espécies submersas, foi empregada uma ANOVA bi-fatorial por permutação ($\alpha=0,05$; 9999 permutações). Posteriormente, foi comparado o efeito dos diferentes tipos de estruturação do substrato sobre as duas espécies submersas, bem como as diferenças entre *H. verticillata* e *E. najas* usando o teste de Tukey como “post hoc”. A hipótese (ii) seria corroborada caso o crescimento das macrófitas submersas fosse maior no tratamento sem estruturação física. A hipótese (iii) seria corroborada caso a espécie invasora cresça mais que a nativa em todos os tratamentos. Diferenças entre a estruturação física artificial e natural indicam efeitos de compostos liberados pelas plantas que formam o substrato, enquanto diferenças entre a estruturação física de *U. arrecta* e *P. ferrugineum* indicam que o efeito da espécie invasora sobre o crescimento das submersas difere do efeito da nativa.

2.2.2 Experimento 2 – Efeito dos detritos de plantas emergentes sobre os nutrientes da água.

Tendo em vista que o primeiro experimento evidenciou efeitos positivos da estruturação por macrófitas emergentes sobre as submersas (ver Figura 1), executamos um segundo experimento para testar a hipótese de que os tratamentos com sedimento estruturado por *U. arrecta* apresentariam maiores concentrações de nutrientes dissolvidos, avaliar o possível mecanismo envolvendo liberação de nutrientes durante a decomposição. Este experimento foi delineado e executado exatamente de acordo com todos os atributos do primeiro, exceto pelo número de réplicas que, nesse caso, foram cinco para cada nível de cada tratamento (n=40). Apesar do foco deste experimento ter sido a influência do tipo de estruturação do substrato sobre os parâmetros físicos e químicos da

água, *H. verticillata* e *E. najas* foram mantidas para simular efeitos potenciais dessas espécies sobre tais parâmetros, mantendo o mesmo protocolo do primeiro experimento.

Ao longo dos 30 dias de duração do experimento, a condutividade ($\mu\text{S}/\text{cm}$) e oxigênio dissolvido (%) foram mensurados no início do experimento (4º dia de duração), na metade (15º dia) e ao término da experimentação (30º dia) às 9h30min, 10h30min e 08h30min, respectivamente. Logo após a mensuração, foram coletadas amostras de água para análise de nutrientes (fósforo total (FT) e nitrogênio total (NT)). As análises de nitrogênio e fósforo foram realizadas de acordo com Giné et al. (1980) e Mackereth & Talling (1978), respectivamente.

Por fim, para verificar se houve diferença nas concentrações de NT, FT, condutividade e oxigênio dissolvido entre os tipos de estruturação, bem como entre as macrófitas submersas, ao longo do experimento, foi realizado uma média das três mensurações e uma ANOVA bi-fatorial por permutação ($\alpha=0,05$; 9999 permutações) foi aplicada. Foi utilizado o teste de Tukey para comparações *a posteriori*.

3 RESULTADOS

Por meio da amostragem *in situ* foram registrados 375 sites em que havia estruturação física do substrato por plantas emergentes, 1050 ocorrências de *E. najas* e 565 de *H. verticillata*. Houve relação negativa entre os locais estruturados por biomassa de plantas emergentes e a ocorrência de *H. verticillata* (CPO = 0,24; $p < 0.001$) e de *E. najas* (CPO = 0,49; $p < 0,001$). Assim, os dados de campo mostram que a biomassa das macrófitas emergentes reduz o sucesso de colonização das submersas.

No primeiro experimento, foram encontrados diferenças significativas na taxa de crescimento entre as espécies submersas e ainda entre os substratos (Tabela 1). Ademais, a influência do tipo de estruturação sobre o crescimento das macrófita submersas enraizadas dependeu do caráter das mesmas, como mostrado pela interação (Tabela 1). A invasora, *H. verticillata* apresentou valores de TCR significativamente maiores que *E. najas* (Figura 1A), porém, contrariamente ao esperado, apenas a submersa nativa foi afetada pelo tipo de estruturação, porém a submersa invasora não (Figura 1A). *Egeria najas* apresentou crescimento significativamente maior nos tratamentos estruturados por *U. arrecta* e por *P. ferrugineum* do que no tratamento sem estruturação (Figura 1A). Apesar de não diferir significativamente dos tratamentos estruturados pelas plantas emergentes, o crescimento de *E. najas* parece ter sido atenuado no tratamento estruturado artificialmente, assim como foi significativamente menor no tratamento não estruturado (Figura 1A).

Variável Resposta	Grupos	g.l	MS	F	p-value
TCR (g MO.dia ⁻¹)	Substrato	3	0.002	6.063	0.001
	Espécies	1	0.026	84.341	<0.001
	Substrato*esp.	3	0.001	3.431	0.023
Razão R/A	Substrato	3	0.069	3.712	0.002
	Espécies	1	<0.001	0.020	0.938
	Substrato*esp.	3	0.027	1.438	0.211

TABELA 1. Fontes de variação da ANOVA two-way por randomização. Valores em negrito referem aos efeitos significativos encontrados por meio da análise. Substrato – Diferentes tipos de estruturações do substrato;

Espécies – Variação entre as espécies submersas (*H. verticillata* e *E. najas*); Substrato*esp. – Interação entre os grupos Substratos e Espécies.

Em relação à razão R/PAS, houve diferenças significativas apenas entre os tipos de estruturação (Tabela 1). Não houve diferença significativa entre os tratamentos estruturados por *U. arrecta* e os estruturados por *P. ferrugineum*. Porém, as macrófitas submersas apresentaram investimento significativamente maior em raízes nos tratamentos estruturados por *P. ferrugineum* que nos tratamentos com estruturas artificiais e sem estruturação (Figura 1B).

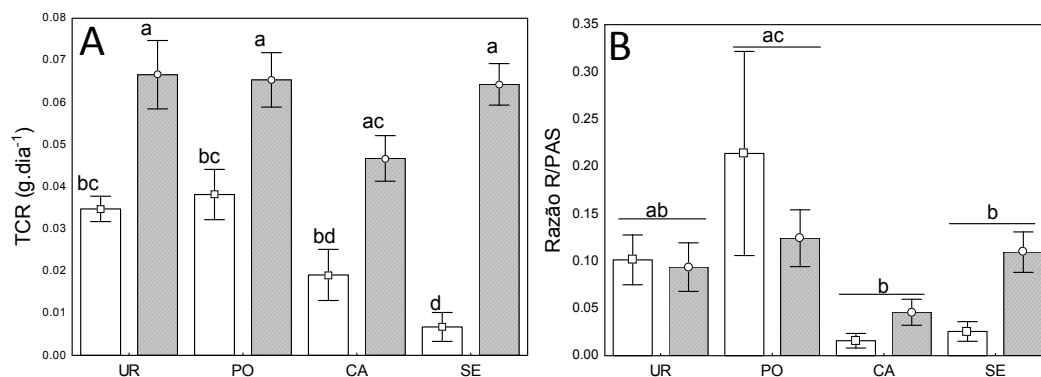


FIGURA 1 – Média e erro padrão da (A) Taxa de Crescimento Relativo (TCR) e (B) da razão R/PAS de *H. verticillata* (barras com hachuras) e *E. najas* (barras brancas) nos diferentes tipos de estruturação: UR: estruturado por *U. arrecta*; PO – Estruturado por *P. ferrugineum*; CA – Estruturado por canudos plásticos, e SE – sem estruturação. Letras minúsculas sobre as barras referem-se as diferenças significativas encontradas no teste *post hoc* de Tukey.

Por meio do segundo experimento foi constatado que os tratamentos estruturados por *U. arrecta* e *P. ferrugineum* apresentaram concentrações significativamente maiores de Nitrogênio e Fósforo do que os tratamentos estruturados artificialmente e os não estruturados, (Tabela 2; Figura 2AB).

Variável Resposta	Grupos	g.l.	MS	F	p-value
Nitrogênio médio Total ($\mu\text{g.l}^{-1}$)	Substrato	3	58429385.810	111.267	<0.001
	Espécies	1	260325.060	0.496	0.479
	Substrato*Esp	3	94619.530	0.180	0.907
Fósforo médio total ($\mu\text{g.l}^{-1}$)	Substrato	3	259497.423	49.015	<0.001
	Espécies	1	9970.407	1.883	0.189
	Substrato*Esp	3	11422.562	2.158	0.109

TABELA 2 – Fontes de variação da ANOVA two-way por randomização da média do nitrogênio e fósforo total ao longo do experimento. Valores em negrito referem aos efeitos significativos encontrados na análise. Substrato – Diferentes tipos de estruturas do substrato; Espécies – Variação entre as espécies submersas (*H. verticillata* e *E. najas*); Substrato*esp. – Interação entre os grupos Substratos e Espécies.

Destaca-se a concentração de nutrientes no tratamento estruturado por *P. ferrugineum*, que foi significativamente maior que os demais tratamentos (Figura 2AB).

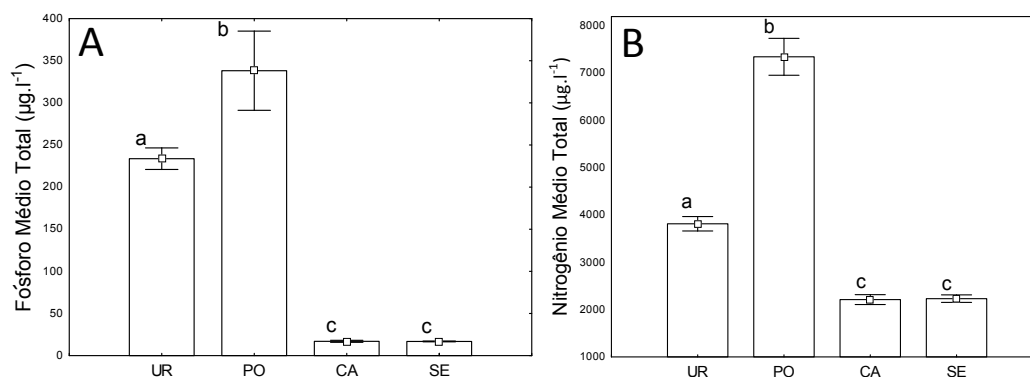


FIGURA 2 – Média e erro padrão das concentrações médias de fósforo (A) e nitrogênio (B) ao longo do experimento. UR: estruturado por *U. arrecta*; PO – Estruturado por *P. ferrugineum*, CA – Estruturado por canudos plásticos e SE – sem estruturação. Letras minúsculas sobre as barras referem-se às diferenças significativas encontradas no teste *post hoc* de Tukey.

A saturação de oxigênio dissolvido acompanhou inversamente a disponibilidade de nutrientes sugerindo decomposição significativamente maior (Tabela 3 e 4) nos tratamentos estruturados por *P. ferrugineum* e *U. arrecta* do que nos tratamentos estruturados artificialmente e sem nenhuma estruturação (Tabela 3 e 4).

Variável Resposta	Grupos	g.l.	MS	F	p-value
O ₂ dissolvido	Substrato	3	9396.516	72.707	<0.001
	Espécies	1	281.961	2.182	0.147
	Substrato*Esp.	3	119.034	0.921	0.446
Condutividade	Substrato	3	42577.793	47.593	<0.001
	Espécies	1	15.500	0.017	0.895
	Substrato*Esp.	3	26.689	0.030	0.993

TABELA 3 – Fontes de variação da ANOVA two-way por randomização da média do oxigênio e condutividade ao longo do experimento. Valores em negrito referem aos efeitos significativos encontrados na análise. Substrato – Diferentes tipos de estruturas do substrato; Espécies – Variação entre as espécies submersas (*H. verticillata* e *E. najas*); Substrato*esp. – Interação entre os grupos Substratos e Espécies.

Inversamente ao oxigênio dissolvido, a condutividade foi maior nos tratamentos estruturados pelas macrófitas emergentes, contudo, apenas o estruturado por *P. ferrugineum* apresentou condutividade significativamente maior que os demais tratamentos (Tabela 3 e 4).

	UR	PO	CA	SE
O ₂ (%)	80.42(DP ± 12.42)	37.54 (DP ± (13.53))	103.39 (DP ± 12.42)	101.71 (DP ± 6.19)
Cond (μS/cm ³)	118.46 (DP ± 2.25)	244.97 (DP ± 56.35)	113.11 (DP ± 2.70)	112.17 (DP ± 1.92)

TABELA 4 – Concentrações médias de oxigênio dissolvido (O₂ (g/l)) e a condutividade média (Cond (μS/cm³)) ao longo de todo o segundo experimento. Valores em diferentes cores de fonte referem-se às diferenças significativas entre os tratamentos encontradas por meio do teste post hoc de Tukey. UR: estruturado por *U. arrecta*; PO – Estruturado por *P. ferrugineum*, CA – Estruturado por canudos plásticos e SE – sem estruturação.

Para todos os parâmetros físicos e químicos o efeito das espécies submersas não foi significativo, dessa maneira descartando qualquer diferença entre *H. verticillata* e *E. najas* sobre tais parâmetros.

Cabe salientar que os resultados referentes ao TCR e a razão R/PAS do segundo experimento acompanharam a tendência do primeiro experimento, exceto pelo fato de que não houve efeito significativo da interação substrato e espécies. Porém, de uma forma geral, o segundo experimento corroborou o padrão encontrado no primeiro experimento, pois houve efeito significativo das espécies (maior crescimento de *E. najas*) e do tipo de substrato (maior TCR no tratamento estruturado) (ANEXO A – Figura A1 e A2; Tabela A1).

4 DISCUSSÃO

A associação negativa encontrada entre a biomassa estruturante e as ocorrências de ambas macrófitas submersas corrobora a hipótese (i), porém, resultados conflitantes entre a abordagem amostral e experimental surgiram. A hipótese (ii) de que o sedimento estruturado por *U. arrecta* reduz o estabelecimento das macrófitas submersas enraizadas foi rejeitada, baseando-se nos resultados experimentais, pois *H. verticillata* não apresentou diferenças no crescimento entre os tipos de estruturação e *E. najas* apresentou maior crescimento nos tratamentos estruturados tanto por *U. arrecta* como por *P. ferrugineum* do que no tratamento sem estruturação. Apesar do fato de *H. verticillata* ter apresentado maior TCR que *E. najas*, tal achado não corrobora a hipótese (iii) de que a submersa invasora seria negativamente menos afetada que a nativa, haja vista o fato de que *H. verticillata* não apresentou diferenças entre os tipos de estruturação. Os efeitos positivos sobre *E. najas* podem ser associados ao fato dos tratamentos em que o sedimento estava estruturado pela biomassa das macrófitas emergentes apresentaram maiores concentrações de nutrientes, corroborando a hipótese (iv).

Experimentalmente encontrou-se que o estabelecimento das macrófitas submersas aqui estudadas é facilitado pela estruturação do substrato proporcionado pelas plantas emergentes, o que contradiz os resultados obtidos *in situ*, onde as macrófitas submersas encontram-se negativamente associadas à presença de necromassa das macrófitas emergentes. Assim, os resultados experimentais indicaram que a simples presença de necromassa

não explica a tendência observada *in situ* e outros fatores devem ser invocados para explicar o que se observa em campo. Além disso, o desenvolvimento inicial de *H. verticillata* medido pela TCR superou o da nativa demonstrando que a invasora apresenta melhor habilidade de regeneração e colonização como já verificado em outros estudos (Bianchini et al., 2010; Sousa et al., 2010; Umetsu et al., 2012a).

A divergência entre as estratégias experimental e amostral provavelmente se deva ao fato de que a experimentação reflete um cenário logo após a seca (onde a biomassa rasteira das macrófitas emergentes é recém-inundada), o que resulta em liberação imediata de nutrientes por intermédio da decomposição (Leguizamón et al., 1992). Já a abordagem amostral reflete uma associação entre a Poaceae invasora e as submersas onde a biomassa de *U. arrecta* já se encontrara inundada a mais de dois anos, haja visto que a última seca extrema do reservatório foi no ano de 2014, portanto, dois anos antes da amostragem *in situ*. Assim, a fase de liberação de nutrientes pela necromassa das macrófitas *in situ*, restritas às menores profundidades, pode ter ocorrido na ausência de propágulos vegetativos das espécies submersas, que assim não colonizaram locais em que o sedimento se encontrava estruturado pela necromassa. Ressalta-se que as macrófitas submersas podem demorar anos para se recuperar de distúrbios de seca (Gubiani et al., 2017), o que explicaria a associação negativa entre a colonização por submersas e a presença de necromassa *in situ*.

O maior desenvolvimento das macrófitas nos tratamentos estruturados pela vegetação emergente no experimento pode ser explicado pelo efeito positivo da liberação de nutrientes durante a decomposição da biomassa vegetal (ver Figura 2). As macrófitas submersas absorvem preferencialmente nutrientes do sedimento (e.g., Carignan & Kalfi (1980). Porém, a absorção de nutrientes da água pelas folhas pode suprir a demanda nutricional das macrófitas submersas (Madsen & Cedergreen, 2002). Assim, o pequeno acesso das raízes ao sedimento proporcionado pela estruturação, aliado às elevadas concentrações de nutrientes da água, podem ter levado as plantas a absorverem esses nutrientes desse último compartimento. Tais tratamentos (estruturados pela necromassa de plantas emergentes) apresentaram maiores concentrações de nutrientes dissolvidos na água resultante da liberação por meio da decomposição, o que explica o maior crescimento de *E. najas* e a constância da TCR de *H. verticillata* nos tratamentos estruturados pelas plantas emergentes. É importante salientar que, apesar do tratamento estruturado por *P. ferrugineum* apresentar maiores concentrações de nutrientes que o estruturado pela Poacea invasora, a concentração de nutrientes encontrada no último é maior que a dos tratamentos estruturados artificialmente e dos tratamentos sem estruturação e, ainda, *U. arrecta*, devido ao seu caráter invasor, é mais abundante que a nativa *P. ferrugineum* no reservatório de Itaipu (Mormul et al., 2010). Dessa maneira as inferências acerca das influências do aumento da concentração de nutrientes resultante da estruturação do substrato pela invasora *U. arrecta* merecem atenção.

Silveira and Thomaz (2015), demonstraram experimentalmente que o crescimento de *E. najas* aumenta linearmente com o acréscimo de matéria orgânica no sedimento, enquanto o crescimento de *H. verticillata* tem crescimento limitado em altas concentrações de matéria orgânica. Tal tendência provavelmente está associada à baixa tolerância da invasora a compostos fitotóxicos provenientes da decomposição que ocorre em sedimentos mais orgânicos (Wu et al., 2009; Silveira & Thomaz, 2015). Apesar de não ter sido testado no presente estudo, pode-se inferir que, a partir do alto crescimento da submersa invasora em todos os tratamentos, a decomposição da biomassa estruturante não liberou compostos fitotóxicos em níveis que impediriam o crescimento da invasora.

A plasticidade fenotípica de *H. verticillata* também pode ser considerada uma explicação para o crescimento constante da submersa invasora nos diferentes tipos de estruturação. Vários autores têm atribuído o sucesso de invasão à plasticidade fenotípica (Richards et al., 2006; Fleming & Dibble, 2015). *Hydrilla verticillata* é considerada a “daninha aquática perfeita” (“*the perfect aquatic weed*”) (Langeland, 1996), apresentando invasões bem sucedidas em várias regiões do globo (Langeland, 1996; Sousa, 2011; Thomaz et al., 2015). Segundo Richards et al. (2006), uma das formas de uma espécie invasora de sucesso se beneficiar da plasticidade fenotípica seria a sua melhor capacidade de manter o fitness em ambientes não favoráveis, estratégia denominada de “Jack-of-all-trades” (Richards et al., 2006). O fato de *H. verticillata* apresentar constante TCR entre os tratamentos indica que ela apresenta tal estratégia, ao contrário da nativa que apresentou crescimento atenuado nos tratamentos com menores concentrações de nutrientes.

O investimento em raízes de ambas as macrófitas submersas também foi maior no tratamento com o sedimento estruturado por *P. ferrugineum*. Estes resultados devem-se provavelmente à maior concentração de nutrientes promovida pela decomposição das emergentes, uma vez que as macrófitas aquáticas submersas são capazes de mobilizar nitrogênio e fósforo diretamente do sedimento (Barko and Smart, 1981). Apesar de as macrófitas submersas terem apresentado menor investimento em raízes no tratamento com o sedimento

estruturado por *U. arrecta* que no estruturado por *P. ferrugineum* (provavelmente pela razão de os caules de *U. arrecta* apresentarem menor diâmetro (menos fistulosos) que *P. ferrugineum*, assim, não permitindo que as raízes das submersas se desenvolvessem dentro dos caules da mesma forma que se desenvolveram nos tratamentos com *P. ferrugineum* (observação pessoal)), isso não afetou o crescimento das espécies submersas que apresentaram altas TCR nos tratamentos estruturados por *U. arrecta*. Tal fato pode ser associado à capacidade das espécies de macrófitas submersas de suprirem suas necessidades nutricionais através da absorção foliar (e.g. Madsen and Cedergreen, 2002)

Como salientado por este estudo, o alagamento da biomassa rasteira dessas espécies emergentes gera um acréscimo de recursos que, se não utilizados pelas espécies nativas, pode vir a ser uma janela para a invasão de outras espécies (Davis et al., 2000). Segundo a Hipótese de Flutuação dos recursos (Davis et al., 2000), se o suprimento de recursos aumentar mais do que a vegetação residente pode utilizar, a invasibilidade do ambiente poderá aumentar (Davis et al., 2000). Dessa forma, o aporte de nutrientes promovido pela inundação da biomassa de *U. arrecta* e *P. ferrugineum* logo após o reestabelecimento do nível hidrológico pode favorecer o estabelecimento de espécies invasoras de macrófitas submersas, caso exista elevada disponibilidade de propágulos. Assim, mesmo que *U. arrecta* e *P. ferrugineum* venham a se associar negativamente com as macrófitas submersas ao longo do tempo (como sugerido pela abordagem observacional), o aumento das concentrações de nutrientes no início da decomposição pode ser um gatilho para a invasão de *H. verticillata* e *E. najas* em locais onde tais macrófitas submersas não são nativas.

Conclui-se que interações bióticas entre macrófitas emergentes, como *P. ferrugineum* e *U. arrecta*, e submersas, como *E. najas* e *H. verticillata* não devem ser negligenciadas. Tendo em vista a alta dominância dessas espécies (especialmente de *U. arrecta*, por ser invasora), os aportes de nutrientes promovidos por sua decomposição pode aumentar a invasibilidade facilitando o estabelecimento de espécies invasoras, como foi constatado para para a nativa *E. najas* e a invasora *H. verticillata*. Ao mesmo tempo, caso não ocorra a presença de propágulos dessas espécies invasoras na fase de liberação de nutrientes, o acúmulo de necromassa parece inibir o crescimento das mesmas, conforme evidenciado pelas observações *in situ*.

Dessa maneira, este estudo levanta pontos importantes a serem considerados quando deseja-se investigar a influência de alterações do nível d'água sobre a comunidade de macrófitas aquáticas. Para melhor elucidar a dinâmica e a influência da estruturação do sedimento pela necromassa de macrófitas emergentes sobre os aspectos abióticos e bióticos dos ambientes aquáticos, estudos de longa duração, que levem em conta desde o início da decomposição da necromassa estruturante até quando os processos de diluição e lixiviamento reduzirem as concentrações de nutrientes proveniente dessa necromassa, devem ser realizados.

REFERÊNCIAS

- Bailey, J. K., J. A. Schweitzer, & T. G. Whitham, 2001. SALT CEDAR NEGATIVELY AFFECTS BIODIVERSITY OF AQUATIC MACROINVERTEBRATES. *Wetlands* 21: 442–447.
- Barko, A. J. W., R. M. Smart, S. Journal, & N. Mar, 1983. Effects of Organic Matter Additions to Sediment on the Growth of Aquatic Plants. *Journal of Ecology* 71: 161–175.
- Barko, J. W., D. Gunnison, & S. R. Carpenter, 1991. Sediment interactions with submersed macrophyte growth and community dynamics. *Aquatic Botany* 41: 41–65.
- Barko, J. W., & R. M. Smart, 1981a. Sediment-based nutrition of submersed macrophytes. *Aquatic Botany* 10: 339–352.
- Barko, J. W., & R. M. Smart, 1981b. Comparative Influences of Light and Temperature on the Growth and Metabolism of Selected Submersed Freshwater Macrophytes Author (s): John W . Barko and R . Michael Smart Reviewed work (s): Published by : Ecological Society of America Stable URL : htt. Ecological Monographs 51: 219–235.
- Barrat-Segretain, M. H., & B. Cellot, 2007. Response of invasive macrophyte species to drawdown: The case of

- Elodea sp. *Aquatic Botany* 87: 255–261.
- Bianchini, I., M. B. Cunha-Santino, J. a M. Milan, C. J. Rodrigues, & J. H. P. Dias, 2010. Growth of *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle under controlled conditions. *Hydrobiologia* 644: 301–312.
- Boeger, R. T., 1992. The influence of substratum and water velocity on growth of *Ranunculus aquatilis* L. (*Ranunculaceae*). *Aquatic Botany* 42: 351–359.
- Boschilia, S. M., E. F. De Oliveira, & A. Schwarzbald, 2012. The immediate and long-term effects of water drawdown on macrophyte assemblages in a large subtropical reservoir. *Freshwater Biology* 57: 2641–2651.
- Bunn, S. E., P. M. Davies, D. M. Kellaway, & I. P. Prosser, 1998. Influence of invasive macrophytes on channel morphology and hydrology in an open tropical lowland stream, and potential control by riparian shading. *Freshwater Biology* 39: 171–178.
- Carignan, R., & J. Kalf, 1980. Phosphorus Sources for Aquatic Weeds : Water or Sediments ?. *Science* 207: 987–989.
- Carniatio, N., R. Fugi, S. M. Thomaz, & E. R. Cunha, 2014. The invasive submerged macrophyte *Hydrilla verticillata* as a foraging habitat for small-sized fish. *Natureza a Conservacao* 12: 30–35.
- Carniatio, N., S. M. Thomaz, E. R. Cunha, R. Fugi, & R. R. Ota, 2013. Effects of an invasive alien poaceae on aquatic macrophytes and fish communities in a neotropical reservoir. *Biotropica* 45: 747–754.
- Davis, M. a, J. P. Grime, K. Thompson, a Davis, & J. Philip, 2000. in plant communities: Fluctuating resources a general of invasibility theory. *Journal of Ecology* 88: 528–534.
- Fleming, J. P., & E. D. Dibble, 2015. Ecological mechanisms of invasion success in aquatic macrophytes. *Hydrobiologia* 746: 23–37, <http://link.springer.com/10.1007/s10750-014-2026-y>.
- Giné, M. F., F. H. Bergamin, E. A. G. Zagatto, & B. F. Reis, 1980. Simultaneous determination of nitrate and nitrite by flow injection analysis. *Analytica Chimica Acta* 114: 191–197.
- Gubiani, É. A., S. M. Thomaz, L. M. Bini, & P. A. Piana, 2017. Metapopulation models predict the temporal response of two macrophytes to drought in a subtropical water reservoir. *Ecological Engineering Elsevier B.V.* 100: 1–7, <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S092585741630698X>.
- Junk, W. J., P. B. Bayley, & R. E. Sparks, 1989. The Flood Pulse Concept in River-Floodplain Systems *Proceedings of the International Large River Symposium. Can. Spec. Publ. Fish Aquat. Sci.* 106. : 110–127.
- Keddy, P., & L. H. Fraser, 2000. Four general principles for the management and conservation of wetlands in large lakes: The role of water levels, competitive hierarchies and centrifugal organisation. *Lakes and Reservoirs: Research and Management* 5: 177–185.
- Langeland, K. A., 1996. *Hydrilla verticillata* (L.F) Royle (*Hydrocharitaceae*), “The Perfect Aquatic Weed.” *Castanea* 61: 293–304.
- Leguizamón, M., J. Hammerly, M. A. Maine, N. Suñe, & M. J. Pizarro, 1992. Decomposition and nutrient liberation rates of plant material in the Parana medio River (Argentina). *Hydrobiologia* 230: 157–164.
- Mackereth, F. Y. H., & J. F. Talling, 1978. Water analysis: Some revised methods for limnologists. *Freshwater Biological Association* 36: 1–120.
- Madsen, T. V., & N. Cedergreen, 2002. Sources of nutrients to rooted submerged macrophytes growing in a nutrient-rich stream. *Freshwater Biology* 47: 283–291.
- Michelan, T. S., S. M. Thomaz, R. P. Mormul, & P. Carvalho, 2010a. Effects of an exotic invasive macrophyte (tropical signalgrass) on native plant community composition, species richness and functional diversity. *Freshwater Biology* 55: 1315–1326.

- Michelan, T. S., S. M. Thomaz, R. P. Mormul, & P. Carvalho, 2010b. Effects of an exotic invasive macrophyte (tropical signalgrass) on native plant community composition, species richness and functional diversity. *Freshwater Biology* 55: 1315–1326.
- Mormul, R. P., F. A. Ferreira, T. S. Michelin, P. Carvalho, M. J. Silveira, & S. M. Thomaz, 2010. Aquatic macrophytes in the large, sub-tropical Itaipu Reservoir, Brasil. *Rev. Biol. Trop.* 58: 1437–1451.
- Morris, C., P. R. Grossl, & C. A. Call, 2009. Elemental allelopathy : processes , progress , and pitfalls. *Plant Ecology* 202: 1–11.
- Richards, C. L., O. Bossdorf, N. Z. Muth, J. Gurevitch, & M. Pigliucci, 2006. Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters* 9: 981–993.
- Silveira, M. J., & S. M. Thomaz, 2015. Growth of a native versus an invasive submerged aquatic macrophyte differs in relation to mud and organic matter concentrations in sediment. *Aquatic Botany Elsevier B.V.* 124: 85–91, <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304377015000303>.
- Silveira, M. J., S. M. Thomaz, R. P. Mormul, & F. P. Camacho, 2009. Effects of desiccation and sediment type on early regeneration of plant fragments of three species of aquatic macrophytes. *International Review of Hydrobiology* 94: 169–178.
- Sousa, W. T. Z., 2011. *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae), a recent invader threatening Brazil's freshwater environments: a review of the extent of the problem. *Hydrobiologia* 1–20.
- Sousa, W. T. Z., S. M. Thomaz, & K. J. Murphy, 2010. Response of native *Egeria najas* Planch. and invasive *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle to altered hydroecological regime in a subtropical river. *Aquatic Botany* 92: 40–48.
- Sousa, W. T. Z., S. M. Thomaz, K. J. Murphy, M. J. Silveira, & R. P. Mormul, 2009. Environmental predictors of the occurrence of exotic *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle and native *Egeria najas* Planch. in a sub-tropical river floodplain: The Upper River Paran??, Brazil. *Hydrobiologia* 632: 65–78.
- Thomaz, S. M., P. Carvalho, R. P. Mormul, F. A. Ferreira, M. J. Silveira, & T. S. Michelin, 2009. Temporal trends and effects of diversity on occurrence of exotic macrophytes in a large reservoir. *Acta Oecologica* 35: 614–620.
- Thomaz, S. M., & T. S. Michelin, 2011. Associations between a highly invasive species and native macrophytes differ across spatial scales. *Biological Invasions* 13: 1881–1891.
- Thomaz, S. M., R. P. Mormul, & T. S. Michelin, 2015. Propagule pressure, invasibility of freshwater ecosystems by macrophytes and their ecological impacts: a review of tropical freshwater ecosystems. *Hydrobiologia* 746: 39–59, <http://link.springer.com/10.1007/s10750-014-2044-9>.
- Thomaz, S. M., T. a. Pagioro, L. M. Bini, & K. J. Murphy, 2006. Effect of reservoir drawdown on biomass of three species of aquatic macrophytes in a large sub-tropical reservoir (Itaipu, Brazil). *Hydrobiologia* 570: 53–59.
- Umetsu, C. A., H. B. A. Evangelista, & S. M. Thomaz, 2012a. The colonization, regeneration, and growth rates of macrophytes from fragments: A comparison between exotic and native submerged aquatic species. *Aquatic Ecology* 46: 443–449.
- Umetsu, C., H. Evangelista, & S. Thomaz, 2012b. Colonization, regeneration potential and growth rates of fragments of the exotic aquatic macrophyte *Hydrilla verticillata*. *Aquatic Biology* 16: 197–202.
- Wetzel, R. A., & E. G. Likens, 1991. *Limnological analyzes*. Springer-Verlag, New York.
- Wu, J., S. Cheng, W. Liang, & Z. Wu, 2009. Effects of organic-rich sediment and below-ground sulfide exposure on submerged macrophyte, *hydrilla verticillata*. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* 83: 497–501.

APÊNDICE A – Resultados do experimento 2 (Tipo de estruturação do substrato afetando o estabelecimento de macrófitas submersas enraizadas)

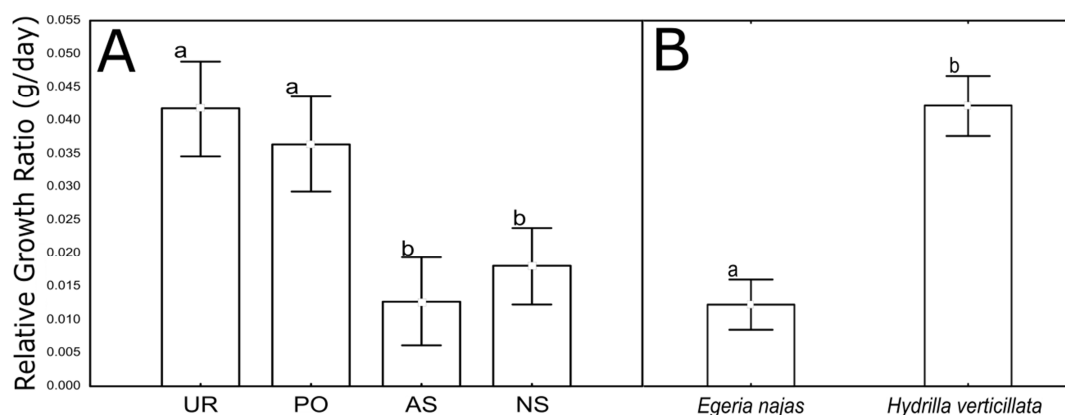


FIGURA A1 – Média e erro padrão da Taxa de Crescimento Relativo (Relative Growth Ratio) do segundo experimento. A – efeito do tipo de estruturação; B – efeito das espécies submersas (*E. najas* and *H. verticillata*). UR – estruturado por *U. arrecta*; PO – Estruturado por *P. ferrugineum*; AS – Estruturado artificialmente por canudos plásticos, e NS – sedimento não estruturado. Letras minúsculas são referentes as diferenças significativas encontradas pelo teste de Tukey.

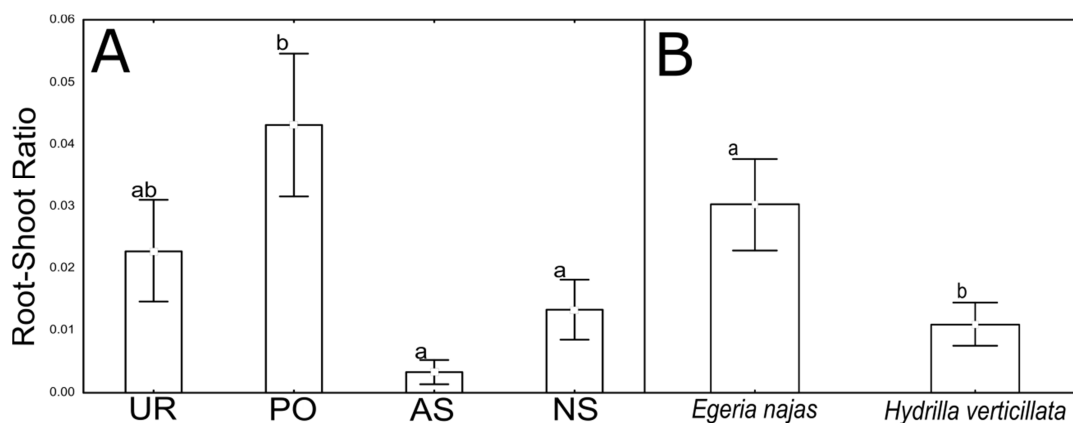


FIGURA A2 – Média e erro padrão da Proporção Raiz / Parte Acima do Solo (Root:shoot ratio) do segundo experimento. A – efeito do tipo de estruturação; B – efeito das espécies submersas (*E. najas* and *H. verticillata*). UR – estruturado por *U. arrecta*; PO – Estruturado por *P. ferrugineum*; AS – Estruturado artificialmente por canudos plásticos, e NS – sedimento não estruturado. Letras minúsculas são referentes as diferenças significativas encontradas pelo teste de Tukey.

	Tratamentos	g.l.	MS	F	<i>p-value</i>
TCR (g.dia ⁻¹)	Substrato	3	0.002	8.996	<0.001
	Espécies	1	0.015	69.399	<0.001
	Substrato*Esp.	3	<0.001	0.163	0.920
Razão R/PAS	Substrato	3	0.003	6.221	0.002
	Espécies	1	0.004	8.128	0.006
	Substrato*Esp.	3	0.002	1.296	0.300

TABELA A1 – Fontes de variação da ANOVA two-way por randomização da taxa de crescimento (TCR) e da razão R/PAS da macrófitas submersas do segundo experimento. Valores em negrito referem aos efeitos significativos encontrados na análise. Substrato – Diferentes tipos de estruturas do substrato; Espécies – Variação entre as espécies submersas (*H. verticillata* e *E. najas*); Substrato*esp. – Interação entre os grupos Substratos e Espécies.