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

MIKAELA MARQUES PULZATTO

Variáveis abióticas e espécie nativa competidora relacionadas ao sucesso de uma macrófita submersa invasora em diferentes escalas espaciais

Maringá
2018

MIKAELA MARQUES PULZATTO

Variáveis abióticas e espécie nativa competidora relacionadas ao sucesso de uma macrófita submersa invasora em diferentes escalas espaciais

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
Coorientador: Prof. Dr. Roger Paulo Mormul
Coorientador: Prof. Dr. Li Zhongqiang

Maringá
2018

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

Pulzatto, Mikaela Marques, 1994-
P983v Variáveis abióticas e espécie nativa competidora relacionadas ao sucesso de uma macrófita submersa invasora em diferentes escalas espaciais / Mikaela Marques Pulzatto. -- Maringá, 2018.
35 f. : il.

Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)-- Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2018.
Orientador: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz.
Coorientador: Prof. Dr. Roger Paulo Mormul.
Coorientador: Prof. Dr. Li Zhongqiang.

1. *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae) “hydrilla” - Invasão biológica - Reservatório de Itaipu - Escala espacial - Paraná (Estado). 2. Invasão biológica - Competição - Variáveis abióticas. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -584.731718098162
NBR/CIP - 12899 AACR/2

Maria Salete Ribelatto Arita CRB 9/858
João Fábio Hildebrandt CRB 9/1140

MIKAELA MARQUES PULZATTO

Variáveis abióticas e espécie nativa competidora relacionadas ao sucesso de uma macrófita submersa invasora em diferentes escalas espaciais

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

COMISSÃO JULGADORA

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

Dr. Eduardo Ribeiro da Cunha
Texas A&M University

Dr.ª Natália Carneiro Lacerda dos Santos
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

Aprovada em: 27 de fevereiro de 2018.
Local de defesa: Anfiteatro Prof. "Keshiyu Nakatani", Nupélia, Bloco G-90, campus da Universidade Estadual de Maringá.

Dedico este trabalho a todos aqueles que de alguma forma contribuíram para sua realização.

AGRADECIMENTOS

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa concedida.

À Itaipu Binacional pelo financiamento das coletas do projeto de pesquisa.

Ao meu orientador Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz por despertar em mim o grande fascínio do mundo científico, desde quando era meu professor; por me guiar durante a minha formação; e pelas famosas piadas do laboratório de macrófitas nas horas vagas.

Ao meu colega de laboratório Dr. Eduardo Ribeiro Cunha pela amizade e incentivo, e por todas as discussões e colaboração inestimável para o desenvolvimento deste trabalho.

A todos os meus colegas de laboratório pela estimada companhia, amizade e ajuda ao longo de todo o mestrado: Marcio José da Silveira, Eduardo Ribeiro Cunha, Emanoel C. G. Silva, Fabielle Mucio Bando, Mário Sérgio Dainez Filho, Douglas Costa Souza, Nayara Franco, Lucas Lolis, Raytha Murillo, Mariana Sanches, Rodrigo Leal e João Vitor Fonseca da Silva.

Às meninas da Limnologia, Sue Ellen do Amaral Gomes, Natália Fernanda de Santana e Ana Paula Bonini, 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, à Jocemara Celestino dos Santos e à Elizabete Custódio da Silva, por toda atenção.

A todos os docentes da graduação e do mestrado por transmitirem todo seu conhecimento científico e por serem meus mentores e meus exemplos na carreira acadêmica e na vida.

A todos os funcionários do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia), em especial aos barqueiros e motoristas pelo auxílio fundamental em campo.

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

A todos amigos do colégio, à turma de biologia UEM 2011 e à turma de mestrado PEA 2016 pela amizade inestimável ao longo de todos estes anos, e pelo crescimento pessoal e profissional que me proporcionaram.

Aos meus pais, Romano Pulzatto Neto e Eliana C. C. Marques Pulzatto, por serem a base de tudo e por toda a minha educação pessoal e acadêmica; sem vocês eu não chegaria até aqui.

Ao meu irmão Nikolas Marques Pulzatto pela ajuda em campo, pela parceria de sempre e pelas melhores piores piadas do mundo.

À toda a minha família pelo suporte e amor incondicional.

Ao meu amado Mário Sérgio Dainez Filho por todo amor, carinho, parceria, atenção e ajuda durante todos esses anos.

A todos os cientistas que nos inspiram a continuar na batalha diária de tentar compreender melhor o mundo.

Maybe we need to look at this
world, less like a square, and
more like a circle.

(JACOB HEMPHILL)

Variáveis abióticas e espécie nativa competidora relacionadas ao sucesso de uma macrófita submersa invasora em diferentes escalas espaciais

RESUMO

O sucesso de uma espécie invasora depende da superação de filtros fisiológicos e bióticos através das etapas da invasão. Espera-se que variáveis abióticas tenham maior importância relativa sobre a invasora em amplas escalas espaciais, enquanto interações bióticas são mais importantes em escalas restritas. Distúrbios antrópicos, como reservatórios, podem facilitar esse processo de invasão por macrófitas aquáticas submersas. Avaliou-se a importância relativa entre os fatores abióticos e uma espécie nativa competidora sobre o desempenho da submersa invasora *Hydrilla verticillata*. As amostragens foram conduzidas em duas escalas espaciais (banco de macrófitas e quadrado) para avaliar como a importância relativa dos fatores abióticos e da nativa competidora varia entre escalas. A abundância (escala ampla) e a biomassa (escala restrita) de hydrilla e da espécie competidora foram coletadas juntamente com as variáveis ambientais em um grande reservatório subtropical. Utilizaram-se Modelos Lineares Generalizados Bayesianos e uma seleção de modelos utilizando o Critério de Informação Akaike. Em escala ampla, as variáveis abióticas *fetch* máximo (correlação positiva), turbidez e condutividade (correlação negativa) foram as mais importantes para explicar a abundância de hydrilla, enquanto a declividade e a espécie nativa competidora (correlação positiva) apresentaram menor importância relativa. Em escala restrita, tanto as variáveis abióticas, alcalinidade e matéria orgânica total do sedimento, quanto a espécie nativa competidora (correlação negativa) foram igualmente importantes. Profundidade, turbidez e *fetch* máximo exibiram menor importância relativa. Os resultados obtidos demonstram que em escala ampla, a importância das interações bióticas locais diminui com o aumento da variação das condições ambientais, indicando maior importância dos fatores abióticos. Em escala restrita, a maioria dos indivíduos tem potencial de interagir diretamente uns com os outros, evidenciando a importância das interações bióticas. Entretanto, em ambientes aquáticos a resistência biótica geralmente é menos importante do que a resistência ambiental, como demonstrado nesse estudo pela grande importância das variáveis abióticas até mesmo em escala restrita. A heterogeneidade ambiental pode explicar a correlação positiva entre nativa e invasora em ampla escala, enquanto a correlação negativa em escala restrita sugere o efeito da competição. Demonstrou-se que praticamente os mesmos fatores abióticos explicam o sucesso de uma macrófita invasora em duas diferentes escalas, mas que a importância das interações bióticas muda com a escala. Assim, os dados demonstram que as escalas espaciais devem ser consideradas em modelos que tentam explicar o sucesso de plantas invasoras.

Palavras-chave: Escala espacial. Abiótico. Competição interespecífica. Plantas aquáticas. Invasão biológica.

Abiotic variables and competitive native species related to the success of an invasive submerged macrophyte at different spatial scales

ABSTRACT

The success of invasive species depends on the overcoming of physiological and biotic filters as these species pass through the invasion stages. Abiotic variables likely have greater relative importance over invasive at large spatial scales, while biotic interactions are more important on fine scales. Anthropogenic disturbances, such as reservoirs, may facilitate the process of invasion by submerged aquatic macrophytes. In this study, we evaluated the relative importance of the abiotic factors and of a competitive native species on the performance of the invasive submerged macrophyte *Hydrilla verticillata*. Samplings were conducted in two spatial scales (macrophytes patch and quadrat) to evaluate how the relative importance of the abiotic factors and the competitive native vary between scales. The relative abundance (large scale) and biomass (fine scale) of hydrilla and the competing species were collected along with environmental variables in a large subtropical reservoir. Bayesian Generalized Linear Models and a selection of models using the Akaike Information Criterion were used. At large scale, the abiotic variables maximum fetch (positive correlation), turbidity and conductivity (negative correlation) were the most important to explain the hydrilla abundance, while littoral slope and competitive native species (positive correlation) presented less relative importance. At fine scale, both abiotic variables, alkalinity and total organic matter of the sediment, and competitive native species (negative correlation) were the most important. Depth, turbidity and maximum fetch exhibited less relative importance. Our results suggest that at the large scale the strength of biotic interactions decreases as the variation of environmental conditions increases, indicating greater importance of abiotic factors. At the small scale, most individuals have the potential to interact directly with each other, evidencing the importance of biotic interactions. However, in aquatic environments, biotic resistance is generally less important than environmental resistance, indicated in this study by the great importance of abiotic variables even in fine scale. Environmental heterogeneity may explain the positive correlation between native and invasive on a large scale, while the negative correlation in restricted scale suggests the effect of competition. In synthesis, we show that the abiotic factors that explain the invasion success of a submerged invasive macrophyte are basically the same in two spatial scale, but the importance of biotic interactions changed with scale. Thus, our data suggest that spatial scales must be taken into account in models to explain the success of invasive macrophytes.

Keywords: Spatial scale. Abiotic. Interspecific competition. Aquatic plants. Biological invasion.

Tese elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *Freshwater biology*. Disponível em: <http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)1365-2427/homepage/ForAuthors.html>*

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO 11
2 MATERIAL E MÉTODOS 13
2.1 ÁREA DE ESTUDO 13
2.2 ESCALA AMPLA 15
2.2.1 Abundância das macrófitas aquáticas 15
2.2.2 Dados ambientais 16
2.3 ESCALA RESTRITA 17
2.3.1 Biomassa das macrófitas aquáticas 17
2.3.2 Dados ambientais 17
2.4 ANÁLISE DE DADOS 18
3 RESULTADOS 19
3.1 CARACTERIZAÇÃO AMBIENTAL 19
3.2 RESPOSTA DE *H. verticillata* EM ESCALA AMPLA 21
3.3 RESPOSTA DE *H. verticillata* EM ESCALA RESTRITA 22
4 DISCUSSÃO 24
4.1 FATORES AMBIENTAIS IMPORTANTES EM ESCALA AMPLA 24
4.2 FATORES AMBIENTAIS IMPORTANTES EM ESCALA RESTRITA 26
4.3 RELAÇÃO ENTRE ESPÉCIE INVASORA E NATIVA COMPETIDORAS DEPENDE DA ESCALA ESPACIAL 27
5 CONCLUSÃO 28
REFERÊNCIAS 29

1 INTRODUÇÃO

O sucesso de uma espécie invasora em um novo ambiente depende da superação de etapas que podem ser sumarizadas em dois processos básicos: dispersão e estabelecimento (Davis, 2009). Estes processos são determinados basicamente por regras de montagem de comunidades ("*assembly rules*"), as quais especificam quais espécies de um conjunto regional potencialmente poderiam se estabelecer em um conjunto local (Keddy, 1992; Moyle & Light, 1996). Dessa forma, são envolvidos mecanismos em escalas amplas e restritas, os quais estão relacionados com o potencial invasor da espécie (*traits*) e com a susceptibilidade de invasão das comunidades nativas e dos ecossistemas (aspectos ambientais) (Alpert, Bone & Holzapfel, 2000; Davis, 2009).

Para que a invasão seja bem sucedida, a espécie deve tolerar e ultrapassar determinados filtros à medida que passa pelas diferentes etapas (Davis, 2009). Na dispersão, a invasora em potencial deve transpor o filtro biogeográfico, o que ocorre através da ação humana (Rahel, 2002). Em seguida, na etapa de estabelecimento, os aspectos físicos e químicos atuam como filtro fisiológico regulando a invasão (Rahel, 2002). Estes filtros, que incluem, nos ambientes aquáticos continentais, a radiação subaquática (Barko & Smart, 1981), as características químicas do sedimento (Barko & Smart, 1983; Barko, Gunnison & Carpenter, 1991) e da água (Vestergaard & Sand-Jensen, 2000a; Lee *et al.*, 2004) e os distúrbios provocados por ondas (Doyle, 2001; Strand & Weisner, 2001), entre outros, são especialmente importantes na fase de colonização de diversos organismos (Theoharides & Dukes, 2007), principalmente de macrófitas aquáticas. Para ultrapassar esta barreira, a espécie invasora deve ser tolerante às condições ambientais do local invadido (Rahel, 2002). Por último, as interações bióticas regulam a invasão atuando como filtro biótico (Rahel, 2002; Theoharides & Dukes, 2007). Seu principal mecanismo é a resistência biótica (Elton, 1958), *i.e.*, a resistência que espécies nativas do local invadido proporcionam à espécie invasora, através principalmente da competição (Gurevitch, 2011; Petruzzella *et al.*, 2018), mas também da predação, do parasitismo, entre outros (Levine, Adler & Yelenik, 2004).

A atuação dos filtros fisiológico e biótico, correspondentes às variáveis abióticas e bióticas, respectivamente, pode variar em diferentes escalas espaciais (Weiher & Keddy, 1995). As interações entre indivíduos de espécies nativas e exóticas são consideradas necessariamente processos locais, e portanto tendem a ser mais aparentes e importantes em uma escala menor (Huston, 1999; Fridley *et al.*, 2007). Interações bióticas em pequenas escalas espaciais (microcosmos ou *plots* de poucos metros quadrados) têm sido demonstradas tanto

experimentalmente (Dukes, 2001) quanto em estudos observacionais (Case, 1990). Em contrapartida, em escalas espaciais maiores (ecossistemas inteiros ou paisagem), a relação entre biota nativa e invasora tende a ser mais influenciada pelos fatores abióticos , como a heterogeneidade ambiental (Huston, 1999). Esta tende a covariar com a diversidade de espécies (Kennedy *et al.*, 2002) e conduzir, inclusive, a uma relação positiva entre a diversidade da biota nativa e da invasora em escalas amplas (hipótese da aceitação biótica; Stohlgren *et al.*, 2006; Fridley *et al.*, 2007).

Adicionalmente, estes filtros ambientais também podem ser afetados por impactos resultantes da ação humana,tornando os ecossistemas mais suscetíveis às invasões (Alpert *et al.*, 2000). Este cenário tem sido bastante reportado para ambientes aquáticos, onde a construção de barragens atua como modificador dos filtros ambientais (Moyle & Light, 1996; Malmqvist & Rundle, 2002; Rahel, 2002; Johnson, Olden & Zanden, 2008). Os reservatórios alteram as condições naturais em uma ampla área de impacto, funcionando como *stepping-stones* para a invasão de espécies, *i.e.* facilitam a dispersão da espécie invasora para novos locais, afetando principalmente o filtro biogeográfico (Moyle & Light, 1996; Havel, Lee & Zanden, 2005; Pitelli *et al.*, 2014). Devido à transformação de um ambiente lótico para lêntico, e ao seu potencial de retenção de partículas, aumentando assim a transparência da água ao longo do tempo (Malmqvist & Rundle, 2002; Agostinho, Thomaz & Gomes, 2004; Roberto, Santana & Thomaz, 2009), por exemplo, as barragens também são capazes de alterar o filtro fisiológico do ambiente. Adicionalmente, os reservatórios ainda podem afetar o filtro biótico do processo de invasão, levando à redução da diversidade de espécies e a uma maior instabilidade sobre as interações bióticas (Malmqvist & Rundle, 2002; Havel *et al.*, 2005), reduzindo a eficiência da resistência biótica.

Devido a essas alterações dos filtros ambientais, os reservatórios favorecem o estabelecimento de diversas espécies invasoras, como por exemplo macrófitas aquáticas submersas. Nesse sentido, *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae), uma espécie nativa da Ásia (Zhu, Yu & Xu, 2015) é considerada mundialmente uma das plantas invasoras de maior preocupação(Cook & Lüönd, 1982; Langeland, 1996), sendo facilitada pelos impactos oriundos dos barramentos (Havel *et al.*, 2005). Seu primeiro registro fora de sua área nativa foi em 1960 na Flórida, EUA (Allen, 1976). A partir de então, ampliou sua distribuição para quase todos os continentes, com exceção da Antártida e da América do Sul (Cook & Lüönd, 1982). Apenas recentemente, em 2005, foi encontrado seu primeiro registro na bacia do Prata, na planície de inundação do alto rio Paraná (Thomaz *et al.*, 2009b). Desde então, sua distribuição tem se expandido, alcançando o reservatório de Itaipu em 2007 (Thomaz *et al.*, 2009a).

Provavelmente, o aumento da transparência da água promovida pela instalação do reservatório de Porto Primavera e a pressão de propágulos dos reservatórios a montante, facilitaram a invasão dessa espécie em ampla escala (Roberto *et al.*, 2009; Thomaz *et al.*, 2009a).

Considerando-se a grande plasticidade fenotípica de *H. verticillata*, o que a capacita a colonizar vários ambientes, os potenciais impactos ecológicos, sociais e ambientais dessa espécie sobre a biota nativa,e sua ampla distribuição global (Cook & Lüönd, 1982; Langeland, 1996; Sousa, 2011), torna-se importante determinar quais fatores ambientais influenciam seu sucesso. Assim, este trabalho tem como objetivo quantificar a importância relativa de variáveis abióticas (filtro fisiológico) e de uma espécie nativa competidora (filtro biótico) sobre o desempenho da invasora *H. verticillata* em um reservatório subtropical. Considerando a importância da escala espacial para determinar o papel das variáveis abióticas e bióticas sobre o desempenho da espécie (Duarte & Kalff, 1990), foram utilizados dois bancos de dados de forma complementar, sendo um em escala ampla e outro em escala restrita.

Testaram-se as seguintes hipóteses: i) em escala ampla, a abundância de *H. verticillata* é mais correlacionada com fatores abióticos do que com uma espécie nativa competidora, e ii) em escala restrita, a biomassa de *H. verticillata* é mais correlacionada com uma espécie nativa competidora do que com fatores abióticos. A primeira hipótese baseia-se em estudos anteriores que demonstram que variáveis abióticas tendem a ser mais importantes para o estabelecimento de uma invasora em ambientes aquáticos (Moyle & Light, 1996) e que estas variáveis são mais regulatórias em escalas espaciais maiores (Huston, 1999). Os pressupostos da segunda hipótese são de que haja maior regulação do filtro biótico sobre escalas espaciais menores (Huston, 1999; Fridley *et al.*, 2007) e de que na área de estudo a espécie nativa *Egeria najas* (Hydrocharitaceae) é uma forte e potencial competidora, por serem ambas da mesma família e semelhantes morfologicamente (Sousa, 2011). Finalmente, baseado no paradoxo da invasão retratado por Fridley *et al.* (2007), que em pequenas escalas há uma relação negativa entre nativas e invasoras e em grandes escalas é observada uma relação positiva, hipotetiza-se que iii) em escala ampla, a espécie nativa competidora se correlaciona positivamente com a abundância de *H. verticillata*, e em escala restritra, se correlaciona negativativamente com a biomassa da invasora.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 ÁREA DE ESTUDO

O reservatório de Itaipu Binacional (24º 05’ – 25º 33’ S; 54º 00’ – 54º 37’ W) está localizado entre Brasil e Paraguai (Fig. 1). Possui uma área de 1350 km^2, profundidade média

de 22,5 m, comprimento médio de 170 km e largura média de 7 km. Foi formado em outubro de 1982 através do barramento do rio Paraná. Apresenta tempo de residência teórico de cerca de 40 dias, sendo menor no centro do reservatório (cerca de 29 dias). Seu nível hidrométrico varia menos de 1 m por ano, o que é considerado relativamente estável, mas essa variação tem se acentuado na última década. Os sete braços avaliados (relativos aos tributários inundados) apresentam uma grande variação em relação às características físicas e químicas (Bini *et al.*, 1999), possivelmente devido aos diferentes usos do solo (Bini & Thomaz, 2005). O corpo principal do reservatório pode ser classificado como meso-eutrófico, enquanto os braços (onde concentraram-se as coletas) variam de oligotróficos à eutróficos.

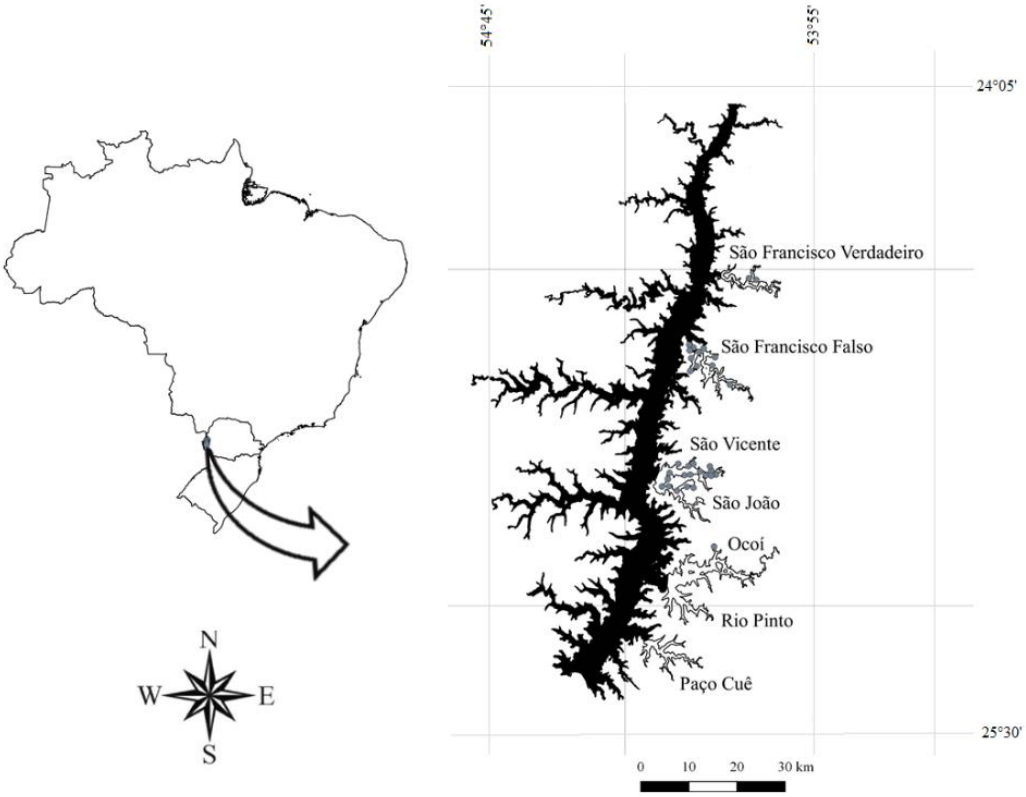

Figura 1. Mapa do reservatório de Itaipu Binacional, Paraná, Brasil (Projeção de coordenadas geográficas: EPGS 5880). Os pontos amostrais da escala ampla (n=195) estão distribuídos nos braços laterais: São Francisco Verdadeiro (n=28), São Francisco Falso (n=29), São Vicente (n=27), São João (n=29), Ocoí (n=27), Rio Pinto (n=26) e Paço Cuê (n=29). Os pontos amostrais da escala restrita (n=31) estão representados pelos pontos cinza nos braços laterais: São Francisco Verdadeiro (n=2), São Francisco Falso (n=11), São Vicente (n=12), São João (n=5) e Ocoí (n=1). Os pontos amostrados estão localizados ao longo da margem brasileira.

O grande desenvolvimento de margem e as áreas rasas na zona litorânea dos braços, favorecem o crescimento de macrófitas aquáticas (Thomaz *et al.*, 1999). Adicionalmente, o represamento causou a redução da velocidade da água, a perda da periodicidade e da quantidade dos pulsos de inundação à montante, e o aumento da radiação subaquática no corpo e nos braços

do reservatório através da sedimentação de partículas (Malmqvist & Rundle, 2002; Agostinho *et al.*, 2004; Roberto *et al.*, 2009). Estes fatores favoreceram principalmente as macrófitas aquáticas submersas (Thomaz *et al.*, 1999). Os braços também apresentam grande variação em relação à composição e à abundância da vegetação aquática (Thomaz *et al.*, 1999). Dentre as 14 espécies submersas registradas para a área, destacam-se as pertencentes à família Hydrocharitaceae. Dentre elas, destacam-se a nativa *E. najas*, encontrada na maioria dos braços com elevadas biomassa e frequência (Bini *et al.*, 1999; Thomaz *et al.*, 1999) e a invasora *H. verticillata*, que desde seu primeiro registro em 2007 tem se propagado no reservatório (Thomaz *et al.*, 2009a).

2.2 ESCALA AMPLA

2.2.1 Abundância das macrófitas aquáticas

Em abril de 2017, dados de abundância das macrófitas submersas *H. verticillata* e *E. najas* e das variáveis ambientais foram coletados em 195 pontos amostrais georreferenciados (EPGS = 4326) (Tabela 1). Estes foram distribuídos em sete braços do reservatório de Itaipu (Fig. 1), visando abranger uma extensa área com ampla variação das características ambientais (Bini *et al.*, 1999). A fim de determinar a abundância relativa de cada espécie para cada ponto amostral, uma transecção sinuosa (em "zigue-zague") paralela à margem do reservatório (cerca de 100 m de comprimento, em uma área de aproximadamente 3000 a 5000 m^2), foi examinada através de um barco em velocidade baixa constante. As amostragens foram realizadas até cerca de 4 m de profundidade, que em geral é a média de ocorrência das plantas submersas no reservatório de Itaipu (dados não publicados).

Em cada transecção, foram realizados 12 arrastos aproximadamente equidistantes com um garfo acoplado a um bastão (4,2 m). Em cada um desses arrastos, foram mensuradas classes de abundância para representar a abundância relativa coletada de cada espécie de macrófita, que variaram em um gradiente de 0 a 5, sendo desde a ausência (0) até a máxima abundância relativa observada (5). Para cada transecção, foram obtidas as classes de abundância aditivas, somando todos os valores de abundância observados, podendo atingir um valor de 0 a 60 (12x5) para cada espécie de macrófita em cada ponto amostral (modificado de Yin & Kreiling (2011)).O método de amostragem empregado tem sido bastante utilizado e apresenta elevada eficiênciapara representar a abundância relativa de macrófitas submersas. Além disso, embora este método seja pouco eficiente para plantas de pequeno porte e baixa abundância local (Yin

& Kreiling, 2011), isto não afetou o estudo, haja vista que tanto *E. najas* quanto *H. verticillata* são "elodeids" (formadoras de dossel) muito abundantes no reservatório.

2.2.2 Dados ambientais

Em cada ponto amostral, foram coletadas quatro variáveis representando indicadores de competição, recurso e distúrbio, sendo potencialmente relacionadas à abundância de *H. verticillata*, em escala ampla (Tabela 1). Para obtenção da declividade em ampla escala, que pode indicar de forma inversamente proporcional a extensão da zona litorânea, foi utilizada a Equação 1:

$$Declividade(\%) = \frac{dh}{Dh} \times 100 \qquad \text{Equação 1}$$

onde: *dh*= diferença da altura e *Dh*= distância horizontal. Para o cálculo, foram utilizadas transecções a partir de cada ponto amostral em direção ao interior do reservatório, entre as cotas altimétricas 215-220 m. Estas cotas representam a zona litorânea do reservatório, onde há maior ocorrência de macrófitas submersas (Bini *et al.*, 1999; Thomaz *et al.*, 1999). Ao redor das transecções, foram criados *buffers* de 50 m de largura para cada lado da linha central, sendo possível estimar o valor da declividade média por ponto amostral.

Tabela 1. Indicadores de interação biótica, recurso e distúrbios e suas respectivas variáveis para escala ampla ([a]) e restrita ([b]). †Uma mesma variável pode representar mais de um tipo de indicador

Indicador	Variável
Competição	Abundância *Egeria najas* [a] Biomassa *E. najas* [b]
Distúrbio por vento	*Fetch* máximo [ab] Declividade [ab] † Profundidade [b] †
Disponibilidade de luz	Turbidez [ab] Profundidade [b] †
Disponibilidade de C inorgânico na água	Condutividade [a] Alcalinidade [b]
Qualidade do sedimento	Declividade [ab] † Nitrogênio disponível [b] Fósforo disponível [b] Matéria orgânica total (MOT) [b]

O *fetch* máximo representa a distância máxima em água aberta (sem cruzar o continente ou ilhas) sobre a qual o vento é capaz de percorrer em uma direção específica (Håkansson, 1981; Burrows, Harvey & Robb, 2008). Sua ação frequentemente está associada a distúrbios em bancos de macrófitas. Seus valores foram obtidos através do software ArcGIS (versão 9.1),

utilizando-se um mapa do reservatório (EPGS 5880) para mensurar as distâncias máximas do ponto amostral até um continente ou uma ilha, sem correção pela energia do vento. A turbidez e a condutividade elétrica foram mensuradas através de um sensor multiparâmetros da marca HORIBA. Ambas variáveis foram mensuradas nas imediações dos bancos de macrófitas, a fim de minimizar seus efeitos sobre as condições limnológicas locais (Carpenter & Lodge, 1986; Duarte & Kalff, 1990).

2.3 ESCALA RESTRITA

2.3.1 Biomassa das macrófitas aquáticas

Em maio de 2017, foram obtidos dados de biomassa das duas espécies de macrófitas submersas e das variáveis ambientais de 31 pontos amostrais georreferenciados (EPGS = 4326). Estes foram distribuídos em cinco braços do reservatório de Itaipu (Fig. 1). Para a obtenção da biomassa de cada espécie, foi utilizada uma caixa de aço (1,5 m de altura x 0,5 m x 0,5 m – 0,25m^2) posicionada sobre a superfície do sedimento. Em 13 pontos amostrais para *E. najas* e em 11 para *H. verticillata*, foi coletado primeiramente o material vegetal obtido através de um giro de 360º com o garfo no interior da caixa de aço. Em seguida, todo o material restante dentro da caixa foi coletado com o auxílio do garfo para remover as plantas do sedimento. Para estes pontos a biomassa total foi obtida através da soma da biomassa do garfo com a biomassa restante na caixa. Para os demais pontos amostrais, a biomassa foi obtida somente através do garfo (sem a presença da caixa), a fim de facilitar as coletas em campo. Para esses pontos, os valores de biomassa total foram preditos através de uma regressão linear simples entre as duas biomassas obtidas nos pontos amostrais anteriores. Os dados foram transformados ($X^{0,28}$) para ambas espécies, a fim de atingir os pressupostos. Logo após a coleta, as plantas foram cuidadosamente lavadas em água da torneira para remover o excesso de sedimento e material aderido. Em seguida, as plantas foram secas em estufa a 70ºC até atingir peso constante.

2.3.2 Dados ambientais

Em cada ponto amostral, foram coletadas oito variáveis ambientais potencialmente relacionadas à biomassa de *H. verticillata*, em escala restrita (Tabela 1). Todas as variáveis, exceto as relacionadas ao sedimento, declividade e profundidade, foram mensuradas próximas à borda dos bancos de macrófitas antes da coleta das plantas, com o propósito de minimizar os efeitos das plantas e da mistura da água sobre as condições limnológicas (Carpenter & Lodge, 1986; Duarte & Kalff, 1990). A declividade foi mensurada através da Equação 1, utilizando *Dh*

= 4,6 m (comprimento do barco) e *dh* = diferença de profundidade entre 4,6 m de distância (nas duas extremidades do barco). Ambas declividade e profundidade foram obtidas exatamente no local de coleta da biomassa. O *fetch* máximo foi mensurado seguindo a mesma metodologia descrita anteriormente (ver sessão 2.2.2). A turbidez da água foi mensurada através de um sensor multiparâmetros da marca HORIBA. A alcalinidade total foi determinada através da titulação Gran (Carmouze, 1994). As amostras de sedimento foram coletadas com o pegador de fundo tipo Petersen modificado e congeladas no mesmo dia, para posterior análise de N disponível (Bremmer, 1965) e P disponível (Stainton, Capel & Armstrong, 1977). A porcentagem de matéria orgânica total (MOT) foi obtida por incineração do sedimento em mufla a 550ºC por 4 h (Teixeira, Tundisi & Kutner, 1965).

2.4 ANÁLISE DE DADOS

Com o intuito de avaliar quais variáveis ambientais poderiam explicar porções independentes da variação espacial da abundância e da biomassa da macrófita invasora *H. verticillata*, foram utilizados Modelos Lineares Generalizados Bayesianos. Para a escala ampla, como as classes de abundância aditivas são medidas discretas, a variável resposta foi modelada seguindo uma distribuição Binomial negativa (função de ligação = log), devido ao excesso de dispersão dos resíduos; o valor de *theta*, vetor com todos os parâmetros a serem estimados a partir dos dados observados, foi calculado segundo a máxima verossimilhança. Antes da análise, as variáveis explanatórias abundância de *E. najas*, turbidez e *fetch* máximo foram transformadas em ln(x+1) a fim de linearizar as relações. Para a escala restrita, como a biomassa seca é uma medida contínua, a variável resposta foi modelada seguindo uma distribuição Gamma (função de ligação = log) com o acréscimo da constante 0,01 para lidar com os valores zero (locais onde a espécie estava ausente). Antes das análises, as variáveis explanatórias biomassa de *E. najas*, turbidez, *fetch* máximo e MOT do sedimento foram transformadas em ln(x+1), a fim de linearizar as relações. Para ambas as análises, foram utilizadas distribuições *a priori* não informativas.

Foi empregada uma seleção de modelos utilizando o Critério de Informação Akaike (AIC) para ambas as escalas. Os modelos explicativos competidores, *i.e.*, que seguiram o critério de seleção conservador ($\Delta AIC<2$) (Burnham & Anderson, 2002), foram obtidos a partir de todos os possíveis subconjuntos de modelos (*all subsets approach*), haja vista que seus efeitos não são mutuamente exclusivos. No caso de terem sido selecionados mais de três modelos explicativos competidores, optou-se pelo modelo médio ponderado pelos pesos de

Akaike para inferir sobre os efeitos das variáveis. Para comparar a importância relativa entre os fatores abióticos e a espécie nativa competidora para cada escala, as variáveis contidas nos modelos explicativos selecionados utilizando o AIC foram divididas nos grupos: abiótico e espécie nativa competidora; para cada grupo, foi utilizada a soma das ponderações relativas (*wi*) de cada modelo contendo pelo menos uma variável presente no grupo.

Quando necessário, o método não-paramétrico missForest foi utilizado para inserir dados faltantes, seguindo os protocolos de Stekhoven & Bühlmann (2012). Quando utilizado, os dados faltantes não ultrapassaram 12,9 % do número de amostras. Todas as análises foram executadas no software R (R core Team, 2017), utilizando os pacotes MASS, car, arm, missForest, MuMIn bbmle (Venables & Ripley, 2002; Fox & Weisberg, 2011; Stekhoven, 2013; Gelman & Su, 2016; Barton, 2017; Bolker & R Development Core Team, 2017).

3 RESULTADOS

3.1 CARACTERIZAÇÃO AMBIENTAL

De modo geral, as amostragens em ambas as escalas garantiram um amplo gradiente tanto para a abundância quanto para a biomassa da espécie nativa competidora *E. najas*, embora esta não tenha atingido a abundância máxima (60) em nenhum ponto amostral (Tabelas 2 e 3). Nas duas escalas, a grande maioria dos pontos amostrais apresentaram baixa declividade na zona litorânea (até cerca de 10%), sendo os valores mais elevados da escala ampla encontrados no braço São Francisco Verdadeiro.

Tabela 2. Estatísticas descritivas das variáveis abióticas e da espécie nativa competidora coletadas em sete braços do reservatório de Itaipu Binacional, em escala ampla. Q1: primeiro quartil (25%); DP: desvio padrão; Q3: terceiro quartil (75%)

Variável (unidade)	Mínimo	Q1	Mediana	Q3	Máximo	Média (DP)
Abundância *Egeria najas* (classes de abundância aditivas)	0	1,50	11,00	24,00	48,00	13,54 (12,35)
Declividade (%)	1,17	3,46	5,25	7,42	51,92	6,24 (4,87)
Fetch máximo (km)	0,26	1,37	2,14	3,48	18,68	3,10 (3,22)
Turbidez (NTU)	0	0	0,40	0,85	26,30	1,95 (5,09)
Condutividade (µS cm^{-1})	43,00	56,00	58,00	61,00	148,00	59,24 (8,58)

A profundidade, presente apenas na escala restrita, apresentou valores baixos para a maioria dos pontos amostrais (até cerca de 2m), com o braço Ocoí exibindo maior variabilidade dos dados e os valores mais altos. Os valores de *fetch* máximo foram muito semelhantes entre as duas escalas e apresentaram baixa variabilidade entre todos os pontos amostrais; apesar disso, exibiram, de forma geral, um amplo gradiente indicador de distúrbio pelo vento. A maioria dos pontos amostrados demonstrou, em geral, e em ambas as escalas, alta transparência da coluna d'água, baseado nos baixos valores de turbidez observados. Os valores moderadamente altos na escala ampla referem-se aos braços São Francisco Falso e São Francisco Verdadeiro, os quais também apresentaram a maior variabilidade na turbidez entre os locais. Tanto a condutividade quanto a alcalinidade, nas escalas ampla e restrita, respectivamente, indicaram baixa disponibilidade de C inorgânico na maioria dos pontos amostrais, apontando este recurso como limitante para as macrófitas aquáticas no reservatório de Itaipu. Quanto ao sedimento, na escala restrita, o nitrogênio apresentou menores concentrações do que o fósforo, que mostrou ser abundante de forma geral. Em relação à MOT, as amostragens abrangeram um gradiente relativamente amplo, embora a maioria dos pontos amostrais tenha apresentado concentrações inferiores a 10%.

Tabela 3. Estatísticas descritivas das variáveis abióticas e da espécie nativa competidora coletadas em cinco braços do reservatório de Itaipu Binacional, em escala restrita. Q1: primeiro quartil (25%); DP: desvio padrão; Q3: terceiro quartil (75%). †Os dados foram multiplicados por quatro para reportá-los em m², a título de comparação com demais trabalhos

Variável (unidade)	Mínimo	Q1	Mediana	Q3	Máximo	Média (DP)
Biomassa *Egeria najas* † (g PS m^{-2})	0	0,32	8,37	97,51	1012,56	85,58 (193,54)
Declividade (%)	0	2,17	6,30	8,70	14,13	5,90 (3,88)
Profundidade (m)	0,18	1,15	1,80	2,40	4,00	1,82 (0,95)
Fetch máximo (km)	0,26	2,15	4,16	9,99	17,70	5,70 (4,72)
Turbidez (NTU)	0	0,20	1,20	1,85	7,00	1,31 (1,41)
Alcalinidade (mEq L^{-1})	318,10	410,80	445,00	463,90	734,20	453,8 (78,15)
N- total sedimento (µg g^{-1})	0,26	11,06	17,60	27,80	65,53	21,54 (15,05)
P-total sedimento (µg g^{-1})	13,26	25,73	82,74	118,61	154,73	76,30 (48,41)
Matéria orgânica total sedimento (%)	4,07	6,84	8,38	9,61	16,19	8,66 (2,66)

3.2 RESPOSTA DE *H. verticillata* EM ESCALA AMPLA

Para a escala ampla, apesar do baixo poder explicativo dos modelos competidores selecionados utilizando o AIC (R^2_1 = 0,176; R^2_2 = 0,179; R^2_3 = 0,179), foram observados efeitos estatísticos consistentes de todas as variáveis explanatórias avaliadas. Em geral, para essa escala, o grupo das variáveis abióticas apresentou maior importância relativa em relação à espécie nativa competidora para explicar porções independentes da variabilidade da abundância da macrófita invasora *H. verticillata* no reservatório de Itaipu (Fig. 2).

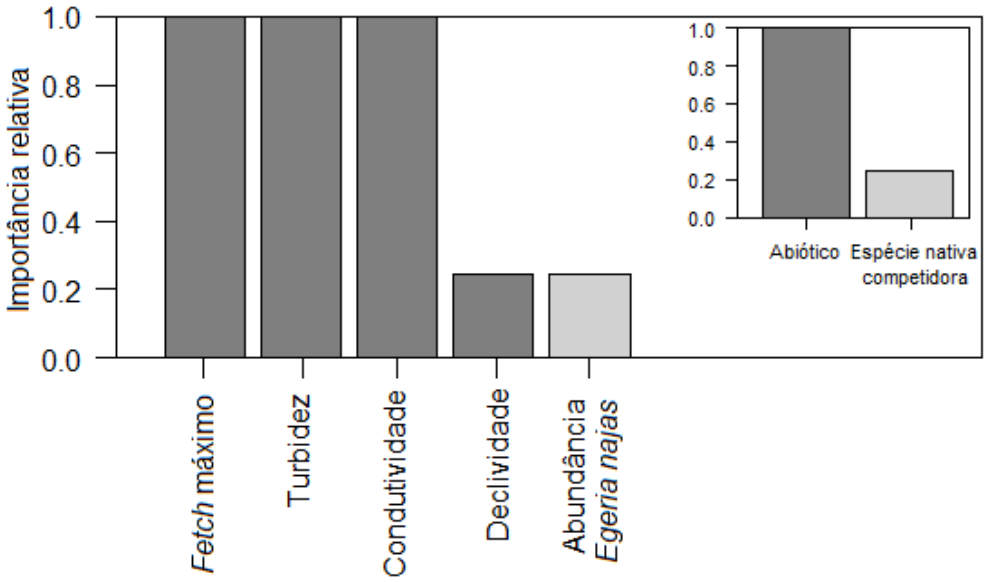

Figura 2. Importância relativa das variáveis explanatórias, e dos grupos abiótico e espécie nativa competidora, baseada na ponderação dos modelos explicativos obtidos para explicar a variabilidade na abundância de *H. verticillata* no reservatório de Itaipu, em escala ampla.

Dentro do grupo abiótico, o *fetch* máximo, a turbidez e a condutividade foram as variáveis mais importantes (Fig. 2). O *fetch* correlacionou-se positivamente com a abundância da macrófita invasora, indicando que o distúrbio pelo vento e a abundância de *H. verticillata* estão positivamente relacionados (Fig. 3). Em contrapartida, tanto a turbidez quanto a condutividade correlacionaram-se negativamente com a abundância de *H. verticillata* (Fig. 3).

A declividade e a abundância da espécie nativa competidora *E. najas*, apresentaram menor importância relativa (Fig. 2), sendo selecionadas apenas pelo segundo e terceiro modelos com menor valor de AIC, respectivamente (Fig. 3). Mesmo assim, estas variáveis explanatórias também contribuíram para explicar a variação da abundância de *H. verticillata*. Ambas as variáveis se correlacionaram positivamente com a invasora (Fig. 3).

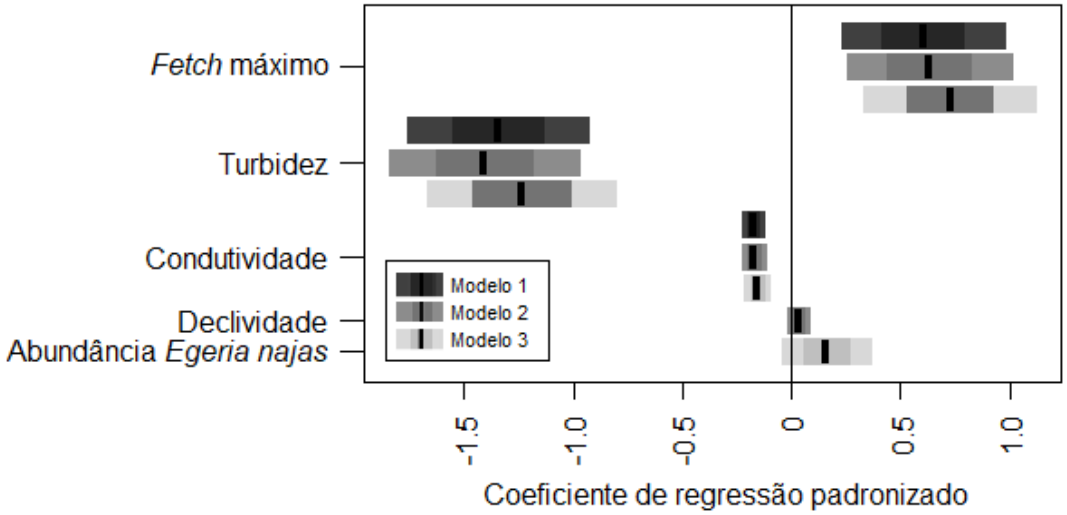

Figura 3. Modelos explicativos competidores obtidos para explicar a variabilidade na abundância de *H. verticillata* no reservatório de Itaipu, em escala ampla. A linha média preta, as barras cinza mais escuras e as barras cinza mais claras correspondem à média, ao desvio padrão e ao intervalo de confiança (95%), respectivamente.

3.3 RESPOSTA DE *H. verticillata* EM ESCALA RESTRITA

Em escala restrita, o modelo ponderado obtido pela seleção de quatro modelos com a utilização do AIC também apresentou um poder explicativo moderadamente baixo ($R^2_{ponderado}$ = 0,38), a despeito de terem sido observados efeitos estatísticos consistentes de seis das nove variáveis explanatórias avaliadas. De forma geral, tanto o grupo das variáveis abióticas quanto a espécie nativa competidora foram igualmente importantes para explicar porções independentes da variabilidade da biomassa da macrófita invasora *H. verticillata* no reservatório de Itaipu, em escala restrita (Fig. 4). A biomassa de *E. najas*, a alcalinidade e a MOT do sedimento foram as variáveis com maior importância relativa (Fig. 4). Todas as três variáveis correlacionaram-se negativamente com a biomassa de *H. verticillata* (Fig. 5). Em relação à alcalinidade, foi observado padrão semelhante ao encontrado para a condutividade em escala ampla, ou seja, relação negativa entre essa variável e a biomassa de *H. verticillata*. Para a MOT do sedimento, *H. verticillata* tendeu a ocorrer em locais com baixa porcentagem de matéria orgânica, a qual aparentemente torna-se limitante ao crescimento da macrófita em cerca de 10%.

A profundidade, a turbidez e o *fetch* máximo demonstraram menor importância relativa, embora também tenham contribuído para explicar porções independentes da variabilidade da biomassa de *H. verticillata* (Fig. 4). A profundidade correlacionou-se positivamente com o

crescimento da invasora (Fig. 5), evidenciando que esta espécie tem a capacidade de colonizar locais mais profundos da zona litorânea e por consequência, provavelmente mais distantes da margem. Tanto a turbidez quanto o *fetch* máximo apresentaram os mesmos sentidos de relação encontrados para a escala ampla, sendo negativo e positivo, respectivamente (Figs. 3 e 5). Contudo, em escala restrita, ambas as variáveis tiveram menor importância relativa para a biomassa de *H. verticillata* do que em escala ampla para a abundância da mesma (Figs. 2 e 4).

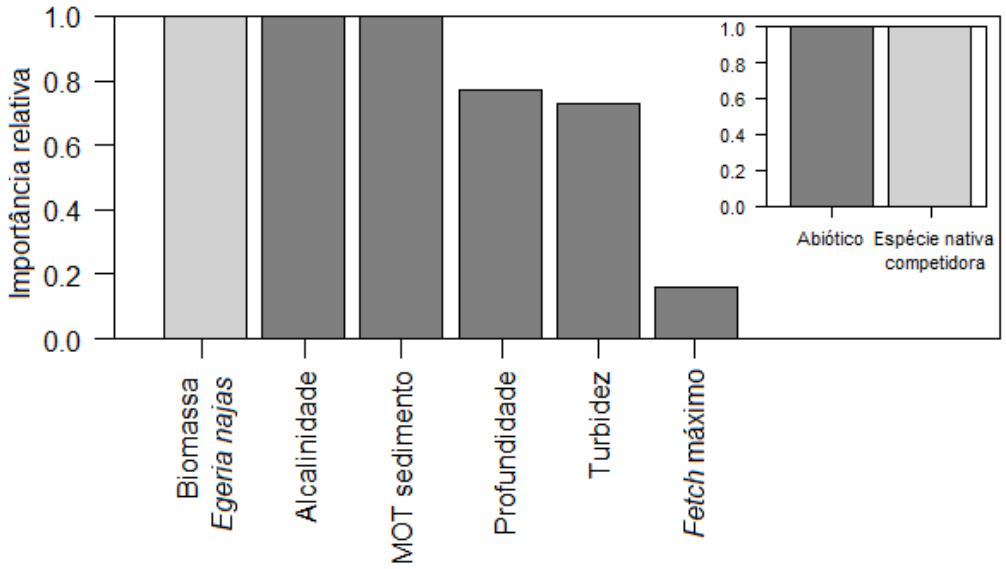

Figura 4. Importância relativa das variáveis explanatórias, e dos grupos abiótico e espécie nativa competidora, baseada na ponderação dos modelos explicativos obtidos para explicar a variabilidade na abundância de *H. verticillata* no reservatório de Itaipu, em escala restrita.

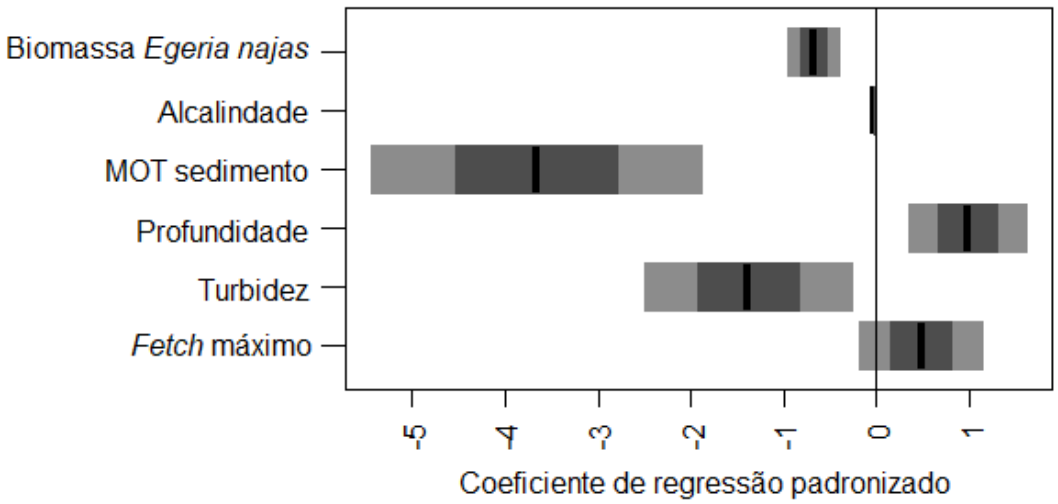

Figura 5. Modelo ponderado para os modelos explicativos obtidos para explicar a variabilidade na biomassa de *H. verticillata* no reservatório de Itaipu, em escala restrita. A linha média preta,

as barras cinza mais escuras e as barras cinza mais claro correspondem à média, ao desvio padrão e ao intervalo de confiança (95%), respectivamente.

4 DISCUSSÃO

Os principais resultados mostram que em escala espacial ampla as variáveis abióticas são consistentemente mais importantes do que a espécie nativa competidora, fornecendo suporte para a primeira hipótese. Em contrapartida, em escala restrita nossas descobertas demonstram que tanto as variáveis abióticas quanto a espécie nativa competidora são igualmente importantes, rejeitando a segunda hipótese. Finalmente, a espécie nativa competidora *E. najas* apresentou correlação positiva e negativa com o desempenho da espécie invasora *H. verticillata*, em escalas ampla e restrita, respectivamente. Estes resultados proveram suporte para não rejeitar a terceira hipótese.

4.1 FATORES AMBIENTAIS IMPORTANTES EM ESCALA AMPLA

Assim como demonstrado, diversos trabalhos têm elucidado a maior importância dos fatores abióticos em amplas escalas, em relação aos fatores bióticos. Embora a definição da extensão de uma escala seja algo subjetivo, escalas amplas podem ser entendidas como aquelas onde muitos indivíduos coocorrem, porém com pouca interação direta, e onde a heterogeneidade ambiental é alta o suficiente para as espécies não habitarem todos os ambientes disponíveis (Fridley *et al.*, 2007). Essa definição é compatível com a escala ampla escolhida, a nível de bancos de macrófitas (ca. 5.000 m^2). Assim, a força das interações competitivas locais diminui enquanto que a variação das condições ambientais aumenta com a escala (Fridley *et al.*, 2007). Portanto, os fatores extrínsecos, e não as interações bióticas, tendem a determinar a estrutura das comunidades em escalas mais amplas (Davies *et al.*, 2005), o que é compatível com os resultados.

A abundância de *H. verticillata* foi correlacionada positivamente com o *fetch* máximo, e negativamente com a turbidez e a condutividade elétrica. Embora a maioria das espécies submersas, inclusive em Itaipu, tendam a estar relacionadas negativamente com o *fetch*, algumas espécies, inclusive submersas, apresentam relação positiva com esse fator (Doyle, 2001; Thomaz, Souza & Bini, 2003). A relação positiva entre a abundância da invasora *H. verticillata* e o *fetch*, encontrada, corrobora um trabalho anterior executado na mesma área de estudo que avaliou dados de incidência (Thomaz *et al.*, 2009a). Entre as razões para o bom desempenho dessa espécie em locais expostos ao vento pode-se destacar a presença de um

sistema radicular bem desenvolvido e órgãos de resistência (*tubers* e *túrions*) que possibilitam uma rápida regeneração após distúrbios, mantendo-se estabelecidas no local perturbado (Langeland, 1996; Bianchini *et al.*, 2010; Sousa, 2011). Além disso, o caule longo e fino desta espécie pode ser facilmente rompido por distúrbios, como a ação do vento (Sousa, 2011), aumentando a pressão de propágulos da espécie e favorecendo sua dispersão. Devido a rápida regeneração destes fragmentos, principalmente apicais (Silveira *et al.*, 2009), *H. verticillata* é capaz de rapidamente colonizar novos locais, se beneficiando do elevado *fetch*.

A disponibilidade de luz tem sido amplamente relatada como principal preditora da ocorrência de macrófitas submersas (Duarte, Kalff & Peters, 1986), incluindo *H. verticillata* (Sousa *et al.*, 2009), o que pode ser a causa da correlação negativa entre essa abundância de macrófitas e turbidez. Neste estudo, houve relação negativa entre abundância de *H. verticillata* e condutividade elétrica, o que provavelmente pode ser explicado pelo efeito da elevada taxa fotossintética das macrófitas submersas sobre as condições limnológicas. No alto rio Paraná, há uma forte correlação entre condutividade elétrica e alcalinidade (Roberto *et al.*, 2009) indicando que a condutividade reflete as concentrações de bicarbonato. Macrófitas do grupo das "elodeids" (incluindo *H. verticillata*) usam o HCO_3^- como fonte de carbono (Madsen & Sand-Jensen, 1991; Vestergaard & Sand-Jensen, 2000b). Durante o dia (quando as coletas foram realizadas), o alto consumo de *H. verticillata* é capaz de reduzir as concentrações de C inorgânico até zero (Van, Haller & Bowes, 1976), ainda mais com a sua baixa disponibilidade deste elemento no reservatório de Itaipu. Assim, mesmo que a amostragem tenha sido feita nas imediações dos bancos de macrófitas, a mistura da água provavelmente manteve a condutividade elétrica baixa também nas proximidades, o que explica a relação negativa entre abundância e condutividade aqui observada.

Embora seja reportado na literatura que a declividade está relacionada negativamente com a biomassa de macrófitas aquáticas (Duarte & Kalff, 1986), foi encontrada uma relação positiva, porém mais fraca, entre esta variável e a abundância de *H. verticillata*. Primeiramente, a pequena amplitude dos valores relativamente baixos de declividade observados no reservatório (75% dos dados entre 1.17-7.42%), provavelmente não limitou o crescimento de *H. verticillata*. Adicionalmente, as zonas mais rasas e com declividade suave, geralmente localizadas próximas à margem, são extensamente colonizadas por macrófitas aquáticas emergentes e flutuantes (Pott *et al.*, 1989). No reservatório de Itaipu, a emergente invasora *Urochloa arrecta* cresce em direção a região limnética, cobrindo a superfície da água (Thomaz *et al.*, 2009a), o que limita o crescimento de submersas a maiores profundidades e declividades. Por último, locais com declividade suave são mais sensíveis a flutuações do nível da água,

afetando negativamente as submersas através da baixa turbidez em períodos de alto nível e da dessecação em períodos de baixo nível (Beklioglu, Altinayar & Tan, 2006; Carmignani & Roy, 2017).

4.2 FATORES AMBIENTAIS IMPORTANTES EM ESCALA RESTRITA

A heterogeneidade ambiental e os processos de dispersão são minimizados em pequenas escalas espaciais, onde os indivíduos interagem diretamente (Fridley *et al.*, 2007). De fato, este estudo apontou uma maior importância da espécie competidora *E. najas* sobre o desempenho de *H. verticillata* em escala restrita do que em escala ampla. Entretanto, os resultados também apontaram a importância dos fatores abióticos para o desempenho da invasora em escala restrita, o que é congruente com outros trabalhos (e.g., June-Wells *et al.* (2016)). Em ambientes aquáticos, a resistência biótica (sugerida pela relação negativa entre biomassa de *H. verticillata* e de *E. najas*) tende a ser menos importante do que a resistência ambiental sobre o sucesso de invasão, independentemente da escala espacial, devido aos fortes filtros ambientais impostos nesses ecossistemas (Moyle & Light, 1996). Além disso, a competitividade das espécies pode se alterar de acordo com as variações ambientais (Moyle & Light, 1996), especialmente frente a alterações ambientais causadas por impactos antrópicos,evidenciando a importância de ambos os fatores em escalas espaciais reduzidas. Por último, é importante salientar que as interações bióticas também consistem da predação (herbivoria) e de doenças (Moyle & Light, 1996), aqui não avaliadas, o que pode ter subestimado o seu papel sobre o desempenho de *H. verticillata*.

A variabilidade na biomassa de *H. verticillata* observada foi relacionada negativamente à alcalinidade e à MOT do sedimento em escala restrita. O efeito negativo da alcalinidade foi semelhante àquele da condutividade, tendo em vista que ambas as variáveis estão intimamente relacionadas à disponibilidade de C inorgânico. A relação negativa entre abundância de *H. verticillata* e MOT do sedimento pode ser atribuída ao acúmulo de C orgânico dissolvido, que pode gerar compostos fitotóxicos oriundos de sua decomposição aeróbica, e à habilidade relativamente baixa de submersas em desintoxicar o sedimento (Barko & Smart, 1983; Wu *et al.*, 2009; Silveira & Thomaz, 2015). De fato, a relação negativa entre MOT do sedimento e performance de *H. verticillata* que registramos em Itaipu tem sido frequentemente observada em outros ecossistemas associados ao alto rio Paraná (Sousa *et al.*, 2009).

Com menor importância relativa, mas de forma congruente com os resultados observados em escala mais ampla, a profundidade e o *fetch* máximo também se relacionaram positivamente com a biomassa de *H. verticillata* na escala restrita. Esta espécie é capaz de

colonizar elevadas profundidades (máximo de 4 m neste estudo; 4,0 – 7,3 m – Thomaz *et al.*, 2009a), em contraste com a maioria das espécies de macrófitas (Azza *et al.*, 2007), inclusive as nativas do reservatório, as quais colonizam principalmente áreas rasas (< 2 m) (Thomaz *et al.*, 1999). Colonizar diferentes zonas do ambiente aquático permite com que essa invasora evite a alta resistência biótica imposta pela maior densidade de espécies nativas em menores profundidades, diminuindo a competição entre elas (Elton, 1958). Além disso, a elevada biomassa em decomposição de outras macrófitas em zonas mais rasas aumenta a concentração de MOT do sedimento nessas regiões (Godshalk & Wetzel, 1978), o que também deve explicar indiretamente a relação positiva entre profundidade e biomassa de *H. verticillata*. Em relação ao *fetch* máximo, a ação moderada de ondas aumenta o fluxo de água, o que reduz a camada limitante (*boundry layer*) ao redor das plantas, resultando em aumento da absorção de CO_2 e, consequentemente, das taxas fotossintéticas de macrófitas submersas (Madsen *et al.*, 2001). Também, háuma redução do crescimento do perifíton sobre as macrófitas (Istvánovics *et al.*, 2008), o que ajuda a explicar a relação positiva entre a biomassa de *H. verticillata* e *fetch*.

O efeito negativo da turbidez sobre a biomassa de *H. verticillata* foi semelhante ao seu efeito negativo em escala ampla. Contudo, a importância relativa desta variável foi menor em escala restrita do que em escalas maiores. Isto possivelmente pode ser atribuído à maior variabilidade e amplitude da turbidez entre os diferentes braços do reservatório em escala ampla (Tabelas 2 e 3), devido a sua elevada heterogeneidade ambiental (Bini *et al.*, 1999). Assim, a disponibilidade de luz pode ter sido mais limitante, especialmente nos valores mais altos da turbidez, e, portanto, sua importância explanatória foi maior para a ampla escala. Finalmente, fatores aventados para explicar as correlações entre abundância de *H. verticillata* e *fetch* em escala espacial ampla são provavelmente válidos para explicar as relações encontradas na escala espacial restrita. Assim, a correlação positiva entre a biomassa de *H. verticillata* com profundidade e *fetch* é provavelmente associada às vantagens de colonizar locais mais profundos, onde essa macrofita é menos propensa aos efeitos de distúrbios das ondas (Spence, 1982) e de escapar da competição com outras macrófitas em áreas com menor profundidade.

4.3 RELAÇÃO ENTRE ESPÉCIE INVASORA E NATIVA COMPETIDORAS DEPENDE DA ESCALA ESPACIAL

A espécie nativa competidora *E. najas* se relacionou positivamente com a invasora *H. verticillata* em ampla escala, e negativamente em escala restrita. Esta interação entre escala espacial e a relação nativa-invasora vem sendo amplamente reportada na literatura (Herben *et*

al., 2004; Fridley *et al.*, 2007). Em amplas escalas, analogamente à hipótese da flutuação de recursos (Davis, Grime & Thompson, 2000), as nativas e exóticas seriam influenciadas mais pela variação de recursos entre os ambientes do que pela média destes recursos, favorecendo a coocorrência entre elas (Davies *et al.*, 2005). Isto seria dependente da magnitude da heterogeneidade ambiental espacial dentro da região (Fridley *et al.*, 2007), a qual é relativamente elevada entre os braços do reservatório de Itaipu (Bini *et al.*, 1999). Quanto maior a heterogeneidade ambiental, o *conjunto* de espécies regional se torna menos eficiente em explorar totalmente a grande variabilidade de recursos e de condições abióticas disponíveis, permitindo com que mais espécies possam coocorrer, incluindo invasoras (Davis *et al.*, 2000; Tilman, 2004). Assim, nessas escalas mais amplas, espera-se encontrar relações positivas entre a performance de espécies invasoras e a ocorrência de nativas, como observado neste estudo.

Por outro lado, a relação nativa-invasora negativa registrada em escalas restritas pode ser atribuída a diversos fatores determinísticos baseados na teoria de nicho, considerando as interações bióticas. Devido à proximidade filogenética e elevada semelhança morfológica entre *H. verticillata* e *E. najas* (Sousa, 2011), seria razoável esperar um possível particionamento ou estreitamento de nicho, levando a coexistência entre elas (Hutchinson, 1959; Connell, 1961; Fridley *et al.*, 2007), o que foi observado para alguns pontos amostrais deste estudo, onde ambas espécies estavam presentes no mesmo local. Em contrapartida, diversos pontos amostrais registraram apenas uma das duas espécies, o que pode sugerir o efeito de diferenças entre o ótimo ambiental entre elas, devido às diferentes tolerâncias fisológicas (Fridley *et al.*, 2007) observadas tanto em estudos observacionais (Sousa *et al.*, 2009) quanto experimentais (Silveira, 2015; Silveira & Thomaz, 2015), ou até mesmo a exclusão competitiva local entre elas (Hutchinson, 1959; Connell, 1961; Fridley *et al.*, 2007).

5 CONCLUSÃO

Em síntese, foi demonstrado que praticamente os mesmos fatores abióticos explicam o sucesso de uma macrófita submersa invasora em duas diferentes escalas espaciais (ampla e restrita). Entretanto, é relevante salientar que a importância das interações bióticas, representada neste estudo por uma espécie nativa competidora, se altera com a escala. Assim, os dados indicam que as escalas espaciais devem ser consideradas em modelos que tentam explicar o sucesso de plantas invasoras. Destaca-se a necessidade de investigações futuras para verificar com maior clareza os processos mais importantes que determinam as relações entre espécies nativas e invasoras em diferentes escalas espaciais.

REFERÊNCIAS

Agostinho A.A., Thomaz S.M. & Gomes L.C. (2004) Threats for biodiversity in the floodplain of the Upper Paraná River: effects of hydrological regulation by dams. *Ecohydrology & Hydrobiology* **4**, 255–268.

Allen G.E. (1976) Investigations and current status of insect enemies as biological control agents of aquatic weeds. In: *Aquatic Weeds in S.E. Asia*. (Eds C.K. Varshney & J. RzSska), pp. 299–306. Junk, The Hague.

Alpert P., Bone E. & Holzapfel C. (2000) Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **3**, 52–66.

Azza N., van de Koppel J., Denny P. & Kansiime F. (2007) Shoreline vegetation distribution in relation to wave exposure and bay characteristics in a tropical great lake, Lake Victoria. *Journal of Tropical Ecology* **23**, 353–360.

Barko J.W., Gunnison D. & Carpenter S.R. (1991) Sediment interactions with submersed macrophyte growth and community dynamics. *Aquatic Botany* **41**, 41–65.

Barko J.W. & Smart R.. M. (1981) Comparative influences of light and temperature on the growth and metabolism of selected submersed freshwater macrophytes. *Ecological Monographs* **51**, 219–236.

Barko J.W. & Smart R.M. (1983) Effects of organic matter additions to sediment on the growth of aquatic plants. *Journal of Ecology* **71**, 161–175.

Barton, K. (2017) MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.40.0. https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn

Beklioglu M., Altinayar G. & Tan C.O. (2006) Water level control over submerged macrophyte development in five shallow lakes of Mediterranean Turkey. *Archiv für Hydrobiologie* **166**, 535–556.

Bianchini I., Cunha-Santino M.B., Milan J.A.M., Rodrigues C.J. & Dias J.H.P. (2010) Growth of *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle under controlled conditions. *Hydrobiologia* **644**, 301–312.

Bini L.M. & Thomaz S.M. (2005) Prediction of *Egeria najas* and *Egeria densa* occurrence in a large subtropical reservoir (Itaipu Reservoir, Brazil-Paraguay). *Aquatic Botany* **83**, 227–238.

Bini L.M., Thomaz S.M., Murphy K.J. & Camargo A.F.M. (1999) Aquatic macrophyte distribution in relation to water and sediment conditions in the Itaipu Reservoir, Brazil.

Hydrobiologia **415**, 147–154.

Bolker B., R Development Core Team (2017) bbmle: Tools for General Maximum Likelihood Estimation. R package version 1.0.20. https://CRAN.R-project.org/package=bbmle

Bremmer J.M. (1965) Inorganic forms of nitrogen. In: *Methods of soil analysis*. (Ed. C.A. Block), pp. 1179–1237. American society of Agronomy, Wisconsin.

Burnham K.P. & Anderson D.R. (2002) *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*, 2nd edn. Springer-Verlag, New York.

Burrows M.T., Harvey R. & Robb L. (2008) Wave exposure indices from digital coastlines and the prediction of rocky shore community structure. *Marine Ecology Progress Series* **353**, 1–12.

Carmignani J.R. & Roy A.H. (2017) Ecological impacts of winter water level drawdowns on lake littoral zones: a review. *Aquatic Sciences* **79**, 803–824.

Carmouze J.P. (1994) *O metabolismo dos ecossistemas aquáticos. Fundamentos teóricos, métodos de estudo e análises químicas*. Edgard Blucher, São Paulo.

Carpenter S.R. & Lodge D.M. (1986) Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. *Aquatic Botany* **26**, 341–370.

Case T.J. (1990) Invasion resistance arises in strongy interacting species-rich model competition communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **87**, 9610–9614.

Connell J.H. (1961) The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the baracle *Chthamalus stellatus*. *Ecology* **42**, 710–723.

Cook C.D.K. & Lüönd R. (1982) A revision of the genus *Hydrilla* (Hydrocharitaceae). *Aquatic Botany* **13**, 485–504.

Davies K.F., Chesson P., Harrison S., Inouye B.D., Melbourne B. a. & Rice K.J. (2005) Spatial heterogeneity explains the scale dependence of the native-exotic diversity relationship. *Ecology* **86**, 1602–1610.

Davis M.A. (2009) *Invasion Biology*. Oxford University Press, Oxford, UK.

Davis M.A., Grime J.P. & Thompson K. (2000) Fluctuating resources in plant comunities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* **88**, 528–534.

Doyle R.D. (2001) Effects of waves on the early growth of *Vallisneria americana*. *Freshwater Biology* **46**, 389–397.

Duarte C.M. & Kalff J. (1986) Littoral slope as a predictor of the maximum biomass of submerged macrophyte communities. *Limnology and Oceanography* **31**, 1072–1080.

Duarte C.M. & Kalff J. (1990) Patterns in the submerged macrophyte biomass of lakes and

the importance of the scale of analysis in the interpretation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **47**, 357–363.

Duarte C.M., Kalff J. & Peters R.H. (1986) Patterns in biomass and cover of aquatic macrophytes in lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **43**, 1900–1908.

Dukes J.S. (2001) Biodiversity and invasibility in grassland microcosms. *Oecologia* **126**, 563–568.

Elton C.S. (1958) *The ecology of invasions by animals and plants.* Methuen, London.

Fox J., Weisberg S (2011) An {R} Companion to Applied Regression, Second Edition. Thousand Oaks CA: Sage. URL: http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion

Fridley J.D., Stachowicz J.J., Naeem S., Sax D.F., Seabloom E.W., Smith M.D., *et al.* (2007) The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology* **88**, 3–17.

Gelman A., Su Y.S. (2016) arm: Data Analysis Using Regression and Multilevel/Hierarchical Models. R package version 1.9-3. https://CRAN.R-project.org/package=arm

Godshalk G.L. & Wetzel R.G. (1978) Decomposition of aquatic angiosperms. II. Particulate components. *Aquatic Botany* **5**, 301–327.

Gurevitch J. (2011) Plant Competition. In: *Encyclopedia of Biological Invasions2*. (Eds D. Simberloff & M. Rejmánek), pp. 122–125. University of California Press, Berkeley and Los Angeles.

Håkansson L. (1981) *A Manual of Lake Morphometry*. Springer-Verlag, Berlin.

Havel J.E., Lee C.E. & Zanden M.J. Vander (2005) Do reservoirs facilitate invasions into landscapes? *BioScience* **55**, 518–525.

Herben T., Mandák B., Bímová K. & Münzbergová Z. (2004) Invasibility and species richness of a community: A neutral model and a survey of published data. *Ecology* **85**, 3223–3233.

Huston M.A. (1999) Local process and regional patterns: appropiate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. *Oikos* **86**, 393–401.

Hutchinson G.E. (1959) Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist* **93**, 145–159.

Istvánovics V., Honti M., Kovács Á. & Osztoics A. (2008) Distribution of submerged macrophytes along environmental gradients in large, shallow Lake Balaton (Hungary). *Aquatic Botany* **88**, 317–330.

Johnson P.T.J., Olden J.D. & Zanden M.J. V. (2008) Dam invaders: impoundments facilitate biological invasions into freshwaters. *Frontiers in Ecology and the Environment* **6**, 357–363.

June-Wells M., Gallagher F., Hart B., Malik V. & Bugbee G. (2016) The relative influences of fine and landscape scale factors on the structure of lentic plant assemblages. *Lake and Reservoir Management* **32**, 116–131.

Keddy P.A. (1992) Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* **3**, 157–164.

Kennedy T.A., Naeem S., Howe K.M., Knops J.M.H., Tilman D. & Reich P. (2002) Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature* **417**, 636–638.

Langeland K.A. (1996) *Hydrilla verticillata* (L.F.) Royle (Hydrocharitaceae), "The Perfect Aquatic Weed." *Southern Appalachian Botanical Society* **61**, 293–304.

Lee D.B., Lee K.B., Kim C.H., Kim J.G. & Na S.Y. (2004) Environmental assessment of water, sediment and plants in the Mankyeong River, ROK. *Environmental Geochemistry and Health* **26**, 135–145.

Levine J.M., Adler P.B. & Yelenik S.G. (2004) A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters* **7**, 975–989.

Madsen J.D., Chambers P.A., James W.F., Koch E.W. & Westlake D.F. (2001) The interaction between water movement, sediment dynamics and submersed macrophytes. *Hydrobiologia* **444**, 71–84.

Madsen T.V. & Sand-Jensen K. (1991) Photosynthetic carbon assimilation in aquatic macrophytes. *Aquatic Botany* **41**, 5–40.

Malmqvist B. & Rundle S. (2002) Threats to the running water ecosystems of the world. *Environmental Conservation* **29**, 134–153.

Moyle P.B. & Light T. (1996) Biological invasions of fresh water: empirical rules and assembly theory. *Biological Conservation* **78**, 149–161.

Petruzzella A., Manschot J., van Leeuwen C.H.A., Grutters B.M.C. & Bakker E.S. (2018) Mechanisms of Invasion Resistance of Aquatic Plant Communities. *Frontiers in Plant Science* **9**, 1–11.

Pitelli R.L.C.M., Pitelli R.A., Rodrigues C.J. & Dias J.H.P. (2014) Aquatic plant community in Porto Primavera Reservoir. *Planta Daninha* **32**, 467–473.

Pott V.J., Bueno N.C., Pereira R. a. C., Salis S.M. De & Vieira N.L. (1989) Distribuição de macrófitas aquáticas numa lagoa na fazenda Nhumirim, Nhecolândia, Pantanal, MS. *Acta Botanica Brasilica* **3**, 153–168.

R Core Team (2017) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL https://www.R-project.org/.

Rahel F.J. (2002) Homogenization of freshwater faunas. *Annual Review of Ecology and Systematics* **33**, 291–315.

Roberto M.C., Santana N.N. & Thomaz S.M. (2009) Limnology in the Upper Paraná River floodplain: large-scale spatial and temporal patterns, and the influence of reservoirs. *Brazilian journal of biology* **69**, 717–725.

Silveira M.J. (2015) The effect of habitat and sediment type on the occurrence of non-native and native species of aquatic macrophyte in subtropical regions. *Bioscience Journal* **31**, 268–274.

Silveira M.J. & Thomaz S.M. (2015) Growth of a native versus an invasive submerged aquatic macrophyte differs in relation to mud and organic matter concentrations in sediment. *Aquatic Botany* **124**, 85–91.

Silveira M.J., Thomaz S.M., Mormul R.P. & Camacho F.P. (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* **669**, 1–20.

Sousa W.T.Z., Thomaz S.M., Murphy K.J., Silveira M.J. & Mormul R.P. (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 Paraná, Brazil. *Hydrobiologia* **632**, 65–78.

Spence D.H.N. (1982) The zonation of plants in freshwater lakes. *Advances in Ecological Research* **12**, 37–125.

Stainton M., Capel M. & Armstrong E. (1977) The Chemical analysis of freshwater. *Canadian Fisheries and Marine Service Miscellaneous Special Publication*.

Stekhoven D.J. (2013) missForest: Nonparametric Missing Value Imputation using Random Forest. R package version 1.4.

Stekhoven D.J. & Bühlmann P. (2012) Missforest-non-parametric missing value imputation for mixed-type data. *Bioinformatics* **28**, 112–118.

Stohlgren T.J., Jarnevich C., Chong G.W. & Evangelista P.H. (2006) Scale and plant invasions: a theory of biotic acceptance. *Preslia* **78**, 405–426.

Strand J.A. & Weisner S.E.B. (2001) Morphological plastic responses to water depth and

wave exposure in an aquatic plant (*Myriophyllum spicatum*). *Journal of Ecology* **89**, 166–175.

Teixeira C., Tundisi J.G. & Kutner M.B. (1965) Plankton studies in a mangrove. II: the standing- stock and some ecological factors. *Boletim do Instituto Oceanografico* **24**, 23–41.

Theoharides K.A. & Dukes J.S. (2007) Plant invasion across space and time: factors affecting nonindigenous species success during four stage of invasion. *New Phytologist* **176**, 256–273.

Thomaz S.M., Bini L.M., Souza M.C. de, Kita K.K. & Camargo A.F.M. (1999) Aquatic macrophytes of Itaipu Reservoir, Brazil: survey of species and ecological considerations. *Brazilian Archives of Biology and Technology* **42**, 15–22.

Thomaz S.M., Carvalho P., Mormul R.P., Ferreira F.A., Silveira M.J. & Michelan T.S. (2009a) Temporal trends and effects of diversity on occurrence of exotic macrophytes in a large reservoir. *Acta Oecologica* **35**, 614–620.

Thomaz S.M., Carvalho P., Padial a a & Kobayashi J.T. (2009b) Temporal and spatial patterns of aquatic macrophyte diversity in the Upper Paraná River floodplain. *Brazilian journal of biology = Revista brasleira de biologia* **69**, 617–625.

Thomaz S.M., Souza D.C. & Bini L.M. (2003) Species richness and beta diversity of aquatic macrophytes in a large subtropical reservoir (Itaipu Reservoir, Brazil): the influence of limnology and morphometry. *Hydrobiologia* **505**, 119–128.

Tilman D. (2004) Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **101**, 10854–10861.

Van T.K., Haller W.T. & Bowes G. (1976) Comparison of the photosynthetic characteristics of three submersed aquatic plants. *Plant Physiology* **58**, 761–768.

Venables W.N., Ripley B.D. (2002) Modern Applied Statistics with S. Fourth Edition. Springer, New York. ISBN 0-387-95457-0

Vestergaard O. & Sand-Jensen K. (2000a) Alkalinity and trophic state regulate aquatic plant distribution in Danish lakes. *Aquatic Botany* **67**, 85–107.

Vestergaard O. & Sand-Jensen K. (2000b) Aquatic macrophyte richness in Danish lakes in relation to alkalinity, transparency, and lake area. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **57**, 2022–2031.

Weiher E. & Keddy P.A. (1995) Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos* **74**, 159–164.

Wu J., Cheng S., Liang W. & Wu Z. (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.

Yin Y. & Kreiling R.M. (2011) The evaluation of a rake method to quantify submersed vegetation in the Upper Mississippi River. *Hydrobiologia* **675**, 187–195.

Zhu J., Yu D. & Xu X. (2015) The phylogeographic structure of Hydrilla verticillata (Hydrocharitaceae) in China and its implications for the biogeographic history of this worldwide-distributed submerged macrophyte. *BMC Evolutionary Biology* **15**, 95.