

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

DOUGLAS COSTA DE SOUZA

Resistência biótica ou abiótica? A resposta de uma macrófita invasora

Maringá
2017

DOUGLAS COSTA DE SOUZA

Resistência biótica ou abiótica? A resposta de uma macrófita invasora

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

Área de concentração: Ciências Ambientais.

Orientador: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz

Maringá
2017

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

S729r Souza, Douglas Costa de, 1991-
Resistência biótica ou abiótica? A resposta de uma macrófita invasora / Douglas Costa de Souza.-- Maringá, 2017.
27 f.: il.

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

1. *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle, 1839 (Hydrocharitaceae) "hydrilla" -
Competição - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 2. Espécies aquáticas invasoras -
Comunidades, Ecologia de - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 3. Macrófitas
aquáticas invasoras - Planície de inundação - Alto rio Paraná. I. Universidade Estadual
de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de
Ambientes Aquáticos Continentais.

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

DOUGLAS COSTA DE SOUZA

Resistência biótica ou abiótica? A resposta de uma macrófita invasora

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

COMISSÃO JULGADORA

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

Prof.^a Dr.^a Thaísa Sala Michelan
Universidade Federal do Pará (UFPA)

Dr. Márcio José da Silveira
Pós-Doutorando do Programa de Pós-Graduação em
Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA-UEM)

Aprovado em: 17 de março de 2017.

Local de defesa: Anfiteatro Prof. “Keshiyu Nakatani”, Nupélia, Bloco G-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

AGRADECIMENTOS

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa para a dissertação.

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

Ao meu orientador Sidinei por ter me dado à chance de praticar um pouco de Ciência e por todo companheirismo e ensinamentos dados nos últimos meses.

Aos meus “irmãos” de laboratório, Mário e Nayara, pela cumplicidade e ajuda que sempre tivemos um com o outro.

Ao Du, Roger, Professor Celso pela ajuda com o delineamento do experimento, conselhos acadêmicos e pessoais.

Ao Mané pelas conversas sobre Ciência e diversos outros assuntos que me fizeram constatar que ele é um indivíduo único.

Aos meus outros colegas de laboratório, Márcio, Thaísa, Jaqueline, Zé, Camila, Fabi, Lucas, Mikaela, Mariana, Raytha e Rodrigo por toda ajuda e momentos de aprendizado vividos no laboratório.

Aos meus colegas de profissão Marcelo, Isadora, Patrícia e Vinícius pelos conselhos sobre o futuro e por bons momentos vividos.

À equipe do Nupélia (Chiquinho, Seu Ni, Seu Celso, Tião, Alfredo, Marlyze e Norton) que me deram todo aporte para a realização dessa dissertação.

Aos meus colegas de mestrado e de outros laboratórios, sobretudo ao Diogo, Ana Paula Lula e Eduardo Grou que ajudaram na montagem e fechamento do experimento.

Aos meus amigos, Danilo, Rodrigo, Guilherme, Tiago, Benhur e Carlos pelas risadas, churrascos e bons momentos vividos nos últimos anos.

Aos meus pais, Antonio e Aparecida, pelo amor incondicional e apoio para eu terminar essa dissertação.

Ao meu irmão Deivid, por todos os momentos bons vividos e por ter influenciado a minha formação como pessoa.

À toda minha família que sempre me apoiaram e depositaram fé nos meus desafios, principalmente meus primos Anderson, Andreia, Jéferson, Gláucia, Gleice, Alessandra, Vanessa, Elaine, Sandro, Silvio, Carol, Diogo, Diego, Marcos e Gabriel por tantas histórias vividos juntos.

Resistência biótica ou abiótica? A resposta de uma macrófita invasora

RESUMO

Os processos de invasão podem ser influenciados ou impedidos pela ação da resistência biótica oferecida por espécies nativas. Tal influencia pode ser potencializada pelo plantio a priori de indivíduos da espécie nativa. Objetivou-se analisar a resposta da macrófita invasora *Hydrilla verticillata* perante a resistência biótica (oferecida pela macrófita nativa *Egeria najas*) e a concentração de matéria orgânica. Por meio de um experimento fatorial cruzado tal resposta foi investigada, onde os indivíduos da espécie nativa foram plantados um mês antes do que os indivíduos da espécie invasora, para alcançar os efeitos prioritários. Para analisar os dados foram utilizados Modelos Lineares Generalizados (GLM) que testaram estatisticamente como os dois fatores influenciavam os traços biológicos da espécie invasora. Os resultados evidenciaram que todos os traços biológicos estudados, exceto razão raiz/ parte aérea, foram significativamente influenciados pelo tipo de sedimento e, sobretudo, pela resistência biótica. *H. verticillata* pode crescer em locais com alta concentração de matéria orgânica, no entanto a resistência biótica a priori reduz a sua biomassa. Tal constatação pode ser utilizada para programas de manejo dessa espécie invasora, bem como ser extrapolados para a prevenção de processos de invasão.

Palavras-chave: Competição. Efeitos prioritários. *Hydrilla verticillata*.

Biotic or abiotic resistance? The response of an invasive macrophyte

ABSTRACT

The invasion process can be influenced or prevented by the action of biotic resistance offered by native species. Such influence can be enhanced by priori planting of individual of native species. The present work aimed to analyze the response of the invasive macrophyte *Hydrilla verticillata* against biotic resistance (offered by the native macrophyte *Egeria najas*) and the concentration of organic matter. Through a cross-factorial experiment such a response was investigated, where individuals of the native species were planted one month earlier than the individuals of the invasive species to achieve the priority effects. To analyze the data were used GLM (generalized linear models), that statistically tested how the two factors of the present work influenced the biological traits of invasive species. The results showed that all the biological traits studied, except root/ shoot ratio, were significantly influenced by sediment type and, above all, by biotic resistance. *H. verticillata* can grow in sites with high organic matter concentration, however, a priori biotic resistance reduces its biomass. This can be used for management programs of this invasive species, as well as being extrapolated for the prevention of invasion processes.

Keywords: Competition. Priority effects. *Hydrilla verticillata*.

Dissertação elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *Aquatic Botany*. Disponível em: <<https://www.journals.elsevier.com/aquatic-botany/>>

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	10
2	MÉTODOS.....	12
	2.1 DELINEAMENTO.....	12
	2.2 AVALIAÇÃO DAS VARIÁVEIS RESPOSTAS.....	14
	2.3 ANÁLISES ESTATÍSTICAS.....	14
3	RESULTADOS.....	15
4	DISCUSSÃO.....	18
	4.1 CONCLUSÃO.....	21
	REFERÊNCIAS.....	22

1 INTRODUÇÃO

As ameaças oferecidas pelas espécies invasoras foram estudadas largamente nos últimos 50 anos (Elton, 1958; Pimm et al., 1995; Williamson and Fitter, 1996). Padrões e mecanismos utilizados pelas espécies invasoras para alcançar sucesso de estabelecimento em novos locais foram a base de vários estudos dessa área (Davis, 2009). Essas pesquisas resultaram em várias teorias sobre invasões, que demonstraram que o sucesso de espécies invasoras depende de fatores abióticos (Davis et al., 2000), bióticos (Elton, 1958) ou a interação entre os dois (Lockwood et al., 2005).

As condições de um ecossistema que afetam o estabelecimento de uma invasora são agrupadas no conceito de susceptibilidade às invasões (“invasibility”) (Lonsdale, 1999). A susceptibilidade às invasões é influenciada por fatores abióticos ou bióticos (Levine and D’antonio, 1999). Alguns fatores abióticos são tão decisivos para o sucesso das invasões de plantas que respostas para um processo de invasão podem se alterar, de acordo com a intensidade desses fatores (Ehrenfeld, 2003; Huenneke et al., 1990). Uma variável que influencia a presença de macrófitas aquáticas, por exemplo, é o teor de matéria orgânica (MO) no sedimento (Barko and Smart, 1986; Sousa et al., 2009). Em ambientes lênticos, a concentração de MO é em geral elevada em relação a ambientes lóticos, e com isso ela pode selecionar espécies desses locais (Ragonha and Takeda, 2014).

A diversidade de espécies nativas é outro fator importante na resistência imposta sobre o estabelecimento de um invasor em vários ecossistemas (Levine and D’antonio, 1999; Michelan et al., 2013; Naeem et al., 2000). A resistência oferecida pela biota nativa, que em geral reduz a susceptibilidade à invasão, é conhecida como resistência biótica (RB) (Elton, 1958). Essa RB pode ser oferecida por algumas interações biológicas, como por exemplo a herbivoria. Para as plantas, a herbivoria é um fator importante para descrever a estrutura de algumas comunidades (Carlsson et al., 2004; Johnson and Cushman, 2007). No entanto, segundo Gurevitch et al., (2011), a competição configura-se no principal fator biótico que confere RB às invasões vegetais. Sendo assim, esse fator pode ser decisivo para que espécies invasoras se estabeleçam em novos locais (Levine et al., 2004).

Contudo, além dos fatores citados acima, a presença ou não de um competidor estabelecido anteriormente à chegada de propágulos de invasores pode influenciar a resposta da competição entre duas espécies vegetais (Connell et al., 1977; Young et al., 2001). A

presença de indivíduos desenvolvidos (efeitos prioritários) oferece uma pressão competitiva mais intensa sobre propágulos de invasores do que se as duas espécies competissem no mesmo estágio de vida (Chadwell and Engelhardt, 2008; De Meester et al., 2016). No entanto, esse padrão pode ser diferente para espécies invasoras (Kardol et al., 2013; Stuble et al., 2016; Young et al., 2014). Por exemplo, os efeitos prioritários podem exercer pouca influência sobre o sucesso de uma invasora caso, essa seja altamente competitiva ou caso os indivíduos da espécie nativa não estejam saudáveis o suficiente para competir com a invasora (Zefferman, 2015). A maioria dos estudos para as respostas competitivas entre plantas, onde os efeitos prioritários foram foco dos trabalhos, procuraram desvendar esses padrões em plantas terrestres, sendo que plantas aquáticas têm sido pouco estudadas (Chadwell and Engelhardt, 2008; Evangelista et al., 2016; Zefferman, 2015).

Macrófitas aquáticas são conhecidas por fornecerem maior complexidade e estruturação na coluna d'água e oferecerem refúgio e alimento para diversos animais (Cunha et al., 2011). Na Planície de Inundação do Alto Rio Paraná (PIARP), é encontrada *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle, macrófita invasora que foi registrada na região pela primeira vez em 2005 (Sousa et al., 2009). Oriunda da Ásia (Zhu et al., 2015), atualmente é amplamente distribuída pelo mundo. Estudos com *H. verticillata* focam na competição dessas plantas com outras macrófitas similares a ela (Hofstra et al., 1999; Mony et al., 2007) e também na diversidade encontrada nos locais invadidos (Schultz and Dibble, 2012). Os ecossistemas aquáticos da PIARP são também colonizados por *Egeria najas* (Planch), uma macrófita nativa que possui morfologia e *habitat* semelhante ao da *H. verticillata*. Essa nativa é conhecida por estar presente em diversas comunidades e influenciar os processos ecológicos desses locais (Bini et al., 2010; Cook and Urmi-König, 1984). Na PIARP é observado que alguns propágulos de *H. verticillata* alcançam lagoas, mas não conseguem se estabelecer nesses ambientes. É de conhecimento que nessas lagoas há a presença da *E. najas* e altos teores de matéria orgânica no sedimento (Silveira and Thomaz, 2015; Sousa et al., 2009), fatores esses que podem influenciar negativamente o sucesso da macrófita invasora nesses locais.

Com base nos pressupostos acima, este estudo objetiva avaliar a interação dos efeitos denso-dependentes oferecidos por uma espécie competidora nativa estabelecida a priori e os aspectos abióticos do sedimento mediados pela qualidade da matéria orgânica, sobre o sucesso de colonização da invasora *H. verticillata*. Postulamos a hipótese de que o sucesso de colonização dessa macrófita invasora é negativamente afetado pela combinação dos efeitos denso-dependentes oferecidos por uma espécie competidora nativa estabelecida e por aspectos

abióticos do sedimento mediados pela quantidade de matéria orgânica acumulada. A predição decorrente dessa hipótese foi de que o crescimento de *H. verticillata* (medido pela sua biomassa) é negativamente afetado pelo aumento da densidade de *E. najas* e das concentrações de matéria orgânica no sedimento.

2 MÉTODOS

2.1 DELINEAMENTO

Para investigar os efeitos da resistência biótica e da matéria orgânica do sedimento sobre a colonização de *H. verticillata*, um experimento fatorial cruzado foi realizado. Nesse experimento foram usados cinco níveis de densidade da nativa (ver abaixo) para criar um gradiente de biomassa (RB) para simular a resistência biótica e dois níveis para a concentração de matéria orgânica (MO) (alta e baixa concentração). Cruzando cada nível dos dois fatores, foram obtidos 10 tratamentos, que foram replicados oito vezes, totalizando 80 unidades experimentais. A disposição das réplicas foi aleatorizada. O experimento foi conduzido na Base de pesquisas avançadas do Nupélia – UEM no município de Porto Rico – PR, de fevereiro a maio de 2016.

As unidades experimentais eram mesocosmos (60 Litros com 50 cm de diâmetro), com camadas de 7 cm de sedimento e uma coluna d'água de 80 cm. O sedimento utilizado foi coletado em lagoas (alta concentração de MO) e na calha do rio (baixa concentração de MO). Ambos locais são reconhecidos por apresentarem as condições estabelecidas acima a respeito da matéria orgânica (Silveira and Thomaz, 2015; Sousa et al., 2009). Para evitar o crescimento de propágulos de outras espécies de macrófita, seus propágulos foram eliminados. A água utilizada no experimento foi coletada no Rio Paraná, que foi previamente filtrada (filtro de 20 µm) para reduzir o desenvolvimento de algas e outros organismos. Propágulos de algas que estavam contidos no sedimento utilizado não puderam ser removidos. Com o decorrer do experimento, alguns invertebrados de pequeno porte que se estabeleceram nos mesocosmos foram removidos.

Os propágulos das macrófitas e o sedimento foram coletados nos locais que proveram base para a investigação do estudo, visando simular o máximo possível a situação encontrada *in situ*. Propágulos de *H. verticillata* foram coletadas na calha do rio, onde essa espécie se desenvolve com sucesso, comparativamente às lagoas, enquanto propágulos de *E. najas* foram

coletados em lagoas e ressacos da PIARP, onde essa espécie se desenvolve de forma mais intensa (Sousa et al., 2010). Foram utilizados somente propágulos saudáveis com meristema apical para ambas espécies. Todos os propágulos (15 cm de comprimento) foram lavados para remover o perifíton.

Observações em campo mostraram que quando os propágulos de *H. verticillata* chegavam nas lagoas da planície, estes ecossistemas estavam colonizados por *E. najas* (observações D. Souza, S.M. Thomaz). De fato, lagoas são colonizadas somente por *E. najas* e embora *H. verticillata* inicie o crescimento, esta espécie não consegue sucesso nesses ecossistemas e desaparece logo após o desenvolvimento de poucos ramos (Sousa et al., 2010). Assim, para simular a resistência biótica encontrada *in situ*, os propágulos de *E. najas* foram plantados a priori (um mês de antecedência da liberação dos propágulos de *H. verticillata*). Com isso, esse plantio inicial das macrófitas nativas permitiu alcançar condições similares as encontradas nas lagoas, onde a macrófita nativa coloniza o local a priori, aumentando a habilidade competitiva contra a macrófita invasora. A nativa foi plantada para alcançar um gradiente. Foram utilizadas as seguintes densidades: 0, 1, 3, 7 e 12 indivíduos por mesocosmo. Esse delineamento experimental (série aditiva; Gibson et al., 1999) favorece a avaliação de diversos fatores (luz, herbivoria, germinação, stress hídrico) sobre uma espécie focal (*H. verticillata*) associados aos efeitos de um gradiente crescente de densidade de uma espécie associada (*E. najas*) e vem sendo utilizada em alguns experimentos com *H. verticillata* (Jiang et al., 2008; Mony et al., 2007; Van et al., 1999).

Três propágulos de *H. verticillata* medindo 15 cm foram liberados em cada unidade experimental. O experimento terminou após 60 dias, tempo suficiente para as macrófitas formarem dossel em alguns tratamentos. Ao longo deste período, foram medidos a temperatura, pH, concentração de oxigênio dissolvido e turbidez em intervalo de 20 dias. Amostras para aferir a concentração de nutrientes na água e amostras do sedimento para determinar concentração de matéria orgânica foram coletadas quando os propágulos de *H. verticillata* foram liberados e no final do experimento. Para análise de água e sedimento, foram coletadas amostras em três réplicas por tratamento, escolhidas aleatoriamente. As mesmas unidades experimentais foram amostradas no início e final do experimento. Amostras foram separadas e mantidas congeladas até o momento das análises. Para os nutrientes na água foi utilizada a técnica de determinação de N e P totais a partir de espectrofotometria simultânea (Mackereth et al., 1978; Reis et al., 1980) e para a concentração de MO foi

determinada a partir da queima de 10 g de material seco em mufla a 560 °C por quatro horas (Merritt and Cummins, 2002).

2.2 AVALIAÇÃO DAS VARIÁVEIS RESPOSTAS

A performance da espécie invasora foi analisada a partir do efeito de dois fatores sobre os seguintes traços biológicos: comprimento (cm), número de ramos laterais, biomassa seca total (g PS) e razão raiz/caule (g PS) de *H. verticillata*. Tanto para o comprimento quanto para os ramos laterais, todos os propágulos da invasora encontrados no final do experimento que estivessem enraizados, foram considerados na avaliação. Para isso foi considerada a média encontrada entre esses traços biológicos de acordo com o número de propágulos encontrados no final do experimento (que poderia variar de 0 a 3 propágulos). A biomassa seca da invasora e a razão raiz/caule para cada réplica foi somada como um todo, para representar esse traço biológico de cada réplica. O comprimento foi medido a partir de réguas graduadas, o número de ramos laterais foi medido a partir de contagem direta e a biomassa seca e razão raiz/caule foram conseguidas após secagem das plantas a 60° C durante 48 horas para alcançar um peso constante.

2.3 ANÁLISES ESTATÍSTICAS

Modelos lineares generalizados (GLM) foram utilizados para testar se o sucesso de colonização da macrófita invasora é negativamente afetado pela RB e se esse efeito é maximizado quando na presença de sedimentos com alta concentração de matéria orgânica. Os traços biológicos da invasora foram considerados como indicadores de sucesso. A resistência biótica foi medida pela biomassa da macrófita nativa. O tipo de sedimento em relação ao teor de MO, foi considerado como variável dummy. Tanto os efeitos únicos quanto à interação entre os fatores do experimento foram testados, de modo permitir testar se a resposta da invasora à resistência biótica é dependente do tipo de sedimento. A relação entre a variável resposta e as variáveis explanatórias foi modelada utilizando uma distribuição Gamma e uma função logarítmica de modo a considerar a super-dispersão e a linearização de tendências exponenciais (Lindsey, 1997). Pequenas constantes foram adicionadas às variáveis

respostas com o objetivo de eliminar valores iguais a zero, os quais são restritivos na modelagem Gamma (Smithson and Verkuilen, 2006).

Para avaliar diferenças entre as variáveis limnológicas, foram realizados testes t utilizando as médias dos tratamentos de cada tipo de sedimento, para avaliar se havia diferenças entre eles. As análises do GLM foram realizadas no software R (R Core Team, 2015) e os testes t foram realizados no software Statistica 7 (Statsoft, 2005). As hipóteses foram aceitas considerando como nível de significância de 5% ($\alpha = 0,05$).

3 RESULTADOS

Os fatores abióticos da água dos mesocosmos diferiram entre os tratamentos com sedimento de rio e da lagoa (Tabela 1). No entanto, a diferença encontrada para a porcentagem de matéria orgânica e a concentração de N e P totais da água era esperada, em função das maiores concentrações de nutrientes no sedimento orgânico. Os tratamentos com sedimento da lagoa apresentaram os maiores valores de turbidez ($3,92 \pm 2,02$ NTU), pH ($8,3 \pm 0,8$), concentração de matéria orgânica ($14 \pm 0,04$ % g PS) concentração de P ($29 \pm 12 \mu\text{g L}^{-1}$) e N ($723 \pm 116 \mu\text{g L}^{-1}$) (Tabela 1). Entre todos parâmetros apenas a concentração de oxigênio e a temperatura dos dois tipos de sedimentos não apresentaram diferença significativa (Tabela 1). Essa diferença encontrada para a porcentagem de matéria orgânica e a concentração de N e P totais da água era esperada, em função das maiores concentrações de nutrientes no sedimento orgânico.

Parâmetros Limnológicos	Médias (DPs)		
	Sed. Rio	Sed. Lagoa	Test-t (p)
Concent. Oxi- dissolvido(mg/L)	5,28±1,15	5,45±1,12	0,144
Turbidez (NTU)	1,85±0,95	3,29±2,02	<0,001
Temperatura (C°)	24,80±3,94	24,83±4,003	0,960
Ph	8,11±0,77	8,27±0,79	0,038
MO% g OS	3±0,06	14±0,04	0,008
[P] na água	9±2,4	29±12,2	<0,001
[N] na água	613±60,2	723±116,3	0,003

Tabela 1. Valores da medias e desvio-padrão das variáveis da água para os tratamentos de rio e lagoa (n=15 para cada tratamento). O valor de p menor do que 0,05 foi considerado significativo.

A biomassa seca total de *H. verticillata* foi significativamente afetada pelo tipo de sedimento, pela RB, mas não pela interação entre os dois fatores (Tabela 2). A biomassa *H. verticillata* foi maior no sedimento da lagoa, mas ela decresceu com o aumento da densidade de *E. najas* (Figura 1a). Esse decréscimo ocorreu na mesma intensidade no tratamento com sedimento da lagoa e no tratamento com sedimento do rio, conforme indicado pela falta de interação significativa entre os fatores tipo de sedimento e RB (Tabela 2; Figura 1a).

O número de ramos laterais de *H. verticillata* foi significativamente afetado pelo tipo de sedimento, pela RB e houve interação entre os fatores (Tabela 2). Houve um decréscimo do número de ramos laterais com o aumento da biomassa de *E. najas* mas isso ocorreu somente nas plantas que cresceram no sedimento da lagoa (Figura 1b). O número de ramos laterais do sedimento do rio obteve um discreto aumento com o aumento da biomassa de *E. najas* (Figura 1b). As tendências contrárias entre os dois tipos de sedimento é confirmada, a partir da interação significativa entre os dois fatores estudados (Tabela 2; Figura 1b).

O comprimento da invasora foi significativamente afetado pelo tipo de sedimento e pela RB, mas não houve interação significativa entre os dois fatores (Tabela 2). O comprimento foi maior no sedimento da lagoa, mas houve seu decréscimo conforme a biomassa de *E. najas* aumentou. No sedimento do rio a diminuição do comprimento foi menor do que comparada ao sedimento da lagoa (Figura 1c).

A razão raiz/caule de *H. verticillata* não foi significativamente afetada pelos dois fatores do experimento e nem pela interação entre eles (Tabela 2). Apesar de não significativo os valores desse traço biológico mostraram uma maior alocação de recursos para a parte aérea da planta, pois a maioria dos valores para os dois sedimentos se mantiveram entre 0 e 1g PS. (Figura 1 d).

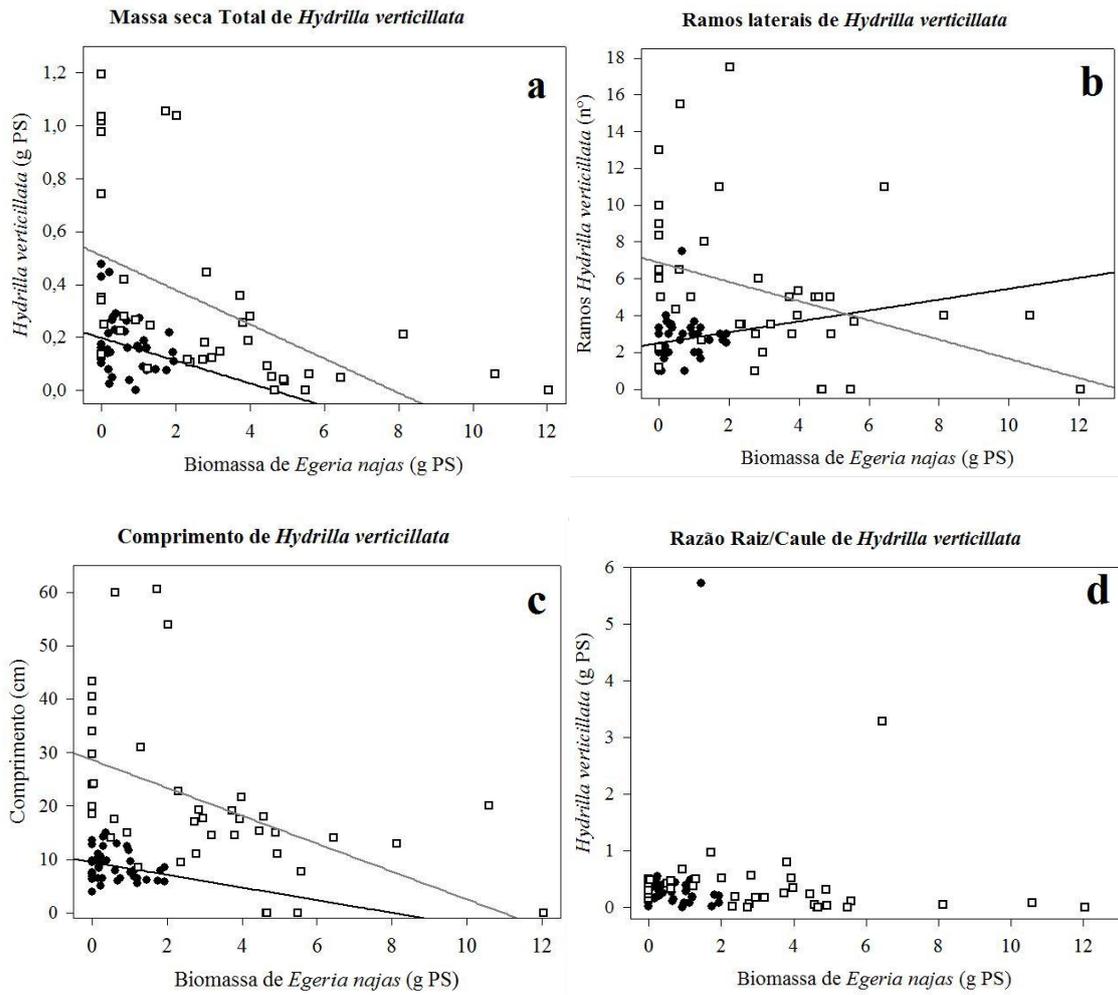


Figura 1 Atributos medidos de *H. verticillata* – massa seca total (g PS) (a); número de ramos laterais (b); comprimento (cm) (c) e razão raiz/caule (g PS) (d) nos diferentes tratamentos; com sedimento do rio (●) e sedimento da lagoa (□).

Atributos morfológicos	EP	t	P
Biomassa seca total			
Sedimento	0,3417	-3,969	<0,001
Resistência biótica	0,1964	-5,130	<0,001
Sedimento x Resistência biótica	0,3581	1,947	0,055
Ramos laterais			
Sedimento	0,2426	-5,154	<0,001
Resistência biótica	0,1394	-2,772	<0,001
Sedimento x Resistência biótica	0,2542	2,569	0,01
Comprimento			
Sedimento	0,2146	-6,149	<0,001
Resistência biótica	0,1234	-4,218	<0,001
Sedimento x Resistência biótica	0,2249	1,741	0,08
Razão raiz/caule			
Sedimento	0,5804	-1,089	0,2795
Resistência biótica	0,3335	-0,021	0,9831
Sedimento x Resistência biótica	0,6082	1,565	0,1218

Tabela 2: Resultados do GLM para os efeitos do sedimento (rio e lagoa), RB (densidade de *E. najas*) e a interação entre eles, sobre a massa seca, número de ramos laterais, comprimento, razão raiz/caule de *H. verticillata*. Valores de p menores que 0,05 foram considerados como significantes. EP: Erro padrão; t: estatística do GLM; p: valor de significância.

4 DISCUSSÃO

O efeito da concentração de MO e a presença de RB foram significativos e a interação entre os dois fatores ocorreu somente para o número de ramos laterais de *H. verticillata*, corroborando nossa hipótese. Ademais, o plantio a priori dos indivíduos da espécie nativa, simulando o que ocorre nas lagoas da planície, pode ter potencializado o efeito da RB sobre a invasora, por ter oferecido resistência, em função da competição, frente à espécie invasora. Os resultados evidenciam que *H. verticillata* pode crescer nos ambientes lânticos, no entanto a RB a priori reduz a sua biomassa. Tal constatação pode ajudar a explicar o motivo para que ela não consiga invadir as lagoas.

A biomassa seca de *H. verticillata* foi maior nos tratamentos com sedimento da lagoa do que no rio (Figura 1a), no entanto ela decresceu conforme a biomassa de *E. najas* aumentava em ambos os tipos de sedimento. Resultados experimentais evidenciaram que concentrações de MO variando entre 10 e 20% conseguem sustentar o crescimento de *H. verticillata*, mas seu crescimento torna-se reduzido após esse patamar (Silveira and Thomaz, 2015). As concentrações de MO do sedimento da lagoa utilizadas neste trabalho (14% em média) encontram-se nessa faixa de variação, o que explica o maior crescimento de *H.*

verticillata nos tratamentos com sedimento da lagoa. Este fato pode ser explicado pela elevada disponibilidade de nutrientes que sedimentos com alta concentração de MO possuem em relação a sedimentos com baixa concentração (Squires and Lesack, 2003). Esse aporte de nutrientes é responsável pelo forte crescimento de macrófitas (Carling et al., 2013; Hussner et al., 2009; Rattray et al., 1991). No entanto, é de conhecimento que *H. verticillata* possui como estratégia de crescimento, um baixo aumento em sua biomassa, direcionando energia para o alongamento dos caules (estiolamento), o que propicia alcançar camadas superficiais da coluna d'água dessa forma ela consegue um acesso à luz solar mais eficiente (Silveira et al., 2009).

Apesar de a disponibilidade de nutrientes para o crescimento de a espécie invasora ter sido suficiente, especialmente no tratamento da lagoa, a presença de RB diminuiu o crescimento da invasora e esse efeito é denso-dependente. De fato, embora *H. verticillata* tenha sido capaz de se estabelecer diante de reduzida densidade da *E. najas*, a invasora foi praticamente suprimida em elevadas densidades da nativa, especialmente no tratamento com sedimento da lagoa. Esse fato pode ter sido exacerbado pela presença a priori da competidora nativa, pois quando *H. verticillata* cresce conjuntamente com espécies nativas ela apresenta um efeito competitivo superior em condições favoráveis de luz ou nutrientes (Mony et al., 2007) encontraram resultados similares ao nosso mostrando que experimentos entre macrófitas nativas e invasoras utilizando as nativas a priori, podem ser utilizadas como estratégias de manejo para macrófitas invasoras. Porém, deve-se enfatizar que os efeitos da RB demonstrados neste estudo nem sempre são observados para *H. verticillata*, que em algumas situações alcança sucesso de colonização mesmo na presença de elevadas densidades de nativas. Um experimento recente usando a espécie nativa rasteira *Echinodorus tenellus* como fonte de resistência biótica demonstrou que *H. verticillata* alcançou o mesmo grau de sucesso independente da presença ou ausência da espécie nativa (Louback, dados não publicados). As diferenças entre os resultados de ambos os experimentos podem ser explicadas pelo tipo biológico das nativas, pois *E. najas* (usada neste estudo) forma dossel, assim como *H. verticillata*, enquanto *E. tenellus* é uma espécie rasteira que assim, oferece menor resistência à invasão.

O comprimento de *H. verticillata* demonstrou uma tendência similar a sua biomassa, ou seja, diminuiu com a elevação da biomassa de *E. najas* nos dois tipos de sedimento. Em ambientes lênticos a turbidez é mais alta, reduzindo a disponibilidade de luz para as

macrófitas aquáticas submersas (Engel and Nichols, 1994; Goldsborough and Kemp, 1988). No entanto, tais espécies apresentam um alongamento de seus ramos para alcançar níveis superiores da coluna d'água, resultando na formação de dosséis (Hofstra et al., 1999; Silveira et al., 2009; Zhang et al., 2013). O crescimento em comprimento pode ter sido resultado da maior disponibilidade de nutrientes e maior turbidez no sedimento da lagoa (Tabela 1). Esse maior crescimento é resultado da produção de tecidos fotossintéticos que fornecem um aporte maior de carboidratos que podem ser alocados para o crescimento de outras partes da planta (raízes para aumentar a absorção de nutrientes) (Cao et al., 2012; Silveira et al., 2009). Apesar disso, a competição com a espécie nativa pode ter diminuído a quantidade de nutrientes do sedimento e com isso *H. verticillata*, não conseguiu alcançar resultados expressivos ou ocorreu um possível sombreamento por parte da nativa sobre a invasora, o que não possibilitou seu alongamento. Assim, quando ocorre em elevada densidade, fica evidente que a espécie nativa não somente reduz o crescimento em biomassa, mas também, reduz o alongamento da exótica, ambos contribuindo para seu menor sucesso.

O número de ramos laterais mostrou tendências contrárias entre os dois tipos de sedimentos. No sedimento da lagoa o número de ramos laterais decresceu com o aumento da biomassa de *E. najas*, enquanto no sedimento do rio ocorreu o oposto. Li et al., (2015) encontraram resultados similares trabalhando com macrófitas provenientes de sedimentos do rio e lagoa. Em ambientes com alta disponibilidade de recursos a produção de novos ramos é maior do que quando os recursos estão escassos (Bonser and Aarssen, 2003). Alocar energia para a produção de novos ramos remete a uma estratégia de dispersão para *H. verticillata*, pois novos ramos podem se desprender dos ramos principais a partir da ação do fluxo da água e alcançar novos ambientes que podem ser colonizados por esses ramos (Zhang et al., 2013). A dispersão pode ser resultado da estratégia de crescimento da invasora, no qual além de ter o crescimento em comprimento, também produz novos ramos laterais, que por sua vez forma dosséis. Por outro lado, quando os recursos estão limitados ou a competição é mais intensa, há menor produção de novos ramos laterais por *H. verticillata* e o seu crescimento é bem afetado (Figura 1b), o que é corroborado por outros trabalhos (Silveira and Thomaz, 2015; Van et al., 1999).

A razão raiz/caule não apresentou diferença significativa entre os tratamentos e os fatores não tiveram influência sobre esse parâmetro. No entanto, a grande maioria dos valores para esse traço se mantiveram entre 0 e 1 gramas de peso seco (Figura 1d), independente do sedimento utilizado. Isso implica numa alocação maior de recursos para a parte aérea da

planta, indicando maior alocação de recursos em busca de luz por *H. verticillata*. Tal estratégia pode ser uma forma de diminuir a intensidade competitiva de *E. najas* (Van et al., 1999). A maior alocação de biomassa para as partes aéreas na invasora também pode ser resultado indireto do tipo de sedimento utilizado. No sedimento da lagoa, com uma quantidade maior de nutrientes, não houve necessidade de *H. verticillata* desenvolver mais raízes para aumentar sua absorção liberando recursos para o crescimento da parte aérea. No sedimento do rio, com a baixa quantidade de nutrientes, não foram oferecidas condições necessárias para que *H. verticillata* crescesse o bastante para evidenciar uma estratégia de crescimento.

Os efeitos prioritários foram utilizados para simular condições encontradas em ambientes lênticos da PIARP. Sobretudo, também foi aliada a combinação de um fator ambiental (concentração de MO) com um biótico (RB) junto aos efeitos prioritários. A presença de um competidor estabelecido pode alterar a resposta do estabelecimento de espécies invasoras (Young et al., 2016). Wainwright et al., (2012), encontraram que o plantio antecipado do competidor nativo antes da invasora ou até mesmo a presença de um fator ambiental que favoreça a nativa (chuvas), diminuiu o sucesso de estabelecimento da invasora. Possivelmente a presença antecipada do nativo, desempenha um gasto dos recursos (nutrientes e espaço) no local. A presença de ótimas concentrações de MO, possibilitou o crescimento da macrófita nativa e aumentou seu poder competitivo. Tal crescimento implicou na diminuição dos valores dos traços biológicos da macrófita invasora (sobretudo no número de ramos laterais). Com isso a RB pode ter um efeito ainda mais forte sobre o estabelecimento de espécies invasoras se forem aliados ao plantio prévio.

4.1 CONCLUSÃO

Compreender os mecanismos que regem o sucesso de espécies invasoras é de grande importância para o manejo correto dessas espécies. Evidenciou-se alguns fatores importantes para o insucesso no estabelecimento da macrófita invasora *H. verticillata*. Os ambientes lênticos que apresentam concentrações moderadas de matéria orgânica no sedimento são propícios para o crescimento de *H. verticillata*, conforme evidenciado pelos resultados de nosso experimento. Porém, os efeitos prioritários oferecidos por uma espécie nativa, especialmente quando a mesma se encontra em elevada densidade, parece ser o fator decisivo para o não estabelecimento da macrófita invasora em ambientes lênticos. No entanto, com a

grande gama de diversos outros fatores bióticos (p. ex., herbivoria) e abióticos (p. ex., radiação sub-aquática) que podem influenciar o processo de invasão, mais estudos devem ser realizados para fortalecer os argumentos apresentados neste trabalho. Contudo, a utilização de espécies nativas, deve ser empregada em projetos de manejo de *H. verticillata*. A abordagem dos efeitos prioritários nesse trabalho mostra como ela pode ser aliada aos trabalhos com espécies invasoras para explicar alguns insucessos de processos de invasão e também, novas técnicas que podem ser empregadas para o manejo de tais espécies (Young et al., 2016). O uso de experimentos que manipulem conjuntamente efeitos prioritários e outros fatores bióticos e abióticos certamente ampliará o conhecimento sobre os processos de invasão e sobre as possibilidades de reduzir o sucesso de macrófitas invasoras.

REFERÊNCIAS

- Barko, J. W.; Smart, R.M., 1986. Sediment-Related Mechanisms of Growth Limitation in Submersed Macrophytes. *Ecology* 1328–1340.
- Bini, L.M., Thomaz, S.M., Carvalho, P., 2010. Limnological effects of *Egeria najas* Planchon (Hydrocharitaceae) in the arms of Itaipu Reservoir (Brazil, Paraguay). *Limnology* 11, 39–47. doi:10.1007/s10201-009-0286-4
- Bonser, S.P., Aarssen, L.W., 2003. Allometry and development in herbaceous plants: Functional responses of meristem allocation to light and nutrient availability. *Am. J. Bot.* 90, 404–412. doi:10.3732/ajb.90.3.404
- Cao, J.J., Wang, Y., Zhu, Z.L., 2012. Growth response of the submerged macrophyte *Myriophyllum spicatum* to sediment nutrient levels and water-level fluctuations. *Aquat. Biol.* 17, 295–303. doi:10.3354/ab00484
- Carling, G.T., Richards, D.C., Hoven, H., Miller, T., Fernandez, D.P., Rudd, A., Pazmino, E., Johnson, W.P., 2013. Relationships of surface water, pore water, and sediment chemistry in wetlands adjacent to Great Salt Lake, Utah, and potential impacts on plant community health. *Sci. Total Environ.* 443, 798–811. doi:10.1016/j.scitotenv.2012.11.063
- Carlsson, N.O.L., Brönmark, C., Hansson, L.A., 2004. Invading herbivory: The golden apple snail alters ecosystem functioning in Asian wetlands. *Ecology* 85, 1575–1580. doi:10.1890/03-3146
- Chadwell, T.B., Engelhardt, K.A.M., 2008. Effects of pre-existing submersed vegetation and propagule pressure on the invasion success of *Hydrilla verticillata*. *J. Appl. Ecol.* 45, 515–523. doi:10.1111/j.1365-2664.2007.01384.x

- Connell, J.H., Slatyer, R.O., The, S., Naturalist, A., Dec, N.N., 1977. The University of Chicago Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization 111, 1119–1144.
- Cook, C.D.K., Urmi-König, K., 1984. A revision of the genus *Egeria* (hydrocharitaceae). *Aquat. Bot.* 19, 73–96. doi:10.1016/0304-3770(84)90009-3
- Cunha, E.R., Thomaz, S.M., Antoniazi Evangelista, H.B., Carniato, J., Souza, C.F., Fugi, R., 2011. Small-sized fish assemblages do not differ between a native and a recently established non-indigenous macrophyte in a neotropical ecosystem. *Nat. a Conserv.* 9, 61–66. doi:10.4322/natcon.2011.007
- Davis, M.A., 2009. *Invasion Biology*. Oxford University Press, Oxford.
- Davis, M. a, Grime, J.P., Thompson, K., Davis, A., Philip, J., 2000. in plant communities: Fluctuating resources a general of invasibility theory. *J. Ecol.* 88, 528–534. doi:10.1046/j.1365-2745.2000.00473.x
- De Meester, L., Vanoverbeke, J., Kilsdonk, L.J., Urban, M.C., 2016. Evolving Perspectives on Monopolization and Priority Effects. *Trends Ecol. Evol.* 31, 136–146. doi:10.1016/j.tree.2015.12.009
- Ehrenfeld, J.G., 2003. Effects of Exotic Plant Invasions on Soil Nutrient Cycling Processes. *Ecosystems* 6, 503–523. doi:10.1007/s10021-002-0151-3
- Elton, C.S., 1958. *The Ecology of Invasions by animals and plants*. The university of Chicago Press, Chicago.
- Engel, S. Nichols, S.A., 1994. Aquatic Macrophyte Growth in a Turbid Windswept Lake. *J. Freshw. Ecol.* 9, 97–109.
- Evangelista, H.B., Michelan, T.S., Gomes, L.C., Thomaz, S.M., 2016. Shade provided by riparian plants and biotic resistance by macrophytes reduce the establishment of an invasive Poaceae. *J. Appl. Ecol.* doi:10.1111/1365-2664.12791
- Gibson, D.J., Connolly, J., Hartnett, D.C., Weidenhamer, J.D., 1999. Designs for greenhouse studies of interactions between plants [review]. *J. Ecol.* 87(1)1-16, 1999 Feb. 386–391. doi:10.1046/j.1365-2745.2000.00467.x
- Goldsborough, W. J. Kemp, W.M., 1988. Light Responses of a Submersed Macrophyte: Implications For Survival in Turbid Tidal. *Ecology* 69, 1775–1786.
- Gurevitch, J., Fox, G.A., Wardle, G.M., Inderjit, Taub, D., 2011. Emergent insights from the synthesis of conceptual frameworks for biological invasions. *Ecol. Lett.* 14, 407–418. doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01594.x

- Hofstra, D., Clayton, J., Green, J., Auger, M., 1999. Competitive performance of *Hydrilla verticillata* in New Zealand. *Aquat. Bot.* 63, 305–324. doi:10.1016/S0304-3770(98)00125-9
- Huenneke, L.F., Hamburg, S.P., Koide, R., Mooney, H.A., Vitousek, P.M., 1990. Effects of Soil Resources on Plant Invasion and Community Structure in Californian Serpentine Grassland EFFECTS OF SOIL RESOURCES ON PLANT INVASION AND COMMUNITY STRUCTURE IN CALIFORNIAN SERPENTINE GRASSLAND'. *Source Ecol. Ecol.* 71, 478–491. doi:10.2307/1940302
- Hussner, a, Meyer, C., Busch, J., 2009. The influence of water level and nutrient availability on growth and root system development of *Myriophyllum aquaticum* 73–80.
- Jiang, J., Zhou, C., An, S., Yang, H., Guan, B., Cai, Y., 2008. Sediment type, population density and their combined effect greatly change the short-time growth of two common submerged macrophytes. *Ecol. Eng.* 34, 79–90. doi:10.1016/j.ecoleng.T2008.07.003
- Johnson, B.E., Cushman, J.H., 2007. Influence of a large herbivore reintroduction on plant invasions and community composition in a California grassland. *Conserv. Biol.* 21, 515–526. doi:10.1111/j.1523-1739.2006.00610.x
- Kardol, P., Souza, L., Classen, A.T., 2013. Resource availability mediates the importance of priority effects in plant community assembly and ecosystem function. *Oikos* 122, 84–94. doi:10.1111/j.1600-0706.2012.20546.x
- Levine, J. M., & D'antonio, C.M., 1999. Review of Evidence Linking Diversity and Invasibility. *Oikos* 15–26.
- Levine, J.M., Adler, P.B., Yelenik, S.G., 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecol. Lett.* 7, 975–989. doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00657.x
- Li, F., Zhu, L., Xie, Y., Jiang, L., Chen, X., Deng, Z., Pan, B., 2015. Colonization by fragments of the submerged macrophyte *Myriophyllum spicatum* under different sediment type and density conditions. *Sci. Rep.* 5, 11821. doi:10.1038/srep11821
- Lindsey, J.K., 1997. *Applying Generalized Linear Models*. Springer, New York.
- Lockwood, J.L., Cassey, P., Blackburn, T., 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends Ecol. Evol.* 20, 223–228. doi:10.1016/j.tree.2005.02.004
- Lonsdale, W., 1999. Concept Ts & Synthesis Global Patterns of Plant Invasions and the Concept of. *Ecology* 80, 8–11. doi:10.1890/0012-9658
- Mackereth, F. Y. H.; Heron, J., Talling, J.J., 1978. Water analysis: some revised methods for Limnologists. *Freshw. Biol. Assoc.* 36, 1–120.

- Merritt, R. W., Cummins, K. W., 2002. An Introduction to the aquatic insects of North America.
- Michelan, T.S., Thomaz, S.M., Bini, L.M., 2013. Native Macrophyte Density and Richness Affect the Invasiveness of a Tropical Poaceae Species. PLoS One 8. doi:10.1371/journal.pone.0060004
- Mony, C., Koschnick, T.J., Haller, W.T., Muller, S., 2007. Competition between two invasive Hydrocharitaceae (*Hydrilla verticillata* (L.f.) (Royle) and *Egeria densa* (Planch)) as influenced by sediment fertility and season. Aquat. Bot. 86, 236–242. doi:10.1016/j.aquabot.2006.11.007
- Naeem, S., Knops, J.M., Tilman, D., Howe, K.M., Kennedy, T., Gale, S., 2000. Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying extrinsic factors. Oikos 91, 97–108. doi:10.1034/j.1600-0706.2000.910108.x
- Pimm, S.L., Russell, G.J., Gittleman, J.L., Brooks, T.M., 1995. The Future of Biodiversity. Science (80-.). 269, 347–350. doi:10.1126/science.269.5222.347
- Ragonha, F.H., Takeda, A.M., 2014. Does richness of Oligochaeta (Annelida) follows a linear distribution with habitat structural heterogeneity in aquatic sediments? J. Limnol. 73, 146–156. doi:10.4081/jlimnol.2014.791
- Rattray, M.R., Howard-williams, C., Brown, J.M.A., 1991. Sediment and water as sources of nitrogen and phosphorus for submerged rooted aquatic macrophytes 40, 225–237.
- Reis, B. F. Zagatto, A. G. Jacintho, A. O. Krugg, F. J. Bergamin, F., 1980. Merging zones in flow injections analysis – Part 4. Simultaneous spectrophotometric determination of Total Nitrogen and Phosphorus in plant material. Anal. Chim. Acta 119, 305–311.
- Schultz, R., Dibble, E., 2012. Effects of invasive macrophytes on freshwater fish and macroinvertebrate communities: The role of invasive plant traits. Hydrobiologia 684, 1–14. doi:10.1007/s10750-011-0978-8
- 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. Aquat. Bot. 124, 85–91. doi:10.1016/j.aquabot.2015.03.004
- 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. Int. Rev. Hydrobiol. 94, 169–178. doi:10.1002/iroh.200811086
- Smithson, M., Verkuilen, J., 2006. A better lemon squeezer? Maximum-likelihood regression with beta-distributed dependent variables. Psychol. Methods 11, 54–71.

- doi:10.1037/1082-989X.11.1.54
- Sousa, W.T.Z., Thomaz, S.M., Murphy, K.J., 2010. Response of native *Egeria najas* Planch. and invasive *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle to altered hydroecological regime in a subtropical river. *Aquat. Bot.* 92, 40–48. doi:10.1016/j.aquabot.2009.10.002
- 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 Paran??, Brazil. *Hydrobiologia* 632, 65–78. doi:10.1007/s10750-009-9828-3
- Squires, M.M., Lesack, L.F.W., 2003. The relation between sediment nutrient content and macrophyte biomass and community structure along a water transparency gradient among lakes of the Mackenzie Delta. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 60, 333–343. doi:10.1139/f03-027
- Statsoft, 2005. *Statistica 7*.
- Stuble, K.L., Souza, L., Avolio, M., 2016. Priority effects: natives, but not exotics, pay to arrive late. *J. Ecol.* 104, 987–993. doi:10.1111/1365-2745.12583
- Team, R.C., 2015. *R Program*.
- Van, T.K., Wheeler, G.S., Center, T.D., 1999. Competition between *Hydrilla verticillata* and *Vallisneria americana* as influenced by soil fertility. *Aquat. Bot.* 62, 225–233. doi:10.1016/S0304-3770(98)00100-4
- Wainwright, C.E., Wolkovich, E.M., Cleland, E.E., 2012. Seasonal priority effects: Implications for invasion and restoration in a semi-arid system. *J. Appl. Ecol.* 49, 234–241. doi:10.1111/j.1365-2664.2011.02088.x
- Williamson, M.H., Fitter, A., 1996. The characters of successful invaders. *Biol. Conserv.* 78, 163–170. doi:10.1016/0006-3207(96)00025-0
- Young, T.P., Chase, J.M., Huddleston, R.T., 2001. Community Succession and Assembly Comparing , Contrasting and Combining Paradigms in the Context of Ecolonc al Restoration. *Ecol. Restor.* 19, 5–18. doi:10.3368/er.19.1.5
- Young, T.P., Stuble, K.L., Balachowski, J.A., Werner, C.M., 2016. Using priority effects to manipulate competitive relationships in restoration. *Restor. Ecol.* 1–10. doi:10.1111/rec.12384
- Young, T.P., Zefferman, E.P., Vaughn, K.J., Fick, S., 2014. Initial success of native grasses is contingent on multiple interactions among exotic grass competition, temporal priority, rainfall and site effects. *AoB Plants* 7, 1–9. doi:10.1093/aobpla/plu081

- Zefferman, E.P., 2015. Experimental tests of priority effects and light availability on relative performance of *Myriophyllum spicatum* and *Elodea nuttallii* propagules in artificial stream channels. *PLoS One* 10, 1–14. doi:10.1371/journal.pone.0120248
- Zhang, X., Liu, X., Ding, Q., 2013. Morphological responses to water-level fluctuations of two submerged macrophytes, *Myriophyllum spicatum* and *Hydrilla verticillata*. *J. Plant Ecol.* 6, 64–70. doi:10.1093/jpe/rts009
- 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 Evol. Biol.* 15, 95. doi:10.1186/s12862-015-0381-6