

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

THAMIS MEURER

**Aspectos ecológicos associados à duas diferentes espécies de macrófitas submersas
enraizadas**

Maringá
2015

THAMIS MEURER

Aspectos ecológicos associados à duas diferentes espécies de macrófitas submersas enraizadas

Tese 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 Doutor em Ciências Ambientais.
Área de concentração: Ciências Ambientais.
Orientador: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz

Maringá
2015

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

M598a Meurer, Thamís, 1986-
Aspectos ecológicos associados à duas diferentes espécies de macrófitas submersas enraizadas / Thamís Meurer. -- Maringá, 2015.
60 f. : il.

Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2015.
Orientador: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz.

1. *Egeria najas* Planch. (Hydrocharitaceae) "lodinho branco" – Ecologia - Lagos rasos – Planície de inundação – Alto rio Paraná. 2. *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae) "hydrilla" – Invasibilidade – Planície de inundação – Alto rio Paraná. 3. Macrófitas submersas enraizadas – Ecologia – Lagos rasos – Planície de inundação – Alto rio Paraná. 4. Macrófitas submersas enraizadas – Invasões biológicas – Resistência biótica – Planície de inundação – Alto rio Paraná 5. Macrófitas aquáticas exóticas. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -584.7317631809816
NBR/CIP - 12899 AACR/2

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

THAMIS MEURER

Aspectos ecológicos associados à duas diferentes espécies de macrófitas submersas enraizadas

Tese 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 Doutor em Ciências Ambientais pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

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

Prof.^a Dr.^a Norma Catarina Bueno
Universidade Estadual do Oeste do Paraná (Unioeste)

Prof.^a Dr.^a Sandra Andréa Pierini
Centro de Ensino Superior de Maringá (UniCesumar)

Prof.^a Dr.^a Luzia Cleide Rodrigues
Universidade Estadual de Maringá (UEM)

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

Aprovada em: 05 de outubro de 2015.

Local de defesa: Bloco H-90, sala 5, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

Dedico à minha família e todos que contribuíram para a realização deste trabalho.

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz, que através de seu caráter e ética tangíveis, nos oferece lições magnas sobre profissionalismo. Gratidão por ter me escancarado as portas da ciência, por todos os ensinamentos, compreensão, confiança e em especial pela amizade.

Ao Prof. Dr. Roger Paulo Mormul pelas essenciais contribuições à minha formação.

Aos Docentes, Biólogos e Colaboradores que ao longo dos anos construíram com o próprio suor e dedicação a esplendorosa estrutura física e intelectual do PEA/Nupelia.

Aos colaboradores e amigos do Laboratório de Macrófitas Aquáticas, a quem devo eterna gratidão pelo companheirismo, apoio e ensinamentos: Mariana C. Teixeira, Thaisa S. Michelan, Eduardo R. da Cunha, José V. B. Fasoli, Fabielle M. Bando, Nayara L. Franco, Heloísa B. A. Evangelista, Marcio J. Silveira e Emanuel G. C. Silva.

Aos nossos queridos Valdenir e Tião, que acompanharam todo o trabalho de campo.

Ao Conselho Nacional de Pesquisas (CNPq).

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

Ao Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupelia).

À Biblioteca Setorial do Nupelia, nominalmente à Maria Saete e João.

À Aldenir e Jocemara.

Aos queridos amigos que fiz ao longo desta jornada (amada turma de 2012).

Às doces amigas do peito Patrícia, Thaísa, Vivian, Natália, Juliana, Thaís, Louizi e Bia.

Aos meus pais e irmão.

Ao Fernando e Matheus, que me permitem sentir com maior intensidade o doce sabor desta travessia chamada vida.

“O pensar é para o homem, o que o voar é para os pássaros”
A. Einstein

Aspectos ecológicos associados à duas diferentes espécies de macrófitas submersas enraizadas

RESUMO

As macrófitas submersas enraizadas desempenham diferentes papéis nos ecossistemas aquáticos e sua dinâmica é influenciada por diferentes fatores bióticos e abióticos. Aspectos ecológicos associados às espécies *Egeria najas* Planch. e *Hydrilla verticillata* (Lf) Royle (Hydrocharitaceae) são abordados. Através de dados obtidos ao longo de um ano de amostragem em uma lagoa, a espécie *E. najas* foi estudada sob a teoria dos estados estáveis alternativos. Detectou-se a coexistência de estados alternativos em uma lagoa de planície de inundação tropical e discutiu-se os fatores envolvidos na ocorrência simultânea dos estados alternativos. Os resultados indicam que os estados de água turbida e ausência de macrófitas e os estados de águas claras e dominância de *E. najas* são mantidos por múltiplos fatores, principalmente a radiação e o efeito local das macrófitas. Posteriormente, as espécies *E. najas* e *H. verticillata* foram estudadas sob a hipótese da resistência biótica através de uma série de experimentos. Os efeitos das interações bióticas entre as macrófitas e os moluscos *Pomacea canaliculata* (Lamarck, 1822), consumidor de macrófita e *Physa acuta* (Draparnaud, 1805), consumidor de epífiton, bem como os efeitos destas interações com o insucesso do estabelecimento da exótica invasora *H. verticillata* em lagoas associadas ao rio Paraná foram discutidos. Os resultados dos experimentos indicaram que o molusco *P. canaliculata* possui preferência alimentar por *H. verticillata* e pode conferir resistência biótica ao ambiente invadido através do consumo da biomassa da macrófita e que *P. acuta* aumentou sua atividade de acordo com a disponibilidade alimentar, mas não afetou a performance das macrófitas sob as condições experimentais estabelecidas.

Palavras-chave: Ecologia de invasão. Lagos rasos. Molusco. Planície de inundação. Predação.

Ecological aspects associated to two different species of rooted submerged macrophytes

ABSTRACT

Rooted submerged macrophytes play different roles in aquatic ecosystems and their dynamics are influenced by different biotic and abiotic factors. Ecological aspects associated to the species *Egeria najas* Planch. and *Hydrilla verticillata* (Lf) Royle (Hydrocharitaceae) are reported. Using data obtained during one year of sampling in a lake, the species *E. najas* was studied on the theory of alternative stable states. Coexistence of alternative states was detected and the factors involved in simultaneous occurrence of alternative states was discussed. The results indicate that the turbid water state and absence of macrophytes and the clear water state dominated with *E. najas* are maintained by multiple factors, mainly the radiation and the local effect of macrophytes. After, the species *E. najas* and *H. verticillata* were studied with the hypothesis of biotic resistance through a series of experiments. The effects of biotic interactions between macrophytes and the snails *Pomacea canaliculata* (Lamarck, 1822), a macrophyte consumer and *Physa acuta* (Draparnaud, 1805), an epiphyton consumer, and the effects of these interactions with the failure of the establishment of exotic invasive *H. verticillata* in ponds associated with the Paraná River were discussed. The results of the experiments indicated that *P. canaliculata* indicated a feeding preference for *H. verticillata* and may confer biotic resistance to the invaded environment through the consumption of the macrophytes biomass and that *P. acuta* increases its activity according to the availability of food, but did not affected the performance of the macrophytes under the experimental conditions established.

Keywords: Invasion ecology. Shallow lakes. Mollusk. Floodplain. Predation.

Tese elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *Aquatic Botany* e *Freshwater Biology*. Disponível em: <http://www.elsevier.com/journals/aquatic-botany/0304-3770/guide-for-authors> e [http://onlineibrary.wiley.com/journal/10.1111/\(ISSN\)1365-2427/homepage/ForAuthors.html](http://onlineibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)1365-2427/homepage/ForAuthors.html), respectivamente.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	12
	REFERÊNCIAS.....	15
2	COEXISTÊNCIA DE ESTADOS DE ÁGUA CLARA E TÚRBIDA EM UMA LAGOA RASA DE PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO TROPICAL	
2.1	INTRODUÇÃO	19
2.2	MATERIAL E MÉTODOS	20
2.2.1	Área de estudo	20
2.2.2	Amostragem em campo	21
2.2.3	Análise dos dados	24
2.3	RESULTADOS	24
2.4	DISCUSSÃO	30
	REFERÊNCIAS	33
3	INTERAÇÃO BIÓTICA ENTRE MOLUSCOS HERBÍVOROS E AS MACRÓFITAS NATIVA <i>EGERIA NAJAS</i> PLANCH. E INVASORA <i>HYDRILLA VERTICILLATA</i> (LF) ROYLE	
3.1	INTRODUÇÃO	39
3.2	MATERIAL E MÉTODOS	42
3.2.1	Análise dos dados	45
3.3	RESULTADOS	46
3.4	DISCUSSÃO	50
	REFERÊNCIAS	54
4	CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	60

1 INTRODUÇÃO GERAL

Macrófitas submersas desempenham importante papel na estrutura e funcionamento dos ecossistemas aquáticos. Estes organismos respondem claramente ao estado trófico do ecossistema (Søndergaard *et al.*, 2010), podendo cobrir extensas áreas e gerar forte efeito positivo sobre a transparência da água quando em condições propícias ao seu crescimento (Scheffer *et al.*, 1993) ou reduzir sua contribuição na produção primária ao tornar-se menos abundantes ou ausentes frente a pobres condições de crescimento (Blindow *et al.*, 2006). Além disso, as macrófitas submersas aumentam a complexidade estrutural da coluna d'água (Jeppesen *et al.* 1997) e possuem reconhecida importância na dinâmica de nutrientes, sedimentação e ressuspensão de partículas (Barko e James, 1998). Podem também desempenhar um papel-chave na estruturação de outras comunidades, influenciando de forma direta e indireta a abundância e composição do bacterioplâncton (Wu *et al.*, 2007), fitoplâncton e zooplâncton (van Donk e van de Bund, 2002), epifíton (Blindow, 1987), invertebrados (Ali *et al.*, 2007) e peixes (Carniatto *et al.*, 2014).

Considerando-se os efeitos das macrófitas submersas enraizadas nas condições físicas e químicas do meio e na biota, estudos ecológicos abordando esses organismos em ecossistemas naturais e artificiais são importantes para a compreensão dos processos ecossistêmicos (Carpenter e Lodge, 1986). Desta forma, são discutidos diferentes aspectos ecológicos associados às espécies de macrófitas submersas enraizadas, *Egeria najas* Planch. e *Hydrilla verticillata* (Lf) Royle, o primeiro consistindo no estudo da teoria dos estados estáveis alternativos e o segundo no estudo da hipótese da resistência biótica.

A teoria dos estados estáveis alternativos postula que os ecossistemas podem manifestar diferentes estados de equilíbrio. Em lagos rasos esses diferentes estados de equilíbrio se alternam entre

estados de água clara, dominados por macrófitas, baixa turbidez e concentração de nutrientes e estados de água turbida, com maiores concentrações de nutrientes e fitoplâncton (Scheffer *et al.*, 1993). A alternância de estados, bem como sua manutenção, depende das interações bióticas e abióticas e embora tais interações se alterem de acordo com a latitude, quase a totalidade dos estudos envolvendo esta teoria tem sido desenvolvida em regiões temperadas, tendo a teoria sido estudada em ecossistemas de regiões tropicais apenas recentemente (Loverde-Oliveira *et al.*, 2009; Mormul *et al.*, 2012).

Observações de campo em uma lagoa localizada em uma planície de inundação tropical, em que parte do ecossistema apresenta águas claras dominadas pela espécie submersa *E. najas* enquanto outra parte permanece turbida e sem macrófitas, motivaram o estudo da existência simultânea de diferentes estados. Através do monitoramento da macrófita submersa enraizada *E. najas* e de variáveis físicas e químicas, investigou-se a existência de estados alternativos simultâneos em uma lagoa situada na planície de inundação do Alto Rio Paraná, os mecanismos que podem desencadear os diferentes estados e discutiu-se como a dinâmica deste ecossistema difere dos bem estudados lagos rasos das regiões temperadas.

Já no segundo capítulo desta tese as espécies de macrófitas submersas enraizadas *E. najas* e *H. verticillata* foram investigadas sob a perspectiva da ecologia de invasões, com o teste da hipótese da resistência biótica. É sabido que apesar de seu importante papel ecológico, quando as macrófitas submersas enraizadas apresentam crescimento excessivo podem comprometer a utilização dos recursos aquáticos (Thomaz, 2002) e causar impactos negativos em outras comunidades (Madsen, 1997). Ainda, quando a espécie de crescimento desenfreado é não-nativa os impactos podem ser ainda maiores, visto que podem levar à desestabilização das populações de espécies nativas, estrutura da comunidade e funções do ecossistema invadido (Vilà *et al.*, 2011). Nesse sentido, a introdução de espécies é uma das

maiores ameaças aos sistemas de elevada biodiversidade, como os brasileiros (Sala *et al.*, 2000; Michelan *et al.*, 2010).

Grande esforço tem sido despendido para compreender os motivos que fazem as diferentes espécies se tornarem invasoras, que tornam os ambientes suscetíveis à invasão e os impactos relacionados à invasão (Davis, 2009). A macrófita submersa enraizada *H. verticillata*, nativa da Ásia, e reconhecida como uma das plantas aquáticas invasoras mais danosas do mundo (Murphy, 1988) e apresenta elevado potencial invasor, podendo afetar as comunidades nativas e até mesmo processos ecossistêmicos (Sousa, 2011). Considerando o elevado potencial invasor de *H. verticillata*, estudos relacionados ao processo de invasão por essa espécie adquirem uma importância singular.

H. verticillata tem se estabelecido com sucesso em diferentes regiões, inclusive na planície de inundação do alto rio Paraná (Sousa, 2011), uma importante área de conservação federal devido sua diversidade regional (Thomaz *et al.*, 2009). Curiosamente, embora tenha se estabelecido com sucesso e infestado grandes áreas ao longo das margens do rio Paraná desde o seu primeiro registro em 2005 (Sousa *et al.*, 2009), a espécie não teve sucesso em se estabelecer nas lagoas associadas a este rio (Sousa, 2011). Um estudo recente investigou experimentalmente os efeitos da matéria orgânica do sedimento sobre o sucesso de *H. verticillata*, mas encontrou que os fatores manipulados não explicariam a ausência da espécie nas lagoas (Silveira e Thomaz, 2015). Sendo assim, testou-se a hipótese da resistência biótica, que afirma que as espécies introduzidas muitas vezes não conseguem invadir comunidades porque fortes interações bióticas com espécies nativas dificultam o seu estabelecimento e disseminação. Neste trabalho buscou-se responder através de uma série de experimentos como as interações entre duas espécies de molusco herbívoros (*Pomacea canaliculata* e *Physa acuta*) e duas espécies de macrófitas aquáticas submersas (*H. verticillata* e *E. najas*), poderiam

estar relacionadas ao insucesso da invasão destas lagoas por *H. verticillata*, apesar da intensa pressão de propágulos que essa macrófita exerce no local.

REFERÊNCIAS

- Ali, M.M., Mageed, A.A., Heikal, M. (2007) Importance of aquatic macrophyte for invertebrate diversity in large subtropical reservoir. *Limnologia – Ecology and Management of Inland Waters* 37(2):155-169.
- Barko, J.W., James, W.F. (1998) Effects of submerged macrophytes on nutrient dynamics, sedimentations and resuspension. pp 197-2014. *In* Jeppesen, E., Sondergaard, M., Christofferson, K. [eds.] *The structuring role of submerged macrophytes in lakes*. Ecological Studies, v.131. Springer.
- Blindow, I. (1987). The composition and density of epiphyton on several species of submerged macrophytes – the neutral substrate hypothesis tested. *Aquatic Botany* 29(2): 157-168.
- Blindow, I., Hargeby, A., Meyercordt, J., Schubert, H. (2006) Primary production in two shallow lakes with contrasting plant form dominance: a paradox of enrichment? *Limnology and Oceanography* 51: 2711– 2721.
- Carniatto, N., Fugi, R., Thomaz, S.M., Cunha, E.R. (2014) The invasive submerged macrophyte *Hydrilla verticillata* as a foraging habitat for small-sized fish. *Natureza e Conservação* 12(1):30-35.

- Carpenter, S.R., Lodge, D.M. (1986) Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. *Aquatic Botany* 26: 341–370.
- Davis, M.A. (2009) *Invasion biology*. Oxford University Press Inc., New York, 244p.
- Jeppesen, E., Sondergaard, M., Christofferson, K. (1997) The structuring role of submerged macrophytes in lakes. *Ecological Studies*, v.131. Springer.
- Love-de-Oliveira, S.M., Huszar, V.L.M., Mazzeo, N., Scheffer, M. (2009). Hydrology-Driven regime shifts in a shallow tropical lake. *Ecosystems* 12:807-819.
- Madsen, J.D., Smith, D.H. (1997) Vegetative spread of Eurasian watermilfoil colonies. *Journal of Aquatic Plant Management* 35:63–68.
- Michelan, T. S., Thomaz, S.M, Mormul, R.P, Carvalho, P. (2010) Effects of an exotic invasive macrophyte (tropical signal grass) on native plant community composition, species richness and functional diversity. *Freshwater Biology* 55: 1315–1316.
- Mormul, R.P., Thomaz, S.M., Agostinho, A.A., Bonecker, C.C., Mazzeo, N. (2012) Migratory benthic fishes may induce regime shifts in a tropical floodplain pond. *Freshwater Biology* 57:1592-1602.
- Murphy, K.J. (1988) Aquatic weed problems and their management: a review – I. The worldwide scale of the aquatic weed problem. *Crop Protection* 7: 232–248.
- Sala, O. E., Chapin, F.S., Armesto, J.J, Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzing, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A.,

- Oesterheld, M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, M., Wall, D.H. (2000) Biodiversity—global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770–1774.
- Scheffer, M., Hosper, S.H., Meijer, M.-L., Moss, B., Jeppesen, E. (1993) Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology & Evolution*, 8: 275–279.
- Silveira, MJ, Thomaz, SM (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.
- 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.
- Søndergaard, M., Johansson, L.S., Lauridsen, T.L., Jørgensen, T.B., Liboriussen, L., Jeppesen, E. (2010) Submerged macrophytes as indicators of the ecological quality of lakes. *Freshwater Biology* 55:893-908.
- Thomaz, S.M. (2002) Fatores ecológicos associados à colonização e ao desenvolvimento de macrófitas aquáticas e desafios de manejo. *Planta Daninha* 20: 21–33.

- Thomaz, S.M., Carvalho, P., Padial, A.A., Kobayashi, J.T. (2009) Temporal and spatial patterns of aquatic macrophyte diversity in the Upper Parana´ River floodplain. *Brazilian Journal of Biology* 69: 617–625.
- van Donk, E., van de Bund, W.J. (2002) Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto- and zooplankton communities: allelopathy versus other mechanisms. *Aquatic Botany* 72:261-274.
- Vilà, M., Espinar, J.L., Hejda, M., Hulme, P.E., Jarosík, V., Maron, J.L., Pergl, J., Schaffner, U., Sun, Y and Pysek, P. 2011. Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters* 14: 702–708
- Wu, Q.L, Zwart, G., Wu, J., Kanst-van-Agterveld, M.M., Liu, S., Hahn, M.W. (2007) Submerged macrophytes play a key role in structuring bacterioplankton community composition in the large, shallow, subtropical Tihu Lake, China. *Environmental Microbiology* 9(11):2765-2774.

2 COEXISTÊNCIA DE ESTADOS DE ÁGUA CLARA E TÚRBIDA EM UMA LAGOA RASA DE PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO TROPICAL

2.1 INTRODUÇÃO

Lagos rasos são definidos como lagos polimíticos que não estratificam por longos períodos, podem ser extensamente colonizados por macrófitas, têm profundidade média inferior a 3 metros, intensa interação sedimento-água (Scheffer, 1998) e tornaram-se o exemplo melhor descrito de ecossistema com estados estáveis alternativos (Scheffer e van Nes, 2007). A teoria dos estados estáveis alternativos para lagos rasos foi originalmente inspirada por observações que lagos tendem a alternar entre estados de água clara, caracterizado pela abundante cobertura de macrófitas submersas e baixa concentração de nutrientes na coluna d'água, e estados de água turbida, caracterizado pela ausência de macrófitas submersas, predominância de fitoplâncton e elevadas concentrações de nutrientes, especialmente o fósforo na coluna d'água (Scheffer et al., 1993).

As mudanças e a manutenção dos diferentes estados de equilíbrio dependem de diferentes interações bióticas e abióticas. Entre os diversos fatores abióticos e bióticos que desencadeiam mudanças de estado podemos citar o efeito ascendente da elevação das concentrações de nutrientes (Scheffer, 1998), a morfometria dos lagos (Scheffer e van Nes, 2007), o efeito descendente da presença de peixes predadores (Brönmark et al., 2010), flutuações no nível da água (Blindow et al., 1993), ou a combinação de diferentes fatores (Hargeby et al., 2004).

Os ecossistemas com estados alternativos mais investigados são lagos rasos de ambientes temperados (Scheffer e Carpenter, 2003), nos quais muitos trabalhos investigaram a estabilidade e os

mecanismos que desencadeiam os diferentes estados (Scheffer e van Nes, 2007; Scheffer e Jeppesen, 2007). Estudos mais recentes, no entanto, evidenciam que os mecanismos que operam nas mudanças e na manutenção dos estados alternativos em lagos tropicais e subtropicais diferem daqueles de lagos temperados. Por exemplo, a densidade de peixes de pequeno porte no interior de bancos de macrófitas é maior nos ambientes (sub)tropicais, fazendo com que o controle descendente do zooplâncton sobre o fitoplâncton seja maior em lagos temperados do que tropicais (Meerhoff et al., 2006, 2007).

Este trabalho resulta do monitoramento mensal realizado em uma lagoa diretamente conectada ao alto rio Paraná, que mantém estados distintos ao longo de seu comprimento: a região inicial, sob maior influência do rio Paraná devido à conexão permanente, e a região final, situada a aproximadamente um quilômetro da conexão com o rio, com águas claras dominadas por macrófitas submersas, enquanto a região central caracteriza-se por águas turbidas e ausência de macrófitas. Neste trabalho, através do monitoramento da macrófita submersa enraizada *E. najas*, variáveis físicas e químicas, investigou-se a existência de estados alternativos simultâneos em uma lagoa de planície subtropical, os mecanismos que podem desencadear os diferentes estados e discutiu-se como a dinâmica deste ecossistema difere dos bem estudados lagos rasos das regiões temperadas.

2.2 MATERIAL E MÉTODOS

2.2.1. Área de estudo

A planície de inundação do Alto Rio Paraná representa o último trecho do Rio Paraná em território brasileiro em que ainda existe um extensivo ecossistema do tipo rio-planície alagável. A planície suporta alta biodiversidade, apesar da intensa ocupação e atividade antropogênica do seu

entorno e tal diversidade é mantida, em grande parte, pela sazonalidade dos níveis de água (Agostinho et al., 2007). A flutuação sazonal do nível da água deve-se à dinâmica pluviométrica da bacia de drenagem e operação de barragens a montante. O período de águas altas ocorre entre novembro e março (estação chuvosa – primavera e verão) e o de águas baixas entre abril e outubro (estação seca – outono e inverno) e as flutuações do nível de água possuem média de $2,5 \text{ m.ano}^{-1}$ com amplitude registrada de cerca de 7,5m. Sua paisagem é um complexo mosaico que inclui lagoas, canais secundários, ilhas e praias (Agostinho et al., 2004, 2008).

A lagoa estudada situa-se na ilha Mutum ($22^{\circ}44'57,39''\text{S}$, $53^{\circ}15'35,78''\text{O}$). Essa lagoa é um tipo de ambiente que é regionalmente conhecido como “ressaco”, que se caracteriza pela conexão permanente com o rio Paraná através da porção inferior. Diferentemente de outras lagoas, a conexão é direta, não havendo um canal de ligação, o que confere uma característica bastante dinâmica ao ambiente, em termos de trocas de água com a calha do rio e proporciona um gradiente de condições ambientais e biológicas ao longo da lagoa (Sousa et al., 2011). A lagoa tem área de 3 hectares, comprimento de 1.146,4m, profundidade média de 1m e vegetação ripária bem preservada (Figura 1).

2.2.2. Amostragem em campo

As amostragens foram feitas mensalmente entre outubro de 2013 e outubro de 2014 em oito transectos (T1 a T8) com distância aproximada de 120 metros entre si, demarcados na lagoa ao longo de um gradiente de distância do Rio Paraná, estando o primeiro transecto (T1) no encontro das águas do rio com a lagoa e o oitavo (T8) na região mais distante em relação ao rio (Figura 1). Dados de turbidez (NTU), condutividade ($\mu\text{S.cm}^{-1}$), pH e oxigênio dissolvido (mg.L^{-1}) foram mensurados na

sub-superfície da coluna da água (0-0,5m), enquanto as medidas de profundidade (m) foram obtidas com régua graduada. As medidas de profundidade foram obtidas na região central de cada transecto, enquanto as demais variáveis foram determinadas em três pontos em cada transecto, sendo um na região central, um na margem esquerda e outro na margem direita, dos quais utilizou-se a média para interpretação. Amostras de água para a quantificação do fósforo total (mg.L^{-1}) foram coletadas na sub-superfície (0-0,5m) da região central de cada transecto e as concentrações determinadas segundo Mackereth et al. (1978). Os dados amostrados em janeiro e junho de 2014 foram desconsiderados.

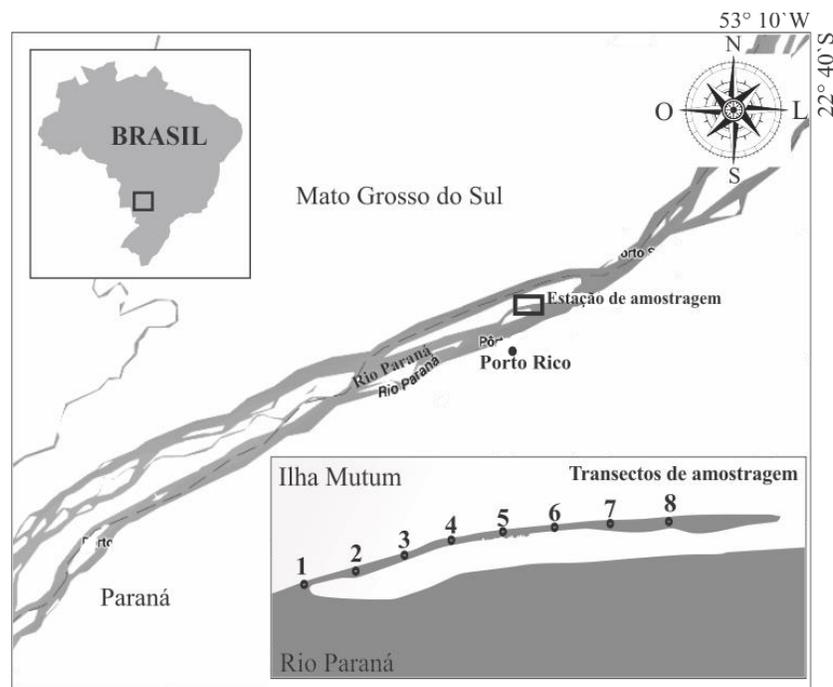


Fig. 1. Localização da lagoa estudada ($22^{\circ}44'57,39''\text{S}$, $53^{\circ}15'35,78''\text{O}$) na planície de inundação do Alto Rio Paraná e pontos de coleta.

A abertura do dossel ($^{\circ}$) foi medida utilizando um transferidor semicircular acoplado a um prumo a fim de analisar a influência do sombreamento da vegetação ripária sobre a lagoa. O observador posicionado no ponto de amostragem e orientado perpendicularmente à linha da margem,

mediu a abertura com visão alinhada através da base do transferidor (arco virado para baixo), focando a visão na região mais alta da copa das árvores. O ângulo marcado pelo prumo indicou a abertura do dossel do observador em direção ao litoral. O mesmo procedimento foi feito no outro lado e a abertura do dossel foi obtida a partir da soma das duas medidas. Assumimos que maiores aberturas de dossel permitem maiores exposições à radiação solar que aberturas de dossel menores, já que o ambiente amostrado está posicionado aproximadamente perpendicular à rota do sol (Bando et al., 2015).

A abundância das macrófitas aquáticas submersas, representada exclusivamente pela espécie *Egeria najas*, foi determinada utilizando-se um sistema que permitiu integrar a cobertura e a densidade de *E. najas* ao longo dos transectos. Com o barco sendo movimentado lentamente de uma margem à outra ao longo de cada transecto, um garfo coletor era passado oito vezes do fundo até a superfície da água para o registro da presença (ou ausência) de *E. najas*. Simultaneamente a quantidade de macrófitas presente em cada garfo era registrada, variando de um, quando escassa, até três, quando abundante (1 = escassa, 2 = moderada, 3 = abundante; modificado de Hauxwell et al. 2010). Para estimar abundância das macrófitas em cada transecto, multiplicou-se o número de vezes em que as macrófitas estavam presentes no garfo coletor (0-8) com a quantidade presente em cada garfada (1-3), variando de zero quando ausentes até 24 quando abundantes em todas as garfadas (*por exemplo*: 8 garfadas sem macrófitas = 0; 8 garfadas com macrófitas abundantes = 24; das 8 garfadas, 4 com macrófitas abundantes e 4 com macrófitas escassas = $4 \times 3 + 4 \times 1 = 16$).

2.2.3 Análise dos dados

A relação entre todas as variáveis foi verificada com uma matriz de correlação de ranking de Spearman. Como a amostragem foi realizada mensalmente durante um ano em transectos distribuídos ao longo da lagoa, empregamos uma análise de componentes principais (PCA) para sumarizar os dados e verificar se os períodos de coleta e os transectos estariam segregados segundo suas variáveis ambientais. A regra de parada *Random-Lambda* foi usada para decidir quantos eixos da PCA deveriam ser interpretados (Peres-Neto et al., 2005). Uma análise de variância unifatorial (*one-way* ANOVA) foi realizada com os escores dos eixos retidos para interpretação, a fim de verificar se a média dos grupos segregados pela PCA diferiam estatisticamente entre si. O teste de Shapiro-Wilk foi realizado para verificar a normalidade de todas as variáveis. Finalmente, para avaliar se os dados obtidos na primeira amostragem estavam significativamente correlacionados com os dados obtidos nas amostragens subsequentes, aplicamos uma correlação de ranking de Spearman, usando uma matriz contendo as variáveis mensuradas em campo nas linhas e os períodos de amostragem nas colunas (Out-13, ..., Out-14). Assim, a primeira amostragem pode ser comparada com todas as demais, uma a uma (Mormul et al., 2012). As análises e os gráficos foram feitos com os softwares Statistica 7.0 (StatSoft Inc., 2007) e Pc-Ord 6 (McCune e Mefford, 2011).

2.3 RESULTADOS

As concentrações de fósforo total variaram acentuadamente durante o período de coleta (7-143 $\mu\text{g.L}^{-1}$). Considerando a variação espacial, as concentrações de fósforo total da água aumentaram gradativamente do primeiro ao último transecto. A turbidez também apresentou ampla variação (1,2-12

NTU) e seus valores médios aumentaram ao longo dos transectos, com valores baixos nas estações mais próximas da abertura da lagoa e maiores nas mais distantes, tendo o T6 apresentado o maior valor médio para esta variável. O pH variou entre 6,2 e 8,9, com o T1 apresentando a maior média (7,76) e o T6 a menor média entre os transectos (6,74). O OD variou entre 1,4 mg.L⁻¹ e 10,1 mg.L⁻¹, com as menores médias observadas nos transectos intermediários T4, T5 e T6. A profundidade variou ao longo do período de amostragem de 0,2m no T5 a 3,7m no T3, apresentando o transecto T3 a maior média de profundidade.

As macrófitas submersas estavam representadas exclusivamente pela espécie *Egeria najas*. A abundância de macrófitas submersas ao longo da lagoa variou em um gradiente, desde locais com densos bancos, que cobriam completamente o transecto, atingindo a superfície da água (T1, T7, T8), a locais com ausência de macrófitas (T5) (Figura 2). A abertura do dossel também variou em um gradiente. Os transectos T1, T3, T7 e T8, estavam localizados em regiões com grande abertura de dossel (117°-142°), T2 e T4 em regiões com abertura menor (67° e 70°, respectivamente), mas ainda permitindo a incidência de radiação, T6 apresentava abertura de dossel reduzida (27°) e o T5 estava localizado em uma região em que o dossel das árvores da região marginal fechava-se completamente acima da lagoa (0°), limitando a incidência de radiação. Ao longo do período de coleta, em função da flutuação do nível da água, o transecto 1 encontrou-se seco, enquanto os transectos 7 e 8 tornaram-se inacessíveis à navegação, notando-se nesses meses a ausência dos referidos transectos (Fig 2).

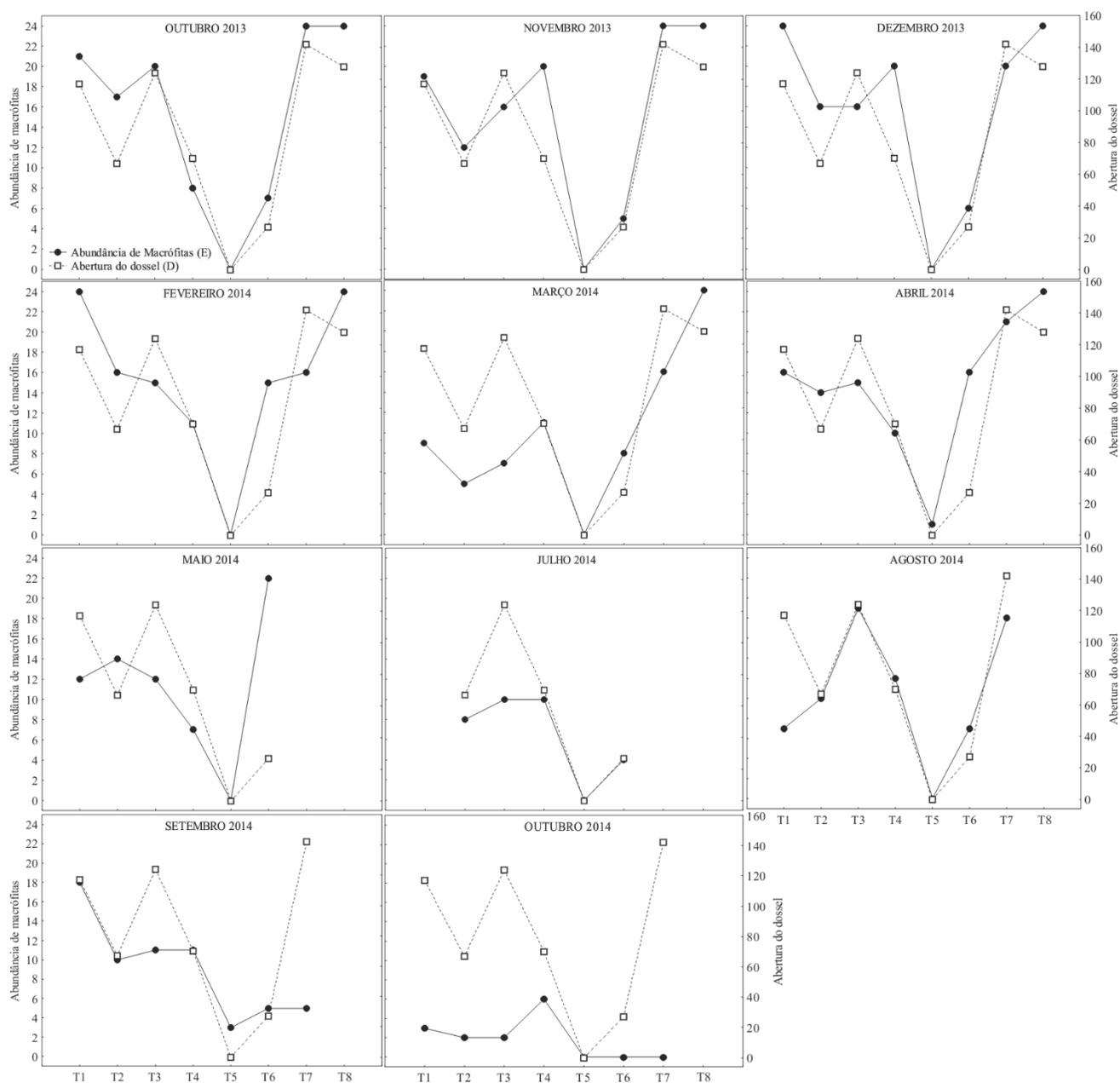


Fig. 2. Abundância de macrófitas submersas (eixo Y lado esquerdo) e abertura do dossel (eixo Y lado direito) da vegetação ripária sobre a lagoa observada nos transectos em cada mês de coleta.

A correlação de ranking de Spearman permitiu explorar as relações significativas entre as variáveis ($p < 0,05$). O teste mostrou correlação positiva entre a abundância de macrófitas e a abertura do dossel ($r = 0,64$), pH e oxigênio dissolvido ($r = 0,64$), fósforo e turbidez ($r = 0,56$), abundância de macrófitas e pH ($r = 0,35$), abundância de macrófitas e oxigênio dissolvido ($r = 0,35$), profundidade e pH ($r = 0,33$) e oxigênio dissolvido e abertura de dossel ($r = 0,29$). O teste mostrou também as correlações negativas entre fósforo e oxigênio dissolvido ($r = -0,52$), fósforo e pH ($r = -0,49$), fósforo e profundidade ($r = -0,36$), turbidez e oxigênio dissolvido ($r = -0,30$), condutividade e oxigênio dissolvido ($r = -0,24$) e abundância de macrófitas e fósforo ($r = -0,23$).

A PCA foi usada para sumarizar os dados e examinar as relações multivariadas dos transectos amostrados e dos períodos de coleta, caracterizando-os segundo suas condições ambientais. A regra de parada *Rnd-Lambda* selecionou os dois primeiros eixos da PCA para interpretação. Juntos, os Eixos 1 e 2 explicaram 54,25% da variabilidade dos dados. O Eixo 1 (autovalor = 2,67) explicou 34,06% da variabilidade dos dados, influenciado positivamente pelas variáveis OD (0,48), pH (0,43), abertura de dossel (0,36) e abundância de macrófitas (0,34) e negativamente pela turbidez (-0,37) e fósforo (-0,33). O diagrama de ordenação da PCA evidenciou uma segregação entre os transectos (Fig. 3A), embora não tenha evidenciado segregação dos meses de coleta (Fig. 3B), sendo aqueles dominados por macrófitas e com maior abertura de dossel e menor turbidez (T1, T2, T3, T7 e T8) posicionados do lado direito do eixo 1 e aqueles com maior turbidez, abertura de dossel reduzida e escassez ou ausência de macrófitas (T4, T5 e T6) posicionados principalmente do lado esquerdo do eixo 1. As ANOVAs unifatoriais realizadas com os escores dos eixos 1 e 2 da PCA apresentaram diferença significativa entre a média desses dois grupos de transectos (Eixo 1: $F(1,78)=63,5$, $p < 0,001$; Eixo 2: $F(1,78)=16,3$,

$p < 0,001$), evidenciando que a lagoa possui simultaneamente estados alternativos de águas claras e com elevada abundância de macrófitas submersas e de águas túrbidas e ausência de macrófitas.

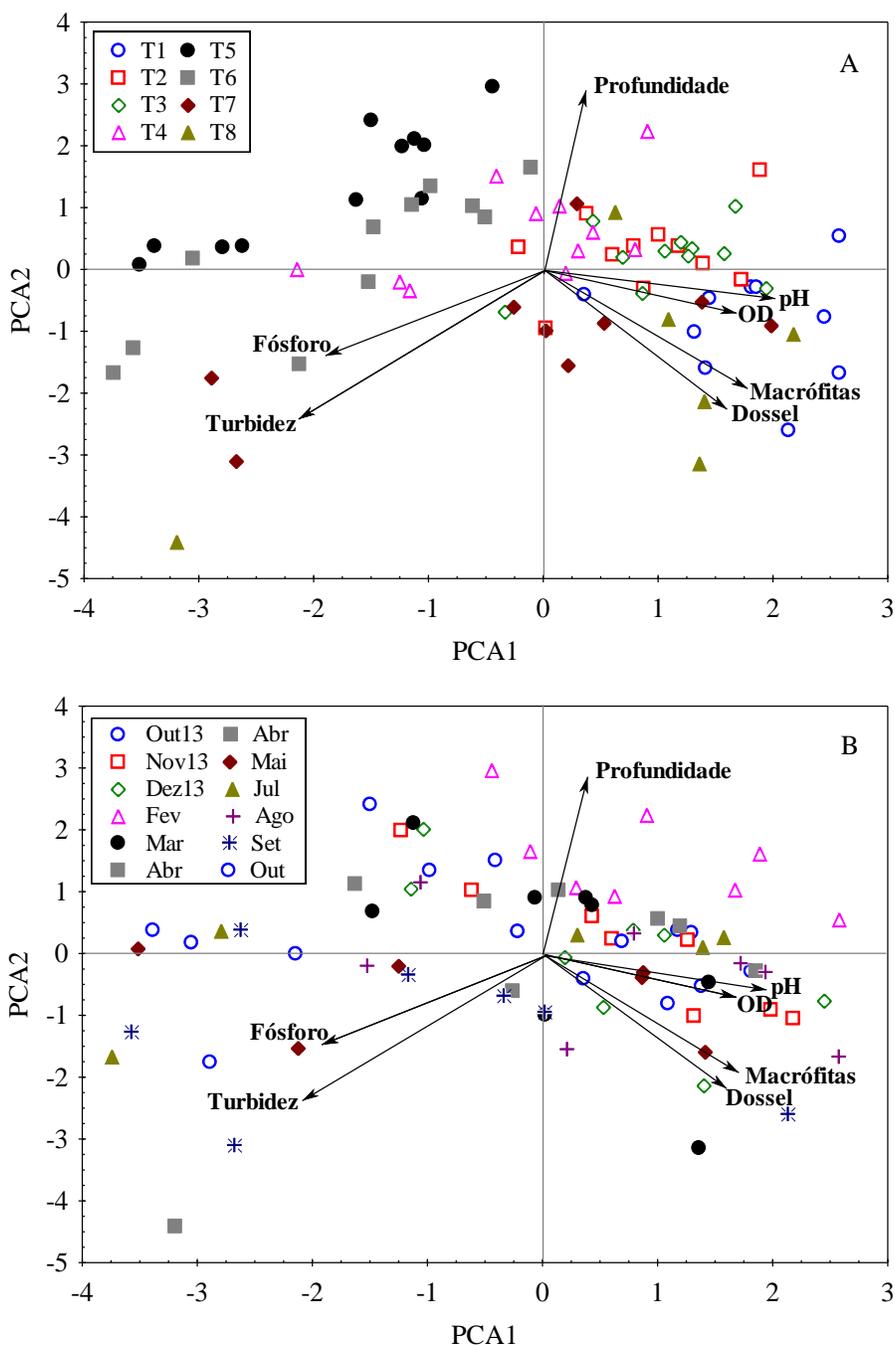


Fig 3. Distribuição dos transectos (A) e dos períodos de coleta (B), segundo suas variáveis ambientais, resumida pela Análise de Componentes Principais.

Por fim, uma Correlação de Spearman foi realizada para verificar se o conjunto de variáveis obtidos na primeira amostragem correlacionava-se com o conjunto de variáveis obtidos nas amostragens subsequentes. Os grupos de água clara e água turbida identificados pela PCA foram considerados separadamente. Conforme os resultados obtidos, apesar das condições se alterarem ao longo do tempo, a área com água clara e predominância de macrófitas parece mais estável do que a com água turbida, apresentando uma queda na última coleta, o que pode estar relacionado à drástica redução no nível de água observada a partir deste período. Assim, observamos que as condições de água clara e turbida ocorrem simultaneamente e estes estados se mantêm ao longo do tempo (Fig. 4).

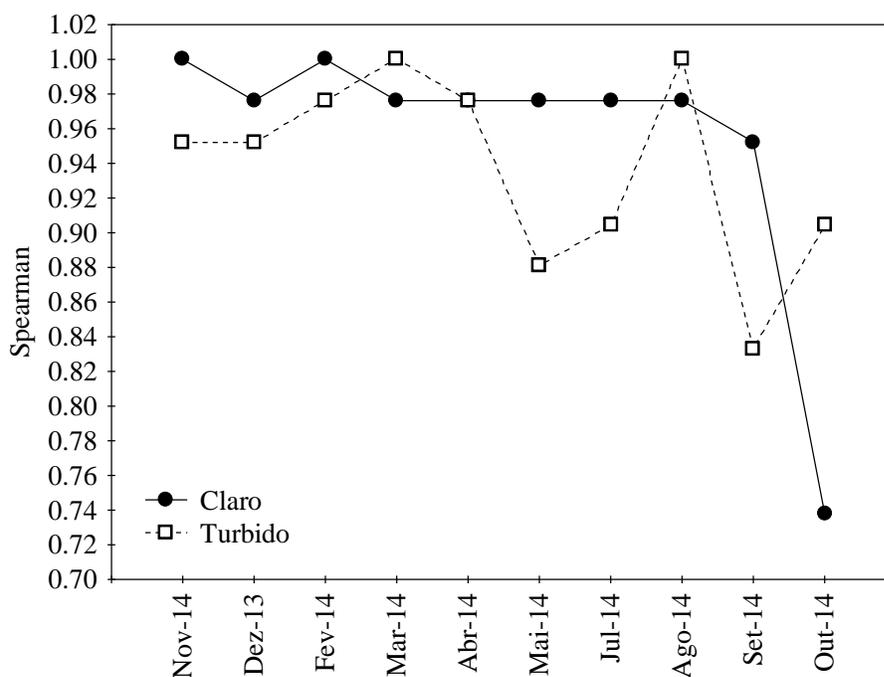


Fig. 4. Correlação de ranking de Spearman ao longo das coletas, entre a primeira amostragem e as amostragens subsequentes, para os transectos classificados como água clara e turbida.

2.4 DISCUSSÃO

As relações do teor de fósforo da água, cobertura de macrófitas e abertura de dossel com as demais variáveis indicam claramente o efeito da abertura do dossel sobre a abundância de macrófitas e o efeito da abundância de macrófitas sobre parâmetros como pH e OD, alterados na produção primária. Observamos ainda, que há um aumento nos valores de fósforo quando a abundância de macrófitas é reduzida e que o aumento do fósforo ocorre em maiores valores de turbidez.

Para compreendermos a dinâmica dos lagos rasos é necessário compreendermos os mecanismos e processos que mantêm os diferentes estados alternativos ou que promovem a transição entre eles (Brönmark et al., 2010). Em lagos rasos, há uma gama de mecanismos que desencadeiam a ocorrência e manutenção dos estados de águas claras e túrbidas (Scheffer et al., 1993). Considerando que a lagoa é um ambiente conectado, o estado de águas claras observado nos transectos mais próximos à conexão com o rio pode ser facilitado pelo fluxo de água do rio. Um recente estudo em ambiente tropical atribuiu o aumento na transparência da água durante o período de águas altas à descarga hidráulica (Loverde-Oliveira et al., 2009), que controla o desenvolvimento planctônico lavando nutrientes e algas, impedindo um grande crescimento de sua biomassa (Hilton et al., 2006; Hilt et al., 2011). Junto à descarga hidráulica, a abertura do dossel das árvores marginais permite a incidência de radiação no local, levando à dominância de macrófitas, o que deve reforçar a manutenção do estado de águas claras.

Em seguida, temos transectos caracterizados por águas túrbidas e ausência de macrófitas. Em regiões temperadas, uma das principais causas que impulsionam o estado de águas túrbidas é o grande aporte de nutrientes para o ecossistema (Scheffer, 1998). Entretanto, este não é o mecanismo que desencadeia o estado de águas túrbidas em nosso ambiente. A redução da abertura do dossel acima da lagoa promove uma limitação na disponibilidade de luz, reduzindo a possibilidade de estabelecimento

das macrófitas. O efeito de sombreamento sobre o lago provocado pela redução da abertura do dossel da vegetação ripária, atua como um importante filtro ambiental, influenciando negativamente as macrófitas ao regular a quantidade de luz incidente, podendo ter efeito sobre sua biomassa (Wood et al., 2012), crescimento (Wilcock et al., 2004) e riqueza (Bando et al., 2015). A drástica redução de macrófitas neste trecho submetido a menor incidência solar, leva-o conseqüentemente a apresentar elevados valores de fósforo na água e turbidez, duas variáveis positivamente correlacionadas e típicas indicadoras de um estado alternativo.

Na porção distal da lagoa, em relação à conexão com o rio, o dossel da vegetação ripária se abre e diminui o efeito do sombreamento sobre o lago, reduzindo as limitações por luz sobre os produtores primários. Nestes transectos, encontramos novamente uma extensa cobertura de macrófitas e um estado de águas claras, possivelmente efeito das próprias macrófitas. Lagos rasos com uma grande cobertura de macrófitas apresentam maior transparência da água quando comparados com aqueles que são pouco colonizados por elas, pois a vegetação aumenta a transparência da água, criando um mecanismo de retroalimentação positivo sobre a própria vegetação submersa (Scheffer, 1998). Este feedback positivo entre abundância de vegetação submersa e a transparência da água corrobora a teoria dos estados alternativos em lagos rasos. Um outro estudo realizado em ambiente semelhante ao abordado em nosso trabalho demonstrou que a porção distal da lagoa, em relação ao rio, apresentava maior concentração de fósforo na água e maior turbidez do que as outras porções (Sousa et al., 2011). Essa lagoa não era colonizada por macrófitas submersas e, assim, esses resultados contraditórios aos nossos reforçam nossa inferência sobre a importância das macrófitas submersas na manutenção do estado de águas claras na lagoa que estudamos.

Recentemente, estados alternativos com a predominância de macrófitas flutuantes e elevada concentração de nutrientes foram reconhecidos em lagos tropicais (Scheffer e van Nes, 2007; Meerhoff e Jeppesen, 2010), inclusive em lagoas de planície de inundação (O'Farrel et al., 2011; Chaparro et al., 2014). Porém, estudos sobre estados alternativos com macrófitas submersas, descritas como as principais responsáveis pela manutenção do estado de águas claras em lagos rasos, são predominantes e seu efeito no ecossistema tem sido estudado há décadas (Carpenter e Lodge, 1986). A vegetação abundante tende a aumentar a transparência da água através de mecanismos físicos, químicos e biológicos, tais como a retirada de nutrientes (Albertoni et al., 2014), estabilização do sedimento (Scheffer, 1998), alteração das comunidades zooplancônica e fitoplanctônica (Jeppesen, 1998; Scheffer, 1998; Hilt e Gross, 2008).

Além de influenciar o ecossistema através das variáveis supracitadas, a formação e presença de bancos de macrófitas confere estabilidade ao meio, no sentido de manter as características físicas e químicas da água relativamente constantes ao longo do tempo. Nossos resultados apontaram que as variáveis abióticas são mais positivamente correlacionadas ao longo do tempo nos locais de águas claras caracterizados pela dominância de macrófitas do que nos locais de águas túrbidas.

É tentador interpretar a dinâmica observada no ambiente estudado como a ocorrência simultânea de dois estados originalmente descritos como estados de equilíbrio alternativo para lagos rasos. De fato, segundo nosso conhecimento, há somente um exemplo explícito sobre a coexistência dos dois estados contrastantes em um mesmo lago (Scheffer et al., 1994). Nossos resultados indicaram que a ocorrência simultânea de estados de água clara e turbida na lagoa é um processo controlado por múltiplos fatores, porém desencadeado pela limitação da radiação incidente provocada pelo grau de abertura do dossel da vegetação ripária e que a dominância de macrófitas confere ao ambiente com

estado de águas claras maior estabilidade das variáveis ao longo do tempo. O sombreamento causado pelo dossel das árvores ao redor da região central da lagoa limita o crescimento de macrófitas, impedindo seu estabelecimento e desencadeando a presença do estado de águas turbidas. Enquanto em locais com maior abertura de dossel a incidência de radiação permite o desenvolvimento das macrófitas, que então mantêm o estado de águas claras através de diferentes mecanismos.

Em suma, demonstramos que mesmo um ambiente tão pequeno e raso pode apresentar estados alternativos espacialmente simultâneos durante um período de tempo relativamente longo (13 meses). No entanto, se essa situação ocorre em várias lagoas de planície de inundação é um fato a ser ainda investigado. Também ressaltamos que o período de estudo compreendido pelo nosso trabalho caracterizou-se pela predominância de baixos níveis de água, uma situação relativamente atípica em planícies de inundação. Assim, estudos de longo prazo incluindo períodos de cheia também são essenciais para elucidar a ocorrência de estados alternativos em lagoas de planície.

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 and Hydrobiology* 4, 255-268.
- Agostinho, A.A., Pelicice, F.M., Petry, A.C., Gomes, L.C., Julio Jr., H.F., 2007. Fish diversity in the Upper Paraná River basin: habitats, fisheries, management and conservation. *Aquatic Ecosystem Health and Management* 10(2), 174-186.

- Agostinho, A.A., Gomes, L.C., Pelicice, F.M., Souza-Filho, E.E., Tomanik, E.A., 2008. Application of the ecohydrological concept for sustainable development of tropical floodplains: the case of the upper Parana River basin. *Ecohydrology and Hydrobiology* 8, 205–223.
- Albertoni, E.F., Palma-Silva, C., Trindade, C.R.T., Furlanetto, L.M., 2014. Field evidence of the influence of aquatic macrophytes on water quality in a shallow eutrophic lake over a 13-year period. *Acta Limnologica Brasiliensia* 26(2), 176-185.
- Bando, F.M., Michelan, T.S., Cunha, E.R., Figueiredo, B.R.S., Thomaz, S.M., 2015. Macrophyte species richness and composition are correlated with canopy openness and water depth in tropical floodplain lakes. *Brazilian Journal of Botany* 38(2), 289-294.
- Blindow, I., Andersson, G., Hargeby A, Johansson S., 1993. Long-term pattern of alternative stable states in two shallow eutrophic lakes. *Freshw. Biol.* 30, 159–67.
- Brönmark, C., Brodersen, J., Chapman, B.B, Nicolle, A., Nilsson, P.A, Skov, C., Hansson, L.A., 2010. Regime shifts in shallow lakes: the importance of seasonal fish migration. *Hydrobiologia* 646, 91-100.
- Carpenter, S.R., Lodge, D.M., 1986. Effects of submerged macrophytes on ecosystem processes. *Aquatic Botany*, 341-370.
- Chaparro, G., Fontanarrosa, M.S., Schiaffino, M.R., Pinto, P.T., O'Farrel, I., 2014. Seasonal-dependence in the responses of biological communities to flood pulses in warm temperate floodplain lakes: implications for the “alternative stable states” model. *Aquatic Sciences* 76, 579-594.

- Hargeby A, Blindow I, Hansson LA. 2004. Shifts between clear and turbid states in a shallow lake: multi-causal stress from climate, nutrients and biotic interactions. *Arch Hydrobiol* 161:433–54.
- Hauxwell, J., S. Knight, K. Wagner, A. Mikulyuk, M. Nault, M. Porzky, S. Chase, 2010. Recommended baseline monitoring of aquatic plants in Wisconsin: sampling design, field and laboratory procedures, data entry and analysis, and applications. Wisconsin Department of Natural Resources Bureau of Science Services, PUB-SS-1068 2010. Madison, Wisconsin, USA.
- Hilt, S., Gross, E.M., 2008. Can allelopathically active submerged macrophytes stabilise clearwater states in shallow lakes? *Basic and Applied Ecology* 9(4), 422-432.
- Hilt, S., Köhler, J., Kozerski, H.P., van Ness, E.H., Scheffer, M., 2011. Abrupt regime shifts in space and time along rivers and connected lake systems. *Oikos* 120, 766-775.
- Hilton, J., O'Hare, M., Bowes, M.J., Jones, J.I., 2006. How green is my river? A new paradigm of eutrophication in rivers. *Science of the total environment* 365, 66-83.
- Jeppesen, E., 1998. The ecology of Shallow Lakes – Trophic Interactions in the Pelagial. Doctor's Dissertation (DSc). National Environmental Research Institute, Silkeborg, Danmark. NERI Technical Report No. 247. 420 pp.
- Loverde-Oliveira, S.M., Huszar, V.L.M., Mazzeo, N., Scheffer, M., 2009. Hydrology-Driven regime shifts in a shallow tropical lake. *Ecosystems* 12, 807-819.
- Mackereth, F.Y.H., Heron, J., Talling, J.J., 1978. Water analysis: some revised methods for Limnologists. *Freshwater Biological Association* 36, 1-120.

- McCune, B., Mefford, M.J., 2011. PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 6. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, U.S.A.
- Meerhoff, M., Jeppesen, E., 2010. Shallow lakes and ponds. In: Likens, G.E., ed. Lake ecosystem ecology. San Diego: Elsevier-Academic Press. 343-375.
- Meerhoff, M., Fosalba, C., Bruzzone, C., Mazzeo, N., Noordoven, W., Jeppesen, E., 2006. An experimental study of habitat choice by *Daphnia*: plants signal danger more than refuge in subtropical lakes. *Freshwater Biology* 51, 1320-1330.
- Meerhoff M., Iglesias C., Teixeira de Mello F., Clemente J.M., Jensen E., Lauridsen T.L., Jeppesen, E. 2007. Effects of habitat complexity on community structure and predator avoidance behaviour of littoral zooplankton in temperate versus subtropical shallow lakes. *Freshwater Biology*, 52, 1009–1021.
- Mormul, R.P., Thomaz, S.M., Agostinho, A.A., Bonecker, C.C., Mazzeo, N., 2012. Migratory benthic fishes may induce regime shifts in a tropical floodplain pond. *Freshwater Biology* 57, 1592-1602.
- O'Farrel, I., Izaguirre, I., Chaparro, G., Unrein, F., Sinistro, R., Pizarro, H., Rodríguez, P., Pinto, P.T., Lombardo, R., Tell, G., 2011. Water level as the main driver of the alternation between a free-floating plant and a phytoplankton dominated state: a long-term study in a floodplain lake. *Aquatic Sciences* 73,275-287.
- Peres-Neto, P.R., Jackson, D.A., Somers, K.H., 2005. How many principal components? Stopping rules for determining the number of non-trivial axes revisited. *Computational Statistics & Data Analysis* 49, 974-997.

- Scheffer, M., Hosper, S.H., Meijer, M.-L., Moss, B., Jeppesen, E., 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *TREE* 8(8), 275-279.
- Scheffer, M., van den Berg, M., Breukelaar, A., Breukers, C., Coops, H., Doef, R., Meijer, M.L., 1994. Vegetated areas with clear water in turbid shallow lakes. *Aquatic Botany*, 193-196.
- Scheffer M., 1998. *Ecology of shallow lakes*. 1st ed. London: Chapman and Hall. 357pp.
- Scheffer, M., Carpenter, S.R., 2003. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *TRENDS in Ecology and Evolution* 18(2), 648-656.
- Scheffer, M., Jeppesen, E., 2007. Regime Shifts in Shallow Lakes. *Ecosystems* 10, 1-3.
- Scheffer, M., van Nes, E.H., 2007. Shallow lakes theory revisited: various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and lake size. *Hydrobiologia* 584, 455–466.
- Sousa, W.T.Z, Thomaz, S.M, Murphy, K.J., 2011. Drivers of aquatic macrophyte community structure in a Neotropical riverine lake. *Acta Oecologica* 37, 467-475.
- StatSoft Inc., 2007. *STATISTICA* (data analysis software system), ver. 8.0. Available from: www.statsoft.com.
- Wilcock, R.J., Scarsbrook, M.R., Cooke, J.G., Costley, K.J., Nagels, J.W., 2004. Shade and flow effects on ammonia retention in macrophyte-rich streams: implications for water quality. *Environmental Pollution* 132, 95-100.
- Wood, K.A., Stillman, R.A., Clarke, R.T., Daunt, F., O'Hare, M.T., 2012. Understanding plant community responses to combinations of biotic and abiotic factors in different phases of the plant growth cycle. *Plos One* 7(11), 1-8.

3 INTERAÇÃO BIÓTICA ENTRE MOLUSCOS HERBÍVOROS E AS MACRÓFITAS NATIVA *EGERIA NAJAS* PLANCH. E INVASORA *HYDRILLA VERTICILLATA* (LF) ROYLE

3.1 INTRODUÇÃO

Ecossistemas aquáticos continentais sofrem impactos antrópicos de forma direta e indireta (Sala *et al.*, 2000; Dudgeon *et al.*, 2006) e são especialmente vulneráveis à invasão biológica (Lodge *et al.*, 1998), um processo que apresenta potencial de produzir impactos ecológicos, econômicos, sociais e que tem sua base em atividades antrópicas que rompem as barreiras de dispersão natural das espécies (Kolar & Lodge, 2001). Ao chegar em um novo ambiente as espécies não-nativas enfrentam novas condições abióticas e interações bióticas, e podem permanecer longos períodos de tempo sem causar mudanças ecológicas evidentes (Williamson & Fitter, 1996), mas ao se tornar invasoras, podem afetar as populações de espécies nativas, estrutura da comunidade e funções ecossistêmicas (Vilà *et al.*, 2011).

As comunidades podem resistir à invasão através de uma gama de processos bióticos e abióticos (Levine *et al.* 2004). Entre as teorias que relacionam o sucesso ou insucesso das espécies não-nativas nas comunidades recipientes está a hipótese da resistência biótica, desenvolvida por Elton (1958), que sustenta que o insucesso da invasão resulta das fortes interações bióticas com espécies nativas da comunidade recipiente, podendo ter início em qualquer efeito negativo das espécies nativas sobre os invasores, incluindo predação, herbivoria e doenças. A invasão de comunidades por plantas não-nativas tem se tornado um problema mundial de conservação (Maron & Vilà 2001) e, estudos que buscam compreender os impactos das plantas exóticas, os mecanismos que controlam a invasão, a

suscetibilidade das comunidades à invasão e o porquê as plantas se tornam invasoras, atraem muito interesse na ecologia de invasões.

A pressão de herbivoria pode ter efeitos importantes na estrutura da comunidade de macrófitas aquáticas submersas (Lodge, 1991; Li *et al.*, 2009). Diversos trabalhos apontam que o efeito de moluscos nesta relação pode ser negativo caso seja consumidor de macrófitas ou positivo caso seja consumidor de epifíton (Brönmark, 1990; Pinowska, 2002; Carlsson & Lacousière, 2005; Xiong *et al.*, 2008; Li *et al.*, 2009). Assim, espera-se que as plantas não-nativas tenham seu potencial invasor reduzido caso sejam mais consumidas por herbívoros, ou aumentado caso atraiam mais organismos que consumam o epifíton, reduzindo o efeito de sombreamento causado pelo epifíton sobre a macrófita e facilitando seu crescimento.

A macrófita submersa enraizada *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle é nativa da Ásia e Austrália e sua capacidade de rápido crescimento e elevada habilidade competitiva, características de espécies com alto potencial invasor, geram preocupação no que diz respeito à integridade ecológica dos ambientes invadidos, uma vez que os fatores que controlam sua invasão são pouco conhecidos (Sousa, 2011). Por exemplo, *H. verticillata* coloniza amplamente o canal principal do alto rio Paraná, mas ocorre de forma incipiente em lagoas associadas a esse rio (Sousa *et al.*, 2010). Embora a matéria orgânica do sedimento seja um potencial fator negativo para a invasão das lagoas, através da redução do crescimento de *H. verticillata*, este fator não explica a ausência da espécie nestes ambientes (Silveira & Thomaz, 2015). Outros fatores, como a herbivoria, também podem exercer efeito negativo no estabelecimento de *H. verticillata* nas lagoas associadas ao Paraná. Essas lagoas são colonizadas por espécies de macroinvertebrados herbívoros e raspadores e embora esses organismos possam ter uma

influência na performance de *H. verticillata*, seu papel sobre o sucesso dessa macrófita não-nativa ainda é desconhecido.

Neste trabalho endereçamos quatro questões relacionadas ao papel de invertebrados com estratégias alimentares diferentes sobre o sucesso da invasora *H. verticillata*. Primeiramente, a partir de medições da biomassa de macrófita consumida, testamos se o molusco herbívoro *Pomacea caniculata* (Lamarck, 1822) prefere a espécie exótica *H. verticillata* ou a nativa *E. najas* Planch. como alimento. Em seguida, também através do consumo de biomassa das macrófitas, testamos o impacto da herbivoria desse molusco sobre a macrófita nativa *E. najas* e não-nativa *H. verticillata*. Nossa hipótese é de que o molusco escolhe a nativa *E. najas*, a qual é também mais palatável para o molusco e por isso mais afetada pelo consumo. Posteriormente, através do número de moluscos atraídos pelo conteúdo epifítico, avaliamos se o molusco raspador *Physa acuta* (Draparnaud, 1805) prefere o epifíton que cresce sobre *H. verticillata* ou sobre *E. najas*. Tendo em vista que o hábito de moluscos raspadores pode aumentar o crescimento de macrófitas submersas (e.g., Brönmark, 1985), avaliamos o efeito da presença desse molusco sobre a taxa de crescimento relativo das duas espécies de macrófitas. Com relação a essas questões, nossa hipótese foi a de que o molusco não apresenta preferência pelo epifíton de uma espécie de macrófita específica, tendo em vista que é originário da América do Norte (Dillon *et al.*, 2002) e não tem uma histórica evolutiva com nenhuma das macrófitas, mas que será atraído pela espécie com maior abundância de epifíton, aumentando sua atividade de acordo com a disponibilidade alimentar.

3.2 MATERIAL E MÉTODOS

Uma série de quatro experimentos foi realizada nos meses de abril e novembro de 2013 e junho de 2014. As espécies de molusco (*P. acuta* e *P. canaliculata*) e macrófitas submersas (*E. najas* e *H. verticillata*) foram coletadas em ambientes da planície de inundação do alto rio Paraná (22°44'57,39"S, 53°15'35,78"O), Brasil. Em todos os experimentos, utilizamos *E. najas* como controle, pois essa espécie é nativa e apresenta características morfológicas e de uso de recursos semelhantes à *H. verticillata* (Cunha *et al.*, 2011). O tempo necessário para realização de cada experimento a seguir foi estimado a partir da realização de experimentos piloto.

Para conduzir os experimentos que envolviam o consumo de macrófitas por *P. canaliculata*, foram utilizadas apenas as porções apicais das macrófitas e selecionadas apenas aquelas que não apresentavam sinais de dano. Os fragmentos selecionados foram cuidadosamente lavados para a remoção do epifiton e outros organismos ou materiais aderidos. Os moluscos foram coletados dentro dos bancos de *E. najas* e *H. verticillata*, mantidos em tanques até a realização dos experimentos e selecionados apenas indivíduos de tamanho e peso semelhante (*P. canaliculata* = 16,54±1,83cm e 1,04±0,33g; *P. acuta* = 9,31±1,53cm e 0,1±0,13g), a fim de reduzir efeitos potenciais do tamanho dos moluscos sobre a taxa de consumo. Os indivíduos foram mantidos em jejum por 24 horas antecedentes aos experimentos.

A fim de testar a palatabilidade das diferentes espécies de macrófitas e a taxa de consumo do molusco *P. canaliculata* sobre as macrófitas, foi realizado um experimento de alimentação sem escolha (experimento 1). Os testes sem escolha podem ser empregados para indicar a palatabilidade dos itens alimentares pelos herbívoros (Elger *et al.*, 2002; Xiong *et al.* 2008). Cada fragmento de macrófita, medindo 10 cm, foi separado, lavado, colocado sobre um papel absorvente para remover o

excesso de água e pesado para obter o valor de seu peso fresco (PF) inicial. Cada tratamento foi replicado 10 vezes, sendo que cada réplica consistiu em dois fragmentos de 10 cm da mesma espécie de macrófita (*E. najas* ou *H. verticillata*) colocados em um recipiente contendo 500 ml de água, no qual posteriormente, foi colocado um indivíduo de *P. canaliculata*. A temperatura foi mantida constante a 23°C. Os moluscos foram removidos 36 horas após o início do experimento. Os fragmentos de planta remanescentes foram novamente colocados sobre papel absorvente por alguns minutos para a remoção do excesso de água e pesados para obtenção do peso fresco final, necessário para o cálculo da taxa de consumo ($\text{mgPF.gPFmolusco}^{-1}.\text{dia}^{-1}$).

Posteriormente, para testar se o consumidor nativo apresentava preferência alimentar pela macrófita nativa ou exótica foi conduzido um experimento de alimentação com escolha (experimento 2). Foram realizados os mesmos procedimentos descritos para o Experimento 1, exceto que cada réplica consistiu em dois fragmentos de 10 cm, sendo um de *E. najas* e um de *H. verticillata*.

Por fim, para verificar se o molusco *P. acuta*, raspador e consumidor de epifíton, apresenta preferência entre o epifíton da macrófita nativa ou invasora, foi realizado um experimento de escolha (experimento 3). Placas de PVC (7,5cm comprimento x 2,5cm largura x 0,1cm espessura) foram colocadas para colonizar *in situ* durante 24 dias, dentro de bancos monoespecíficos de *H. verticillata* e *E. najas*. Para garantir as mesmas condições físicas, químicas e oportunidades de colonização, estes bancos encontravam-se sob as mesmas condições e localizados a uma distância de aproximadamente 4 metros um do outro. Após 24 dias, as estruturas de colonização foram removidas de cada banco e transportadas separadamente em caixas térmicas refrigeradas e úmidas até o laboratório para montagem do experimento.

Logo após a chegada ao laboratório, o experimento foi montado em recipientes plásticos (27cm comprimento x 17cm largura x 4cm altura) contendo 500ml de água. Em cada unidade experimental havia três regiões distintas, que representaram os tratamentos. Em uma das regiões foi inserida uma lâmina contendo epifiton de *H. verticillata*, em outra região foi inserida uma lâmina contendo epifiton de *E. najas* e uma terceira região foi mantida vazia, sem epifiton (controle). Um indivíduo de *P. acuta* foi inserido em cada unidade experimental, equidistante às regiões de escolha e a cada 30 minutos a posição dos moluscos era registrada e o número de moluscos encontrado em cada região foi considerada a variável resposta. O experimento teve 30 réplicas independentes e foi desmontado após 4 horas, tempo suficiente para visualizar o consumo de epifiton pelo molusco, conforme determinado em experimento piloto.

O material epifítico coletado a partir de cinco lâminas retiradas de cada banco foi preservado para análise qualitativa e quantitativa. O material designado à análise qualitativa foi fixado em solução Transeau na proporção 1:1 (Bicudo & Menezes, 2006), enquanto o material designado à análise quantitativa foi fixado e preservado com solução de lugol acético 0,5% (Rodrigues & Bicudo, 2001). A identificação e a quantificação das algas foram realizadas em microscópio invertido, utilizando o método de Utermöhl (1958). Os indivíduos foram contados em campos aleatórios (Bicudo 1990), até atingir a estabilização da curva e até que as espécies abundantes contabilizassem um mínimo de 100 indivíduos. Os valores da densidade foram convertidos por unidade de área do substrato (cm²), através da equação adaptada por Ros (1979).

Por último, no experimento 4, foi testado o efeito da presença do molusco raspador *P. acuta* sobre a taxa de crescimento das macrófitas *E. najas* e *H. verticillata*, com um total de quatro tratamentos: *E. najas* na presença do molusco; *E. najas* sem molusco; *H. verticillata* na presença do

molusco; *H. verticillata* sem molusco. Para tal, fragmentos de 10cm das macrófitas, previamente lavados, foram plantados individualmente em recipientes contendo 3cm de sedimento para fixação dos fragmentos e 1,5 litros de água, que tinha seu nível aferido diariamente para evitar flutuações provocadas pela evaporação. Uma semana após os fragmentos terem sido plantados, foi colocado um indivíduo de *P. acuta* em cada réplica dos tratamentos que exigiam a presença do molusco. A densidade e tamanho dos moluscos foram definidos de acordo com levantamento realizado em campo, nos bancos das macrófitas. Após a inserção dos moluscos, o experimento foi mantido e monitorado por 30 dias e posteriormente removido. Foi então contado o número de brotos e obtido o peso seco das macrófitas, secando-as à temperatura de 60°C até atingir peso constante. O peso seco inicial (PS) dos fragmentos foi estimado através da aplicação de uma análise de regressão simples utilizando-se o peso fresco (PF) de 60 fragmentos independentes de cada espécie de macrófitas, procedimento que também serviu para medir o conteúdo de água das duas espécies de plantas. Então, a Taxa de Crescimento Relativo (TCR) do peso seco das macrófitas foi calculada com a seguinte equação: $TCR = (\ln X - \ln X_0) / \Delta t$, onde X são os valores de PS ao final do experimento, X_0 os valores de PS ao início do experimento e Δt o número de dias total do experimento. Esse experimento foi inteiramente desenvolvido em câmaras de germinação (PAR ca. 170 $\mu\text{M}\cdot\text{m}^2/\text{s}$, fotoperíodo de 12 horas e temperatura de 25°C).

3.2.1 Análise dos dados

Para avaliar os efeitos dos tratamentos nos experimentos 1, 2 e 4, aplicamos análises de variância unifatorial (ANOVA one-way) com o teste de *Tukey a posteriori* quando necessário. A

homocedasticidade dos dados foi testada usando o teste de Levene e se este pressuposto não era atendido, realizada uma transformação log antes da aplicação dos testes paramétricos. O conteúdo de água das espécies de plantas foi comparado através do teste não-paramétrico de Mann-Whitney. Considerando a natureza categórica dos dados, o efeito de atração do epifíton sobre os moluscos (experimento 3) foi avaliado através de teste de chi-quadrado, com valor de significância de $p < 0,05$, seguido de teste *a posteriori* para identificar quais grupos de tratamento diferiam entre si. Para realização das análises utilizamos os programas Excel (Microsoft®, 2007) e STATISTICA 7.0 (StatSoft Inc., 2007).

3.3 RESULTADOS

No primeiro experimento, que consistiu no teste sem escolha das macrófitas aquáticas, a taxa de consumo diária de *Egeria najas* por *P. canaliculata* foi 2,4 vezes superior do que a taxa de consumo de *H. verticillata* ($F=25,54$, $p < 0,001$; Fig. 1A). No segundo experimento, entretanto, *P. canaliculata* mostrou preferência pela espécie de macrófita exótica, cujo consumo foi 1,9 vezes maior do que a da nativa ($F=10,77$, $p=0,004$; Fig. 1B). Em relação ao conteúdo de água, as duas espécies de macrófitas apresentaram diferenças significativas entre si. O teor médio de água contido nos fragmentos de *E. najas* (média e desvio) foi significativamente maior do que o teor contido em *H. verticillata* (Mann-Whitney – $U=415$, $Z=7,20$, $p < 0,001$; Fig. 2).

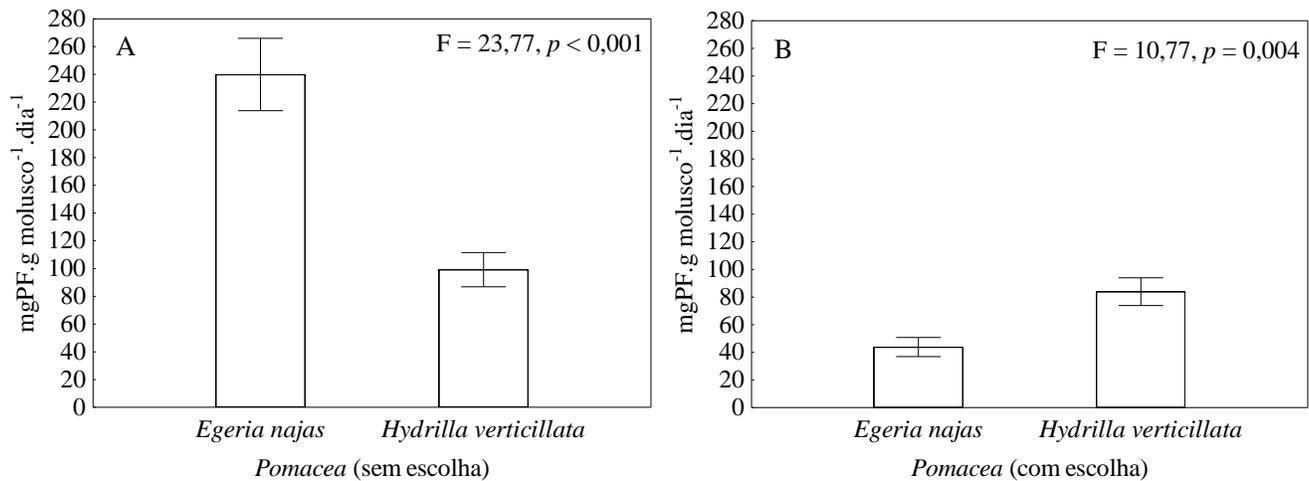


Figura 1. Média e erro padrão da taxa de consumo das macrófitas nativa e invasora pelos moluscos *Pomacea canaliculata* nos experimentos sem escolha (A) e com escolha (B).

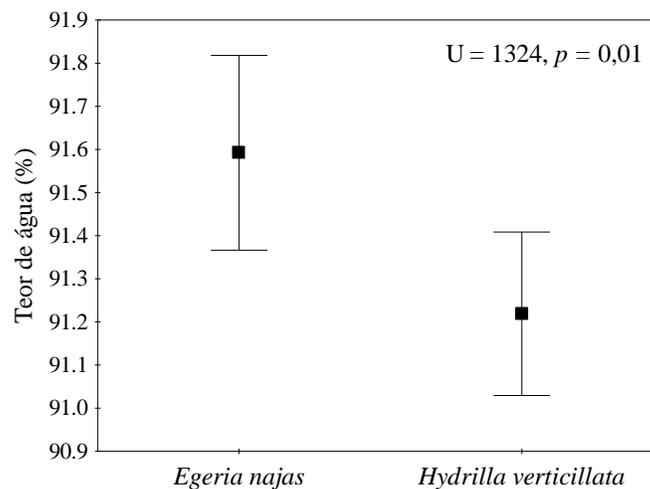


Figura 2. Média e erro padrão do teor de água dos fragmentos de *Egeria najas* e *Hydrilla verticillata*. Valor de significância do teste de Mann-Whitney $p < 0,05$.

O resultado do terceiro experimento, que testou a preferência de *P. acuta* pelo epifítton das macrófitas, evidenciou diferença significativa na escolha do epifítton pelos moluscos ($\chi^2 = 14,6$, $df = 2$, $p < 0,001$), com um maior número de moluscos atraídos para a região contendo epifítton da macrófita exótica *H. verticillata* (Fig. 3). As análises quantitativas e qualitativas do conteúdo epifítico mostraram

diferença na composição, dominância e densidade das algas presentes nos substratos colocados nos bancos das duas espécies de macrófitas (Fig. 4A e B). Um total de 58 taxa, distribuídos em 11 classes foi registrado no epifítion dos substratos colonizados junto às espécies de macrófitas. A classe Bacillariophyceae foi a mais abundante em ambos os substratos, enquanto Zygnemaphyceae, representada pela espécie *Spyrogira* sp., foi a segunda classe mais representativa para *H. verticillata* (Fig. 4A). O epifítion de *H. verticillata* apresentou densidade total de 3115,66 ind.cm⁻², cerca de 7,5 vezes maior que *E. najas*, que apresentou densidade total de 412,67 ind.cm⁻²(Fig. 4B).

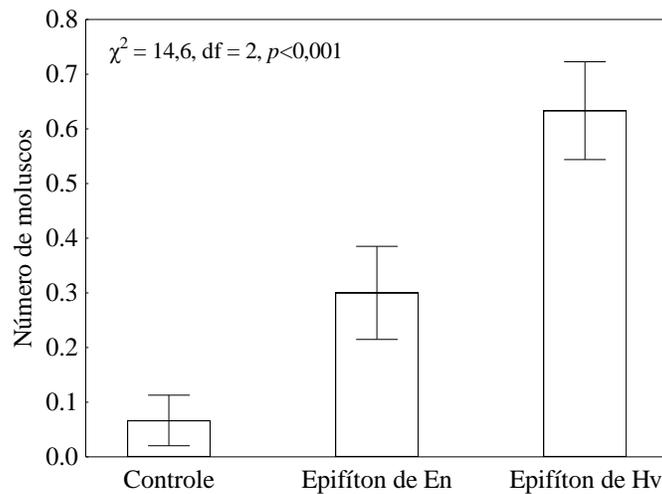


Figura 3. Média e erro padrão do número de moluscos atraídos pelo material epifítico de macrófitas nativa e invasora (experimento 3); En = *Egeria najas*, Hv = *Hydrilla verticillata*.

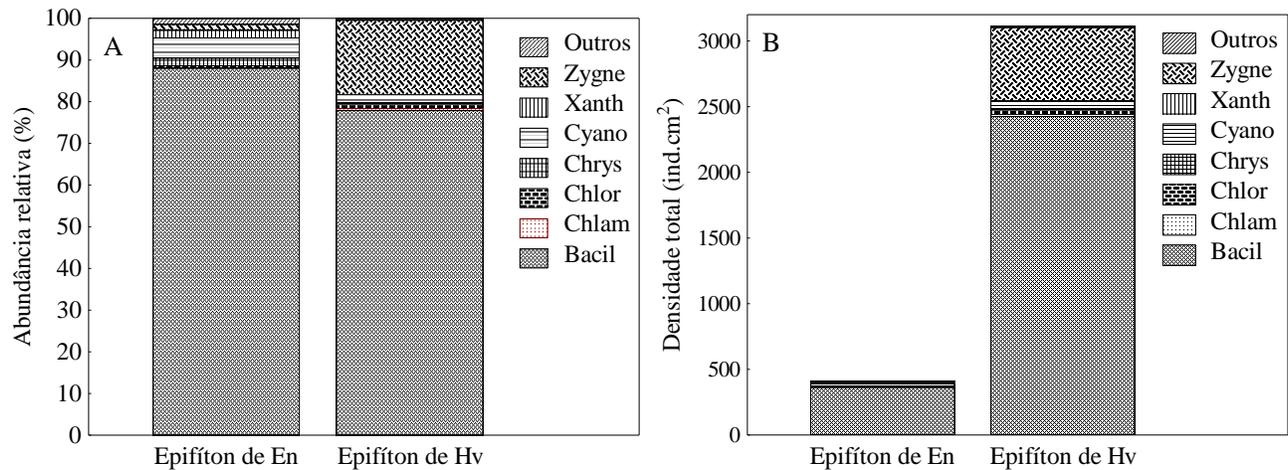


Figura 4. Abundância relativa (A) e densidade total (B) do epifíton presente nas estruturas artificiais junto aos bancos de macrófitas (experimento 3); En = *Egeria najas*, Hv = *Hydrilla verticillata*, Bacil = Bacillariophyceae, Chlam = Chlamidophyceae, Chlor = Chlorophyceae, Chrys = Chrysophyceae, Cyano = Cyanophyceae, Xanth = Xanthophyceae, Zygne = Zygnemaphyceae.

Finalmente, devido ao resultado obtido no terceiro experimento, que mostrou uma atração de *P. acuta* pelo epifíton de *H. verticillata*, realizamos um quarto experimento para avaliar a taxa de crescimento relativo de ambas espécies de macrófitas sob tratamentos de presença e ausência do molusco raspador. Neste último experimento a TCR da espécie de macrófita nativa foi significativamente superior à TCR da espécie exótica ($F=11,16$, $p<0,01$). Porém, esta diferença não se refere ao efeito do tratamento e sim ao crescimento intrínseco às espécies, ou seja, a TCR das macrófitas na presença do molusco não diferiu da TCR na ausência do molusco (Fig. 5A). A presença dos moluscos também não afetou o número de brotos produzidos pelas espécies de macrófitas. Entretanto, foi observada maior produção de brotos pela espécie exótica, também uma característica intrínseca da espécie ($F=15,73$, $p<0,01$; Fig. 5B).

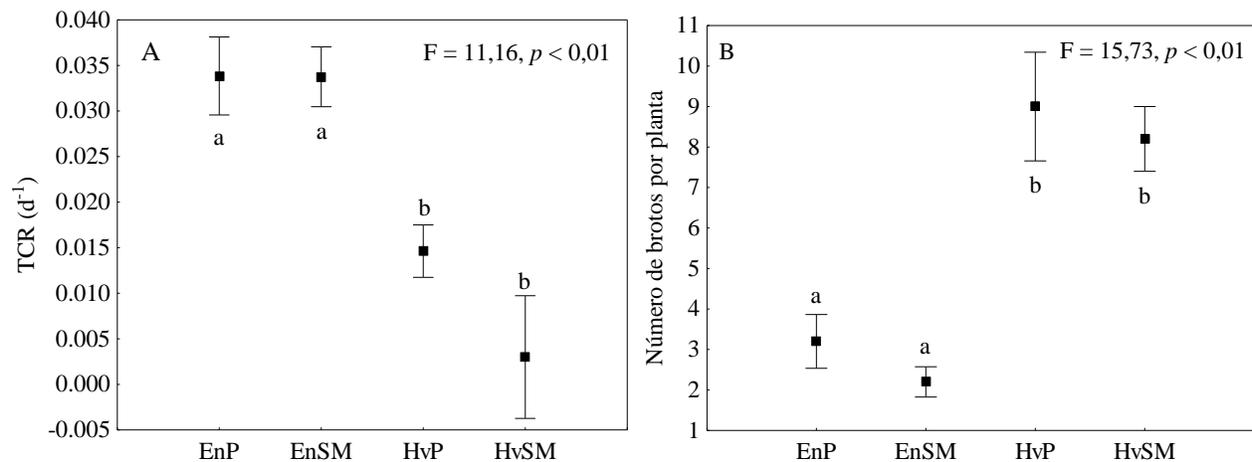


Figura 5. Média e erro padrão da Taxa de Crescimento Relativo de *Egeria najas* e *Hydrilla verticillata* (A) e número de brotos de *Egeria najas* e *Hydrilla veticillata* (B) sob diferentes tratamentos. EnP = *Egeria najas* na presença do molusco *Physa acuta*; EnSM = *Egeria najas* na ausência de *Physa acuta*; HvP = *Hydrilla verticillata* na presença de *Physa acuta*; HvP = *Hydrilla verticillata* na ausência de *Physa acuta*.

3.4 DISCUSSÃO

Nossos experimentos de alimentação apresentaram resultados interessantes, pois naquele sem escolha, *P. canaliculata* consumiu maior biomassa da espécie nativa *E. najas*, enquanto o inverso ocorreu no experimento com escolha. Considerando que experimentos de alimentação sem escolha indicam a palatabilidade dos itens alimentares (Xiong *et al.*, 2008), não rejeitamos a hipótese de que a espécie nativa é mais palatável para o herbívoro do que a exótica *H. verticillata*.

Por outro lado, o resultado do experimento com escolha indicou a preferência alimentar de *P. canaliculata* por *H. verticillata*. A espécie *P. canaliculata* tende a optar por itens alimentares que promovam sua maior taxa de crescimento (Estebenet, 1995; Carlsson & Lacousière, 2005). Estudos sobre herbivoria de plantas terrestres, observaram correlação positiva entre o teor de água das plantas e

sua palatabilidade (Schäedler et al. 2003) e digestibilidade (Poorter *et al.* 2004). Nossa análise demonstrou um maior teor de água em *E. najas*, dando suporte ao resultado do primeiro experimento, que indica maior palatabilidade de *E. najas* em relação à *H. verticillata*. Entretanto, análises calorimétricas de fragmentos das espécies aqui estudadas, demonstraram que *H. verticillata* tende a ser mais energética, com valor calorimétrico significativamente superior ao de *E. najas* (C.G. Bilia, dados não publicados). Portanto, sugerimos que *H. verticillata* tenha qualidade energética suficiente a ponto de superar a palatabilidade de *E. najas*, embora análises futuras do conteúdo nutricional das macrófitas sejam importantes para maiores considerações.

Os resultados obtidos em ambos experimentos, quando extrapolados para situações reais, mostram dois cenários principais. Primeiro, que o grau de impacto de *P. canaliculata* sobre as macrófitas estudadas depende da presença de bancos mistos ou monoespecíficos das plantas. As regiões invadidas por *H. verticillata* na planície de inundação do alto rio Paraná raramente apresentam bancos mistos (Sousa, 2011) enquanto em vários reservatórios do Sudeste do Brasil, as espécies de macrófitas coocorrem (Michelan *et al.*, 2014). Portanto, baseados em nossos experimentos, supomos que *E. najas* sofreria maiores danos pelo herbívoro do que a espécie exótica em ambientes naturais, como é o caso da planície do rio Paraná, mas o inverso ocorreria nos artificiais, como é o caso dos reservatórios.

Em um segundo cenário os resultados indicam que a presença do molusco pode exercer efeito negativo sobre o processo de invasão de *H. verticillata* em lagos, lagoas e ressacos da planície de inundação. Bem estabelecida ao longo dos ambientes lóticos, até o presente momento a espécie de macrófita invasora não obteve sucesso em estabelecer-se no interior de ambientes lênticos e semilóticos da planície onde há presença do molusco, apesar da expressiva pressão de propágulos da

macrófita. *P. canaliculata*, ao contrário da maior parte dos outros moluscos de água doce, tem nas macrófitas uma importante fonte alimentar (Estebenet, 1995; Carlsson & Bronmark, 2006). O interesse sobre a espécie tornou-se alto por ser uma espécie de elevado potencial invasor em ambientes em que é introduzida. Porém, estudos sobre a espécie em seu ambiente natural são escassos (Estebenet & Martín, 2002). Nesse sentido, nossos resultados confirmam que ao utilizar macrófitas submersas como principal fonte de alimento também em seus limites naturais de ocorrência, *P. canaliculata* pode conferir resistência à invasão de macrófitas.

Já considerando os experimentos com *P. acuta*, sabemos que moluscos de água doce com hábito raspador são seletivos no consumo do epifíton, estabelecendo uma relação estreita entre macrófita-epifíton-molusco (Lodge, 1986) podendo favorecer o desenvolvimento da macrófita através da redução dos efeitos de sombreamento do epifíton (Brönmark, 1985; Lodge, 1986; Jones *et al.*, 1999) e da liberação de nutrientes (Underwood, 1991). Estudos com outras espécies de moluscos na planície de inundação demonstram a preferência alimentar pelo epifíton de *E. najas* em relação ao epifíton de *H. verticillata* (Mormul *et al.*, 2010). Entretanto, os resultados obtidos em nossos experimentos com escolha para o molusco *P. acuta*, consumidor de epifíton, evidenciaram uma preferência pelo epifíton da espécie invasora. Tendo em vista que nesse experimento o epifíton encontrava-se isolado da macrófita, esses resultados indicam que a preferência por uma assembleia epifítica pode estar relacionada à disponibilidade alimentar do epifíton e não à macrófita propriamente dita. Invertebrados pastadores podem aumentar sua atividade conforme aumenta a biomassa de epifíton disponível (Hily *et al.*, 2004), o que pode ter influenciado a escolha e atividade do molusco, uma vez que a densidade de algas epifíticas aderidas nas lâminas que ficaram nos bancos de *H. verticillata* foi muito superior às que ficaram nos bancos de *E. najas*.

Finalmente, a presença de *P. acuta* não alterou a performance das macrófitas em nosso experimento e *E. najas* e *H. verticillata* apresentaram diferente desenvolvimento devido a características intrínsecas às espécies. A falta de efeito pode ser associada à pelos menos dois fatores não mutuamente exclusivos. Primeiro, os níveis de luminosidade nas câmaras de germinação estiveram sempre acima daqueles limitantes ao desenvolvimento das espécies (Barko & Smart, 1976, Tavechio & Thomaz, 2003). Em ambientes naturais, essas macrófitas submersas podem se deparar com intensidades luminosas inferiores às testadas em nosso experimento, o que poderia hipoteticamente exacerbar o efeito do molusco raspador sobre seu desenvolvimento. Segundo, avaliamos o efeito do molusco somente sobre o estágio inicial de desenvolvimento das macrófitas, que foram lavadas para padronizar a quantidade inicial de epifíton. Considerando que no experimento anterior os moluscos foram atraídos conforme a disponibilidade do alimento e que uma vez estabelecidas no ambiente natural as macrófitas podem apresentar diferença na abundância, densidade e estágio de sucessão do epifíton, em condições naturais os moluscos raspadores talvez exerçam efeitos representativos sobre as macrófitas. Assim, são necessários experimentos mais longos e *in situ* para conclusões mais seguras acerca do papel dos moluscos raspadores sobre o crescimento dessas plantas.

Em suma, nossos experimentos indicam que a presença de *P. canaliculata* pode conferir resistência biótica ao ambiente invadido, uma vez que o molusco apresenta preferência alimentar por *H. verticillata*, pelo menos em locais onde essa espécie coocorre com nativas. Através de suas preferências alimentares a presença de moluscos pode influenciar a estrutura da comunidade de macrófitas, com efeitos sobre a composição de espécies (Pinowska, 2002). Também demonstramos que os moluscos raspadores aumentaram sua atividade em regiões que apresentavam maior disponibilidade de alimento e que sua atividade não afetou a performance das macrófitas investigadas,

pelo menos nas fases iniciais de estabelecimento. Porém, considerando que nossos resultados reproduzem condições experimentais, sugerimos o desenvolvimento de estudos futuros sobre o efeito desses moluscos *in situ* e, preferencialmente, em períodos de tempo mais longos.

REFERÊNCIAS

- Barko, J. W. and Smart, R. M. (1981), Comparative influences of light and temperature on the growth and metabolism of selected submersed freshwater macrophytes. *Ecological Monographs*, **51** : (2), 219-235.
- Bicudo D.C. (1990) Considerações sobre metodologias de contagem de algas do perifíton. *Acta Limnologica Brasiliensia*, **3**, 459-475.
- Bicudo C.E.M. & Menezes M. (2006) *Gêneros de Algas de Águas Continentais do Brasil: Chave para identificação e descrições*. RIMA, São Carlos.
- Brönmark C. (1985) Interactions between macrophytes, epiphytes and herbivores: an experimental approach. *Oikos*, **45**, 26-30.
- Brönmark C. (1990) How do herbivorous freshwater snails affect macrophytes? – a comment. *Ecology*, **71**, 1212-1215.
- Carlsson N.O.L. & Brönmark C. (2006). Size-dependent effects of an invasive herbivorous snail (*Pomacea canaliculata*) on macrophytes and periphyton in Asian wetlands. *Freshwater Biology*, **51**,695–704.

- Carlsson N.O.L. & Lacoursière J.O. (2005) Herbivory on aquatic vascular plants by the introduced golden apple snail (*Pomacea canaliculata*) in Lao PDR. *Biological Invasions*, **7**, 233-241.
- Cunha E.R., Thomaz S.M., Evangelista H.B.A., Carniato J., Souza C.F. & Fugi R. (2011) Small-sized fish assemblage do not differ between a native and a recently established non-indigenous macrophyte in a Neotropical Ecosystem. *Natureza e Conservação*, **9**, 61-66.
- Dillon R.T., Wethington A.R., Rhett J.M. & Smith T.P. (2002) Populations of the European freshwater pulmonate *Physa acuta* are not reproductively isolated from America *Physa heterostropha* or *Physa integra*. *Invertebrate Biology*, **121**, 226-234.
- Dudgeon D., Arthington A.H., Gessner, M.O, Kawabata, Z., Knowler, D.J., Lévêque C., Naiman, R.J., PrieurRichard A.H., Soto D., Stiassny M.L.J & Sullivan C.A. (2006) Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews*, **81**, 163–182.
- Elger A., Barrat-Segretain M.H. & Amoros C. (2002) Plant palatability and disturbance level in aquatic habitats: an experimental approach using the snail *Lymnea stagnalis* (L.). *Freshwater Biology* **47**, 931-940.
- Elton C.S. (1958) *The ecology of invasions by animal and plants.*—Methuen.
- Estebenet A.L. (1995) Food and feeding in *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae). *The Veliger*, **38**, 277–283.
- Estebenet A.L. & Martín P.R. (2002) *Pomacea canaliculata* (Gastropoda:Ampullariidae): Life-history traits and their plasticity. *Biocell*, **26**, 83-89.

- Hily C., Connan S., Raffin C. & Wyllie-Echeverria S. (2004) In vitro experimental assessment of the grazing pressure of two gastropods on *Zostera marina* L. epiphytic algae. *Aquatic Botany*, **78**, 183-195.
- Jones J.I., Young J.O., Haynes G.M., Moss B., Eaton J.W. & Hardwick K.I. (1999) Do submerged aquatic plants influence their periphyton to enhance the growth and reproduction of invertebrate mutualists? *Oecologia*, **120**, 463-474.
- Kolar C.S. & Lodge D.M. (2001) Progress in invasion biology: Predicting invaders. *TRENDS in Ecology & Evolution*, **16**, 199-204.
- 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.
- Li K.Y., Liu Z.W., Hu Y.H. & Yang H.W. (2009) Snail herbivory on submerged macrophytes and nutrient release: Implications for macrophyte management. *Ecological engineering*, **35**, 1664-1667.
- Lodge D.M. (1986) Selective grazing on periphyton: a determinant of freshwater gastropod microdistributions. *Freshwater Biology*, **16**, 831-841.
- Lodge D.M. (1991) Herbivory on freshwater macrophytes. *Aquatic Botany*, **41**, 195-224.
- Lodge D.M., Stein R.A., Brown K.H., Covich A.P., Bronmark C., Garvey J.E. & Klosiewski S.P. (1998) Predicting impact of freshwater exotic species on native biodiversity: Challenges in spatial scaling. *Australian Journal of Ecology*, **23**, 53-67.

- Maron J.L. & Vilà M. (2001) When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos*, **95**, 361-373.
- Michelan T.S., Silveira M.J., Petsch D.K., Pinha G.D & Thomaz S.M. (2014) The invasive aquatic macrophyte *Hydrilla verticillata* facilitates the establishment of the invasive mussel *Limnoperna fortunei* in Neotropical reservoirs. *Journal of Limnology*, **73**, 598-602.
- Mormul R.P., Thomaz S.M., Silveira M.J. & Rodrigues L. (2010) Epiphyton or macrophyte: Which primary producer attracts the snail *Hebetancylus moricandi*? *Amererican Malacological Bulletin*, **28**, 127-133.
- Pinowska A. (2002) Effects of snail grazing and nutrients release on growth of the macrophytes *Ceratophyllum demersum* and *Elodea canadensis* and the filamentous green alga *Cladophora* sp. *Hydrobiologia*, **479**, 83-94.
- Poorter L., van de Plassche M., Willems S. & Boot RGA (2004) Leaf traits and herbivory rates of tropical tree species differing in successional status. *Plant Biology*, **6**, 746-754.
- Rodrigues L. & Bicudo D.C. (2001) Similarity among periphyton algal communities in a lentic-lotic gradient of the river floodplain. *Brazilian Journal of Botany*, **24**, 235–248.
- Ros J. (1979) *Práctica de ecología*. Omega, Barcelona.
- Sala, O. E., Chapin F.S., Armesto J.J., Berlow E., Bloomfield J., Dirzo R., Huber-Sanwald E., Huenneke L.F., Jackson R.B., Kinzing A., Leemans R., Lodge D.M., Mooney H.A., Oesterheld M., Poff N.L., Sykes M.T., Walker M. & Wall, D.H. (2000) Biodiversity—global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, **287**, 1770–1774.

- Schädler M., Jung G., Auge H. & Brandl R. (2003) Palatability, decomposition and insect herbivory: patterns in a successional old-field plant community. *Oikos*, **103**, 121–132.
- 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.
- 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. (2010) Response of native *Egeria najas* Planch. and invasive *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle to altered hydroecological regime in a subtropical river. *Aquatic Botany*, **92**, 40-48.
- StatSoft Inc. (2007) STATISTICA (data analysis software system), ver. 8.0. Available from: www.statsoft.com
- Tavechio W.L.G. & Thomaz S.M. (2003) Effects of light on the growth and photosynthesis of *Egeria najas* Planchon. *Brazilian archives of biology and technology*, **46**, 203-209.
- Underwood G.J.C. (1991) Growth enhancement of the macrophyte *Ceratophyllum demersum* in the presence of the snail *Planorbis planorbis*: the effect of grazing and chemical conditioning. *Freshwater Biology* **26**, 325–334.
- Utermöhl H. (1958) Zur Vervollkommung der quantitativen phytoplanktonmethodik. Mitteilungen internationale vereinigung für theoretische und angewandte limnologie. *Stuttgart*, **9**, 1–38.

- Vilà M., Espinar J.L., Hejda M., Hulme P.E., Jarosík V., Maron J.L., Pergl J., Schaffner U., Sun Y & Pyšek P. (2011) Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters*, **14**, 702–708.
- Williamson M. & Fitter A. (1996) The varying success of invaders. *Ecology*, **77**, 1661-1666.
- Xiong W., Yu D., Wang Q., Liu C. & Wang L. (2008) A snail prefers native over exotic freshwater plants: implications for the enemy release hypotheses. *Freshwater Biology*, **53**, 2256-2263.

4. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados obtidos permitem a compreensão de diferentes aspectos ecológicos associados à *Egeria najas* Planch. e *Hydrilla verticillata* (Lf) Royle, duas espécies de macrófitas submersas enraizadas pertencentes à família Hydrocharitaceae. Primeiramente, através do monitoramento mensal de uma lagoa rasa, demonstrou-se que um ambiente pequeno e raso pode apresentar estados alternativos simultâneos sob uma perspectiva espacial durante um período de tempo prolongado (13 meses), estando este fenômeno relacionado, entre outros, à abundância de *Egeria najas* e ao grau de abertura do dossel da vegetação, que impõe limitações à radiação incidente no ambiente aquático. Posteriormente, através de uma sequência de experimentos com moluscos herbívoros das espécies *Pomacea canaliculata* (Lamarck, 1822) e *Physa acuta* (Draparnaud, 1805) e as espécies de macrófitas submersas enraizadas *Egeria najas* Planch. e *Hydrilla verticillata* (Lf) Royle, demonstrou-se que a presença de *P. canaliculata* pode conferir resistência biótica ao ambiente invadido, uma vez que o molusco apresenta preferência alimentar por *H. verticillata*. Demonstrou-se também que os moluscos raspadores da espécie *P. acuta* aumentaram sua atividade em regiões que apresentavam maior disponibilidade de alimento e que sua atividade não afetou a performance das macrófitas investigadas, pelo menos nas fases iniciais de estabelecimento. Porém, estes resultados reproduzem condições experimentais e deve-se considerar o desenvolvimento de estudos futuros sobre o efeito desses moluscos *in situ* e, preferencialmente, em períodos de tempo mais longos.