

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

ROGER PAULO MORMUL

Mecanismos que afetam os estados estáveis alternativos e o efeito das mudanças climáticas sobre a invasão de uma planta submersa exótica

Maringá
2011

ROGER PAULO MORMUL

Mecanismos que afetam os estados estáveis alternativos e o efeito das mudanças climáticas sobre a invasão de uma planta submersa exótica

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
2011

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

M865m

Mormul, Roger Paulo, 1985-

Mecanismos que afetam os estados estáveis alternativos e o efeito das mudanças climáticas sobre a invasão de uma planta submersa exótica / Roger Paulo Mormul. -- Maringá, 2011.

56 f. : il. (algumas color.)

Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2011.

Orientador: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz.

1. Lagos de água doce - Invasões biológicas - Plantas submersas. 2. Lagos de água doce - Compostos húmicos. 3. Plantas submersas exóticas - Resposta de alteração - Lagos de água doce. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 22. ed. -577.6318
NBR/CIP - 12899 AACR/2

FOLHA DE APROVAÇÃO

ROGER PAULO MORMUL

Mecanismos que afetam os estados estáveis alternativos e o efeito das mudanças climáticas sobre a invasão de uma planta submersa exótica

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
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof.^a Dr.^a Claudia Costa Bonecker
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

Prof. Dr. Angelo Antonio Agostinho
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

Prof. Dr. Reinaldo Luiz Bozelli
Universidade Federal do Rio de Janeiro

Prof. Dr. Francisco de Assis Esteves
Universidade Federal do Rio de Janeiro

Aprovada em: 13 de Maio de 2011.

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

DEDICATÓRIA

Dedico este trabalho a todos aqueles que contribuíram para sua realização e em especial à minha família.

AGRADECIMENTOS

Ao Conselho Nacional de Pesquisas (CNPq).

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES).

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

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

À Biblioteca Setorial do Nupelia – Maria Salete e João.

À todos que de alguma forma contribuíram para a obtenção dos dados do PELD.

Ao Prof. Dr. Angelo Antonio Agostinho.

Ao Prof. Dr. Luiz Carlos Gomes.

À Prof.^a Dr.^a Claudia Costa Bonecker.

À Prof.^a Dr.^a Carolina Viviana Minte-Vera.

Ao Prof. Dr. Francisco de Assis Esteves.

Ao Prof. Dr. Reinaldo Luiz Bozelli.

Ao Prof. Dr. Lars-Anders Hansson (Lund University).

Ao Prof. Dr. Wilhelm Granéli (Lund University).

Ao M.Sc. Johan Ahlgren (Lund University).

Ao M.Sc. Mattias Ekvall (Lund University).

Ao meu orientador na Suécia Prof. Dr. Christer Brönmark (Lund University).

Ao meu orientador no Brasil Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz.

EPÍGRAFE

Se quiseres contribuir com a
Ciência, se entregue, abrace-a,
se apaixone, ame-a, leia muito,
pense, questione e então
responda. O valor da sua
contribuição dependerá do
quanto você se esforçou.

Roger Paulo Mormul

Mecanismos que afetam os estados estáveis alternativos e o efeito das mudanças climáticas sobre a invasão de uma planta submersa exótica

RESUMO

Os estados estáveis alternativos e as mudanças climáticas globais são os principais temas abordados ao longo dos três capítulos apresentados. A primeira abordagem utilizou-se os dados de longo prazo obtidos durante as amostragens do programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração (PELD), na planície de inundação do alto rio Paraná, para se descrever pela primeira vez no âmbito desse programa, uma alteração de estado alternativo em um lago de planície de inundação. As análises revelaram que a redução da densidade de peixes, seguida pelo primeiro registro de manchas de uma espécie de planta submersa, desencadearam a alteração do estado alternativo de águas turbidas para o estado de águas claras. Na sequência, a herbivoria de cladóceros e gastrópodes sobre o fitoplâncton e o perifíton, respectivamente, foi avaliada experimentalmente, a fim de verificar quais os efeitos dessas interações sobre o crescimento de uma planta submersa exótica. Os resultados do experimento demonstraram que o estado alternativo de águas claras não favorece a invasão da planta submersa exótica, devido à redução do número de brotos na presença de gastrópodes, uma vez que esse é o principal meio de reprodução da planta. Finalmente, realizou-se um experimento para testar se o aumento da temperatura e/ou do escurecimento da água, resultantes das alterações climáticas, afeta o crescimento de uma espécie de planta submersa exótica. As evidências revelam que a temperatura da água não afeta o crescimento da planta. Contudo, ambos fitoplâncton e perifíton, são afetados negativamente pelo escurecimento da água. Nesse sentido, a planta submersa é favorecida pela redução da competição, resultante no sucesso de invasão da espécie submersa em água mais escuras, esperadas de ocorrer com mais frequência em um cenário de aquecimento global. Em suma, os resultados contribuíram para o complemento do conhecimento sobre os mecanismos envolvidos nos estados alternativos em lagos de planície de inundação, ressaltando ainda a importância de se incluir espécies exóticas em estudos desse tipo, devido à possibilidade de se encontrar padrões diferenciados dos naturais. Além disso, o último estudo alerta para o fato das alterações climáticas favorecerem a invasão por plantas submersas exóticas em lagos com águas húmicas.

Palavras-chave: Lagos rasos. Competição. Compostos húmicos. Macrófitas aquáticas.

Herbivoria. Planície de inundação.

Mechanisms affecting alternative stable states and the effect of climate change on invasibility of an exotic submerged macrophyte

ABSTRACT

The alternative stable states and climate changes are the main themes discussed throughout the three chapters in this dissertation. In the first chapter I used a long term dataset of the Long Term Ecological Research program (LTER), in the Paraná River floodplain, to describe by the first time in this LTER site an alteration in the alternative state in one floodplain lake. The analyses showed that reduction in fish density, followed by the first record of submerged plant patches, started the shift from turbid to clear water state. The second chapter tested the grazing effects of large cladoceros and snails on phytoplankton and periphyton, respectively, to assess how this interaction affects the growth of an exotic submerged plant. The main results suggest that clear water state does not provide a successful invasion by exotic submerged plant, due to the reduction of number of sprouts in the presence of snails, because this is the main reproductive strategy of this plant. The third chapter is an experiment to test whether the increase of water temperature and/or the brownification process, both results of climate changes, may affect the growth of an exotic submerged plant. Evidences found showed that temperature does not affect growth of this plant. However, both phytoplankton and periphyton are affected negatively by darker waters. In this instance, the submerged plant has advantage due to reduction of competition, which leads to a successful invasion in darker waters. In summary, these three chapters contribute to improve the knowledge about mechanisms involved with alternative states in floodplain lakes, emphasizing also, the importance of including exotic species in this kind of study, due to the possibility of finding unusual patterns. In addition, the third chapter alerts to the fact that climate changes may provide enhance invasion by exotic submerged plants in humic lakes.

Keywords: Shallow lakes. Competition. Humic compounds. Aquatic macrophytes.

Grazing. Floodplain.

Tese elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *Ecosystems* (Tópico 2). Disponível em:

<<http://www.springer.com/life+sciences/ecology/journal/10021>>;

Oikos (Tópico 3). Disponível em:

<<http://www.wiley.com/bw/submit.asp?ref=0030-1299&site=1>>;

Global Change Biology (Tópico 4). Disponível em:

<<http://www.wiley.com/bw/submit.asp?ref=1354-1013&site=1>>

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	11
2	PRESENÇA DE PEIXES BENTIVOROS E PLANTAS SUBMERSAS AFETAM ESTADOS ALTERNATIVOS DE UM LAGO DE PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO TROPICAL	
2.1	Introdução.....	13
2.2	Área de estudo.....	14
2.3	Material e Métodos.....	16
2.3.1	<i>Análise dos dados</i>	17
2.4	Resultados.....	17
2.5	Discussão.....	20
	REFERÊNCIAS.....	25
3	EFEITO DA HERBIVORIA DE INVERTEBRADOS SOBRE O CRESCIMENTO DE PLANTAS SUBMERSAS E OS ESTADOS ESTÁVEIS ALTERNATIVOS	
3.1	Introdução.....	29
3.2	Material e Métodos.....	30
3.2.1	<i>Procedimento experimental</i>	30
3.2.2	<i>Análise dos dados</i>	32
3.3	Resultados.....	33
3.4	Discussão.....	36
	REFERÊNCIAS.....	38
4	MUDANÇAS CLIMÁTICAS PODEM AUMENTAR A INVASIBILIDADE DE UMA PLANTA SUBMERSA EXÓTICA	
4.1	Introdução.....	42
4.2	Material e Métodos.....	43
4.2.1	<i>Procedimento experimental</i>	43
4.2.2	<i>Análise dos dados</i>	45
4.3	Resultados.....	46
4.4	Discussão.....	49
	REFERÊNCIAS.....	51
5	CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	55

1 INTRODUÇÃO

Os estados estáveis alternativos em sistemas naturais foram primeiramente discutidos por Robert M. May na década de 1970 (May, 1977). Contudo, 20 anos após o trabalho pioneiro de May, Marten Scheffer tornou-se o maior difusor dessa teoria na ecologia aquática, enfocando os estados alternativos em lagos rasos (Scheffer, 1990). Scheffer desenvolveu estudos em lagos temperados, mas um dos lagos serviu de modelo para seu trabalho clássico sobre os estados estáveis alternativos, o lago Krankesjön, próximo a cidade de Lund, na Suécia.

Embora a base de dados sobre o lago tenha sido obtida com intensas amostragens e quase quatro décadas de coleta, Scheffer não teria motivação para explorar e determinar os detalhes dessa teoria se não fosse capaz de conhecer com os próprios olhos a beleza e o tom de segredo que o lago demonstra. Sem dúvida, foi a junção do conhecimento de Scheffer com a intrigante exuberância do ambiente que o fez desenvolver seu trabalho com dedicação máxima.

A maioria dos trabalhos clássicos e determinantes para as teorias ecológicas é desenvolvida em regiões temperadas. Contudo, a região Neotropical também é contemplada com áreas deslumbrantes e de suma importância, como é o caso da planície de inundação do alto rio Paraná, que assim como o lago Krankesjön, possui uma beleza incomparável que ilumina os olhos dos pesquisadores que nela trabalham. Além disso, a planície é parte do programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração (PELD), o qual permitiu a criação de um banco de dados. Foi pensando nisso e em observações prévias, que surgiu a idéia de verificar se as alterações na turbidez da água de um dos lagos dessa planície poderiam se enquadrar na teoria dos estados alternativos. As leituras e principalmente as discussões sobre o assunto a ser trabalhado foram fundamentais para o desenvolvimento e aprimoramento das idéias, as quais se tornaram cada vez mais sólidas em meio a esse ambiente de trabalho, culminando nos resultados apresentados na primeira abordagem.

A manutenção de um estado alternativo depende de interações bióticas e abióticas. A presença de plantas submersas, por exemplo, é um dos principais fatores que pode causar a alteração de um estado alternativo para outro, pois afeta grande parte dessas interações. Entre as tantas interações bióticas envolvendo as plantas submersas, a herbivoria do zooplâncton e gastrópodes sobre o fitoplâncton e perifíton, respectivamente, poderia contribuir sobremaneira para o desenvolvimento da vegetação submersa, fato que chama a atenção de muitos

pesquisadores, devido à dificuldade em determinar qual grupo de animais poderia ser mais importante para essa interação. Contudo, esse tipo de interação poderia ser diferente caso a espécie submersa fosse uma planta exótica, pois algo diferente do esperado poderia ser encontrado. De fato, os resultados não foram os esperados e são apresentados com mais detalhes na abordagem do tópico 3.

Assim como os estudos de estados alternativos em lagos, as mudanças climáticas causam árduas discussões científicas. Entre as alterações previstas para a região temperada, podemos enfocar a temperatura do ar e o regime de chuvas. A elevação da temperatura pode favorecer a produtividade das florestas e o material vegetal depositado sobre o sedimento poderia ser carregado para o lago, devido ao grande volume de chuvas. Conseqüentemente, a presença de matéria orgânica elevaria a concentração de compostos húmicos na água, tornando-a mais escura. Dessa forma, isso poderia afetar negativamente o crescimento de plantas submersas. Contudo, uma espécie tolerante a essas alterações, como por exemplo, uma espécie exótica invasora, poderia suportar as diferenças abióticas, sobreviver e, possivelmente, se expandir.

Resultados contraditórios são frequentemente registrados em estudos ecológicos, pois diferentes escalas temporais ou espaciais, ou ainda o isolamento de diferentes fatores afeta a análise dos dados e direciona o pesquisador a encontrar resultados opostos aos esperados. Seria impossível não perceber que ainda existem muitas perguntas sem respostas, e que muitas vezes fatores que interagem são explorados isoladamente, uma vez que as alterações abióticas podem afetar o sucesso de invasão de espécies submersas. Sendo assim, o controle da temperatura e do escurecimento da água foi utilizado em um experimento a fim de verificar o efeito dessas variáveis sobre o crescimento de uma espécie de planta submersa exótica. Os resultados desse experimento são descritos no tópico 4, e demonstraram que o escurecimento da cor da água pode facilitar a invasão da espécie submersa *Elodea nuttallii* em um futuro com aumento de substâncias húmicas.

May, R.M. 1977. Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. *Nature* 169:471-477.

Scheffer, M. 1990. Multiplicity of stable state in freshwater systems. *Hydrobiologia* 200/201:475-486.

2 PRESENÇA DE PEIXES BENTÍVOROS E PLANTAS SUBMERSAS AFETAM ESTADOS ALTERNATIVOS DE UM LAGO DE PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO TROPICAL

2.1 Introdução

Lagos rasos são reconhecidamente ambientes que apresentam estados estáveis alternativos, variando entre um estado de águas claras, dominado por macrófitas aquáticas submersas, e um estado de águas turbidas, dominado por fitoplâncton (p. ex. Scheffer e outros 1993, 2001). Essas alterações, em geral, estão relacionadas com a variação das concentrações de nutrientes na água (Scheffer 1998). Diversos estudos sobre estados estáveis alternativos são baseados principalmente em correlações e modelos que usam dados de longo prazo obtidos em campo (p. ex. Brönmark e outros 2010; Gelós e outros 2010) ou experimentos em mesocosmos (p. ex. Mazzeo e outros 2010), enquanto outros discutem modelos teóricos (p. ex. Scheffer e Jeppesen 2007; Attayde e outros 2010). Essas abordagens diferentes, mas complementares, promoveram idéias fundamentais e novas hipóteses (p. ex. Schooler e outros 2011), tornando o fenômeno dos estados alternativos em uma convincente teoria.

Os lagos temperados são os ambientes melhor estudados considerando o regime de alterações entre estados alternativos (Scheffer e Carpenter 2003). Diferentes mecanismos têm sido mostrados na literatura, como por exemplo, alterações após tempestades (Schelske e outros 1995) ou impactos antrópicos (Scheffer 1998), e com uma combinação de fatores (Hargeby e outros 2004) ou presença de uma espécie chave no lago (Jeppesen e outros 2007). Embora os ecossistemas temperados sejam mais investigados do que aqueles em outras latitudes, existem novos registros de estados alternativos também na região tropical (Loverde-Oliveira e outros 2009) e em lagos subtropicais (Rodríguez-Gallego e outros 2010), onde o papel dos peixes e das macrófitas aquáticas parece diferir dos ambientes temperados (Meerhoff e outros 2007). Apesar da importância dos nutrientes, muitos estudos mostram que esse mecanismo depende de mais de um fator, e em geral, um efeito em cascata está envolvido no processo, o qual pode promover a alteração do estado (p. ex. Scheffer e outros 1993; Jones e Sayer 2003; Liboriussen e outros 2005; Hansson e outros 2010).

Alguns ambientes aquáticos são fortemente afetados por forças externas relacionadas com a bacia hidrográfica. Por exemplo, sistemas rio-planície de inundação (SRP) são direcionados por regimes hidrológicos que afetam o funcionamento do ecossistema, atributos biológicos e variáveis físico-químicas (Junk e outros 1989; Neiff 1990). Nos SRPs, o nível da água influencia fortemente as variáveis limnológicas, com nutrientes, clorofila e material em

suspensão variando de forma previsível em resposta ao ciclo hidrológico (Camargo e Esteves 1995; Lewis e outros 2000). Nesse caso, lagos rasos em sistemas rio-planície de inundação podem sofrer alterações entre estados de águas túrbidas e claras em resposta ao pulso de inundação como demonstrado por Loverde-Oliveira e outros (2009) para o Pantanal Matogrossense.

A planície de inundação do alto rio Paraná é a última porção do rio Paraná em território brasileiro sem barragens (Agostinho e outros 2004a). Esse sistema possui grande variedade de habitats (p. ex. lagos conectados, canais secundários, lagos isolados e brejos) e suporta alta diversidade de organismos, incluindo peixes (Agostinho e outros 2007). Algumas espécies de peixes são migradoras e usam os lagos da planície durante os estágios iniciais de crescimento (Agostinho e outros 2004b), sendo que *Prochilodus lineatus* é a espécie migradora mais abundante neste sistema (Agostinho e outros 2004b).

No entanto, uma cascata de reservatórios construída a montante reduziu a disponibilidade de nutrientes, material em suspensão e elevou a transparência da água no canal principal do rio Paraná (Roberto e outros 2009). O aumento na transparência promoveu a colonização por vegetação submersa deste canal e dos lagos, nas últimas duas décadas (Thomaz e outros 2009).

Esse trabalho aborda dados obtidos em um lago raso, durante o Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração desenvolvido na planície de inundação do rio alto Paraná, a fim de buscar explicações para a alteração do estado de águas túrbidas para águas claras observada nesse lago. Conhecendo a importância de peixes migradores e macrófitas aquáticas submersas (Brönmark e outros 2010; Rodríguez-Gallego e outros 2010; Gelós e outros 2010) como mediadores dessas alterações, utilizou-se a densidade de peixes bentívoros, principalmente migradores, e a cobertura vegetal da macrófita aquática submersa *Egeria densa* para explicar as alterações na turbidez do lago durante um longo período (aproximadamente 6 anos). Embora baseada em dados observacionais, as conclusões adicionam informações à literatura sobre estados alternativos, devido ao uso de dados relacionados a lagos de SRP tropical, e por direcionar hipóteses sobre os estados alternativos em lagos de SRPs tropicais.

2.2 Área de estudo

A planície de inundação do alto rio Paraná é um mosaico complexo com mais de 500.000 ha que incluem fragmentos de florestas, vegetação ripária, florestas alagadas,

vegetação arbustiva, campos e principalmente áreas de brejos e alagadiços. Além de segmentos de grandes rios, lagos rasos permanentes, lagos temporários, canais secundários, mais de 100 ilhas, muitas praias arenosas e pantanosas podem ser encontradas nesse trecho do rio (Mendonça e outros 2009).

A ‘lagoa do Osmar’ ($22^{\circ}46'27.53''S$ e $53^{\circ}19'57.95''O$; Fig. 1) é um lago isolado localizado a cerca de 120 m de distância do canal do rio Paraná, com 60 m de comprimento, 15 m de largura e profundidade que variou entre 0,60 m (período de águas baixas) e 4,5 m (período de águas altas) durante o período estudado. As margens do lago são colonizadas por vegetação ripária, o solo predominante é do tipo arenoso, sendo que o lago recebe água do rio Paraná principalmente durante a cheia, embora trocas entre o rio e o lago também ocorram via corredor hiporréico.

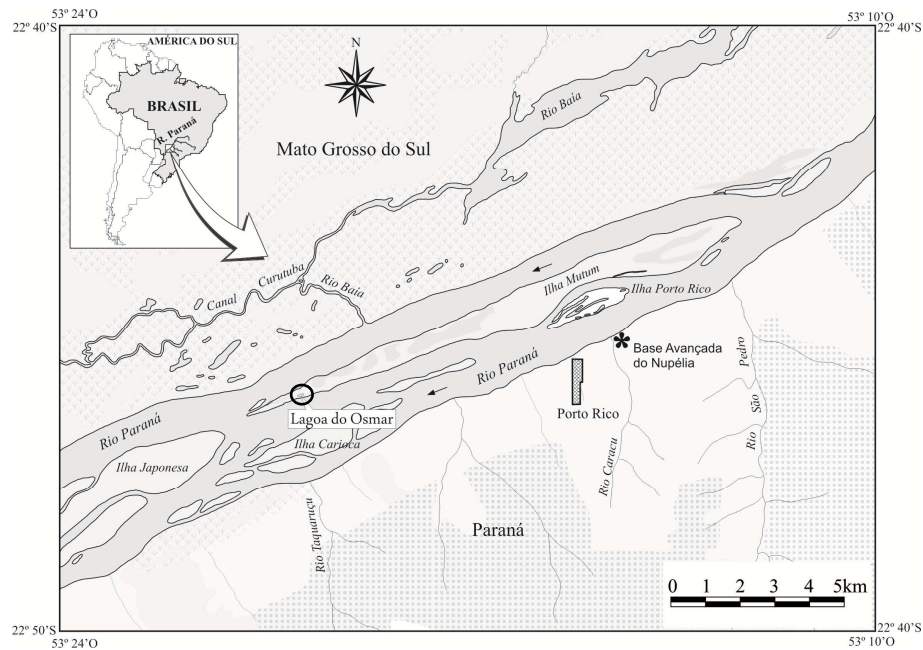


Figura 1. Mapa da porção da planície de inundação do alto rio Paraná que contém a ‘lagoa do Osmar’.

A planície de inundação possui flutuação sazonal do nível da água afetada principalmente pela dinâmica pluviométrica da bacia de drenagem e pela operação de barragens a montante da planície. O período de águas altas predomina entre novembro e março (estação chuvosa – primavera e verão) e o período de águas baixas ocorre entre abril e outubro (estação seca – outono e inverno). Dados de longo prazo mostram que as flutuações do nível de água é em média $2,5 \text{ m ano}^{-1}$ com amplitude registrada de cerca de 7,5 m (Agostinho e outros 2008a).

2.3 Material e Métodos

As amostragens foram feitas em intervalos de três meses, de março de 2005 a dezembro de 2010. O nível da água do rio Paraná foi registrado diariamente em uma estação localizada 12 km a montante do lago. Para essa variável foi utilizada a média dos sete dias anteriores à data de coleta das demais variáveis. Esse procedimento é recomendado devido à existência de um intervalo de tempo antes que as variáveis limnológicas respondam a essa função de força (Thomaz e outros 2004). Embora de posse dos dados de profundidade do lago, optou-se por utilizar o nível do rio, pois (i) é uma variável diretamente relacionada com o pulso de inundação, (ii) indica aproximadamente o nível no qual o lago conecta-se com o rio e (iii) os níveis da água do rio e a profundidade do lago foram alta e significativamente correlacionados ($r = 0,97$; $p < 0,001$). Medidas de turbidez (LaMotte turbidímetro) foram realizadas na sub-superfície da coluna de água na zona pelágica. No mesmo local, amostras de água foram coletadas para análise de clorofila-a e concentração de nutrientes

As amostras de água foram filtradas em membranas tipo Whatman GF 52-C para quantificar a clorofila-a. O pigmento foi extraído com acetona e as amostras foram lidas em espectrofotômetro, de acordo com Golterman e outros (1978). As análises de nitrogênio total seguiram o método de persulfato (Bergamin e outros 1978) e a determinação desse nutriente foi realizada em espectrofotômetro na presença de cádmio, usando um sistema de injeção de fluxo (Giné e outros 1980). O fósforo total (PT) foi medido de acordo com Golterman e outros (1978).

Além das variáveis limnológicas, foi amostrado o zooplâncton, peixes e a comunidade de macrófitas aquáticas. As amostras de zooplâncton foram obtidas com uma moto-bomba e rede de plâncton (68 μm), filtrando 1.000 l de água por amostra, as quais foram preservadas em solução de formaldeído 4% neutralizada com carbonato de cálcio. Em laboratório, as amostras foram analisadas sob microscópio para identificação até o menor nível taxonômico possível e contagem dos organismos (indivíduos m^{-3}). A comunidade de peixes foi amostrada com uma rede de arrasto de 20 m. Após a identificação dos peixes, as espécies foram separadas em guildas segundo Hahn e outros (2004) e a densidade de cada espécie foi estimada (indivíduos m^{-2}) baseada na área arrastada. As espécies detritívoras e onívoras foram unidas em uma única guilda, a qual foi denominada bentívora, pois tanto as espécies detritívoras quanto as onívoras se alimentam no sedimento e contribuem para a alteração de estado alternativo (Attayde e outros 2010). Finalmente, as amostras da comunidade de macrófitas aquáticas foram coletadas com auxílio de um garfo e barco em velocidade

constante, navegando por todo o lago e registrando a presença de macrófitas aquáticas submersas. Quando encontradas, a área do banco de macrófitas aquáticas foi estimada usando-se transectos *in situ*.

2.3.1 Análise dos dados

A relação entre todas as variáveis foi verificada com uma matriz de correlação de ranking de Spearman. Devido às macrófitas aquáticas ocorrerem apenas de junho a dezembro de 2009 (ver Resultados), o teste não foi aplicado para a cobertura vegetal. Em seguida, para selecionar o melhor modelo linear, utilizou-se uma seleção de modelos baseada no Critério de Informação de Akaike (Burnham e Anderson 2002) no *software* SAM (Rangel e outros 2010), considerando turbidez e clorofila-a como variáveis respostas. A turbidez e clorofila-a foram escolhidas como variáveis respostas por serem importantes indicadores dos estados estáveis alternativos, bem como as alterações entre eles. Finalmente, aplicou-se correlação de ranking de Spearman para avaliar como os resultados de todas as variáveis coletadas na primeira amostragem estariam correlacionados com os resultados coletados em diferentes intervalos de tempo (23 amostragens subsequentes). A persistência de um estado alternativo produziria alta e significativa correlação ao longo do tempo, sendo que a alteração de um estado para outro seria indicado por baixa e não significativa correlação entre os intervalos de tempo. Esse procedimento foi aplicado duas vezes, ou seja, com e sem a cobertura de macrófitas aquáticas, para remover o efeito de poucos registros dessas últimas.

2.4 Resultados

Durante o monitoramento desde 2005, uma ampla variação em todos os fatores limnológicos foi registrada. Contudo, três fases distintas puderam ser identificadas:

- i) março de 2005 a dezembro de 2006; e março a dezembro de 2010: alterações entre baixa densidade e ausência de peixes bentívoros (Fig. 2A), e em geral, clorofila-a, PT e turbidez com baixos valores (Fig. 2B); um pico de zooplâncton durante 6 meses foi também registrado (Fig. 2C);
- ii) março de 2007 a março de 2009: essa fase ocorreu em seguida ao maior pulso de inundação e teve picos de peixes bentívoros (Fig. 2A) juntamente com clorofila-a, PT e turbidez (Fig. 2B), zooplâncton e peixes planctívoros (Fig. 2C);
- iii) junho a dezembro de 2009: essa fase também ocorreu em seguida a um pulso; a densidade de peixes bentívoros declinou ao longo do tempo e em dezembro os mesmos tornaram-se

ausentes, quando a maior cobertura vegetal de macrófitas aquáticas foi registrada no lago (Fig. 2A), juntamente com os menores valores de turbidez e clorofila-a (Fig. 2B); houve ocorrência de peixes planctívoros e zooplâncton, mas ambos em densidades muito baixas (Fig. 2C).

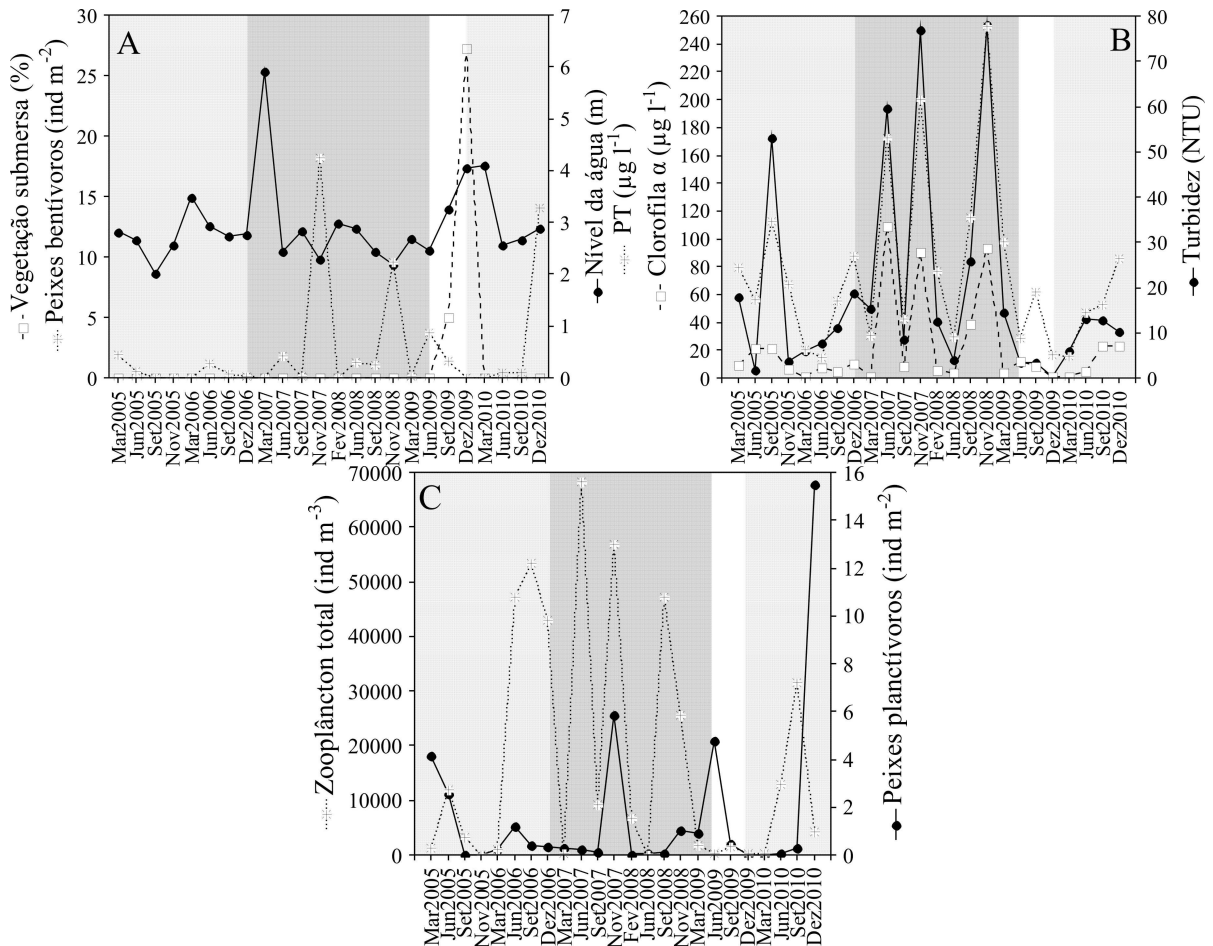


Figura 2. Tendências temporais observadas para o nível da água do rio Paraná, densidade de peixes bentívoros e vegetação submersa (A); clorofila-a, PT e turbidez (B); e densidade de zooplâncton total e a densidade de peixes planctívoros (C). Vegetação submersa representa a porcentagem de cobertura de todo o lago e a cor da coluna indica a turbidez da água no estado alternativo.

Essas fases também são sugeridas pelas relações significativas entre diversas variáveis (Tabela 1). As correlações indicam que turbidez, clorofila-a, PT e densidade de peixes bentívoros aumentam com o decréscimo no nível de água. Clorofila-a, PT e densidade de peixes bentívoros também aumentam juntamente com a turbidez, mas parecem decrescer na presença de vegetação submersa (ver Fig. 2A, B). Além disso, a concentração de clorofila-a

acompanha a elevação na concentração de PT e na densidade de peixes bentívoros, sendo que as concentrações de PT se elevam com o aumento na densidade de peixes bentívoros. Por outro lado, nenhuma relação significativa foi encontrada entre a densidade de peixes piscívoros e planctívoros ($r = 0,11$; $p > 0,05$), densidade total de zooplâncton e densidade de peixes planctívoros ($r = 0,28$; $p > 0,05$), densidade de zooplâncton filtradores pequenos e grandes e a concentração de clorofila-a ($r = 0,23$; $p > 0,05$ e $r = 0,30$; $p > 0,05$).

Tabela 1. Valores da correlação do ranking de Spearman para os resultados significativos ($p < 0,05$).

Variáveis	Sperman
Névil da água X Turbidez	-0,55
X Clorofila-a	-0,80
X PT	-0,73
X Peixes bentívoros	-0,64
Turbidez X Clorofila-a	0,55
X PT	0,79
X Peixes bentívoros	0,51
Clorofila-a X PT	0,69
X Peixes bentívoros	0,76
Peixes bentívoros X PT	0,54

A turbidez relacionou-se com diversas variáveis (ver Tabela 1), mas a seleção de modelos sugeriu a densidade de peixes bentívoros e a concentração de PT como as variáveis mais importantes para prever os valores de turbidez no lago com relação linear e positiva ($r^2 = 0,85$; $AICc = 182,882$; $AICc\ wi = 0,191$; Tabela 2). Usando a clorofila-a como variável resposta, novamente a densidade de peixes bentívoros e a concentração de PT foram importantes preditoras, afetando positivamente a concentração de clorofila-a; a densidade de zooplâncton também entrou no modelo, mas com a menor importância, como demonstrado pelos valores de β ($r^2 = 0,85$; $AICc = 200,715$; $AICc\ wi = 0,176$; Tabela 2). Assim, parece que a densidade de peixes bentívoros e a concentração de PT são as variáveis mais importantes, pois aparecem nos melhores modelos selecionados para explicar a turbidez e a clorofila-a.

Finalmente, correlações significativas entre a primeira amostragem e as demais foram encontradas até junho de 2009 ($0,82 < r < 0,99$; 0 a 1500 dias após a 1ª amostragem - Fig. 3). Contudo, na presença de *E. densa* em setembro e dezembro de 2009 (1600 a 1700 dias após a 1ª amostragem - Fig. 3), as variáveis não foram correlacionadas com a primeira amostragem e a maior diferença foi registrada em dezembro de 2009, quando o lago alterou-se para o estado

de águas claras, como indicado pelo menor valor de turbidez e clorofila-a, e a segunda menor concentração de PT (ver Fig. 2B). Além disso, as quatro amostragens realizadas em 2010 foram significativamente relacionadas com a primeira amostragem ($0,89 < r < 0,99$; Fig. 3), mostrando que o lago voltou para estado de águas turbidas nesse período. Repetindo essa análise, sem a cobertura de macrófitas aquáticas, somente dezembro de 2009 não foi significativamente correlacionado com a primeira amostragem ($r = 0,67$; Fig. 3).

Tabela 2. Parâmetros estimados para os melhores modelos.

$$\text{Turbidez} = -7,087 + (0,159 * \text{Bentívoros}) + (0,345 * \text{PT})$$

	β	t	p
Intercepto	-7,087	-2,208	<0,01
Peixes bentívoros	0,159	0,737	<0,01
PT	0,345	5,571	<0,001

$$\text{Clorofila-a} = -13,907 + (0,762 * \text{Bentívoros}) + (0,350 * \text{PT}) + (0,0001 * \text{Zooplâncton})$$

	β	t	p
Intercepto	-13,907	-3,097	<0,001
Peixes bentívoros	0,762	1,994	<0,01
PT	0,350	5,548	<0,001
Zooplâncton	0,0001	2,696	<0,01

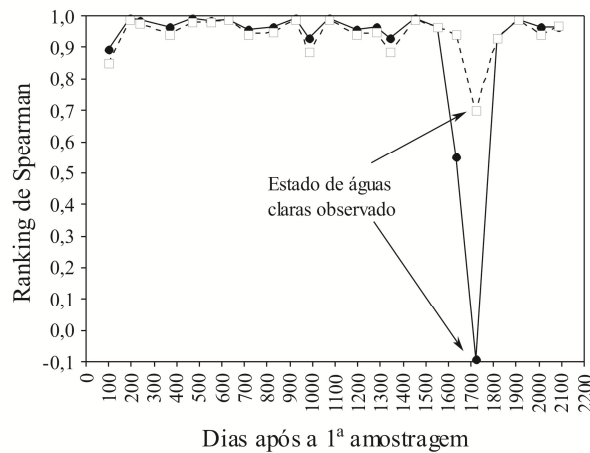


Figura 3. Valores da correlação do ranking de Spearman entre a primeira amostragem (março de 2005) e as outras amostragens. A linha tracejada representa valores de correlação sem os dados de cobertura vegetal.

2.5 Discussão

Os resultados apresentados, obtidos em um lago de planície de inundação tropical com turbidez e clorofila-a medidos ao longo de aproximadamente 6 anos, revelam a ocorrência de

três estados (Fig. 4): um estado intermediário que ocorre em baixas densidade de peixes bentívoros e é caracterizado pela trofia moderada (valores moderados de PT, turbidez e clorofila-a) e alta densidade de zooplâncton; um estado turbido com alta densidade de peixes bentívoros e predominantemente eutrófico (picos de PT, turbidez e clorofila-a); e um estado de águas claras dominado por macrófitas aquáticas submersas (valores muito baixos de PT, turbidez e clorofila-a). Os indicadores de estados estáveis alternativos (turbidez e clorofila-a) foram positivamente correlacionados com PT e densidade de peixes bentívoros. Essas variáveis explanatórias foram também as selecionadas nos melhores modelos escolhidos de acordo com o critério de Akaike. Além disso, e mais importante, o estado de águas claras ocorreu somente por um período de 6 meses (em um total de ca. 6 anos de análise), quando a vegetação submersa colonizou o lago e os peixes bentívoros estiveram ausentes.

Considerando a congruência dessas diferentes análises pode-se inferir sobre um potencial mecanismo que explica a alteração observada no lago, embora essas inferências devam ser consideradas com prudência visto que os dados são observacionais. Em suma, essas relações sugerem que o aumento na densidade de peixes bentívoros ocasiona a ressuspensão de sedimento e liberação de nutrientes, elevando a concentração de clorofila-a e a turbidez (estado turbido). Na ausência de peixe bentívoros, a quantidade de nutrientes liberados na água é menor, possibilitando um estado intermediário, mas na presença de macrófitas aquáticas submersas, nutrientes e turbidez são reduzidos consideravelmente, e o verdadeiro estado de águas claras é obtido. Assim, os resultados encontrados para esse lago de planície de inundação tropical demonstram o efeito de organismos com hábito alimentar bêntico sobre a turbidez desse sistema, mecanismo este que foi proposto por Bergman e outros (1999) para lagos temperados.

Em lagos rasos, diversos tipos de mecanismos estão envolvidos nas alterações entre os estados de águas túrbidas e claras (Scheffer e outros 1993, 2001). O principal fator que direciona esse fenômeno parece ser a interação entre a vegetação submersa e a turbidez da água (Scheffer e outros 1993). Além de competir com o fitoplâncton por nutrientes, as macrófitas aquáticas fornecem refúgio para o zooplâncton e peixes piscívoros jovens e reduzem a ressuspensão do sedimento por ventos ou peixes (Gulati e Donk 2002), o que é parcialmente corroborado pelos resultados apresentados. Além disso, o controle descendente promovido por peixes piscívoros é outro fator importante, pois o mesmo contribui para o desenvolvimento do zooplâncton, que por sua vez reduz a biomassa do fitoplâncton e aumenta a transparência da água (Scheffer 1990). Contudo, os estados alternativos apresentados nos resultados diferem dos citados basicamente por dois componentes: primeiro, o controle

descendente promovido parece ser de menor importância quando comparado com os lagos temperados, pois zooplâncton e peixes planctívoros ocorreram em densidades muito baixas no estado dominado por macrófitas aquáticas (ver Figs. 2A e 2C), e segundo, foi possível identificar um estado intermediário na ausência de macrófitas aquáticas submersas e peixes bentívoros, com presença de zooplâncton.

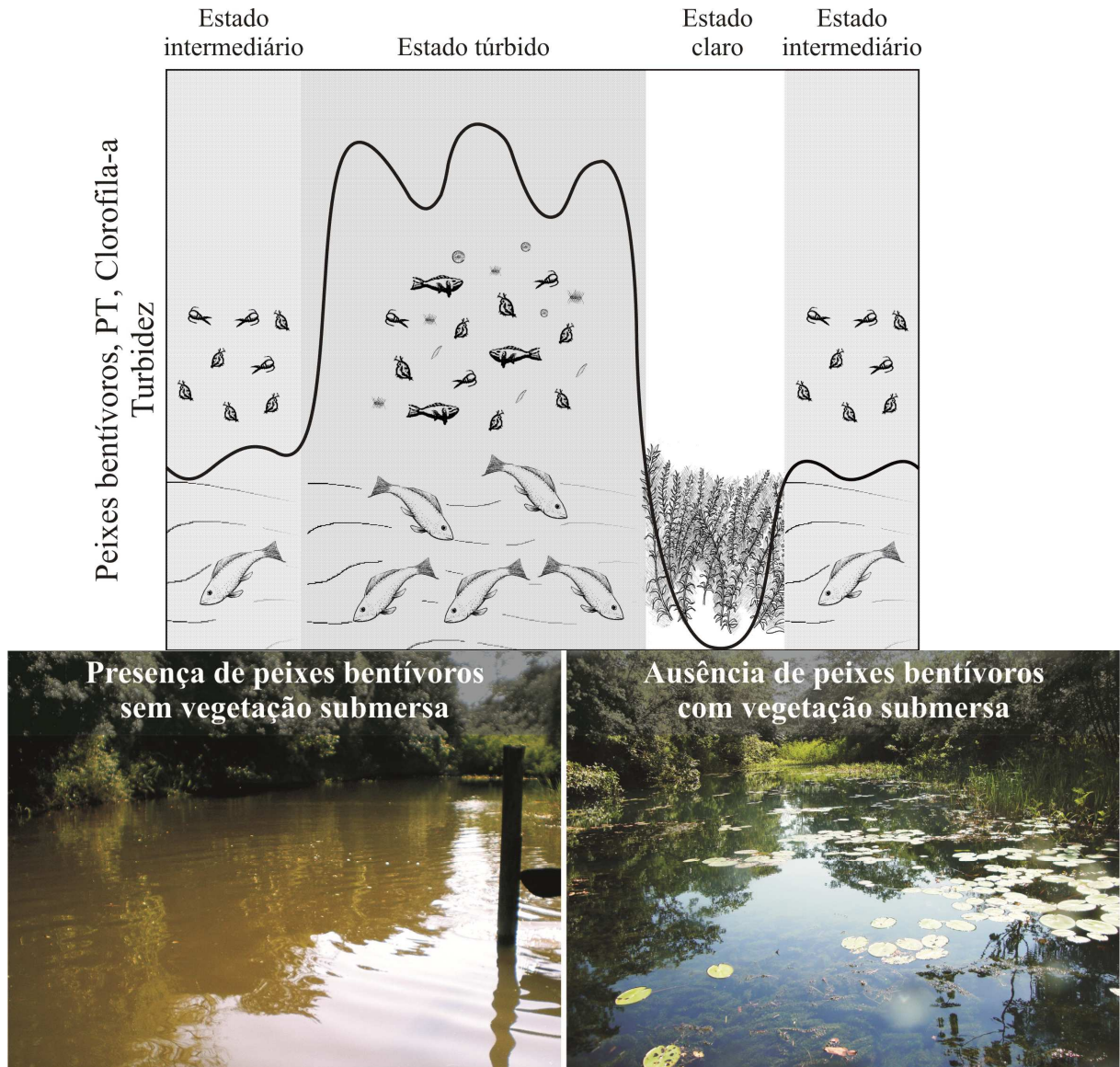


Figura 4. Desenho ilustrativo demonstrando a ocorrência dos três estados na 'lagoa do Osmar'. A linha demonstra o comportamento das variáveis. As fotos representam os estados de águas turbidas (esquerda) e de águas claras (direita) no lago.

A maioria dos estudos sobre estados estáveis alternativos é desenvolvida em regiões temperadas e poucos deles incluem sistemas rio-planície de inundação (p. ex. Van Geest e outros 2007), os quais também são escassos nos trópicos (p. ex. Loverde-Oliveira e outros

2009). Independentemente da região, a flutuação do nível de água é um importante fator a ser considerado nesses ecossistemas (Junk e outros 1989; Neiff 1990; Thomaz e outros 2007). Por exemplo, Loverde-Oliveira e outros (2009) mostraram que o nível da água é a principal determinante das alterações entre estados alternativos em um lago do Pantanal, o qual não apresentou nenhuma evidência de controle pelo efeito descendente. O mecanismo envolvido nas alterações desse lago está principalmente relacionado com a transparência da água, a qual por meio de trocas entre o rio e o lago, afeta a recuperação e o declínio da vegetação submersa. Diferentemente dos resultados de Loverde-Oliveira e outros (2009), as macrófitas aquáticas submersas iniciam a recuperação durante as águas baixas nos lagos da planície de inundação do rio Paraná (Sousa e outros 2010 e os resultados apresentados), e a importância do nível da água para a turbidez nessa planície do rio Paraná é mais indireta, mesmo que a água do rio tenha elevada transparência devido à retenção de sólidos e nutrientes em uma cascata de reservatórios a montante. Na maior parte do ano, o lago não permanece conectado com o rio devido ao elevado dique entre os ambientes. Contudo, quando o nível da água sobe, peixes bentívoros juvenis entram e os adultos saem do lago (Agostinho e outros 2008b). Assim, em anos com grande recrutamento, grandes populações de peixes no lago tornam a água turbida. As inundações também trazem propágulos de macrófitas aquáticas (como sugerido no Pantanal – Loverde-Oliveira e outros 2009, e também para o rio Paraná – Thomaz e outros 2009), e a colonização por plantas submersas pode ter acelerado a mudança do estado de águas turbidas para o de águas claras ao final do ano de 2009.

O mecanismo encontrado para a ‘lagoa do Osmar’ constitui um padrão similar ao de Bergman e outros (1999), no qual peixes bentívoros causaram bioturbação e ressuspensão do sedimento, elevando a turbidez. Concomitantemente, nutrientes como PT foram liberados, possibilitando o afloramento e a dominância do fitoplâncton em um estado de águas turbidas. Por outro lado, a chegada de vegetação submersa foi provavelmente favorecida pelo declínio na densidade de peixes, o que reduziu o material em suspensão e os distúrbios sobre as plantas crescendo enraizadas no sedimento. Então, as macrófitas aquáticas cresceram e se espalharam, dominando aproximadamente 28% de todo o lago e estabilizaram a coluna d’água, evitando também a ressuspensão de sedimento por vento e peixes, mantendo o estado de águas claras.

Os resultados também sugerem que os padrões encontrados nesse lago da planície de inundação diferem de lagos subtropicais. Existem diversas indicações de que as densidades de peixes de pequeno porte dentro dos bancos de macrófitas aquáticas são muito maiores em águas subtropicais do que em temperadas (Jeppesen e outros 2007). A vegetação submersa em

lagos subtropicais representa um pobre refúgio para o zooplâncton de grande porte, particularmente cladóceros (Meerhoff e outros 2003, 2006). Nos resultados descritos, também foram encontradas baixas densidades de zooplâncton total durante o estado de águas claras, quando a colonização de macrófitas aquáticas atingiu seu máximo (ver Fig. 2C). Contudo, os peixes planctívoros também foram raros neste período, diferentemente do que poderia ser predito por Meerhoff e outros (2003, 2006). Assim, a baixa densidade de zooplâncton não está associada com a predação por peixes, mas parece ser explicada pela diluição com a água do rio, a qual entrou no lago em dezembro de 2009 (ver Fig. 2A).

Outro fator importante para as alterações entre estados alternativos é o período em que ocorre a migração de peixes. Em lagos temperados, o período de migração de peixes zooplantívoros é uma importante determinante do estabelecimento de macrófitas aquáticas submersas (Brönmark e outros 2010). O período de migração também é importante para lagos de planície de inundação, uma vez que a desova ocorre apenas se a migração corresponder com a elevação do nível da água (Agostinho e outros 2004b). Contudo, a ocorrência do estado de águas claras, dominado por macrófitas aquáticas submersas nesses lagos pode depender da conectividade, pois caso não haja conexão, os peixes bentívoros juvenis, os quais são importantes para o estado de águas turbidas, não penetram no lago.

Por fim, sugere-se que assim como nas regiões temperadas, os efeitos da cadeia alimentar bêmica sobre a turbidez pode ocorrer também nas regiões tropicais, mesmo em planícies de inundação, onde os regimes hidrológicos são considerados os principais determinadores das variáveis limnológicas e dos atributos biológicos. O estabelecimento de um estado de águas claras, dominado por *E. densa*, foi possível em curto prazo devido essa espécie apresentar altas taxas de crescimento (Yarrow e outros 2009). Por outro lado, o aumento na turbidez (em grande parte derivado da atividade de peixes bentívoros) e na profundidade provocam o colapso da vegetação submersa e o lago retorna ao estado turbido, conforme também observado por Scheffer e Van Nes (2007). Além disso, sugere-se que, embora a redução da densidade de peixes bentívoros e o aumento na densidade de zooplâncton possam decrescer os valores de turbidez, com ausência de plantas submersas a alteração do estado de águas turbidas para o estado de águas claras não ocorre. Contudo, o efeito diluidor do pulso de inundação e a chegada de outras espécies, devido ao aumento na conectividade durante o pulso, podem mudar a dinâmica do lago em longo prazo, e o mesmo pode passar de um padrão similar ao descrito por Bergman e outros (1999) para o padrão descrito por Loverde-Oliveira e outros (2009). Sendo assim, enfatiza-se que a

biomanipulação, em geral pela redução na densidade de peixes bentívoros, pode ser mais eficiente em lagos com ocorrência de vegetação submersa do que em lagos sem essas plantas.

REFERÊNCIAS

- Agostinho AA, Rodrigues L, Gomes LC, Thomaz SM, Miranda LE. 2004a. Structure and functioning of the Paraná river and its floodplain. Maringá: Eduem.
- Agostinho AA, Gomes LC, Veríssimo S, Okada EK. 2004b. Flood regime, dam regulation and fish in the Upper Paraná River: effects on assemblage attributes, reproduction and recruitment. *Rev Fish Biol Fish* 14:11-19.
- Agostinho AA, Pelicice FM, Petry AC, Gomes LC, Julio HE. 2007. Fish diversity in the upper Parana River basin: habitats, fisheries, management and conservation. *Aquat Ecosyst Health* 10:174-86.
- Agostinho AA, Gomes LC, Pelicice FM, Souza-Filho EE, Tomanik EA. 2008a. Application of the ecohydrological concept for sustainable development of tropical floodplains: the case of the upper Paraná River basin. *Ecohydrol Hydrobiol* 8:205-23.
- Agostinho AA, Pelicice FM, Gomes LC. 2008b. Dams and the fish fauna of the Neotropical region: impacts and management related to diversity and fisheries. *Braz J Biol* 68:1119-1133.
- Attayde JL, Van Nes EH, Araujo AIL, Corso G, Scheffer M. 2010. Omnivory by planktivores stabilizes plankton dynamics, but may either promote or reduce algal biomass. *Ecosystems* 13:410-20.
- Bergamin H, Reis BF, Zagatto EAG. 1978. A new device for improving sensitivity and stabilization in flow injection analysis. *Anal Chim Acta* 97:427-31.
- Bergman E, Hansson L-A, Persson A, Strand J, Romare P, Enell M, Granéli W, Svensson JM, Hamrin SF, Cronberg G, Andersson G, Bergstrand E. 1999. Synthesis of theoretical and empirical experiences from nutrient and cyprinid reductions in Lake Ringsjön. *Hydrobiologia* 404:145-56
- Brönmark C, Brodersen J, Chapman BB, Nicolle A, Nilsson PA, Skov C, Hansson LA. 2010. Regime shifts in shallow lakes: the importance of seasonal migration. *Hydrobiologia* 646:91-100.
- Burnham KP, Anderson DR. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach, 2nd ed., Springer.

- Camargo AFM, Esteves FA. 1995. Influence of water-level variation on fertilization of an oxbow lake of Rio Mogi-Guaçu, State of São Paulo, Brazil. *Hydrobiologia* 299:185-193.
- Carmouze JP. 1994. O metabolismo dos ecossistemas aquáticos: fundamentos teóricos, métodos de estudo e análises químicas. São Paulo: Edgar Blücher.
- Gelós M, Teixeira-de Mello F, Goyenola G, Iglesias C, Fosalba C, García-Rodríguez F, Pacheco JP, García S, Meerhoff M. 2010. Seasonal and diel changes in fish activity and potential cascading effects in subtropical shallow lakes with different water transparency. *Hydrobiologia* 646:173-185.
- Giné MF, Bargamin FH, Zagatto EAG, Reis BF. 1980. Simultaneous determination of nitrate and nitrite by flow injection analysis. *Anal Chim Acta* 114:191-97.
- Golterman HL, Clymo RS, Ohmstad MAM. 1978. Methods for physical and chemical analysis of freshwater. Oxford: Blackwell Scientific.
- Gulati RD, Donk E. 2002. Lakes in the Netherlands, their origin, eutrophication and restoration: state-of-the-art review. *Hydrobiologia*, 478:73-106.
- Hahn NS, Fugi R, Andrian IF. 2004. Trophic ecology of the fish assemblages. Thomaz SM, Agostinho AA, Hahn NS, editors. *The Upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. Leiden: Backhuys Publishers. p.247-269.
- Hansson LA, Nicolle A, Brönmark C, Hargeby A, Lindström Å, Andersson G, . 2010. Waterfowl, macrophytes, and the clear water state of shallow lakes. *Hydrobiologia* 646:101-109.
- Hargeby A, Blindow I, Hanson LA. 2004. Shifts between clear and turbid states in a shallow lakes: multi-causal stress from climate, nutrients and biotic interactions. *Arch Hydrobiol* 161:433-54.
- Jeppesen E, Sondergaard M, Pedersen AR, Jürgens K, Strzelczak A, Lauridsen TL, Johansson LS. 2007. Salinity induced regime shift in shallow brackish lagoons. *Ecosystems* 10:48-58.
- Jones JJ, Sayer CD. 2003. Does the fish-invertebrate-periphyton cascade precipitate plant loss in shallow lakes? *Ecology* 84:2155-67.
- Junk WJ, Bayley PB, Sparks RE. 1989. The flood pulse concept in river- floodplain systems. *Can J Fish Aquat Sci* 106:110-127.
- Lewis Jr. WM, Hamilton SK, Lasi MA, Rodríguez M, Saunders III JF. 2000. Ecological determinism on the Orinoco floodplain. *Bioscience* 50:681-692.
- Liboriussen L, Jeppesen E, Bramm ME, Lassen MF. 2005. Periphyton-macroinvertebrate interactions in light and fish manipulated enclosures in a clear and a turbid shallow lake.

- Aquat Ecol 39:23-39.
- Loverde-Oliveira SM, Huszar VLM, Mazzeo N, Scheffer M. 2009. Hydrology-driven regime shifts in a shallow tropical lake. *Ecosystems* 12:807-19.
- Mazzeo N, Iglesias C, Teixeira-de Mello F, Borthagaray A, Fosalba C, Ballabio R, Larrea D, Vilches J, García S, Pacheco JP, Jeppesen E. 2010. Trophic cascade effects of *Hoplias malabaricus* (Characiformes, Erythrinidae) in subtropical lakes food webs: a mesocosm approach. *Hydrobiologia* 644:325-335.
- Meerhoff M, Mazzeo N, Moss B, Gallego-Rodriguez L. 2003. The structuring role of free-floating versus submerged plants in a subtropical shallow lake. *Aquat Ecol* 37:377-3391.
- 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 Biol* 51: 1320-1330.
- Meerhoff M, Iglesias C, Teixeira de Mello F, Clemente JM, Jensen E, Lauridsen TL, Jeppesen E. 2007. Effects of habitat complexity on community structure and predator avoidance behaviour of littoral zooplankton in temperate versus subtropical shallow lakes. *Freshwater Biol* 52:1009-1021.
- Mendonça LB, Lopes EV, Anjos L. 2009. On the possible extinction of bird species in the Upper Paraná River floodplain, Brazil. *Braz J Biol* 69:747-55.
- Neiff JJ. 1990. Ideas para la interpretación ecológica del Paraná. *Interciencia* 15:424-441.
- Rangel TF, Diniz-Filho JAF, Bini LM. 2010. SAM: a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography* 33:46-50.
- Roberto MC, Santana NF, Thomaz SM. 2009. Limnology in the Upper Paraná River floodplain: large-scale spatial and temporal patterns, and the influence of reservoirs. *Braz J Biol* 69:717-25.
- Rodríguez-Gallego L, Meerhoff E, Clemente JM, Conde D. 2010. Can ephemeral proliferations of submerged macrophytes influence zoobenthos and water quality in coastal lagoons? *Hydrobiologia* 646:253-269.
- Scheffer M. 1990. Multiplicity of stable states in freshwater systems. *Hydrobiologia* 200/201:475-86.
- Scheffer M, Hosper SH, Meijer M-L, Moss B, Jeppesen E. 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends Ecol Evol* 8:275-9.
- Scheffer M. 1998. *Ecology of shallow lakes*. 1st edn. London: Chapman and Hall.
- Scheffer M, Carpenter SR, Foley JA, Folke C, Walker B. 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413:591-6.

- Scheffer M, Carpenter SR. 2003. Catastrophic shifts in ecosystems: linking theory to observations. *Trends Ecol Evol* 18:648-56.
- Scheffer M, Jeppesen E. 2007. Regime shifts in shallow lakes. *Ecosystems* 10:1-3.
- Scheffer M, Van Nes EH. 2007. Shallow lakes theory revisited: various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and lake size. *Hydrobiologia* 584:455-66.
- Schelske CL, Carrick HJ, Aldridge FJ. 1995. Can wind-induced resuspension of meroplankton affect phytoplankton dynamics? *J N Am Benthol Soc* 14:616-30.
- Schooler SS, Salau B, Julien MH, Ives AR. 2011. Alternative stable states explain unpredictable biological control of *Salvinia molesta* in Kakadu. *Nature* 470:86-9.
- Sousa WTZ, Thomaz SM, Murphy KJ. 2010. Response of native *Egeria najas* Planch. and invasive *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle to altered hydroecological regime in a subtropical river. *Aquat Bot* 92:40-8.
- Svensson JM, Bergman E, Adnersson G. 1999. Impact of cyprinid reduction on the benthic macroinvertebrate community and implications for increased nitrogen retention. *Hydrobiologia* 404:99-112.
- Thomaz SM, Bini LM, Pagioro TA, Murphy KJ, Santos AM, Souza DC. 2004. Aquatic macrophytes: diversity, biomass and decomposition. Thomaz SM, Agostinho AA, Hahn NS, editors. *The Upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. Leiden: Backhuys Publishers. p.331-352.
- Thomaz SM, Bini LM, Bozelli RL. 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia* 579:1-13.
- Thomaz SM, Carvalho P, Padial AA, Kobayashi JT. 2009. Temporal and spatial patterns of aquatic macrophyte diversity in the Upper Parana River floodplain. *Braz J Biol* 69:617-25.
- Van Geest GJ, Coops H, Scheffer M, Van Nes EH. 2007. Long transients near the ghost of a stable state in eutrophic shallow lakes with fluctuating water levels. *Ecosystems* 10:36-46.
- Yarrow M, Marín VH, Finlayson M, Tironi A, Delgado LE, Fischer F. 2009. The ecology of *Egeria densa* Planchon (Liliopsida: Alismatales): A wetland ecosystem engineer? *Rev Chil Hist Nat* 82: 299-313, 2009

3 EFEITO DA HERBIVORIA DE INVERTEBRADOS SOBRE O CRESCIMENTO DE PLANTAS SUBMERSAS E OS ESTADOS ESTÁVEIS ALTERNATIVOS

3.1 Introdução

As macrófitas aquáticas têm sido consideradas como um componente chave nos habitats aquáticos, por aumentar a heterogeneidade de habitats (Taniguchi et al. 2003, Thomaz et al. 2008), fornecer recursos alimentares (Cyr e Pace 1993, Poi de Neiff e Casco 2003) e, assim, auxiliar na manutenção da biodiversidade (Agostinho et al. 2007, Declerck et al. 2007). Macrófitas aquáticas submersas são especialmente importantes em lagos rasos, os quais são um tipo de habitat abundante em todo o mundo e em muitas partes mais comum do que lagos profundos (Wetzel 1990, Wetzel 1992). Lagos rasos possuem tipicamente uma ampla zona litorânea e grande proporção ou mesmo todo o fundo dentro da zona eufótica, o que proporciona um habitat favorável para o desenvolvimento de vegetação submersa (Keddy 1984). Contudo, os lagos rasos podem existir em dois tipos diferentes de estados estáveis alternativos: um estado é caracterizado por águas túrbidas, com a comunidade de peixes dominada por espécies planctívoras e ausência ou manchas esparsas de vegetação submersa (Scheffer et al. 1993, 2001; Blindow et al. 2002); o outro é caracterizado por águas claras, com a comunidade de peixes dominada por espécies piscívoras e extensos bancos de vegetação submersa.

O crescimento das macrófitas aquáticas submersas é limitado por fatores como a disponibilidade de luz e nutrientes (Barko e Smart 1981, 1986, Thomaz et al. 2007). A extinção de luz previne a colonização por macrófitas aquáticas nas áreas mais profundas (p. ex. Wetzel 1990, Vestergaard e Sand-Jensen 2000, Bini et al. 2005), o que significa que a turbidez e a cor da água também podem afetar a distribuição de macrófitas aquáticas, pois contribuem para a extinção da luz. Por exemplo, no estado de águas túrbidas em lagos rasos, o estabelecimento e crescimento das macrófitas aquáticas submersas pode ser restringido pela competição por luz com as algas fitoplanctônicas (Blindow 1992). Por outro lado, no estado de águas claras a elevada pressão de herbivoria do zooplâncton reduz a biomassa do fitoplâncton, o que por sua vez reduz a competição por luz e promove o crescimento das macrófitas aquáticas (Vanderstukken et al. 2010).

O crescimento de macrófitas aquáticas submersas pode, contudo, também ser afetado por competição por luz e nutrientes com as algas epifíticas (Sand-Jensen e Borum 1984, Brönmark 1985, Li et al. 2008). Essas algas servem de recurso alimentar para um guilda

diversa de invertebrados, incluindo gastrópodes, crustáceos e larvas de inseto (p. ex. Botts 1993, Mormul et al. 2010a, 2010b), que em elevadas densidades são capazes de controlar o crescimento do perifíton (Martin et al. 1992, Brönmark 1994). A interação herbívoro-perifíton pode assim, ser de grande importância para a vegetação submersa. Vários estudos em habitats de água doce e salgada têm mostrado que a herbivoria sobre as algas epifíticas eleva as taxas de crescimento das macrófitas aquáticas por reduzir a competição por luz e/ou nutrientes (Brönmark 1985, 1989, 1990). Brönmark e Weisner (1992) sugeriram que a redução na densidade de gastrópodes poderia resultar no decréscimo da pressão de herbivoria sobre o perifíton, acarretando redução do crescimento das macrófitas aquáticas e eventualmente causando a transição do estado de águas claras dominado por macrófitas aquáticas, para o estado turbido dominado pelo fitoplâncton. Assim, a força da interação entre herbívoros e produtores primários envolvendo zooplâncton x fitoplâncton e gastrópodes x perifíton, poderia afetar o crescimento das macrófitas aquáticas através da competição por luz e nutrientes, e por isso pode ser de grande importância para a distribuição e o sucesso das macrófitas aquáticas submersas.

Nesse capítulo, foi testada a importância relativa da competição por luz entre fitoplâncton e perifíton e os efeitos indiretos da herbivoria de gastrópodes e zooplâncton sobre o crescimento de uma espécie de macrófita aquática submersa. Testou-se a hipótese que o crescimento da macrófita aquática é menor na ausência de gastrópodes e zooplâncton, e maior no tratamento com presença de ambos, devido à elevada pressão de herbivoria tanto sobre o fitoplâncton como sobre o perifíton. A importância relativa do fitoplâncton versus perifíton sobre o crescimento da macrófita aquática também foi avaliada pela comparação dos tratamentos com um ou outro herbívoro.

3.2 Material e Métodos

3.2.1 *Procedimento experimental*

O experimento foi desenvolvido com 24 barris preenchidos com 100 l de água da torneira, alocados externamente no bloco do Departamento de Ecologia da Universidade de Lund, Suécia (52°42'N, 13°12'L). O frio excessivo no campo não suportava um rápido desenvolvimento da vegetação submersa, a qual estava começando seu crescimento durante o início da primavera. Então, foram coletadas porções apicais da macrófita aquática submersa *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St. John, colocadas dentro de caixas de plástico transparente com água e nutrientes (P:N = 50:200 $\mu\text{g l}^{-1}$), e deixadas sob condições mais quentes para estimular

o crescimento dos fragmentos até atingirem 12 cm de comprimento. Depois disso, 120 fragmentos foram selecionados, cortados (ápice de 6,5 cm) e lavados para remover o material aderido. Embora o sedimento seja uma importante fonte de nutrientes para as macrófitas aquáticas, *E. nuttallii* é capaz de absorver nutrientes pelas folhas (Eugelink 1998), sendo que o crescimento de seus fragmentos foi registrado mesmo após o corte (Nino et al. 2005).

Então, optou-se por não utilizar sedimento, que auxiliaria a evitar o recrutamento das algas ou invertebrados. Contudo, os fragmentos foram fixados um a um, com o auxílio de arame de aço inox e uma estopa sintética, sobre pedras lavadas. Esse procedimento foi fundamental para manter os fragmentos no fundo dos barris. Para as medidas do perifíton, cinco tiras de plástico foram colocadas em cada barril, as quais se estenderam desde a superfície até o fundo. Finalmente, $50 \mu\text{g l}^{-1}$ de fósforo, $200 \mu\text{g l}^{-1}$ de nitrogênio e um inóculo de fitoplâncton e perifíton foram adicionados em todos os barris. Ao completar 28 dias de experimento foi realizada uma nova adição de nutrientes, nas mesmas concentrações. A concentração de nutrientes estava dentro da variação registrada para os lagos suecos (p. ex. Blindow et al. 2000) e o inóculo de algas foi preparado com amostras de água (para fitoplâncton) e material removido de pedras (para perifíton) do lago Krankesjön, no período em que estava em sua fase túrbida, sendo considerado eutrófico.

Os 24 barris foram divididos em quatro tratamentos com seis réplicas cada e aleatorizados (C = Controle - sem zooplâncton ou gastrópodes); Z = Zooplâncton; G = Gastrópodes; e ZG = Zooplâncton + Gastrópodes). Quatro dias depois de adicionar o inóculo de algas, foi coletada uma amostra inicial do fitoplâncton e perifíton para verificar os valores de clorofila-a antes da adição dos herbívoros. Indivíduos de *Daphnia* sp utilizados no experimento eram oriundos de uma cultura de laboratório, a qual iniciou com indivíduos coletados no lago Krankesjön e foram cultivadas em água enriquecida com nutrientes (P:N=50:200 $\mu\text{g l}^{-1}$) e fitoplâncton. Os gastrópodes (*Radix balthica* Linnaeus, 1758) foram coletados em um pequeno lago perto da cidade de Lund, sudoeste da Suécia. *Daphnia* (aproximadamente 400 ind m^{-3}) e/ou gastrópodes (20 ind m^{-2}) foram então adicionados aos tratamentos para iniciar o experimento. Para determinar a densidade de *Daphnia* e gastrópodes, foi verificado um banco de dados de lagos eutróficos e utilizada densidade mínima registrada para o primeiro herbívoro e uma média da densidade do último. Além disso, para evitar a fuga de gastrópodes e prevenir a colonização de outras espécies, uma fina rede foi colocada no topo de cada barril.

Durante o experimento, amostras de água foram coletadas em cinco ocasiões (0, 7, 14, 28, 56 dias) para quantificar as concentrações de clorofila-a do fitoplâncton, e uma tira de

plástico para verificar a clorofila-a do perifíton. As concentrações de clorofila-a foram analisadas pelo método de extração com etanol e quantificadas utilizando espectrofotômetro de acordo com Jespersen e Christoffersen (1987) e Wintermanns e DeMots (1965). A disponibilidade de luz foi quantificada nas mesmas ocasiões da clorofila, usando espectrofotômetro, no qual a absorção foi medida entre 400-700 nm. A absorção acumulada entre esses comprimentos de onda foi usada como parâmetro para determinar a disponibilidade da radiação fotossinteticamente ativa (RFA - disponibilidade de luz) para cada amostra, uma vez que o aumento da radiação acumulada reflete a redução na disponibilidade de luz.

Ao final do experimento, todos os fragmentos de macrófita aquática foram removidos e quatro atributos foram medidos para avaliar o crescimento da vegetação submersa: comprimento do fragmento, número de brotos por fragmento, peso seco (PS, em g) de raiz e de todo o fragmento. Finalmente, foi calculada a taxa relativa de crescimento (TRC) em comprimento e peso seco de todo o fragmento com a equação $TCR = (\ln X - \ln X_0)/t$, onde X = comprimento ou PS no final do experimento; X_0 = comprimento ou PS no início da experimento e t = número de dias. Para determinar o peso seco, os fragmentos foram secos em estufa a 60°C até atingirem peso constante. Então, o peso seco inicial foi estimado aplicando-se uma regressão simples, resultado da relação entre peso seco e fresco de 30 fragmentos independentes.

Quando os resultados foram avaliados, verificou-se um possível efeito negativo da herbivoria dos gastrópodes sobre os atributos da macrófita aquática (ver Resultados). Dessa forma, foi desenvolvido um experimento adicional para comprovar se a herbivoria de gastrópodes seria capaz de afetar os atributos da macrófita aquática. Nesse experimento, foram usadas 24 bandejas com 1,5 l de água da torneira com aeração e as mesmas concentrações de nutrientes do experimento anterior. Além disso, dois fragmentos foram adicionados em cada bandeja e a densidade de gastrópodes manipulada em seis tratamentos (0, 10, 20, 30, 40 e 50 ind m⁻²) com quatro réplicas. Ao final do experimento, os mesmos atributos de crescimento da macrófita aquática avaliados no experimento anterior foram quantificados.

3.2.2 *Análise dos dados*

As diferenças entre as concentrações de clorofila-a do fitoplâncton e do perifíton, e da disponibilidade de luz entre os tratamentos foram avaliadas com uma análise de variância e

teste *Tukey a posteriori* considerando apenas os valores obtidos ao final do experimento. Correlação de Pearson foi utilizada para verificar a relação entre luz e clorofila. Para os atributos da macrófita aquática, foi aplicada análise de variância unifatorial a fim de verificar possíveis diferenças entre os tratamentos com teste *Tukey a posteriori*.

No experimento adicional, que testou a herbivoria de gastrópodes sobre os atributos da macrófita aquática, a correlação de Pearson foi utilizada para avaliar a relação entre a densidade de gastrópodes e os atributos da macrófita aquática. Contudo, também foi aplicada análise de variância unifatorial com teste *Tukey a posteriori* para analisar diferenças entre os tratamentos foram considerados significativos valores de p menores que 0,05.

3.3 Resultados

Houve uma marcante variação na clorofila do fitoplâncton e disponibilidade de luz com picos no 14º dia, sendo que a clorofila do perifíton também variou, mas com picos no 28º dia (Fig. 1). O menor valor de clorofila do fitoplâncton e o maior valor de disponibilidade de luz foram registrados no tratamento Z (Fig. 1A e 1B, respectivamente), o qual foi significativamente diferente do tratamento C e G. Essa relação inversa entre fitoplâncton e luz disponível para a macrófita submersa foi também significativa independentemente dos tratamentos ($r = -0,85$, $p = <0,001$, $n = 120$). Além disso, os maiores valores de clorofila-a do perifíton foram encontrados no tratamento Z, e verificando os valores registrados na última amostragem, não foram encontradas grandes diferenças entre os tratamentos comparados aos valores de clorofila-a do fitoplâncton (Fig. 1C). Ao final do experimento, houve diferença significativa entre os tratamentos quanto a clorofila-a do fitoplâncton ($F_{3, 20} = 2,79$, $p = 0,047$) e perifíton ($F_{3, 20} = 2,69$, $p = 0,049$), e para a disponibilidade de luz ($F_{3, 20} = 11$, $p < 0,001$).

Considerando os atributos de crescimento dos fragmentos, a TCR do comprimento e a TCR do peso seco foram significativamente diferentes entre o tratamento ZG e os demais ($F_{3, 20} = 8,69$, $p < 0,001$; Fig. 2A e $F_{3, 20} = 3,82$, $p = 0,025$; Fig. 2B, respectivamente). Contudo, o número de brotos por fragmentos em ZG não diferiu de G, sendo que G diferiu de C e Z significativamente ($F_{3, 20} = 20,7$, $p < 0,001$). Ainda, C foi diferente de Z (Fig. 2C). Finalmente, nenhuma diferença foi encontrada entre os tratamentos para o peso seco das raízes (Fig. 2D).

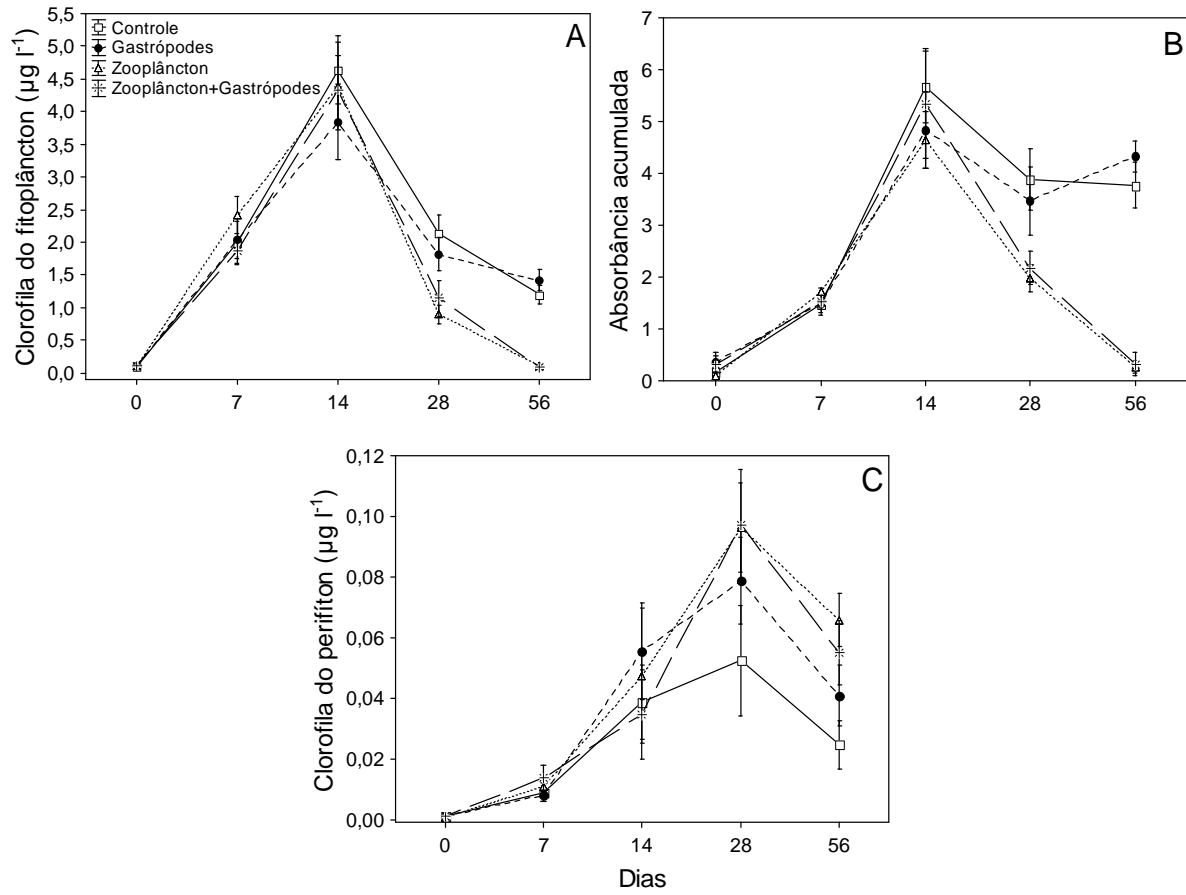


Figura 1 - Padrão temporal da clorofila do fitoplâncton (A), disponibilidade de luz (B - medida como absorvância acumulada) e clorofila do perífiton (C) em cada tratamento.

O experimento adicional mostrou uma forte relação entre a densidade de gastrópodes e o número de brotos por fragmento ($r = -0,61$, $p = 0,001$, $n = 24$; Fig. 3), enquanto os outros atributos da macrófita aquática não foram afetados (TCR do comprimento: $r = 0,01$, $p = 0,73$; TCR do peso seco: $r = -0,15$, $p = 0,43$; peso seco de raiz: $r = -0,25$, $p = 0,09$). Além disso, os tratamentos de 20 a 50 ind m^{-2} diferiram significativamente do tratamento sem gastrópodes ($F_{5,18} = 2,90$, $p = 0,04$; Fig. 3), indicando redução significativa de número de brotos por fragmento em tratamentos com densidade a partir de 20 ind m^{-2} .

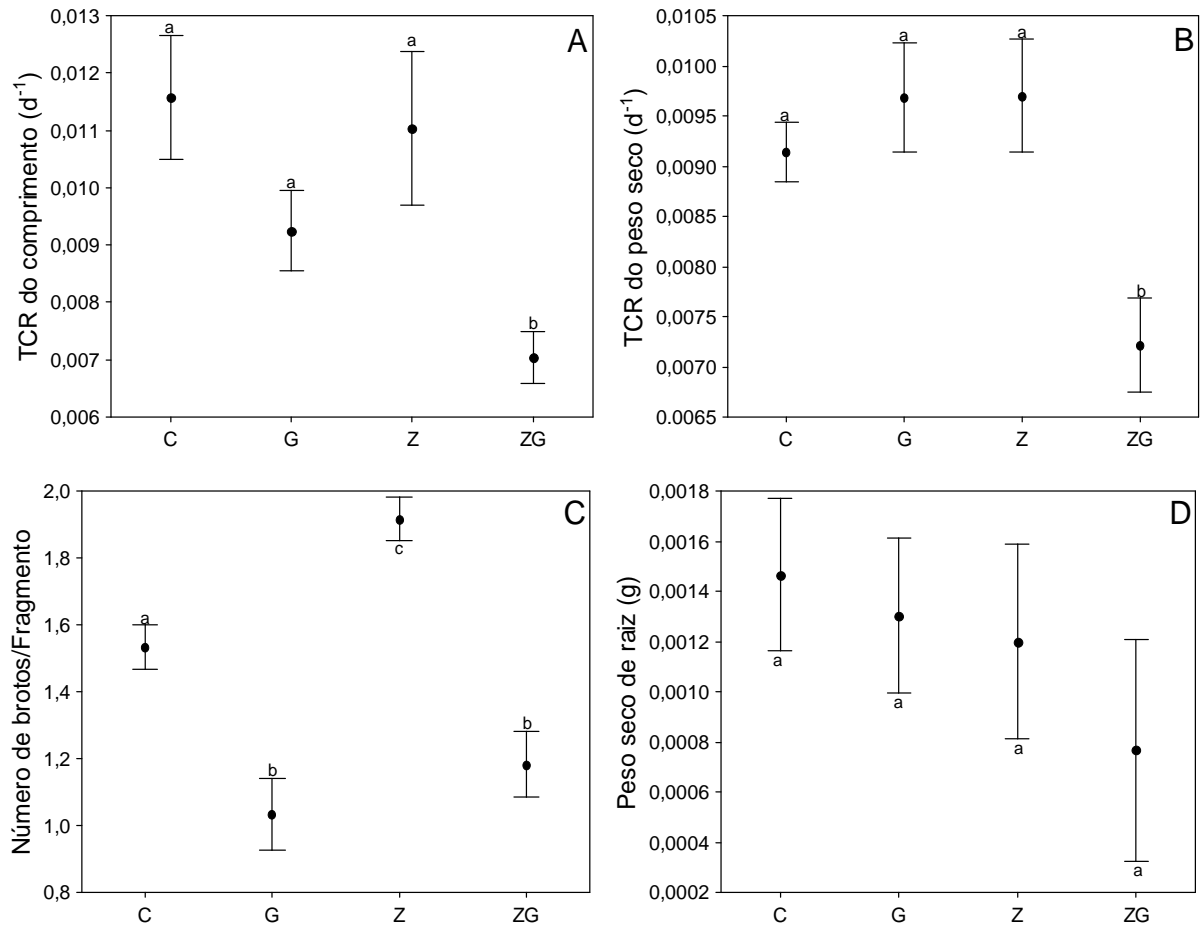


Figura 2 - Média e erro padrão dos atributos da macrófita aquática (A - TCR do comprimento; B - TCR do peso seco; C - Número de brotos/Fragmento; D - Peso seco de raiz) em cada tratamento (C = controle; G = gastrópodes; Z = zooplâncton; ZG = zooplâncton+gastrópodes).

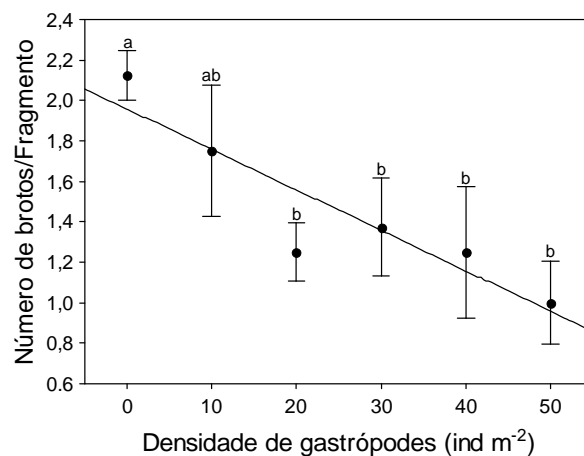


Figura 3 – Média e erro padrão do número de brotos/fragmento em cada densidade de gastrópodes usada no experimento adicional.

3.4 Discussão

Como resultados desse experimento, eram esperados baixos valores de clorofila-a do fitoplâncton e alta disponibilidade de luz nos tratamentos com zooplâncton. Também eram esperados baixos valores de clorofila-a do perifíton nos tratamentos com gastrópodes. Essas relações eram esperadas devido ao efeito da herbivoria dos invertebrados sobre os produtores primários, as quais são amplamente registradas na literatura (p. ex. Van den Berg et al. 1998, Liboriussen et al. 2005, Li et al. 2008, Hilt et al. 2010). O zooplâncton pode aumentar a disponibilidade de luz em condições de elevada pressão de herbivoria sobre o fitoplâncton (Sondergaard et al. 1990), e a herbivoria de gastrópodes sobre o perifíton pode reduzir a competição por luz entre a vegetação submersa e o perifíton (Brönmark 1985). Contudo, somente o efeito do zooplâncton sobre o fitoplâncton foi encontrado, enquanto a clorofila do perifíton não diferiu entre os tratamentos no final do experimento. Essa ausência de diferença possivelmente se deve à densidade de gastrópodes usada no experimento. A densidade de gastrópodes pode não ter sido suficiente para criar uma forte pressão de herbivoria a ponto de reduzir a concentração de clorofila-a, mas somente remover partes da camada perifítica, a qual é renovada e cresce novamente. Então, a concentração total de clorofila-a pode ser a mesma entre os tratamentos, mas a produtividade poderia ser diferente. Assim, tratamentos com gastrópodes podem promover áreas sem perifíton sobre as macrófitas aquáticas, e pelo menos durante poucos dias, ocasionar condições favoráveis para uma elevada atividade fotossintética da macrófita aquática.

A hipótese de que maiores valores dos atributos de crescimento da planta seriam encontrados no tratamento ZG não foi aceita, sugerindo que a combinação da presença de zooplâncton e gastrópodes não afeta positivamente as taxas relativas de crescimento de *E. nuttallii*. A hipótese alternativa sugere que uma das assembléias de invertebrados poderia estimular o crescimento da planta, mas nenhuma diferença foi encontrada entre os tratamentos Z, G e C considerando a TCR de comprimento e de peso seco dos fragmentos.

Com relação aos atributos de crescimento da macrófita aquática medidos, a TCR do comprimento foi menor em ZG porque a luz era disponível, mas a herbivoria dos gastrópodes foi constante. Então, embora a competição possa ter sido reduzida, a macrófita aquática cresceu naturalmente. Nos outros tratamentos, a competição pode ter sido mais intensa, uma vez que os fatores limitantes foram mantidos, como a baixa disponibilidade de luz devido à alta concentração de clorofila-a do fitoplâncton e/ou perifíton, o que por sua vez estimula o aumento da TCR do comprimento. Esse tipo de resposta das plantas para a atenuação da luz é

descrito para outras espécies da família Hydrocharitaceae, cujos fragmentos podem alongar mais em águas com baixa do que com alta disponibilidade de luz (Tanner et al. 1993). Ainda, a TCR do peso seco foi menor em ZG, porque a energia da planta pode ter sido usada principalmente para o desenvolvimento de brotos, os quais foram herbivorizados pelos gastrópodes. Embora o tratamento G tenha mostrado o mesmo número de brotos que ZG, os fragmentos do tratamento G cresceram mais em comprimento, o que pode ter afetado a TCR de peso seco desse tratamento. A redução do número de brotos também foi registrada para outras espécies de Hydrocharitaceae. Tanner et al. (1993) testaram diferentes níveis de turbidez para verificar qual era mais favorável para o restabelecimento da vegetação submersa e encontraram que o aumento da turbidez pode reduzir o número de brotos. Possivelmente, essa relação pode explicar a redução no número de brotos no tratamento controle.

Apesar de ser amplamente registrada em ecossistemas de água doce por toda a Europa e ser considerada naturalizada na Suécia, *E. nuttallii* é nativa da América do Norte (Cook e Urmi-Köning 1985). Em geral, mesmo que uma espécie exótica seja considerada naturalizada, ela tem o potencial de invadir o ecossistema, devido a sua alta habilidade competitiva (Chakraborty e Li 2010). Espécies da família Hydrocharitaceae são reconhecidas em todo o mundo como as mais problemáticas daninhas em lagos e reservatórios (p. ex. Bini e Thomaz 2005, Silveira et al. 2009, Sousa et al. 2009), e sua habilidade competitiva é comumente elevada (Langeland, 1996; Mony et al. 2007). Embora problemas relacionados com invasões por *E. nuttallii* na Suécia não tenham sido registrados, essa espécie é reconhecida como invasora em alguns países europeus (Nino et al. 2005).

Finalmente, de acordo com os resultados encontrados, a presença de um competidor (fitoplâncton ou perifíton), capaz de atenuar a luz que atinge a superfície da macrófita aquática submersa, poderia estimular a espécie *E. nuttallii* a crescer em comprimento e peso. Além disso, essa planta exótica parece não ter nenhuma defesa contra a herbivoria de gastrópodes nativos, pois os gastrópodes herbivorizaram os brotos da mesma tanto em águas claras como túrbidas. Então, *E. nuttallii* pode ter sua habilidade competitiva reduzida e não ter sucesso na invasão de lagos com águas claras onde a densidade de gastrópodes é superior a 20 ind m⁻², pois nessas condições a TCR de comprimento e peso seco são baixas e o número de brotos reduzidos, os quais são o principal meio de reprodução e a melhor estratégia de colonização usada por espécies invasoras (Riis et al. 2010). Vale ressaltar que o efeito combinado e positivo dos dois herbívoros não é descartado, pois espécies de macrófitas aquáticas nativas podem apresentar resistência à herbivoria de gastrópodes nativos, que por sua vez consomem apenas o perifíton.

REFERÊNCIAS

- Agostinho, A. A. et al. 2007. Influence of the macrophytes *Eichhornia azurea* on fish assemblage of the Upper Paraná River floodplain (Brazil). – *Aquat. Ecol.* 41: 611–619.
- Barko, J. W. e Smart, R. M. 1981. Comparative influences of light and temperature on the growth and metabolism of selected submersed freshwater macrophytes. – *Ecol. Monogr.* 51: 219–235.
- Barko, J. W. e Smart, R. M. 1986. Sediment-related mechanisms of growth limitation in submersed macrophytes. – *Ecology* 67: 1328–1340.
- Bini, L. M. et al. 2005. Patterns of the aquatic macrophyte cover in Cachoeira Dourada Reservoir (GO-MG). – *Braz. J. Biol.* 65: 19–24.
- Bini, L. M. e Thomaz, S. M. 2005. Prediction of *Egeria najas* and *Egeria densa* occurrence in a large subtropical reservoir (Itaipu Reservoir, Brazil-Paraguay). – *Aquat. Bot.* 83: 227–238.
- Blindow, I. 1992. Long- and short-term dynamics of submerged macrophytes in two shallow eutrophic lakes. – *Freshwater Biol.* 28: 15–27.
- Blindow, I. et al. 2000. How important is the crustacean plankton for the maintenance of water clarity in shallow lakes with abundant submerged vegetation? – *Freshwater Biol.* 44, 185–197.
- Blindow, I. et al. 2002. Seasonal changes of mechanisms maintaining clear water in a shallow lake with abundant *Chara* vegetation. – *Aquat. Bot.* 72: 315–334.
- Botts, P. S. 1993. The impact of small chironomid grazers on epiphytic algal abundance and dispersion. – *Freshwater Biol.* 30: 25–33.
- Brönmark, C. 1985. Interactions between macrophytes, epiphytes and herbivores: an experimental approach. – *Oikos* 45: 26–30.
- Brönmark, C. 1989. Interactions between epiphytes, macrophytes and freshwater snails: A review. *J. Mollus. Stud.* 55: 299–311.
- Brönmark, C. 1990. How do herbivorous freshwater snails affect macrophytes? – A Comment. – *Ecology* 71: 1212–1215.
- Brönmark, C. e Weisner, S. E. B. 1992. Indirect effects of fish community structure on submerged vegetation in shallow, eutrophic lakes: an alternative mechanism. – *Hydrobiologia* 243/244: 293–301.
- Brönmark, C. 1994. Effects of tench and perch on interactions in a freshwater, benthic food

- chain. – Ecology 75: 1818–1824.
- Chakraborty, A. e Li, B. L. 2010. Departure from naturalized to invasive stage: a disturbance-induced mechanism and associated interacting factors. – J. Plant Ecol.-UK 3: 231–242.
- Cook, C. D. K. e Urmi-Köning, K. 1985. A revision of the genus *Elodea* (Hydrocharitaceae). – Aquat. Bot. 21: 111–156.
- Cyr, H. e Pace, M. L. 1993. Magnitude and patterns of herbivory in aquatic and terrestrial ecosystems. – Nature 361: 148–150.
- Davis, M. A. 2009. Invasion Biology. – Oxford Univ. Press.
- Declerck, S. et al. 2007. Plankton biodiversity along a gradient of productivity and its mediation by macrophytes. – Ecology 88: 2199–2210.
- Eugelink, A. H. 1998. Phosphorous uptake and active growth of *Elodea Canadensis* Michx. and *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John. – Water Sci. Technol. 37: 59–65.
- Hilt, S. et al. 2010. Can submerged macrophytes influence turbidity and trophic state in deep lakes? Suggestions from a case study. – J. Environ. Qual. 39: 725–733.
- Jespersen, A. M. e Christoffersen, K. 1987. Measurements of chlorophyll a from phytoplankton using ethanol as extraction solvent. – Arch. Hydrobiol. 109: 445–454.
- Keddy, P. A. 1984. Plant zonation on lakeshores in Nova Scotia: a test of the resource specialization hypothesis. – J. Ecol. 72: 797–808.
- Langeland, K. A. 1996. *Hydrilla verticillata* (L.F.) Royle (Hydrocharitaceae), "the perfect aquatic weed". – Castanea 61: 293–304.
- Li, K. et al. 2008. Persistence of clear water in a nutrient-impacted region of Lake Taihu: The role of periphyton grazing by snails. – Fund. Appl. Limnol. 173: 15–20.
- Liboriussen, L. et al. 2005. Periphyton-macroinvertebrate interactions in light and fish manipulated enclosures in a clear and a turbid shallow lake. – Aquat. Ecol. 39: 23–39.
- Martin, T. H. et al. 1992. Indirect effect of fish on macrophytes in Bays Mountain Lake: evidence for a littoral trophic cascade. – Oecologia 89: 476–481.
- Mony, C. et al. 2007. Competition between two invasive Hydrocharitaceae (*Hydrilla verticillata* L. f. and *Egeria densa* (Planch)) as influenced by sediment fertility and season. – Aquat. Bot. 86: 236–242.
- Mormul, R. P. et al. 2010a. Epiphyton or macrophyte: Which primary producer attracts the snail *Hebetancylus moricandi*? – Amer. Malac. Bull. 28: 127–133.
- Mormul, R. P. et al. 2010b. Ostracod (Crustacea) colonization of a native and a non-native macrophyte species of Hydrocharitaceae in the Upper Paraná floodplain (Brazil): an experimental evaluation. – Hydrobiologia 644:185–193.

- Nino, F. D. et al. 2005. Response of *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St. John to manual harvesting in the North-East of France. – *Hydrobiologia* 551:147–157.
- Poi de Neiff, A. S. e Casco, S. L. 2003. Biological agents that accelerate winter decay of *Eichhornia crassipes* Mart. Solms. in northeastern Argentina. – In: Thomaz, S. M. e Bini, L. M. (eds.), *Ecologia e Manejo de Macrófitas Aquáticas*. Eduem, pp. 127–144.
- Riis, T. et al. 2010. Invasion strategies in clonal aquatic plants: are phenotypic differences caused by phenotypic plasticity or local adaptation? – *Ann. Bot.-London* 106: 813–822.
- Sand-Jensen, K. e Borum, J. 1984. Epiphyte shading and its effect on photosynthesis and diel metabolism of *Lobelia dortmanna* L. during the spring bloom in a Danish lake. – *Aquat. Bot.* 20: 109–119.
- Scheffer, M. et al. 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. – *Trends Ecol. Evol.* 8: 275–279.
- Scheffer, M. et al. 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. – *Nature* 413: 591–596.
- Silveira, M. J. et al. 2009. Effects of desiccation and sediment type on early regeneration of plant fragments of three species of aquatic macrophytes. – *Internat. Rev. Hydrobiol.* 94: 169–178.
- Sondergaard, M. et al. 1990. Phytoplankton biomass reduction after planktivorous fish reduction in a shallow, eutrophic lake: a combined effect of reduced internal P-loading and increased zooplankton grazing. – *Hydrobiologia* 200/201: 229–240.
- Sousa, W. T. Z. et al. 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.
- Taniguchi, H. et al. 2003. Influences of habitat complexity on the diversity and abundance of epiphytic invertebrates on plants. – *Freshwater Biol.* 48: 718–728.
- Tanner, C. C. et al. 1993. Effects of suspended-solids on the establishment and growth of *Egeria densa*. – *Aquat. Bot.* 45: 299–310.
- Thomaz, S. M. et al. 2007. Effects of phosphorous and nitrogen amendments on the growth of *Egeria najas*. – *Aquat. Bot.* 86: 191–196.
- Thomaz, S. M. et al. 2008. Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. – *Freshwater Biol.* 53: 358–367.
- Van den Berg, M. S. et al. 1998. The role of Characean algae in the management of eutrophic shallow lakes. – *J. Phycol.* 34: 750–756.
- Vanderstukken, M. et al. 2010. The influence of plant-associated filter feeders on phytoplankton biomass: a mesocosm study. – *Hydrobiologia* 646: 199–208.

- Vestergaard, O. e Sand-Jensen, K. 2000. Aquatic macrophyte richness in Danish lakes in relation to alkalinity, transparency, and lake area. – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57: 2022–2031.
- Wetzel, R. G. 1990. Land-water interfaces: Metabolic and limnological regulators. – *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 6–24.
- Wetzel, R. G. 1992. Gradient-dominated ecosystems: sources and regulatory functions of dissolved organic matter in freshwater ecosystems. – *Hydrobiologia* 229: 181–198.
- Wintermanns, J. F. G. M. e DeMots, A. 1965. Spectrophotometric characteristics of chlorophylls –a and –b and their pheophytins in ethanol. – *Biochim. Biophys. Acta* 109: 448–453.

4 MUDANÇAS CLIMÁTICAS PODEM AUMENTAR A INVASIBILIDADE DE UMA PLANTA SUBMERSA EXÓTICA

4.1 Introdução

As invasões biológicas afetam frequentemente os ecossistemas aquáticos, os quais possuem elevada perda de biodiversidade comparada aos ecossistemas terrestres (Jenkins 2003). A introdução de espécies exóticas em novos ecossistemas é o primeiro passo para uma invasão de sucesso, passo esse que pode ser seguido pela colonização, estabelecimento, dispersão, e finalmente, a distribuição espacial da população com caráter invasivo (With 2002). Diversos efeitos negativos de macrófitas aquáticas exóticas sobre a comunidade nativa são registrados na literatura (p. ex. Pott & Pott 2003; Finlayson 2005; Ali & Soltan 2006; Urban *et al.* 2006), incluindo a redução da diversidade funcional e de espécies (p. ex. Scheffer *et al.* 2003; Milne *et al.* 2007; Michelan *et al.* 2010).

A competição entre espécies de plantas nativas e invasoras pode resultar na redução das populações nativas (Bruno *et al.* 2005), o que pode ocorrer devido à competição por espaço, nutrientes ou luz (Mony *et al.* 2007; Michelan *et al.* 2010). Contudo, o efeito da competição pode variar em resposta às alterações nas características físicas e químicas dos habitats. Por exemplo, Baruch & Jackson (2005) sugerem que as mudanças climáticas podem favorecer as invasões, pois a taxa de crescimento de plantas invasoras pode atingir valores superiores a duas vezes os registrados para espécies nativas, devido ao aumento de CO₂ disponível.

Embora a elevação da temperatura seja o efeito mais reconhecido das mudanças climáticas, outros efeitos regionais são registrados e projetados para o futuro, como o aumento da precipitação nos países nórdicos (IPCC 2007). Com o aumento na precipitação sugere-se que as concentrações de carbono orgânico dissolvido (COD) se elevem nas águas superficiais, acarretando no escurecimento das águas dos ecossistemas aquáticos (Forsberg 1992; Wiklund *et al.* 2009). Contudo, recentemente a eventual elevação no pH da chuva tem sido sugerida como um mecanismo complementar, afetando a elevação no COD em água doce e salgada (Erlandsson *et al.* 2008). Nesse caso, como em geral as espécies invasoras são mais tolerantes às variações ambientais (Bradley *et al.* 2010; Pysek & Richardson 2010), incluindo limitação por luz, as alterações na radiação subaquática associadas com o acréscimo de COD seriam determinantes para o sucesso do crescimento de plantas submersas exóticas comparado às plantas nativas.

Elodea nuttallii (nativa da América do Norte) foi introduzida na Europa na década de 1940. Essa elodeide se tornou uma espécie invasora e afetou outras espécies nativas (Barrat-Segretain 2001; Barrat-Segretain & Cellot 2007). Espécies da família Hydrocharitaceae são reconhecidas entre as plantas que acarretam mais problemas econômicos em lagos e reservatórios (p. ex. Bini & Thomaz 2005; Chambers *et al.* 2008; Sousa *et al.* 2009). A principal razão em reconhecer esse fato, deve-se à sua elevada taxa de crescimento e a ampla tolerância à variabilidade ambiental (Cook & Urmi-Köning 1985; Mony *et al.* 2007; Silveira *et al.* 2009; Sousa *et al.* 2009; Bianchini Jr. *et al.* 2010), o que faz essas espécies serem altamente competitivas.

Neste capítulo, foram testados os efeitos da diferença de temperatura e cor da água sobre o crescimento de *E. nuttallii*. Testou-se a hipótese de que a elevação da temperatura tenha um efeito positivo sobre o crescimento, porque o aumento da temperatura acelera o metabolismo da planta e estimula seu crescimento. A outra hipótese é que águas mais ricas em COD, conseqüentemente mais escuras, tem efeito negativo sobre a biomassa da planta, mas positivo sobre o seu alongamento. Isso seria esperado devido à baixa disponibilidade de luz em águas mais escuras, o que estimularia o alongamento da macrófita aquática para que a mesma atingisse a superfície da água onde a disponibilidade de luz é maior, e então, menos energia seria usada para o crescimento em biomassa.

4.2 Material e Métodos

4.2.1 Procedimento experimental

O experimento foi conduzido de julho a setembro de 2010, usando 24 mesocosmos cilíndricos de polietileno (diâmetro interno = 0,74 m; profundidade = 0,94 m e volume = 400 l). Os cilindros foram alocados na parte externa do prédio do Departamento de Ecologia da Universidade de Lund, Suécia (52°42'N, 13°12'E). A temperatura e a cor da água foram manipuladas em um desenho experimental do tipo fatorial cruzado 2x2, o que resultou em quatro tratamentos, cada um com seis réplicas: Controle (C - temperatura ambiente e água clara), temperatura elevada em 3°C acima do ambiente (T), adição de água rica em compostos húmicos (H), que teve aproximadamente o dobro da absorvância em 420 nm (C e T: 0,008±0,001 abs cm⁻¹; H e TH: 0,016±0,001 abs cm⁻¹ - Média ± DP) e mais COD, e finalmente uma combinação entre temperatura elevada e água rica em compostos húmicos (TH). Todos os cilindros foram aerados com o uso de bomba de ar para aquários. Uma vez por semana as paredes dos cilindros eram raspadas para remover o perifíton e água da torneira

(para os tratamentos C e T) ou uma combinação de água da torneira e húmica (para os tratamentos H e TH) eram adicionadas aos cilindros para manter o nível d'água. A razão de se usar a temperatura elevada em 3°C acima do ambiente foi devido à projeção do IPCC (2007) para a Europa, o qual prediz que ocorrerá um aumento regional da temperatura do ar entre 2°C e 5°C até 2100. Além disso, o uso de valores de absorvância em dobro para águas húmicas se deve à tendência de aumento na cor da água documentada para os ecossistemas aquáticos nórdicos (p. ex. Hongve *et al.* 2004; Evans *et al.* 2005; Erlandsson *et al.* 2008), e porque estudos recentes mostraram que se as taxas de aumento na cor da água forem mantidas nessa região, é possível que os lagos se tornem duas vezes mais escuros em 50 anos (Hansson, dados não publicados).

O controle de temperatura foi realizado por um sistema computadorizado que media a temperatura em cinco unidades amostrais do tratamento controle (temperatura ambiente), a partir das quais era calculada uma média. Então, foi determinado no sistema que os aquecedores deveriam ser ativados de modo a manter os tratamentos T e TH com temperatura 3°C acima da média dos controles. Como sensores de temperatura foram usados semicondutores a prova d'água “National LM335AZ”, fabricados em polipropileno, apresentando resolução de 0,05°C e precisão menor que 0,1°C. O limiar de aquecimento foi determinado em 0,2°C, ou seja, os aquecedores eram ativados sempre que a temperatura atingisse 2,8°C acima da média dos controles, sendo desativados ao atingirem 3°C acima da média dos controles.

Os cilindros foram inicialmente preenchidos com 400 l de água da torneira. Para criar condições de água escura foram adicionados 20% de água (filtrada em malha de 20 µm para remover o máximo possível de zooplâncton e fitoplâncton) originária de um lago húmico (Lago Liasjön) nos tratamentos H e TH. Ainda, um litro da água húmica filtrada foi adicionada nos tratamentos C e T para garantir que todas as espécies que possivelmente tenham passado pela malha do filtro, pudessem estar presentes em todos os tratamentos.

Depois de iniciar o experimento, a cada 15 dias, 50 ml de água de cada cilindro foram filtrados em membranas de fibra de vidro (Whatman GFC, 25 mm), para posterior análise da concentração de clorofila-a. A análise de clorofila-a do fitoplâncton seguiu os padrões determinados pelo Instituto de Normas Técnicas da Suécia, utilizando-se 3 ml de etanol (96%) para extração e posterior leitura em Fluorímetro (modelo TD 700). Para as medidas de clorofila do perifíton, foram usadas 6 tiras plásticas em cada cilindro, estendendo-se desde o fundo até a superfície. Juntamente com a amostragem da água, uma tira plástica foi removida de cada cilindro, sendo os 5 cm da porção inferior da tira removidos e os 10 cm seguintes a

este foram utilizados para análise de clorofila, a qual seguiu o método de extração por etanol de acordo com Wintermanns & DeMots (1965) e Jespersen & Christoffersen (1987).

Porções apicais (15 cm; n = 10) da macrófita aquática submersa *Elodea nuttallii* foram adicionadas em cada um dos cilindros. Ao final do experimento (56 dias) todos os fragmentos tinham enraizado e crescido, sendo que alguns haviam atingido a superfície. Então, as plantas foram removidas e os seguintes atributos de crescimento foram medidos: comprimento da planta (cm), peso seco das raízes (g) e peso seco dos tecidos acima do sedimento (g). Para obter o peso seco, o material foi seco em estufa a 60°C até o peso permanecer constante. O peso seco inicial foi estimado aplicando-se regressão simples com o peso seco e fresco de 30 fragmentos independentes. Finalmente foi calculada a taxa de crescimento relativo (TCR) do comprimento da planta e do peso total da planta (tecidos acima e abaixo do sedimento; a partir daqui chamada de TCR da planta) de acordo com a equação $TCR = (\ln X - \ln X_0)/\Delta t$, onde X = valores no fim; X_0 = valores no início do experimento e Δt = número de dias. A equação utilizada no cálculo da TCR da raiz foi $TCR = (\ln X)/\Delta t$, pois os valores iniciais de peso seco da mesma eram zero.

Ao longo do experimento foi observado recrutamento de algas filamentosas fitoplanctônicas, as quais eram removidas semanalmente, secadas e pesadas. Além disso, também houve recrutamento de outras macrófitas aquáticas submersas (*Chara* sp. e *Potamogeton* sp.), provavelmente via sedimento, essas foram removidas ao final do experimento, secadas e pesadas. O processo de secagem de ambos os materiais foi realizado em estufa a 60°C até peso constante e os dados obtidos foram qualificados como uma nova variável chamada peso seco de macrófitas aquáticas competidoras.

4.2.2 Análise dos dados

Para avaliar os efeitos dos tratamentos sobre a clorofila-a do fitoplâncton e perifíton, optou-se por aplicar análise de variância unifatorial sobre essas variáveis. Além disso, essa análise também foi utilizada para verificar diferenças no peso seco de macrófitas aquáticas competidoras e nos atributos de crescimento da planta entre os tratamentos. Posteriormente às análises de variância foi aplicado teste de *Tukey* para determinar quais tratamentos difereiram entre si. Tendo em vista que os valores da cor da água ao final do experimento seguiram um gradiente, devido a variabilidade dos tratamentos, aplicou-se uma correlação de Pearson entre essa variável e a clorofila-a do fitoplâncton e perifíton, peso seco de macrófitas aquáticas competidoras e os atributos de crescimento da planta. Novamente a correlação de Pearson foi

aplicada, mas utilizando o peso seco de macrófitas aquáticas competidoras contra os atributos de crescimento, e depois, a TCR do comprimento foi correlacionada com a TCR do peso da planta. Finalmente, para selecionar as relações mais importantes e o melhor modelo para prever parcimoniosamente cada atributo de crescimento, foi usada a seleção de modelo segundo o Critério de Informação de Akaike (AIC; Burnham & Anderson 2002) no programa SAM (Rangel *et al.* 2010). Nessa análise, a clorofila-a do fitoplâncton e perifíton, cor da água e peso seco de macrófitas aquáticas competidoras foram consideradas como variáveis preditoras, primeiramente contra a TCR do comprimento e depois contra a TCR do peso da planta. Contudo, a TCR do comprimento foi incluída como preditora da TCR do peso da planta devido à correlação entre as variáveis (ver Resultados). Após os modelos serem selecionados, em caso de regressão múltipla, procedeu-se a avaliação de multicolinearidade das variáveis independentes antes de se assumir o melhor modelo. Durante a análise dos dados, a clorofila-a do fitoplâncton e perifíton e o peso seco de macrófitas aquáticas competidoras precisaram ser transformados através da raiz quadrada para que se pudessem atingir os pressupostos das análises.

4.3 Resultados

A planta submersa exótica *E. nuttallii* cresceu mais rápido nos tratamentos com águas húmicas, tanto em comprimento (TCR do comprimento: $F_{3, 20} = 6,54$, $p = 0,002$) como em biomassa (TCR do peso da planta: $F_{3, 20} = 13,13$, $p < 0,001$; Fig. 1). De fato, as relações entre a cor da água e os atributos de crescimento da planta foram positivas e significativas (TCR do comprimento: $r = 0,71$; TCR do peso da planta: $r = 0,77$). Contudo, o peso seco de macrófitas aquáticas competidoras correlacionou-se negativamente com a cor da água ($r = -0,80$). Então, avaliando somente a relação entre peso seco de macrófitas aquáticas competidoras e os atributos da planta, também foram encontradas correlações negativas e significativas (TCR do comprimento: $r = -0,61$; TCR do peso da planta: $r = -0,69$).

Para separar as relações entre os atributos da planta e mais de uma variável preditora (i.e., cor da água e peso seco de macrófitas aquáticas competidoras), o critério de Akaike selecionou o melhor modelo, que de acordo com a análise foi o que apresentou uma significativa relação entre os valores observados e preditos pelo modelo (Tabela 1; Fig. 2). A TCR do comprimento foi predita pela cor da água, que a afetou positivamente. Diferentemente, a TCR do peso da planta foi predita pela clorofila-a do perifíton e pelo peso

seco de macrófitas aquáticas competidoras com efeito negativo, e pelo TCR do comprimento, com o qual houve relação positiva (Tabela 1).

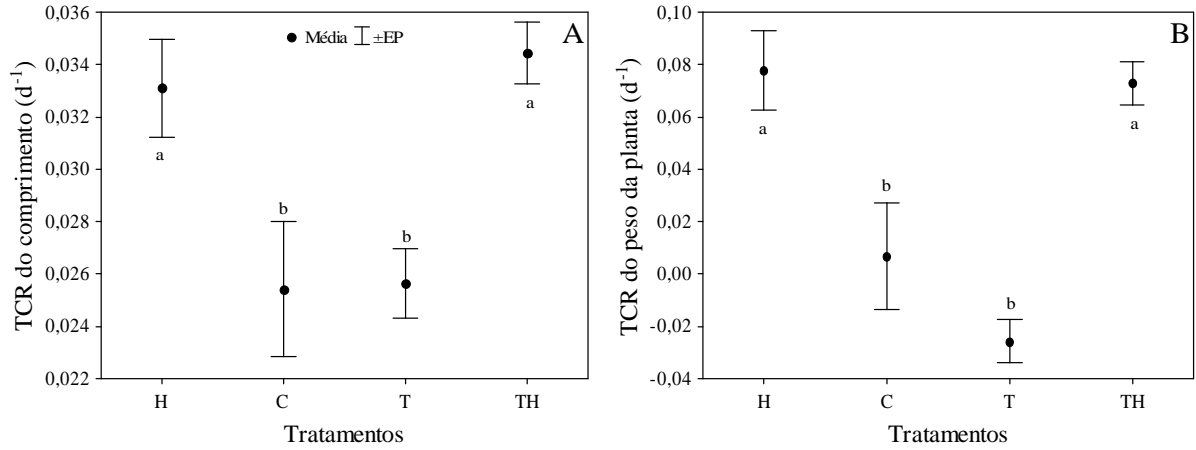


Figura 1 - Média e erro padrão da TCR do comprimento (A) e TCR do peso da planta (B). Letras diferentes são diferenças significativas entre tratamentos (H - água húmica; C - controle; T - água clara com temperatura elevada; TH - água húmica com temperatura elevada).

Tabela 1 - Os melhores modelos selecionados para prever os atributos da planta.

Modelos	AIC _c	ω _i	r ²
TCR do comprimento = 0,016+1,1*A	-188,76	0,34	0,50
TCR do peso da planta = -0,064+(-0,068*B)+(-0,011*C)+(5,436*D)	-107,06	0,67	0,86

A - Cor da água; B - Clorofila do perifíton; C - Peso seco de macrófitas aquáticas competidoras; D - TCR do comprimento

A clorofila-a do fitoplâncton e perifíton foi afetada somente pelos tratamentos. Os valores de clorofila-a do fitoplâncton foram maiores em H e TH ($F_{3, 20} = 5,58$, $p < 0,001$; Fig. 3A) e a clorofila do perifíton foi afetada pela temperatura, com elevados valores em T diferindo significativamente dos demais tratamentos ($F_{3, 20} = 24,58$, $p < 0,001$; Fig. 3B). Considerando o peso seco de macrófitas aquáticas competidoras, os maiores valores de peso seco foram registrados em C e T ($F_{3, 20} = 7,23$, $p = 0,001$; Fig. 3C).

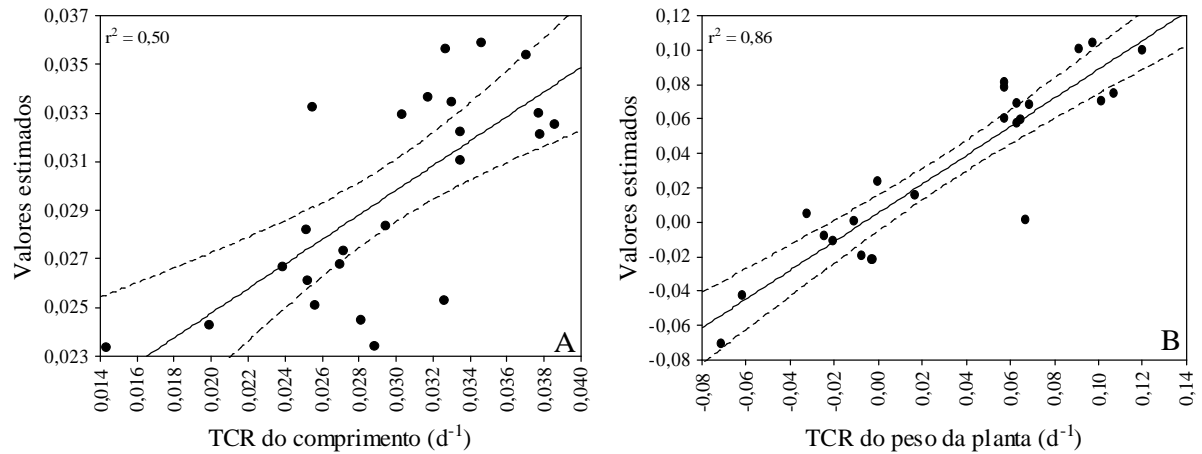


Figura 2 - Valores observados da TCR do comprimento (A) e TCR do peso da planta (B) contra os valores estimados de acordo com a seleção de modelos. Linhas tracejadas representam o intervalo de confiança.

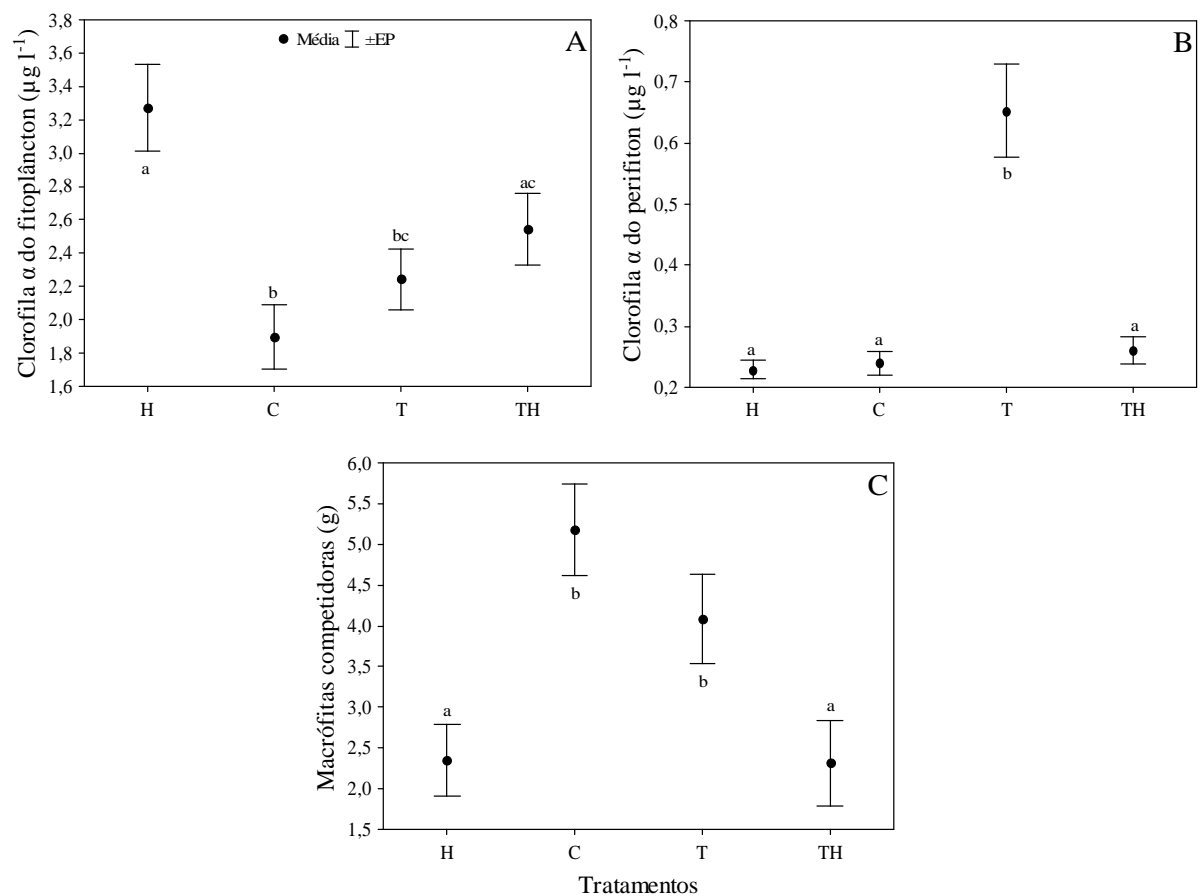


Figura 3 - Média e erro padrão da raiz quadrada da clorofila do fitoplâncton (A) e do perífiton (B) e raiz quadrada do peso seco de macrófitas aquáticas competidoras (C). Letras diferentes são diferenças significativas entre tratamentos (H - água húmica; C - controle; T - água clara com temperatura elevada; TH - água húmica com temperatura elevada).

4.4 Discussão

Plantas submersas tem seu estabelecimento e desenvolvimento limitados por diversos fatores abióticos e bióticos, incluindo nutrientes, disponibilidade de luz e competição (Tavecchio & Thomaz 2003; Havens *et al.* 2004; Hidding *et al.* 2010). Contudo, as plantas (principalmente elodeides) exibem adaptações que possibilitam a sobrevivência em condições de baixa luminosidade, como por exemplo, o rápido alongamento do caule, que a permite atingir as camadas próximas da superfície onde a radiação não é um fator limitante (Chambers *et al.* 2008; Sultana *et al.* 2010). Então, esperava-se que a TCR do comprimento seria negativamente afetada pela disponibilidade de luz, a qual foi menor nos tratamentos com águas húmicas do que nos de águas claras. Seguindo o esperado, a TCR do comprimento foi maior em águas húmicas do que em águas claras. Embora no tratamento de águas húmicas com temperatura ambiente a clorofila-a do fitoplâncton tenha sido maior do que os tratamentos de água clara, esse fator não foi significativo para determinar diferenças entre os tratamentos, com relação aos atributos de crescimento da planta, como evidenciado pela seleção de modelos. De fato, a clorofila-a do fitoplâncton não foi incluída no melhor modelo para prever a TCR do comprimento que teve somente a cor da água como variável preditora. Dessa forma, a hipótese de que a cor da água eleva o comprimento da planta não foi rejeitada.

Quando a planta se alonga, a energia é realocada de outras partes da mesma. Em águas claras, por exemplo, espécies pertencentes à família Hydrocharitaceae podem maximizar o desenvolvimento de outros atributos, como brotos ou raízes, pois há luz disponível, e nesse caso não é necessário alongar para atingir camadas com maior disponibilidade de luz (Barko *et al.* 1991). Então, eram esperados maiores valores da TCR do peso da planta em tratamentos de águas claras. Contudo, essa hipótese não foi aceita, pois esses atributos foram maiores nos tratamentos com águas húmicas. Apesar desses resultados, a cor da água não foi incluída no melhor modelo para explicar a TCR do peso da planta. Por outro lado, a cor da água esteve negativa e significativamente relacionada com o peso seco de macrófitas aquáticas competidoras e indiretamente afetou a TCR de peso da planta. Por isso, o melhor modelo selecionado para prever a TCR do peso da planta esteve relacionado com a clorofila-a do perifíton, peso seco de macrófitas aquáticas competidoras e TCR do comprimento. Os resultados sugerem que a cor da água e o COD nas águas húmicas podem ter afetado o crescimento de *E. nuttallii* por meio da redução no crescimento de outros competidores (basicamente perifíton e outras espécies submersas). Nos tratamentos com águas claras, as plantas submersas podem ter sido limitadas por fatores como a competição por espaço.

Efeitos negativos da competição sobre o crescimento de plantas submersas têm sido amplamente registrados (p. ex. Sand-Jensen & Borum 1984; Blindow 1992; Jones *et al.* 2002). Além disso, o aumento das concentrações de COD nos tratamentos com águas húmicas pode ter sido importante para o crescimento das plantas. Salonen & Vähätalo (1994) sugerem que exposição à radiação UV pode degradar e transformar COD em CO₂, e Vähätalo & Salonen (1997) sugerem que o COD é fotoquimicamente transformado em carbono inorgânico dissolvido (incluindo bicarbonato). As plantas submersas pertencentes à família Hydrocharitaceae são apontadas como excelentes consumidoras de bicarbonato, mesmo preferindo CO₂ para os processos fotossintéticos (Pierini & Thomaz 2004).

Finalmente, não houve efeito da temperatura sobre nenhum atributo de crescimento da planta, provavelmente porque a amplitude térmica utilizada no experimento estava dentro dos valores tolerados por *E. nuttallii* (entre 10-25°C; Cook & Urmi-Köning 1985). Então, embora a hipótese do efeito da temperatura não tenha sido aceita, pode ser esperado que a mesma não seja rejeitada caso se repita o experimento utilizando os valores extremos dessa tolerância.

Nas últimas décadas, invasões por espécies exóticas têm se tornado comum em ecossistemas aquáticos e as mudanças globais podem acelerar esse processo. O processo de escurecimento da água dos ecossistemas de água doce no extremo norte europeu é teoricamente fortalecido pelas mudanças globais (p. ex. Hongve *et al.* 2004; Evans *et al.* 2005; Erlandsson *et al.* 2008) e pode afetar as comunidades aquáticas. Os resultados desse capítulo sugerem que o processo de escurecimento das águas pode reduzir os níveis de competição, pelo menos entre os produtores primários e prover recurso para processos fotossintéticos, facilitando o desenvolvimento de espécies de plantas submersas invasoras, principalmente elodeides. Esses efeitos podem causar a aceleração do processo de infestação dessas plantas, acarretando na colonização de extensas áreas e possível redução na diversidade de plantas submersas nativas. Sendo assim, os gestores deveriam priorizar o monitoramento dessas mudanças e desenvolver amostragens periódicas para detectar a presença de plantas submersas invasoras em lagos com águas húmicas, para evitar a infestação por espécies exóticas e conseqüentemente reduzir problemas futuros. Em suma, foi demonstrado com os resultados, que os competidores da espécie submersa invasora *Elodea nuttallii* tem menor sucesso no crescimento em águas escuras, o que sugere acentuada dominância da exótica invasora *Elodea nuttallii* no futuro, caso águas mais escuras, ricas em compostos húmicos, venham a predominar.

REFERÊNCIAS

- Ali MM, Soltan MA (2006) Expansion of *Myriophyllum spicatum* (Eurasian water milfoil) into Lake Nasser, Egypt: invasive capacity and habitat stability. *Aquatic Botany*, **84**, 239-244.
- Barko JW, Smart RM, Mcfarland DG (1991) Interactive effects of environmental-conditions on the growth of submersed aquatic macrophytes. *Journal of Freshwater Ecology*, **6**, 199-207.
- Barrat-Segretain MH (2001) Invasive species in the Rhône river floodplain (France): replacement of *Elodea canadensis* Michaux by *Elodea nuttallii* St John in two former river channels. *Archiv für Hydrobiologie*, **152**, 237-251.
- Barrat-Segretain MH, Cellot B (2007) Response of invasive macrophyte species to drawdown: The case of *Elodea* sp. *Aquatic Botany*, **87**, 255-261.
- Baruch Z, Jackson RB (2005) Responses of tropical native and invader C4 grasses to clipping, fire, and increased CO₂ concentration. *Oecologia*, **145**, 522-532.
- Bianchini Jr. I, Cunha-Santino MB, Milan JAM *et al.* (2010) Growth of *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle under controlled conditions. *Hydrobiologia*, **644**, 301-312.
- Bini LM, Thomaz SM (2005) Prediction of *Egeria najas* and *Egeria densa* occurrence in a large subtropical reservoir (Itaipu Reservoir, Brazil-Paraguay). *Aquatic Botany*, **83**, 227-238.
- Blindow I (1992) Long- and short-term dynamics of submerged macrophytes in two shallow eutrophic lakes. *Freshwater Biology*, **28**, 15-27.
- Bradley BA, Blumenthal DM, Wilcove DS *et al.* (2010) Predicting plant invasions in an era of global change. *Trends in Ecology & Evolution*, **25**, 310-318.
- Bruno JF, Fridley JD, Bromberg K *et al.* (2005) Insights into biotic interactions from studies of species invasions. In: *Species invasions. Insights into ecology, evolution, and biogeography* (eds Sax DF, Stachowicz JJ, Gaines SD) pp 13-40. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Burnham KP, Anderson DR (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach, 2nd ed., Springer.
- Chambers PA, Lacoul EP, Murphy KJ *et al.* 2008. Global diversity of aquatic macrophytes in freshwater. *Hydrobiologia*, **595**, 9-26.
- Cook CDK, Urmi-Köning K (1985) A revision of the genus *Elodea* (Hydrocharitaceae).

- Aquatic Botany*, **21**, 111-156.
- Erlandsson M, Buffam I, Folster J *et al.* (2008) Thirty-five years of synchrony in the organic matter concentrations of Swedish rivers explained by variation in flow and sulphate. *Global Change Biology*, **14**, 1191-1198.
- Evans CD, Monteith DT, Cooper DM (2005) Long-term increases in surface water dissolved organic carbon: Observations, possible causes and environmental impacts. *Environmental Pollution*, **137**, 55-71.
- Finlayson CM (2005) Plant ecology of Australia's tropical floodplain wetlands: a review. *Annals of Botany*, **96**, 541-555.
- Forsberg C (1992) Will an increased greenhouse impact in Fennoscandia give rise to more humic and coloured lakes? *Hydrobiologia*, **229**, 51-58.
- Havens K, Sharfstein B, Brady MA *et al.* (2004) Recovery of submerged plants from high water stress in a large subtropical lake in Florida, USA. *Aquatic Botany*, **78**, 67-82.
- Hidding B, Brederveld RJ, Nolet BA (2010) How a bottom-dweller beats the canopy: inhibition of an aquatic weed (*Potamogeton pectinatus*) by macroalgae (*Chara* spp.). *Freshwater Biology*, **55**, 1758-1768.
- Hongve D, Riise G, Kristiansen JF (2004) Increased colour and organic acid concentrations in Norwegian forest lakes and drinking water – a result of increased precipitation? *Aquatic Science*, **66**, 231-238.
- IPCC – Intergovernmental Panel on Climate Changes (2007) The Physical Science Basis. Observations: Surface and Atmospheric Climate Change, chapter 3. Available in: http://www.ipcc.ch/publications_and_data/ar4/wg1/en/ch3.html
- Jenkins M (2003) Prospects for Biodiversity. *Science*, **302**, 1175-1177.
- Jespersen AM, Christoffersen K (1987) Measurements of chlorophyll a from phytoplankton using ethanol as extraction solvent. *Archiv für Hydrobiologie*, **109**, 445-454.
- Jones JJ, Young JO, Eaton JW *et al.* (1992) The influence of nutrient loading, dissolved inorganic carbon and higher trophic levels on the interaction between submerged plants and periphyton. *Journal of Ecology*, **90**, 12-24.
- Michelan TS, Thomaz SM, Mormul RP *et al.* (2010) Effects of an exotic invasive macrophyte (tropical signalgrass) on native plant community composition, species richness and functional diversity. *Freshwater Biology*, **55**, 1315-1326.
- Milne J, Lang P, Murphy K (2007) Competitive interactions between *Salvinia auriculata* Aubl., *Limnobium laevigatum* (Humb. and Bonpl. ex Willd.) Heine, and other free-

- floating aquatic macrophytes under varying nutrient availability. *Fundamental and Applied Limnology*, **169**, 169-176.
- Mony C, Koschnick TJ, Halleret WT *et al.* (2007) Competition between two invasive Hydrocharitaceae (*Hydrilla verticillata* L. f. and *Egeria densa* (Planch)) as influenced by sediment fertility and season. *Aquatic Botany*, **86**, 236-242.
- Pierini SA, Thomaz SM (2004) Effects of inorganic carbon source on photosynthetic rates of *Egeria najas* Planchon and *Egeria densa* Planchon (Hydrocharitaceae). *Aquatic Botany*, **78**, 135-146.
- Pott VJ, Pott A (2003) Dinâmica da vegetação aquática do Pantanal. In: *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas* (eds Thomaz SM, Bini LM) pp. 145-162. Eduem, Maringá.
- Pysek P, Richardson DM (2010) Invasive species, environmental change and management, and health. *Annual Review of Environment and Resources*, **35**, 25-55.
- Rangel TF, Diniz-Filho JAF, Bini LM (2010) SAM: a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography*, **33**, 46-50.
- Salonen K, Vähätalo A (1994) Photochemical mineralisation of dissolved organic matter in Lake Skjervatjern. *Environmental International*, **20**, 307-312.
- Sand-Jensen K, Borum J (1984) Epiphyte shading and its effect on photosynthesis and diel metabolism of *Lobelia dortmanna* L. during the spring bloom in a Danish lake. *Aquatic Botany*, **20**, 109-119.
- Scheffer M, Szabo S, Gragnani A *et al.* (2003) Floating plant dominance as a stable state. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **100**, 4040-4045.
- Silveira MJ, Thomaz SM, Mormul RP *et al.* (2009) Effects of desiccation and sediment type on early regeneration of plant fragments of three species of aquatic macrophytes. *International Review of Hydrobiology*, **94**, 169-178.
- Sousa WTZ, Thomaz SM, Murphy KJ *et al.* (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.
- Sultana M, Asaeda T, Azim ME *et al.* (2010) Morphological responses of a submerged macrophyte to epiphyton. *Aquatic Ecology*, **44**, 73-81.
- Tavechio WLG, Thomaz SM (2003) Effects of light on the growth and photosynthesis of *Egeria najas* Planchon. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, **46**, 203-209.
- Urban RA, Titus JE, Zhu WX (2006) An invasive macrophyte alters sediment chemistry due to suppression of a native isoetid. *Oecologia*, **148**, 455-463.

- Vähätalo A, Salonen K (1997) Photochemical degradation of chromophoric dissolved organic matter and its contribution to bacterial respiration in a humic lake. *Humus – Nord Humus Newslett*, **4**, 14.
- Wiklund AKE, Dahlgren K, Sundelin B *et al.* (2009) Effects of warming and shifts of pelagic food web structure on benthic productivity in a coastal marine system. *Marine Ecology-Progress Series*, **396**, 13-25.
- Wintermanns JFGM, DeMots A (1965) Spectrophotometric characteristics of chlorophylls –a and –b and their pheophytins in ethanol. *Biochimica et Biophysica Acta*, **109**, 448-453.
- With KA (2002) The Landscape Ecology of Invasive Spread. *Conservation Biology*, **5**, 1192-1203.
- Xie D, Yu D, Yu L-F *et al.* (2010) Asexual propagations of introduced exotic macrophytes *Elodea nuttallii*, *Myriophyllum aquaticum*, and *M. propinquum* are improved by nutrient-rich sediments in China. *Hydrobiologia*, **655**, 37-47.

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os dados coletados e analisados apresentaram informações que propiciaram contribuições relevantes e consideráveis no auxílio das pesquisas que enfocam o manejo de lagos em planície de inundação, principalmente se o objetivo é manter o estado de águas claras. Isso se deve à descrição de um mecanismo que pode facilitar a identificação da comunidade a ser manipulada, forçando o lago a passar de um estado de águas turbidas para um estado de águas claras. Embora o mecanismo proposto houvesse sido parcialmente descrito na literatura, o mesmo ainda não havia sido registrado da forma como ocorreu em lagos da região tropical. No mecanismo proposto, destacou-se a importância dos peixes bentívoros e da vegetação submersa para as alterações entre estados alternativos na ausência de controle descendente.

Sequencialmente os resultados experimentais revelaram que uma planta invasora pode sofrer herbivoria e ter seu crescimento comprometido no estado de águas claras. Contudo, a deficiência no crescimento da vegetação submersa invasora pode afetar a manutenção do estado de águas claras. Uma vez desenvolvida, a vegetação submersa impede a ressuspensão do sedimento e estabiliza a coluna de água. Sendo assim, tendo o crescimento comprometido pela herbivoria, a vegetação invasora pode ser incapaz de manter o estado de águas claras, o que sugere uma possível diferença funcional da espécie de planta submersa invasora comparada a espécies nativas nesse processo.

Dessa forma, diante de uma infinidade de processos envolvidos no funcionamento dos ecossistemas aquáticos, podemos destacar os estados estáveis alternativos como um processo dependente da biota aquática, no qual mudanças na estrutura e dinâmica da comunidade aquática causam diferentes mecanismos determinantes desse processo, e interações espécie-específica também são importantes para a manutenção desses estados. Por outro lado, existem processos que afetam a biota.

Finalmente, foi demonstrado que as mudanças climáticas, as quais levam ao escurecimento das águas, podem afetar negativamente os produtores primários. Contudo, espécies de macrófitas aquáticas submersas invasoras podem resistir a essas alterações e crescer. Isso resultaria em redução na competição e dominância de espécies invasoras em um futuro de águas escuras. Paralelamente, os dados levantados sobre o escurecimento das águas nos ecossistemas aquáticos no extremo norte europeu demonstram alterações não apenas nos ecossistemas aquáticos, mas também nas comunidades aquáticas e que pode favorecer a

invasão de espécies propiciando a dominância de espécies submersas invasoras em lagos, o que possivelmente acarretaria em homogeneização do habitat aquático.