

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

MARIANA CAROLINA TEIXEIRA

O sucesso da invasora *Urochloa arrecta* em diferentes contextos e seus impactos em um reservatório

Maringá
2015

MARIANA CAROLINA TEIXEIRA

O sucesso da invasora *Urochloa arrecta* em diferentes contextos e seus impactos em um reservatório

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.º Dr.º Sidinei Magela Thomaz

Maringá
2015

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

T266s Teixeira, Mariana Carolina, 1986-
 O sucesso da invasora *Urochloa arrecta* em diferentes contextos e seus impactos em um reservatório / Mariana Carolina Teixeira. -- Maringá, 2015.
 54 f. : il.

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

 1. *Urochloa arrecta* (Poaceae) "capim-braquiária" - Invasividade - Reservatórios - São Paulo (Estado). 2. Plantas invasoras - Impacto ambiental - Reservatórios - São Paulo (Estado). 3. Macrófitas aquáticas exóticas. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -584.9176318098161
NBR/CIP - 12899 AACR/2

MARIANA CAROLINA TEIXEIRA

O sucesso da invasora *Urochloa arrecta* em diferentes contextos e seus impactos em um reservatório

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

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

Prof.º Dr.^a Sandra Andréa Pierini
Unicesumar

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

Prof.º Dr.º Roger Paulo Mormul
Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Aprovada em: 26 de Fevereiro de 2015.

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

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao cosmos e ao caos por toda existência
à matéria que dá sentidos e permite a ciência
aos que vieram antes e apontaram a direção
aos que vêm e virão para dar continuação
aos que caminham junto e fazem o passeio mais bonito
aos que já partiram pra se juntar ao infinito
aos que dão suporte sem muito saber a que
à UEM, Nupélia, PEA, CAPES e CNPq*
a tudo que emerge dos fractais da natureza
à ecologia por nos abrir a mente pra tamanha beleza
bela rede universal onde cada ser é um nó
manifestando a conectividade da vida, somos todos um só

*Pela bolsa concedida e pelo financiamento do projeto de pesquisa.

O sucesso da invasora *Urochloa arrecta* em diferentes contextos e seus impactos em um reservatório

RESUMO

As invasões biológicas ameaçam todos os tipos de ecossistemas, pois podem alterar sua estrutura e funcionamento em detrimento de sua integridade. Em ambientes de água doce, macrófitas aquáticas são frequentes invasores e tendem a causar impactos nas características físicas e químicas da água e dos sedimentos, e na fauna associada. A Poaceae *Urochloa arrecta* é um exemplo de macrófita aquática altamente invasora que tem se estabelecido em lagos, rios, riachos e reservatórios em muitas regiões da América do Sul. Muitos fatores interagem para determinar se uma espécie terá sucesso ou não como invasora em uma comunidade. De acordo com teorias da ecologia de invasões, comunidades nativas são capazes de impor resistência ao estabelecimento de espécies invasoras via interações bióticas. Para macrófitas aquáticas, a competição por nutrientes entre a comunidade nativa e espécies invasoras pode resultar em desvantagem para a espécie invasora, minando seu estabelecimento. Tal interação e seu resultado dependem, no entanto, do meio em que ocorrem, sendo regulados pela disponibilidade de nutrientes. O aporte excessivo de nutrientes em corpos de água é frequente e pode interferir na interação entre as comunidades nativas e espécies invasoras, determinando a resistência ou não da comunidade à invasão. Testou-se experimentalmente a interação entre o enriquecimento por nutrientes e a resistência biótica no sucesso da invasora *Urochloa arrecta*. Observou-se que o enriquecimento por nutrientes e a resistência biótica interagem para afetar o sucesso da *U. arrecta*, reforçando a ideia de que os fatores que influenciam a invasão são contexto-dependentes. A distribuição espacial dos nutrientes no substrato também pode interferir na interação competitiva entre a comunidade nativa e uma espécie invasora. Em um segundo experimento, testou-se a diferença entre o sucesso da invasora *U. arrecta* quando introduzida em comunidades nativas em mesocosmos com distribuição homogênea ou heterogênea de nutrientes no sedimento. Constatou-se que a distribuição espacial dos nutrientes não teve efeito sobre o sucesso de *U. arrecta*, mas a adição de nutrientes proporcionou à comunidade nativa uma melhor resistência à invasão. Investigou-se também, com observações em campo, se locais onde esta Poaceae é dominante diferem de locais onde a espécie dominante é nativa e de locais sem vegetação aquática em termos de características físicas e químicas da água. Condutividade elétrica e pH não diferiram entre locais dominados pela nativa, pela invasora, ou sem vegetação. A radiação subaquática foi maior nos locais sem vegetação, mas não diferiu entre os dominados pela nativa e pela invasora. O oxigênio dissolvido foi significativamente menor nos locais dominados pela invasora na profundidade de 0,5 m, e a diferença entre superfície e 0,5 m foi significativamente maior nestes locais com relação aos sem vegetação e aos dominados pela nativa. Em conclusão, observou-se que a resistência biótica é importante para prevenir o estabelecimento da invasora *U. arrecta*, especialmente em interação com enriquecimento por nutrientes; e que esta espécie pode alterar a qualidade de habitats litorâneos através da diminuição das concentrações de oxigênio dissolvido em seus bancos.

Palavras-chave: Braquiária. Enriquecimento por nutrientes. Heterogeneidade. Poaceae exótica. Resistência biótica.

Success of the invasive *Urochloa arrecta* in different contexts and its impacts in a reservoir

ABSTRACT

Biological invasions threaten all kinds of ecosystems because they can alter their structure and functioning in ways that are negative to their integrity. In freshwater environments, aquatic macrophytes are common invaders and tend to impact physical and chemical characteristics of water and sediments, as well as macrophyte-dwelling fauna. *Urochloa arrecta* (Poaceae) is a highly invasive macrophyte that has been colonizing lakes, Rivers, streams and reservoirs in many regions of South America. Many factors interact to determine whether a species will succeed as an invader or not in a community. According to theories in invasion ecology, native communities are able to pose resistance to the establishment of invasive species through biotic interactions. For aquatic macrophytes, competition for nutrients between the native community and invasive species could result in disadvantages for the invaders, hindering their establishment. Such interaction and its result depend, however, on the environment where they take place, being regulated by nutrient availability. Excessive input of nutrients is common in freshwaters and can interfere in the interaction between native communities and invasive species, helping to determine if the community will be able to resist the invasion or not. We experimentally tested the interaction between nutrient enrichment and biotic resistance in the establishment success of *Urochloa arrecta*. We observed that nutrient enrichment and biotic resistance interactively affect *U. arrecta*'s success, reinforcing the idea that factors that influence invasions are context-dependent. Spatial distribution of nutrients in the substrate may also interfere in the competitive interaction between a native community and an invader. In a second experiment, we tested differences between the success of *U. arrecta* when introduced in native communities in mesocosms with homogeneous or heterogeneous distribution of nutrients in the sediment. We observed that spatial distribution of nutrients had no effect on *U. arrecta*'s success, but nutrient addition provided native community with better resistance to invasion. We also investigated, with field observations, if sites where *U. arrecta* was dominant differed from sites where a native species was dominant and from sites with no aquatic vegetation in terms of physical and chemical characteristics of water. Electrical conductivity and pH did not differ among invader-dominated, native-dominated and unvegetated sites. Underwater radiation was higher in unvegetated sites than in both native and invader-dominated sites. Dissolved oxygen was significantly lower in invader-dominated sites in comparison with both native-dominated and unvegetated sites. In conclusion, we found that biotic resistance is important to prevent the establishment of *U. arrecta*, especially in interaction with nutrient enrichment, and that this species can alter the quality of shore habitats by lowering dissolved oxygen concentrations within its mats.

Keywords: African signalgrass. Biotic resistance. Exotic Poacea. Heterogeneity. Nutrient enrichment.

Tese elaborada e formatada conforme as
normas da publicação científica
BIOLOGICAL INVASIONS.

Disponível em:

<http://link.springer.com/article/10.1007%2Fs10530-005-3405-0>

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL.....	8
2	ENRIQUECIMENTO POR NUTRIENTES AUMENTA EFEITO DA RESISTÊNCIA BIÓTICA SOBRE O SUCESSO DA POACEAE INVASORA <i>Urochloa arrecta</i>.....	11
2.1	INTRODUÇÃO.....	11
2.2	METODOLOGIA.....	13
2.3	RESULTADOS.....	15
2.4	DISCUSSÃO.....	18
3	DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DE NUTRIENTES NO SEDIMENTO NÃO AFETA O SUCESSO DA INVASORA <i>Urochloa arrecta</i> EM MESOCOSMOS COM COMUNIDADES NATIVAS.....	22
3.1	INTRODUÇÃO.....	22
3.2	METODOLOGIA.....	24
3.3	RESULTADOS.....	26
3.4	DISCUSSÃO.....	30
4	POACEAE INVASORA <i>Urochloa arrecta</i> REDUZ OXIGÊNIO DISSOLVIDO DE HABITATS LITORÂNEOS DO RESERVATÓRIO DE ROSANA (SP/PR - BRASIL).....	33
4.1	INTRODUÇÃO.....	33
4.2	METODOLOGIA.....	35
4.2.1	Área de estudo.....	35
4.2.2	Métodos.....	36
4.3	RESULTADOS.....	38
4.4	DISCUSSÃO.....	40
5	CONCLUSÃO.....	43
	REFERÊNCIAS.....	44

1 Introdução geral

A ecologia de invasões se propõe a investigar as invasões biológicas, que são processos nos quais uma espécie (invasora) coloniza, estabelece uma população e se propaga num ambiente onde não ocorria anteriormente (Richardson et al. 2000). Este processo é, na maioria dos casos, promovido por ações humanas que eliminam barreiras naturais, transportam espécies acidentalmente e até mesmo as introduzem propositalmente. Embora haja outros pontos de vista (e.g. Sagoff 2005; Gurevitch e Padilla 2004; Shlaepfer et al. 2010), no geral acredita-se que as invasões de fato representem uma grande ameaça a todos os sistemas ecológicos (Simberloff 2005; Strayer 2010; Strayer 2012).

Inicialmente, observações de espécies invasoras feitas por alguns naturalistas, e.g. Darwin, eram meras curiosidades, mas a partir da obra de Elton “A ecologia das invasões de plantas e animais” (1958), estas espécies passaram a ser consideradas potenciais causadoras de danos aos ecossistemas (Richardson e Pysek 2008). Na década de 90 o tema ganhou mais visibilidade ao ser incluído nos alvos de estudos de uma rede de cientistas e instituições que se propunha a estudar problemas ambientais (Davis 2009). Esta rede levantou as três principais questões que até hoje norteiam a ecologia de invasões: i) o que faz com que certas espécies se tornem invasoras; ii) o que faz com que certos ecossistemas sejam mais susceptíveis a invasões do que outros; iii) quais são os impactos causados pelas invasões (Davis 2009).

Em ambientes de água doce, macrófitas aquáticas são frequentes invasores e tendem a causar fortes impactos ao criar estruturação física e controlar aspectos físicos e químicos da água e dos sedimentos (e.g. Caraco e Cole 2002; Perna e Burrows 2005; Urban et al. 2009; Tall et al. 2011). Alterações nestes aspectos podem e frequentemente têm impactos diretos e indiretos na estrutura da fauna associada (Kornijów et al. 2010; Wright et al. 2014).

A Poaceae *Urochloa arrecta* (Hack. ex T. Durand e Schinz) Morrone e Zuloaga (capim-braquiária), nativa da África, é um exemplo de macrófita aquática altamente invasora. Esta gramínea tem se estabelecido em lagos, rios, riachos e reservatórios em muitas regiões da América do Sul (Martins et al. 2008; Domingos et

al. 2011; Pott et al. 2011). Alguns impactos de gramíneas, incluindo *U. arrecta*, já foram observados, como mudanças nas comunidades de macrófitas nativas (Michelan et al. 2010; Fernandes et al. 2013) e comunidades de peixes (Casatti et al. 2009; Carniatto et al. 2013).

São muitas as hipóteses propostas para explicar as invasões e seus impactos de acordo com características das espécies invasoras e das comunidades invadidas (Catford et al. 2008; Ricciardi et al. 2013). A hipótese de resistência biótica, proposta por Elton (1958), prevê que uma alta diversidade de espécies reduz a susceptibilidade de um ecossistema às invasões. A lógica dessa hipótese é a de que em comunidades com maior diversidade a utilização de recursos e ocupação de nichos são maximizadas, reduzindo as oportunidades para o estabelecimento de novos colonizadores. Impactos antropogênicos também podem influenciar a susceptibilidade de um ecossistema a invasões (Elton 1958), como o enriquecimento por nutrientes, que é um impacto comum das atividades humanas em ambientes aquáticos (Smith 2014). Há evidências de que, no geral, o enriquecimento por nutrientes facilita os processos de invasão pelo aumento da disponibilidade de recursos (Byers 2002; Engelhardt 2011). Tendo em vista que a resistência biótica inibe as invasões e o enriquecimento por nutrientes pode favorecê-las, propôs-se um experimento no qual se testou a hipótese de que o efeito da resistência biótica oferecida por uma comunidade nativa sobre o sucesso da invasora depende da disponibilidade de nutrientes, sendo menor numa situação de enriquecimento.

A heterogeneidade de recursos no solo já foi identificada como fator importante para as plantas em nível de indivíduos, populações, comunidades e ecossistemas (Day et al. 2003; García-Palacios et al. 2011; Hodge 2004; Hutchings et al. 2003; Price et al. 2014). Seu papel nos processos de invasão, no entanto, não foi tão intensamente investigado, especialmente em pequena escala (Zeiter e Stampfli 2012). Em grande escala, acredita-se que a heterogeneidade favorece as invasões porque oferece mais oportunidades em termos diversidade de recursos para as invasoras (Davis et al. 2000) e por que ambientes heterogêneos tendem a suportar um maior número de espécies, tanto nativas quanto exóticas (Davies et al. 2005). Numa escala menor, de vizinhança, a heterogeneidade espacial tem sido desconsiderada em favor das interações bióticas com as espécies nativas (e.g. Fridley et al. 2007; Melbourne et al. 2007), que são vistas como mais importantes nesta escala em que as interações são mais estreitas

(Byers e Noonburg 2003; Fridley et al. 2007). Tais interações podem desencadear mecanismos de resistência (Levine et al. 2004) ou aceitação (Fridley et al. 2007) biótica, e estão sujeitas a gradientes e heterogeneidade do ambiente em que ocorrem (Shea e Chesson 2002; Mitchell et al. 2006). Se a competição por recursos do solo for um potencial mecanismo de resistência biótica contra invasões em uma dada comunidade, sua efetividade estará fortemente atrelada aos padrões espaciais e temporais de distribuição desses recursos na escala de vizinhança. Nesse contexto, propôs-se uma investigação experimental do papel da distribuição espacial dos nutrientes, se homogênea ou heterogênea, no sedimento no processo de invasão de uma comunidade de macrófitas. Testou-se a hipótese de que em mesocosmos com distribuição espacialmente heterogênea dos nutrientes no sedimento a invasora é mais bem sucedida do que em mesocosmos com distribuição homogênea dos nutrientes e em mesocosmos sem adição de nutrientes.

Além de investigar os fatores que influenciam os processos de invasão, a ecologia de invasões também aborda os impactos causados depois que a invasão já ocorreu. Tendo em vista a importância ecológica das macrófitas nos ambientes aquáticos (Dibble et al. 1996; Kleeberg et al. 2010; Tall et al. 2011; Urban et al. 2009), algumas espécies são consideradas engenheiras do ecossistema (Bouma et al. 2005; Caraco et al. 2006) e quando elas se tornam invasoras, e especialmente se são exóticas, sua “engenharia” pode criar condições às quais os organismos nativos não são adaptados e nas quais podem não ser capazes de sobreviver. Muitas características limnológicas importantes na distribuição de muitos organismos aquáticos são diretamente influenciadas pelas macrófitas aquáticas através de suas atividades básicas, como produção de biomassa, fotossíntese, respiração e senescência (Schultz e Dibble 2012). Dessa forma, alterações na vegetação aquática promovidas pela introdução de espécies invasoras podem alterar a qualidade do habitat e conseqüentemente as espécies que o utilizam (e.g. Strayer et al. 2003; Colon-Gaud et al. 2004). Investigou-se se a colonização *U. arrecta* modificou (abordagem *space for time*, ver Thomaz et al. 2012) os habitats da zona litorânea de um reservatório com relação à disponibilidade de radiação sub-aquática, concentração de oxigênio dissolvido, pH e condutividade elétrica, em comparação a locais sem vegetação e locais com dominância de uma

espécie nativa. Testou-se a hipótese de que a invasora forma habitats distintos dos formados pela espécie nativa dominante e dos locais sem vegetação.

2 Enriquecimento por nutrientes aumenta efeito da resistência biótica sobre o sucesso da Poaceae invasora *Urochloa arrecta*

2.1 Introdução

Nas últimas décadas, muito da atenção dos ecólogos se voltou para a investigação das invasões biológicas, pois estas representam uma grande ameaça para todos os tipos de ecossistemas. Em ambientes aquáticos continentais, macrófitas aquáticas frequentemente se tornam invasoras e tendem a causar fortes impactos ao criar estruturação física e controlar aspectos físicos e químicos da água e dos sedimentos (e.g. Caraco e Cole 2002; Perna e Burrows 2005; Urban et al. 2009; Tall et al. 2011). Alguns dos impactos atribuídos a macrófitas invasoras são alterações na disponibilidade de habitat e refúgio (Wright et al. 2014), dinâmica do oxigênio dissolvido (Caraco e Cole 2002; Perna e Burrows 2005) e ciclagem de nutrientes (Urban et al. 2009; Tall et al. 2011). Alterações nestes aspectos geralmente causam impactos diretos e indiretos na fauna associada às macrófitas (Kornijów et al. 2010; Wright et al. 2014).

Principalmente pela dificuldade de se prever os impactos causados por invasões e pela quase impossibilidade de erradicar invasores e restaurar completamente os ecossistemas impactados, o princípio da precaução prevalece, i.e., evitar as invasões é a melhor forma de lidar com elas (Gaeta et al. 2014). Para isso, a ecologia de invasões busca compreender os fatores que regulam o processo de invasão. Nesse sentido, há várias hipóteses que abordam a perspectiva do potencial invasor das populações de espécies não-nativas (*invasiveness*) e a perspectiva da susceptibilidade às invasões de comunidades (*invasibility*) (Richardson e Pyšek 2006).

A hipótese de resistência biótica (RB), proposta por Elton (1958), prevê que uma alta diversidade de espécies reduz a susceptibilidade à invasão do ecossistema. A lógica dessa hipótese é a de que em comunidades com maior diversidade a utilização de recursos e ocupação de nichos são maximizadas, reduzindo as oportunidades para o estabelecimento de novos colonizadores. Esta teoria tem o suporte de vários

experimentos e observações em pequena escala (e.g. Naeem et al. 2000; Levine 2000; Peter e Burdick 2010; mas ver Jeschke et al. 2012), mas estudos em escalas maiores frequentemente encontram relações neutras ou positivas entre diversidade e susceptibilidade às invasões (e.g. Levine 2000; Thomaz e Michelan 2011; mas veja Clark et al. 2013 para uma discussão sobre escala temporal). Em pequena escala, a disponibilidade de recursos é mais limitada e a interação entre as espécies é maior, levando à competição e possível inibição do estabelecimento de uma espécie exótica (Fridley et al. 2007; Byers e Noonburg 2003). Em grande escala, os recursos são mais abundantes e heterogêneos no tempo e no espaço, criando mais oportunidades para as espécies invasoras tanto quanto para as nativas, causando então, relações positivas entre o sucesso de invasão e a diversidade (Fridley et al. 2007; Bartomeus et al. 2012).

Discute-se também se a resistência biótica é função realmente do conjunto todo de espécies via complementaridade de nicho ou é resultado de um efeito de amostragem (*sampling effect*, Crawley et al. 1999; Wardle 2001). A complementaridade de nicho prevê que o aumento da diversidade propicia maior utilização dos recursos e consequente menor disponibilidade dos mesmos para espécies invasoras (Tilman 1999; Naeem et al. 2000). Já o efeito de amostragem sugere que com o aumento da diversidade, aumenta a probabilidade de se encontrar uma espécie capaz de exercer resistência biótica sobre a invasora (Wardle 2001). Porém, aparentemente ambos os mecanismos são importantes na resistência a invasões (Fargione e Tilman, 2005).

A ideia de que ambientes associados a impactos antropogênicos têm maior ocorrência de espécies invasoras também foi inicialmente proposta por Elton (1958). Intervenções antropogênicas frequentemente alteram o regime de seleção (*selection regime modification*; Byers 2002), ou filtros ambientais (Richardson et al. 2000), o que pode determinar tanto a susceptibilidade de um ecossistema ser invadido quanto sua adequabilidade para as espécies estabelecidas. Ou seja, distúrbios humanos criam ambientes que, além de favoráveis para espécies invasoras, podem ser tão novos para as espécies nativas quanto para as exóticas, e essas condições podem ainda acentuar os impactos da invasão (Byers 2002).

O enriquecimento por nutrientes (EN) é um impacto comum das atividades humanas sobre ecossistemas aquáticos. A grande carga de matéria orgânica e nutrientes que alcança os corpos de água em regiões populosas causa uma série de alterações no

funcionamento do ecossistema levando-o a um estado de eutrofização (revisado por Smith e Schindler 2009). Entre as alterações comumente observadas estão o aumento da produção fitoplanctônica e de macrófitas aquáticas (Smith 2014). Além disso, há evidências de que, no geral, o EN pode facilitar os processos de invasão pelo aumento da disponibilidade de recursos (Davis et al. 2000; Byers 2002; Engelhardt 2011).

A Poaceae *Urochloa arrecta* Hack é um exemplo de macrófita aquática altamente invasora. Esta gramínea tem se estabelecido em lagos, rios, riachos e reservatórios em muitas regiões da América do Sul (Martins et al. 2008; Domingos et al. 2011; Pott et al. 2011). Alguns impactos de gramíneas, incluindo *U. arrecta*, já foram observados, como mudanças nas comunidades de macrófitas nativas (Michelan et al. 2010; Fernandes et al. 2013), comunidades de peixes (Casatti et al. 2009; Carniatto et al. 2013) e características físicas e químicas da água.

Em experimentos em estufa, o sucesso desta invasora foi afetado negativamente pela riqueza e densidade de espécies nativas (Michelan et al. 2013), indicando ocorrência de resistência biótica via competição por nutrientes e radiação. Outro experimento demonstrou uma resposta positiva de *U. arrecta* à adição de nutrientes quando cultivada em monocultura (Fasoli et al. 2014). Considerando os efeitos da adição de nutrientes e da RB sobre o sucesso de *U. arrecta*, testou-se a hipótese de que o efeito do EN sobre o sucesso da invasora é menor na presença de uma comunidade nativa pois esta exerce RB. A predição foi de que, na ausência de RB o EN terá um efeito positivo maior sobre o sucesso da invasora, medido por biomassa e comprimento, do que na presença de RB.

2.2 Metodologia

Para testar os efeitos do EN e RB no estabelecimento de *U. arrecta*, realizamos um experimento fatorial cruzado com dois tratamentos (2 x 2), com cinco réplicas em cada combinação (N = 20).

Utilizamos bandejas plásticas de 37 x 33 x 14 cm³ como unidades experimentais. Sedimento e plantas foram coletados no reservatório de Rosana (entre 22°33'37,94"S 52°48'48,09"W – 22°34'11,63"S 52°45'2,07"W e 22°37'29,07"S 52°51'3,00"W – 22°40'5,37"S 52°46'46,46"W; Paraná/São Paulo – Brasil). O

reservatório tem uma área de litoral caracterizada por baixas concentrações de nutrientes dissolvidos (média \pm desvio padrão: $12 \pm 4 \mu\text{gP-PO}_4^- \cdot \text{L}^{-1}$, $67 \pm 17 \mu\text{gN-NO}_3^- \cdot \text{L}^{-1}$; $6 \pm 1 \mu\text{gN-NO}_2^- \cdot \text{L}^{-1}$, $34 \pm 6 \mu\text{gN-NH}_3 \cdot \text{L}^{-1}$) e no sedimento ($146 \pm 85 \mu\text{gP} \cdot \text{g}^{-1}$; $49.7 \pm 22 \mu\text{gN} \cdot \text{g}^{-1}$). Grandes extensões do litoral são intensamente colonizadas pela invasora *U. arrecta* e outras macrófitas aquáticas nativas.

Enchemos as bandejas com sedimento até meia altura (7 cm) e adicionamos água suficiente para cobrir o sedimento com uma camada de 2 cm. No dia seguinte, após sedimentação total, propágulos de quatro espécies nativas foram plantados em 10 bandejas (sorteadas) do tratamento RB. As demais bandejas permaneceram apenas com sedimento e água e foram atribuídos os demais tratamentos através de sorteio. Foram escolhidas espécies do tipo biológico emergente que são frequentes no reservatório de Rosana e coocorrem em diferentes abundâncias com a invasora *U. arrecta* (Thomaz e Michelan 2011): *Eleocharis montana* (Kunth) Roem. e Schult. (Cyperaceae), *Leersia hexandra* Sw. (Poaceae), *Pontederia cordata* L. (Pontederiaceae) e *Hymenachne amplexicaulis* (Rudge) Nees (Poaceae). A densidade de plantas foi fixada em 16 plantas por bandeja, 4 de cada espécie, para que após a introdução da invasora totalizassem 20 plantas por unidade experimental. Para *E. montana* e *P. cordata* usamos brotos inteiros (raiz, caule e folhas) e para *L. hexandra* e *H. amplexicaulis* usamos fragmentos de 10 cm com um nó. Após o estabelecimento das plantas nativas (46 dias; determinados pelo florescimento de pelo menos um indivíduo de cada espécie), adicionamos nutrientes às réplicas dos tratamentos com nutrientes (NUT). Utilizamos 20 g de fertilizante NPK 4:14:8 (marca Vitaplan) por bandeja (concentração adicionada de $120 \mu\text{gP} \cdot \text{g}^{-1}$). Propágulos de *U. arrecta* (fragmentos de 10 cm com um nó) foram adicionados no 49º dia; 20 nas bandejas sob tratamento sem RB e 4 nas sob tratamento com RB. Note que esse procedimento resultou em densidades totais de macrófitas iguais nos tratamentos com RB e sem RB (20 indivíduos), reduzindo, assim, efeitos da densidade de plantas. As bandejas foram mantidas com uma camada de água de 2 cm. Após 105 dias da introdução da *U. arrecta* as plantas foram coletadas, separadas por espécie e medidas em comprimento e em biomassa aérea e de raiz. As plantas nativas também foram coletadas e separadas por espécie. A biomassa foi determinada por pesagem após secagem do material em estufa (cerca de 60° C) até peso constante.

A biomassa aérea e de raiz (g de peso seco; gPS) e comprimento (cm) de *U. arrecta* foram divididos pelo número de propágulos iniciais (4 nas unidades com RB e 20 nas unidades sem RB), representando, assim, valores por indivíduo. Esses dados foram testados para normalidade (inspeção do histograma e teste de Shapiro-wilk) e homocedasticidade (teste de Fligner-Killeen). Como os dados não seguiram a distribuição normal e são heterocedásticos, utilizamos análises não paramétricas para o teste de hipótese. A biomassa aérea, de raiz e comprimento foram utilizados independentemente como variáveis respostas em ANOVAs Multivariadas de Permutação (*Permutation Multivariate ANOVA*; PERMANOVA), sendo testados os efeitos do enriquecimento por nutrientes (com EN ou sem EN) e da resistência biótica (com RB ou sem RB), assim como da interação entre esses fatores. A PERMANOVA testa a hipótese nula de que os centróides dos grupos (tratamentos) num espaço Euclidiano (se a distância Euclidiana foi usada, como neste caso) são equivalentes para todos os grupos, i.e. não há efeito dos fatores testados (Anderson e Walsh 2013). Como se baseia em permutação, essa análise não demanda que os dados sigam a distribuição normal, e, se utilizada em design balanceado (como é o caso), não é afetada pela heterogeneidade das variâncias (Anderson e Walsh 2013).

A biomassa das plantas nativas também foi dividida pelo número inicial de propágulos (4) e comparada entre os tratamentos de adição de nutrientes com um teste-t de Welch, que tem correções para heterocedasticidade (Welch 1947) para cada espécie e com uma PERMANOVA para todas as espécies. Os testes foram feitos para cada espécie para verificar diferentes intensidades de resposta ao EN, o que poderia indicar a ocorrência de RB via efeito de amostragem.

As análises foram realizadas no R (R Core Team 2013), PRIMER (Anderson et al. 2008) e Statistica (STATSOFT 2007).

2.3 Resultados

As PERMANOVAs com biomassa aérea e comprimento de *U. arrecta* como variáveis resposta geraram evidência para a rejeição da hipótese nula, indicando que houve diferenças entre os tratamentos. O efeito da interação entre fatores foi significativo, indicando que o efeito do EN é diferente na presença de RB e na ausência

de RB. Como predito, o efeito positivo do enriquecimento foi maior na ausência de RB, e, de fato, na presença de RB houve um pequeno efeito negativo do EN no sucesso da invasora (Fig. 1A e 1B). A biomassa de raiz foi afetada apenas pelo EN (efeito marginalmente significativo), e não pela RB (Tabela 1, Fig1C).

As plantas nativas que constituíram o tratamento de resistência biótica também diferiram em biomassa total no final do experimento. A biomassa média por indivíduo nos tratamentos com EN foi aproximadamente quatro vezes maior do que nos tratamentos sem EN, com efeito significativo da adição de nutrientes (Fig. 2A). A análise por espécies mostra variação nas respostas ao tratamento, mas todas as espécies tiveram maior biomassa nos tratamentos com EN com relação aos sem EN. *P. cordata* e *L. hexandra* foram mais favorecidas pelo tratamento com EN comparativamente à *E. montana* e *H. amplexicaulis* (Fig. 2B).

Tabela 1 Resultados da PERMANOVA para os efeitos de adição de nutrientes (NUT) e resistência biótica (RB) na biomassa aérea, de raiz, e comprimento de *U. arrecta*.

Variável resposta	Fator	Pseudo-F	<i>P</i>
Biomassa aérea	RB	33,19	0,0002
	EN	8,49	0,0094
	RB * EN	17,25	0,0010
Biomassa de raiz	RB	3,58	0,0926
	EM	4,51	0,0596
	RB * EN	1,02	0,2861
Comprimento	RB	38,44	0,0002
	EN	6,38	0,0266
	RB * EN	11,30	0,0042

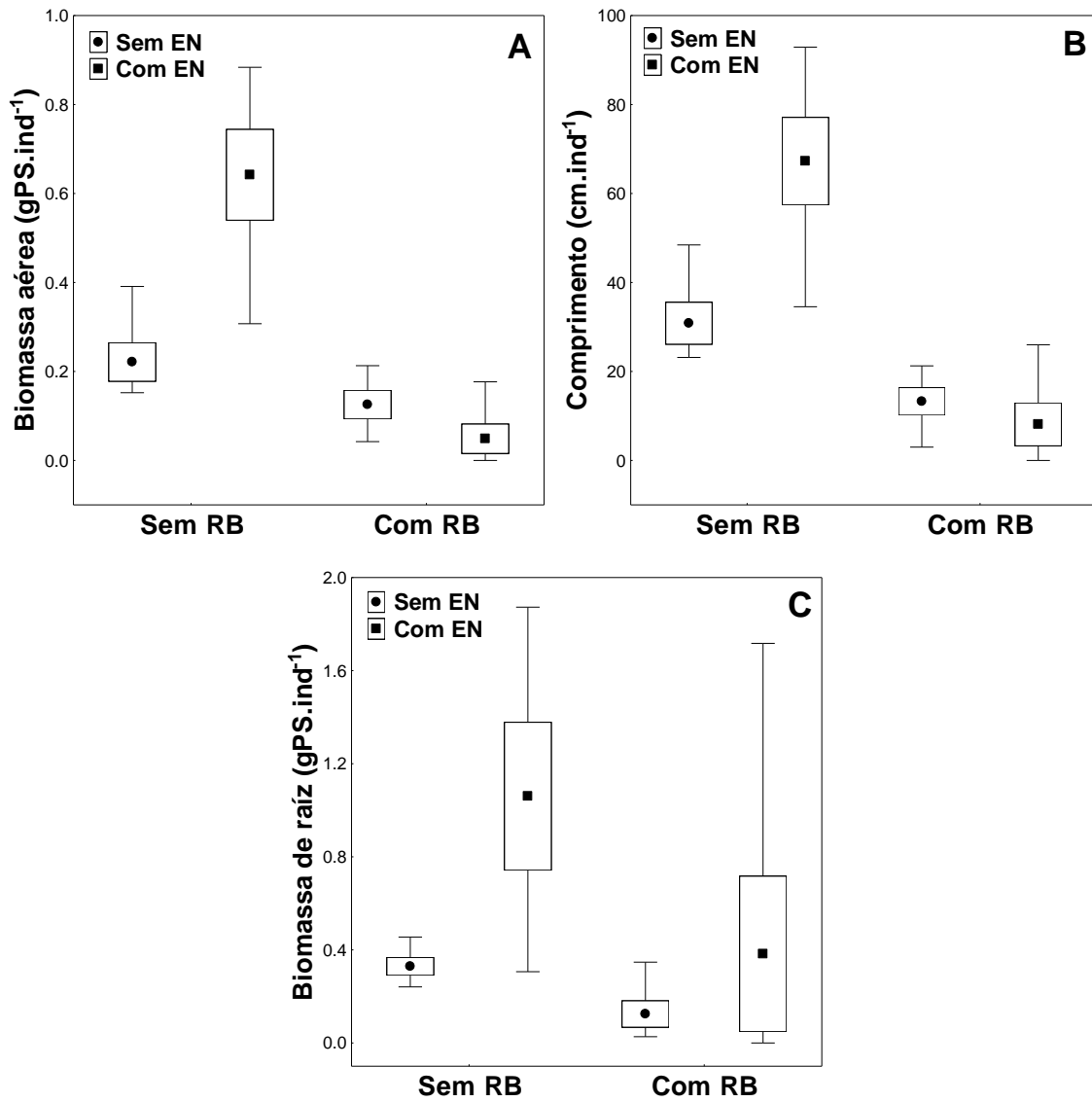


Figura 1 Biomassa aérea (A), comprimento (B) e biomassa de raízo (C) por indivíduo de *Urochloa arrecta* nos tratamentos sem e com resistência biótica (RB) e com e sem enriquecimento de nutrientes (EN). Em cada ponto, o marcador representa a média, o retângulo o erro padrão e os traços representam os valores mínimo e máximo.

Tabela 2 Médias, desvio padrão e teste-t da biomassa final por indivíduo (gPS.ind⁻¹) das espécies nativas entre tratamentos com e sem enriquecimento por nutrientes (EM).

	Sem EN	Com EN	t	DF	P
<i>P. cordata</i>	1,93 ± 0,46	6,23 ± 0,55	4,65	25	0,000
<i>L. hexandra</i>	0,46 ± 0,14	4,21 ± 1,73	7,00	14	0,000
<i>H. amplexicaulis</i>	0,18 ± 0,25	0,75 ± 0,18	4,16	17	0,001
<i>E. montana</i>	2,00 ± 0,44	3,29 ± 0,54	4,65	25	0,000

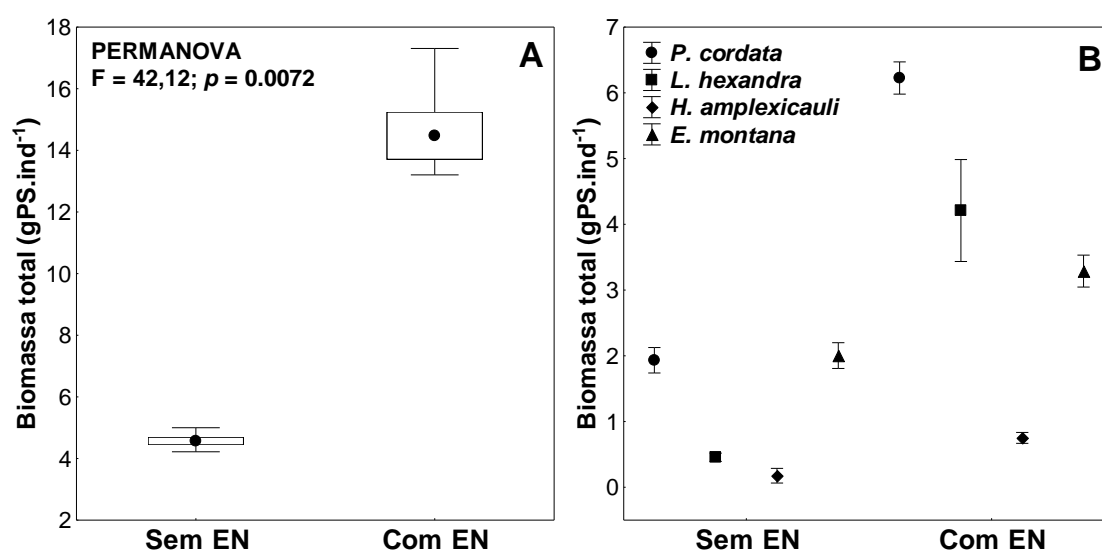


Figura 2 Diferença entre a biomassa total por indivíduo (A) e biomassa total por indivíduo de cada espécie (B) das plantas nativas nos tratamentos sem e com enriquecimento por nutrientes (EN). Em A, o marcador representa a média, o retângulo o erro padrão e os traços representam os valores mínimo e máximo. Em B, os marcadores representam a média e os traços os valores de erro padrão.

2.4 Discussão

Os resultados indicam que o enriquecimento por nutrientes potencializou a RB oferecida pela comunidade nativa, ao invés de reduzi-la e favorecer o estabelecimento da invasora. De fato, o sucesso da invasora *U. arrecta*, medido pela sua biomassa e comprimento, foi favorecido pelo enriquecimento apenas nos tratamentos sem RB,

enquanto nos tratamentos com RB não houve diferença entre os tratamentos com e sem EN. O experimento aqui apresentado pode ser considerado representativo de uma invasão *in situ* onde a comunidade de macrófitas não está sujeita a distúrbios e já se encontra desenvolvida quando chegam os propágulos de uma invasora, fato que pode ser crucial para determinar se a comunidade é capaz de impor um filtro biótico à invasão ou não.

O efeito da RB, constatado em nosso experimento, pode ocorrer através de vários mecanismos, que provavelmente interagem e não foram dissociados neste experimento. Primeiro, o menor crescimento da invasora na presença de espécies nativas pode ser uma resposta direta à biomassa dessas últimas via utilização dos nutrientes. Em média, as plantas nativas quadruplicaram sua biomassa no tratamento com EN em relação ao tratamento sem EN. Experimentos clássicos de competição demonstram que a resposta da planta foco à competição é dependente da biomassa das plantas vizinhas (e.g. Wilson e Tilman 1991; 1995). Michelan et al. (2013) demonstraram experimentalmente que a densidade de plantas nativas tem um efeito negativo sobre o sucesso de *U. arrecta*. Em nosso experimento a densidade de plantas foi constante com RB e sem RB, porém, nos tratamentos com RB as plantas nativas já estavam estabelecidas e tinham biomassa maior do que os propágulos de *U. arrecta* introduzidos após a adição de nutrientes. O fato de elas estarem mais bem desenvolvidas pode ter aumentado tanto sua demanda quanto capacidade de utilizar os nutrientes adicionados com relação aos propágulos da invasora, pois idade e tamanho das plantas são fatores determinantes de sua habilidade competitiva (Grace 1985; Howard e Goldberg 2001; Lamb e Cahill 2006).

Segundo, o menor crescimento da invasora pode ser uma resposta à biomassa das plantas nativas via sombreamento pelo dossel. Embora esta variável não tenha sido medida, a formação de um dossel nos levou a considerar este mecanismo. De acordo com as hipóteses de competição de Tilman (1987), a competição por nutrientes no substrato diminui na medida em que estes estão em maior concentração e passa a haver competição por luz e espaço (e.g. Wilson e Keddy 1991; Wilson e Tilman 1991). Apesar de não terem sido testados ou observados efeitos claros de competição por luz (e.g. estiolamento das plantas), o dossel presente nos tratamentos com RB pode ter afetado o crescimento da invasora tanto quanto a competição por nutrientes. De fato, o

sombreamento oferecido por vegetação ripária é um fator limitante ao desenvolvimento de várias espécies de macrófitas invasoras (Bunn et al. 1998; Loo et al. 2009), incluindo *U. arrecta* (Thomaz et al. 2012; Fernandes et al. 2013). Também há evidências de que mesmo plantas herbáceas como as aqui utilizadas reduzem significativamente a intensidade de luz que atinge o sedimento, podendo contribuir para reduzir o sucesso de *U. arrecta* (Michelan et al. 2013). Assim, a competição por luz é um mecanismo que não pode ser descartado para explicar nossos resultados.

A utilização de recursos (nutrientes e luz) pode ter ocorrido através de complementaridade entre as espécies nativas, apesar das diferenças nas biomassas finais entre elas. É possível, no entanto, que a contribuição de cada espécie para a RB seja diferente, como demonstrado por Michelan et al. (2013). *P. cordata*, por exemplo, que apresentou maior resposta à adição de nutrientes, tem folhas largas que propiciam um padrão de sombreamento em patches, enquanto *L. hexandra* tem caules longos e folhas estreitas, causando um sombreamento mais uniforme. O requerimento de nutrientes de cada espécie também pode ser diferente e afetar a invasora de formas distintas. Assim, embora não tenhamos testado o efeito isolado de cada espécie nativa sobre o sucesso de *U. arrecta*, não se pode descartar diferentes contribuições de cada uma delas nos resultados aqui obtidos.

Cabe aqui ressaltar o curto período do experimento, delineado para simular a fase de estabelecimento da invasora. Wilson e Keddy (1991) encontraram respostas diferentes para macrófitas sob competição quando utilizando dados de sobrevivência de propágulo (efeito significativo da competição) e crescimento subsequente (sem efeito da competição). Assim, a resposta de *U. arrecta* neste experimento não pode ser extrapolada para as fases seguintes da invasão e novos experimentos devem ser realizados para esclarecer os efeitos do EN e da RB em longo prazo.

O experimento apresentou resultados típicos para invasões analisadas em pequena escala, com efeito de RB sobre o sucesso da invasora (Naeem et al. 2000; Michelan et al. 2013). A interferência do efeito negativo da RB no efeito positivo do EN reforça a ideia de que tanto a susceptibilidade de invasão de uma comunidade quanto o potencial invasor de uma espécie são contexto-dependentes e são muitos os fatores que interagem para determinar o sucesso ou não de uma invasão. Especificamente, apesar da

resposta esperada ao aumento de nutrientes ser um aumento na susceptibilidade à invasão, a RB pôde antagonizar e amenizar esta resposta.

Em conclusão, os resultados apresentados sugerem a importância das comunidades nativas de macrófitas aquáticas como filtros bióticos à invasão. Mas em contradição à ideia de que ambientes impactados (no caso pelo EN) são mais susceptíveis às invasões, a comunidade nativa de macrófitas pode ser beneficiada e passar a oferecer maior resistência à invasão. No entanto, uma vez que a invasora já esteja estabelecida, é possível que o surgimento de um estado enriquecido por nutrientes a favoreça tanto quanto, ou mais que a comunidade nativa, fato sugerido pelo estabelecimento de *U. arrecta* nos tratamentos com adição de nutrientes mas sem RB. Esta situação limitaria o manejo, conforme demonstrado para a macrófita flutuante *E. crassipes* na África (Coetzee e Hill 2012). O fato é que no geral o EN tende a alterar a comunidade de macrófitas e pode favorecer a dominância de certas espécies (Macek et al. 2010); se houver uma comunidade rica de macrófitas nativas, uma destas espécies (*sampling effect*; Crawley et al. 1999; Wardle 2001) ou estas em conjunto (complementaridade de nicho; Van Ruijven et al. 2003) podem ser favorecidas e oferecer RB a propágulos de invasoras, caso contrário surge uma oportunidade para que espécies exóticas se estabeleçam e se tornem dominantes. Há ainda que se considerar que espécies nativas de macrófitas podem se tornar superabundantes ante o enriquecimento e causar impactos no ecossistema. Além disso, o enriquecimento pode dar início a um processo de eutrofização, que não se resume apenas a mudanças nas comunidades de macrófitas aquáticas, mas a um conjunto de alterações que pode resultar em impactos graves aos ecossistemas. Estudos futuros empregando experimentos de longo prazo e/ou realizados *in situ* e que abrangessem mais fatores e comunidades são importantes para a compreensão de como as invasões interagem com outros impactos antrópicos como a eutrofização.

3 Distribuição espacial de nutrientes no sedimento não afeta o sucesso da invasora *Urochloa arrecta* em mesocosmos com comunidades nativas

3.1 Introdução

A heterogeneidade de recursos no solo já foi identificada como fator importante em vários aspectos morfológicos e fisiológicos das plantas (revisado por Robinson 1994, Hodge 2004, James et al. 2009), em suas populações (Day et al. 2003), comunidades (revisado por Hutchings et al. 2003; Wijesinghe et al. 2005; Lundholm 2009; Williams e Houseman 2013; Price et al. 2014), e no papel dos vegetais no funcionamento dos ecossistemas (García-Palacios et al. 2011).

Na ecologia de invasões, Davis et al. (2000) propuseram que a flutuação de recursos, i.e., a heterogeneidade espacial ou temporal de recursos, favorece as invasões pela criação de “janelas de oportunidade” para as invasoras, que se aproveitariam de pulsos nos recursos causados por novos aportes ou por consumo reduzido pela comunidade nativa. Davies et al. (2005) propõem que a heterogeneidade espacial favorece as invasões porque suporta maior número de espécies, tanto nativas quanto exóticas. Essa visão é compartilhada por outros autores (e.g. Fridley et al. 2007) e colocada como possível explicação para a relação positiva frequentemente encontrada entre a diversidade de espécies nativas e de espécies invasoras em grande escala espacial.

Numa escala menor, de vizinhança, a heterogeneidade espacial tem sido desconsiderada em favor das interações com as espécies nativas (e.g. Fridley et al. 2007; Melbourne et al. 2007). Competição, facilitação e interações com inimigos (patógenos e predadores) são o foco de várias teorias na ecologia de invasões (Mitchell et al. 2006; Catford et al. 2009) e vistas como mais importantes em escala de vizinhança (Byers e Noonburg 2003; Fridley et al. 2007). Tais interações podem desencadear mecanismos de resistência (Levine et al. 2004) ou aceitação (Fridley et al. 2007) biótica. Quando a resistência biótica predomina, encontra-se um padrão de correlação negativa entre a diversidade de espécies exóticas invasoras e espécies nativas (e.g. Byun et al. 2013; Callaway et al. 2013; Preukschas et al. 2014). Este nem sempre é o caso, como constataram Zeiter e Stampfli (2012) em um experimento no qual a susceptibilidade à

invasão de campos (*grasslands*) aumentou com a riqueza de espécies em pequena escala.

Mesmo que em pequena escala as interações bióticas sejam importantes, sabe-se que elas são reguladas pelo meio em que ocorrem, e estão sujeitas a gradientes e heterogeneidade ambiental (Shea e Chesson 2002; Mitchell et al. 2006). Se a competição por recursos do solo for um potencial mecanismo de resistência biótica contra invasões em uma dada comunidade, então sua efetividade estará fortemente atrelada aos padrões espaciais e temporais de distribuição desses recursos na escala de vizinhança.

Nas comunidades de plantas a maior influencia dos padrões de distribuição de recursos sobre as interações é provavelmente via alocação de recursos (Fransen e Kroon 2001; Hutchings et al. 2003). Porém, pouco se sabe sobre como a heterogeneidade na disponibilidade de nutrientes pode influenciar as interações entre espécies nativas e espécies exóticas invasoras (James et al. 2009), muito embora estudos experimentais recentes enfatizem a necessidade de investigações acerca dos efeitos da heterogeneidade ambiental em pequena escala sobre a susceptibilidade de comunidades a invasões (Zeiter e Stampfli 2012).

Nesse contexto, propusemos uma investigação a respeito do papel da heterogeneidade espacial dos nutrientes no sedimento no processo de invasão de uma comunidade de macrófitas nativas pela Poaceae *Urochloa arrecta*. Nossa hipótese foi de que em mesocosmos com distribuição espacialmente heterogênea dos nutrientes no sedimento a macrófita *U. arrecta* é mais bem sucedida com relação a mesocosmos com distribuição homogênea dos nutrientes e a mesocosmos sem adição de nutrientes, mantendo-se a densidade de espécies nativas constante. As predições desta hipótese são de que a sobrevivência dos propágulos, a biomassa total e biomassa relativa da invasora devem ser maiores nos locais com heterogeneidade na distribuição dos nutrientes. Espera-se também que a relação entre biomassa de raiz e biomassa aérea seja maior nos locais heterogêneos, pois a “busca” por manchas ricas em nutrientes estimularia o investimento em biomassa de raiz (revisado por Hutchings et al. 2003; Wijesinghe e Hutchings 1999; Wijesinghe et al. 2005). Nossa hipótese baseia-se no fato de que atributos para aquisição de nutrientes em solos heterogêneos podem ser responsáveis pelo sucesso de plantas invasoras (James et al. 2009; Keser et al. 2014). Além disso, a

plasticidade fenotípica é um atributo importante para o sucesso das invasões por plantas (Sexton et al. 2002; Keser et al. 2014) especialmente em ambientes variáveis (Molina-Montenegro et al. 2013). *U. arrecta* parece ser uma espécie com elevada plasticidade, pois a mesma alcança dominância em uma variedade de habitats (e.g. Michelan et al. 2010). Assim, essa Poaceae teria maior habilidade para invadir locais com maior variabilidade espacial de nutrientes.

3.2 Metodologia

Para avaliar o efeito da distribuição espacial dos nutrientes no sedimento sobre o sucesso de invasão de *U. arrecta* em uma comunidade nativa, foram criados dois tratamentos, um com distribuição homogênea e um com distribuição heterogênea dos nutrientes, e um controle sem adição de nutrientes (Fig. 1). Cada tratamento e controle foram replicados quatro vezes.

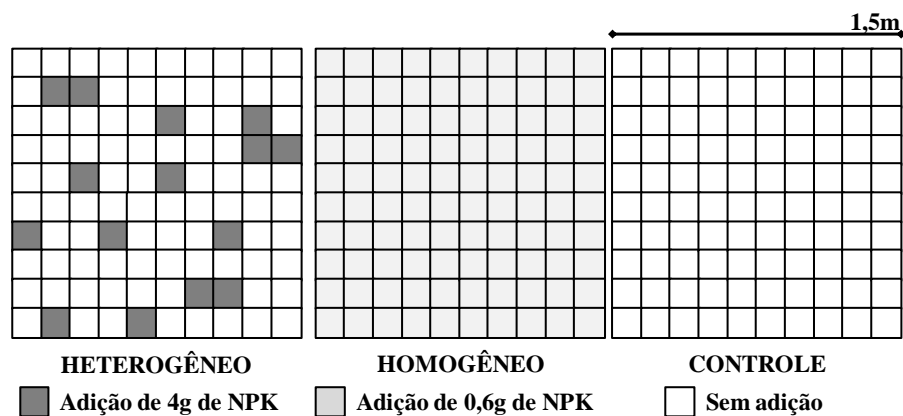


Figura 1 Representação dos mesocosmos heterogêneo, com 15 manchas com adição de 4g de NPK em cada, homogêneo, com 100 manchas com adição de 0,6g de NPK em cada e controle sem adição de nutrientes.

As unidades experimentais consistiram em mesocosmos de 1,5 m x 1,5 m (laterais) x 0,50 m (profundidade) impermeabilizados com uma manta de polietileno de alta densidade e cheios até 25 cm com solo e com uma camada de 10 cm de areia lavada. Para formar o tratamento homogêneo, adicionamos a cada mesocosmos uma mistura de fertilizante NPK 4:14:8 (marca Vitaplan) com húmus sobre o solo, e misturamos superficialmente antes de cobrir com a camada de areia. Para o tratamento

heterogêneo, a mesma mistura de NPK e húmus foi dividida em 15 copos plásticos de 500 mL, que foram distribuídos randomicamente (via sorteio de 15 quadrados num grid numerado de 10 * 10 quadrados de 15 * 15 cm²) nos mesocosmos e então cobertos com a camada de areia. Em cada mesocosmos dos tratamentos homogêneo e heterogêneo, foram adicionados 350 g de húmus e 60 g de fertilizante NPK. Preparamos os mesocosmos controle da mesma maneira que os homogêneos, mas sem adição do húmus e do fertilizante. Plantamos nos mesocosmos cinco espécies de macrófitas nativas que coocorrem com *U. arrecta* em ambientes naturais (Michelan et al. 2013): *Comellina* sp. (Commelinaceae), *Eleocharis montana* (Kunth) Roem. e Schult. (Cyperaceae), *Leersia hexandra* Sw. (Poaceae), *Pontederia cordata* L. (Pontederiaceae) e *Panicum pernambucense* (Spreng.) Mez ex Pilg. (Poaceae). A densidade foi de 100 plantas por mesocosmos, 20 de cada espécie. *Comellina* sp., *L. hexandra* e *P. pernambucense* foram plantadas como fragmentos de 10 cm com nós, enquanto *P. cordata* e *E. montana* foram plantadas já com algumas raízes. As plantas foram distribuídas nos mesocosmos ao acaso. Os mesocosmos foram regados diariamente para manter uma camada de água de 5 cm, até que todos foram cheios por água da chuva. Foi necessário que cobríssimos todos os mesocosmos com um tule para evitar a proliferação do mosquito da dengue. As plantas nativas estabeleceram-se durante três meses e a primeira porção de propágulos da invasora foi introduzida (20 fragmentos de 10 cm com um nó). Devido à baixa sobrevivência dos primeiros propágulos, após três meses da introdução, mais 12 propágulos foram introduzidos, mas dessa vez eles foram mantidos em estufa por um mês e então foram transplantados para os mesocosmos com cerca de 20 cm e já com raízes.

Ao final de 90 dias, após a segunda introdução, o experimento foi encerrado e a invasora foi coletada e mensurada em biomassa de raiz e biomassa total. Também foi registrado o número de propágulos que se estabeleceram com relação ao total introduzido. Os valores de biomassa total e relativa das espécies nativas foram estimados por duas amostras feitas com quadrado de 25 x 25 cm².

Três variáveis correspondentes às nossas previsões foram utilizadas como indicadores do sucesso da invasora: porcentagem de sobrevivência dos propágulos, biomassa total e biomassa relativa. A razão entre biomassa de raiz e biomassa aérea (RRA) foi utilizada como indicativo de competição por nutrientes e/ou por radiação,

segundo a lógica de que sob competição por nutrientes, há maior investimento na biomassa da raiz enquanto a competição por radiação favorece maior alocação para partes aéreas (Tilman 1987). Diferenças nessas variáveis foram testadas individualmente com análises de variância (ANOVA) unifatoriais para detectar efeitos dos tratamentos.

Como as comunidades nativas também ficaram sujeitas aos efeitos dos tratamentos enquanto se estabeleciam, as mesmas se desenvolveram de forma diferenciada entre os tratamentos, adicionando um fator de “confundimento” ao experimento. Ou seja, quaisquer diferenças encontradas no sucesso da invasora não poderiam ser atribuídas apenas aos tratamentos, pois as comunidades nativas não se estabeleceram igualmente e apresentaram diferenças visíveis na biomassa. Para saber se as diferenças observadas nas comunidades nativas influenciaram o sucesso da invasora utilizamos a biomassa total das nativas como variável preditora numa regressão linear com a biomassa total da invasora como variável resposta, independentemente dos tratamentos. As análises foram realizadas no R (R Core Team 2013) e Statistica (STATSOFT 2007).

Os pressupostos de normalidade e homocedasticidade dos dados foram testados respectivamente com os testes Shapiro-Wilk e Fligner-Killeen. A biomassa total e relativa, e RRA da invasora, e biomassa total das nativas atingiram os pressupostos necessários para serem analisadas com testes paramétricos (dados não apresentados). A porcentagem de sobrevivência dos propágulos apresentou um desvio da distribuição normal ($W = 0,863$; $p = 0,033$), mas como o pressuposto de homocedasticidade foi atingido ($F-K = 2,900$; $p = 0,234$), optamos por manter a análise paramétrica para esta variável também.

3.3 Resultados

O estabelecimento dos propágulos da invasora foi em média 33% ($\pm 10\%$ DP) e não foi afetado pelos tratamentos (Fig. 2). Já a biomassa total e a biomassa relativa da invasora foram influenciadas pelo tratamento de distribuição dos nutrientes no sedimento. O efeito dos tratamentos se deu pela diferença entre os controles e o tratamento heterogêneo, e o tratamento homogêneo não diferiu dos controles e nem do

tratamento heterogêneo (Fig. 3A e 3B). Isso indica que a diferença entre o controle e o tratamento heterogêneo não se dá apenas pela adição dos nutrientes *per se*, mas também pela distribuição espacialmente heterogênea dos mesmos.

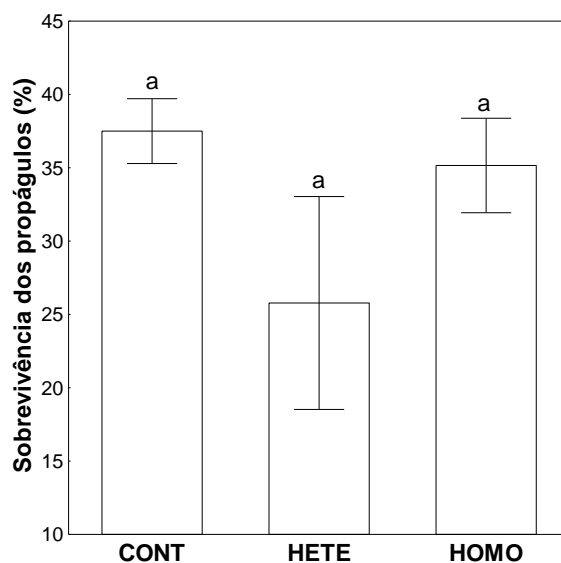


Figura 2 Valores médios e erro padrão da porcentagem de sobrevivência dos propágulos nos controles (CONT) e tratamentos heterogêneo (HETE) e homogêneo (HOMO). As letras indicam que não houve diferença significativa.

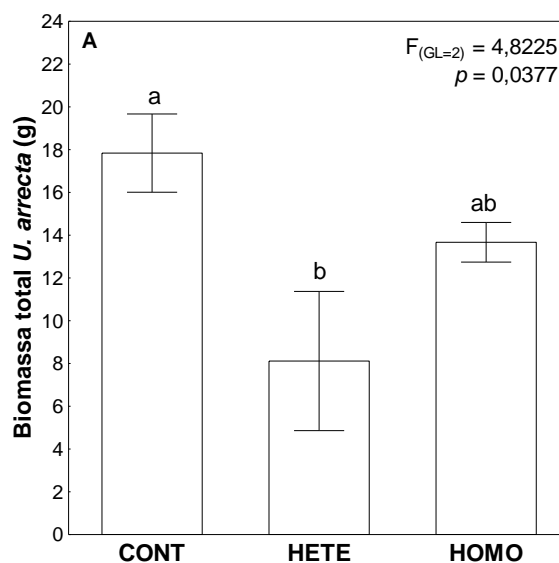


Figura 3 Valores médios e desvio padrão da biomassa total (C) e biomassa relativa (D) de *U. arrecta* nos mesocosmos controle (CONT), heterogêneos (HETE) e homogêneos (HOMO). Letras diferentes sobre as colunas denotam diferença significativa.

A RRA não foi afetada pelos tratamentos (Fig. 4), indicando que não houve diferenças na alocação da biomassa entre parte aérea e raízes entre as plantas dos mesocosmos controle, heterogêneos e homogêneos.

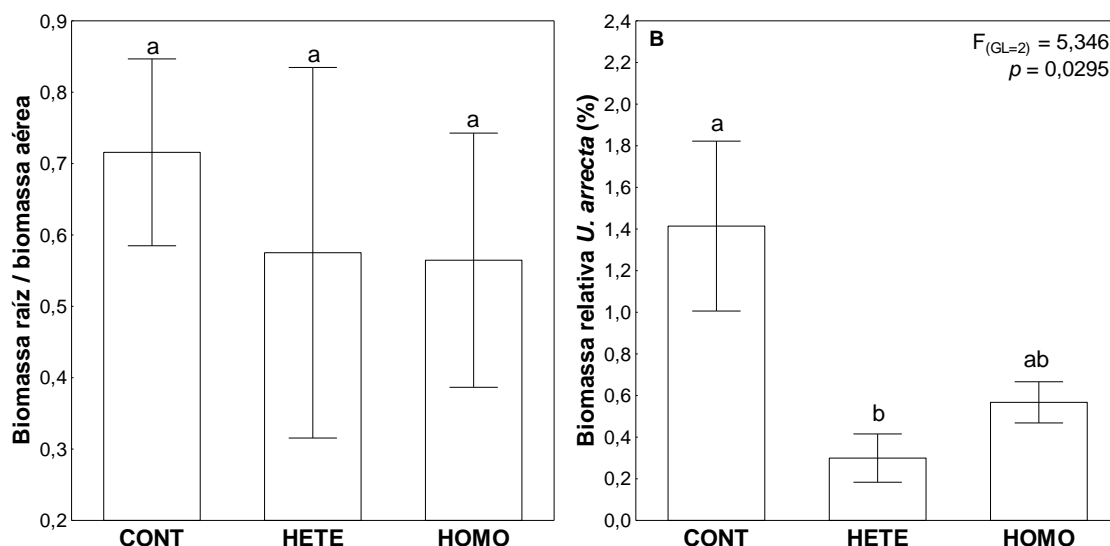


Figura 4 Valores médios e desvio padrão da razão entre a biomassa de raiz e biomassa aérea de *U. arrecta* nos mesocosmos controle (CONT), heterogêneos (HETE) e homogêneos (HOMO). As letras indicam que não houve diferença significativa.

A biomassa total das plantas nativas foi afetada pelos tratamentos, sendo significativamente menor nos controles com relação ao tratamento heterogêneo, mas sem diferença significativa entre controles e o tratamento homogêneo e entre os tratamentos homogêneo e heterogêneo (Fig. 5A). Essa resposta é idêntica, porém oposta à resposta da invasora, apontando para um efeito da distribuição dos nutrientes indireto sobre a invasora, via efeito nas nativas. Isso fica mais evidente pela regressão significativa entre a biomassa total das plantas nativas e a biomassa total de *U. arrecta* (Fig. 5B), indicando que, independentemente dos tratamentos, a biomassa total da comunidade nativa afetou o sucesso da invasora.

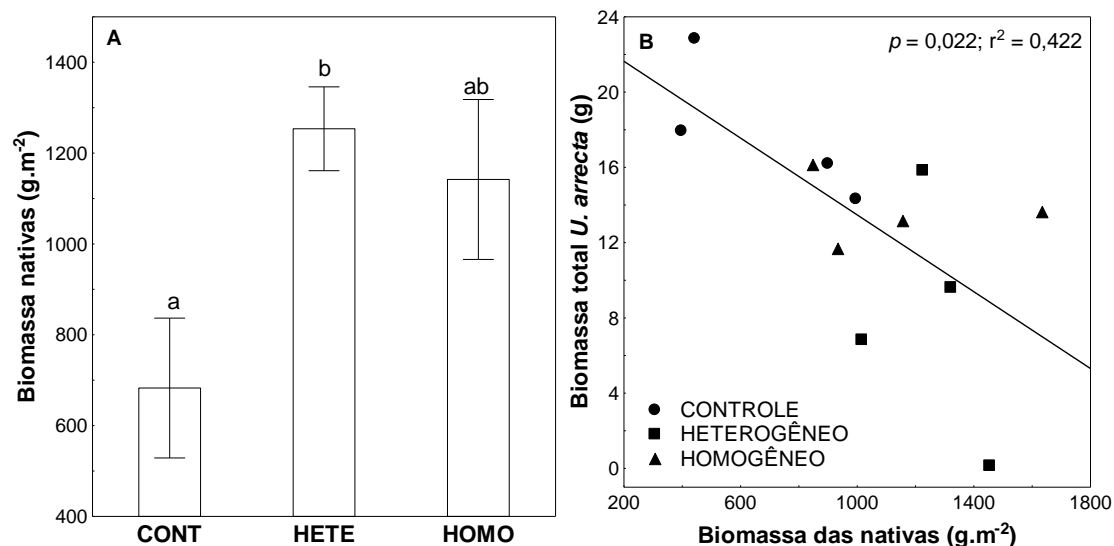


Figura 5 Valores médios e erro padrão da biomassa total das comunidades nativas (A) nos mesocosmos controle (CONT), heterogêneo (HETE) e homogêneo (HOMO) e regressão linear entre a biomassa total da invasora *U. arrecta* e a biomassa total das comunidades nativas (B).

3.4 Discussão

Nossos resultados apresentam evidências para a rejeição da hipótese de que a heterogeneidade favorece a invasora *U. arrecta*, já que não houve diferença significativa do estabelecimento dos propágulos nem do crescimento em biomassa entre os mesocosmos homogêneos e heterogêneos. Pelo contrário, o maior crescimento da invasora ocorreu nos controles, onde não foram adicionados nutrientes, o sedimento era homogêneo e a comunidade nativa desenvolveu-se menos intensamente (Fig. 5A). Este último fato pode explicar o maior sucesso da espécie invasora nesse tratamento. Assim, na escala de nosso experimento, o estabelecimento da espécie invasora é aparentemente mais dependente de outros fatores, como a resistência biótica, do que da quantidade e distribuição espacial dos nutrientes.

A falta de efeito dos tratamentos sobre a sobrevivência dos propágulos da invasora sugere que seu estabelecimento inicial (emissão de brotos e raízes) independe dos níveis de nutrientes e/ou da heterogeneidade de habitat. A falta de efeito dos tratamentos é explicada pelo fato de os fragmentos terem recursos armazenados para iniciar a germinação e que, assim, independem de fatores externos. Moléculas de

reserva como carboidratos, amidos e sais minerais armazenadas nos nós são importantes para a reprodução vegetativa (Chapin III et al. 1990), fato que pode ter determinado a germinação dos propágulos de *U. arrecta*. A mortalidade dos propágulos (até 75%) pode ser atribuída às chuvas que precederam sua introdução que deixaram os mesocosmos com um nível de água maior do que o planejado (cerca de 20 cm, ao invés de 5 cm). De fato, outros experimentos (e.g. Michelan et al. 2013) nos quais o nível foi mantido em 5 cm apresentaram maiores taxas de sobrevivência.

A biomassa total e relativa de *U. arrecta* respondeu aos tratamentos de forma inesperada, pois a mesma foi maior nos mesocosmos controle do que nos homogêneos e heterogêneos. O fato de o sucesso da *U. arrecta* ter sido maior nos controles indica que a resposta aos tratamentos ocorreu via um efeito da comunidade nativa, e não pela distribuição dos nutrientes *per se*. Nos mesocosmos controle foi onde a biomassa das nativas se desenvolveu menos (Figura 5A), oferecendo menor competição à invasora, que mesmo com menos nutrientes disponíveis, foi capaz de se estabelecer melhor do que nos mesocosmos com adição de nutrientes, onde a comunidade nativa se desenvolveu de forma mais acentuada e pôde oferecer resistência biótica. Essa afirmação é reforçada pela relação negativa significativa entre a biomassa total das nativas e a biomassa total da invasora (Fig. 5B). Um padrão similar ocorreu no primeiro experimento, no qual a adição de nutrientes só favoreceu o crescimento da invasora na ausência de uma comunidade nativa. Estas respostas contradizem o paradigma de que as invasoras são mais bem adaptadas para fazerem uso de recursos excedentes (Davis et al. 2000). Por outro lado, uma resposta negativa da invasora à comunidade nativa, como observado em nosso experimento, corrobora o paradigma da resistência biótica (Levine et al. 2004).

A falta de resposta da biomassa de *U. arrecta* à heterogeneidade do sedimento, constatada em nosso experimento, também foi observada em outras investigações. Por exemplo, Keser et al. (2014) não encontraram diferenças na biomassa de órgãos clonais nem das raízes entre tratamentos homogêneos e heterogêneos em termos de nutrientes, para 12 espécies plantadas separadamente. Porém, observaram maior biomassa aérea nos tratamentos homogêneos. Esses autores também não encontraram diferenças no crescimento dos órgãos clonais entre manchas ricas e pobres em nutrientes e explicaram esses resultados pelas concentrações relativamente elevadas e suficientes de nutrientes

em todos os tratamentos. Essa mesma causa pode ser aventada para explicar a falta de efeito de nossos tratamentos ao crescimento inicial de *U. arrecta*. Essa afirmação é corroborada pelo fato dessa espécie regenerar mais intensamente no tratamento controle, onde não foram adicionados nutrientes. Porém, as investigações que medem as respostas de plantas à heterogeneidade ambiental encontram resultados contrastantes, que podem ser relacionados a atributos associados à criação de habitats heterogêneos, tais como as concentrações de nutrientes nas manchas mais ricas, tamanho e contraste dessas manchas. Maestre e Reynolds 2007, por exemplo, encontraram maior biomassa de comunidades com cinco espécies em tratamentos heterogêneos (manipulação de nutrientes e água) e Zhou et al. (2012) encontraram maior crescimento da macrófita invasora *Alternanthera philoxeroides* em sedimento com distribuição heterogênea de nutrientes. Hutchings et al. (2003) discutem outros resultados contraditórios e atribuem a menor produção em substrato heterogêneo a discrepâncias entre o tamanho das manchas e o tamanho das raízes ou a limitações ao crescimento impostas por concentrações muito altas ou muito baixas dos nutrientes em comparação com concentrações moderadas. Respostas positivas da biomassa aérea à heterogeneidade no substrato seriam resultado da capacidade das plantas em adquirir mais recursos via maior produção de raízes nas manchas ricas. Porém, a variação da produção de biomassa de plantas pode estar associada também ao tamanho e contraste das manchas criadas para gerar a heterogeneidade no substrato (Hutchings et al. 2008). Assim, experimentos futuros deveriam considerar essa variabilidade de condições na criação de manchas que geram heterogeneidade no sedimento para simular condições mais próximas às encontradas na natureza.

A RRA foi utilizada como variável resposta porque indica diferenças na alocação de biomassa para estruturas aéreas ou subterrâneas. A competição por nutrientes no substrato resulta em maior investimento em biomassa de raiz, enquanto a competição por radiação eleva o investimento nas partes aéreas (e.g. Wilson e Keddy 1991; Wilson e Tilman 1991). Não detectamos efeito significativo dos tratamentos sobre a RRA, ou seja, a adição e a distribuição espacial dos nutrientes não afetou a alocação de biomassa para raízes ou parte aérea. Estudos anteriores relatam efeitos positivos (Wijesinghe et al. 2005), efeitos negativos (Maestre e Reynolds 2007) ou nenhum efeito (Keser et al. 2014) da heterogeneidade sobre a RRA. Essas diferenças

podem ser atribuídas a uma série de fatores, como as espécies utilizadas nos experimentos (Wijesinghe et al. 2001), as formas como interação (Cahill et al. 2010; Mommer et al. 2012) e as características da heterogeneidade (Hutchings et al. 2008). Além disso, a RRA é uma medida simplificada, pois não apenas a biomassa da raiz, mas o seu comprimento, espessura e número de ramificações, por exemplo, podem refletir respostas à distribuição dos nutrientes, assim como podem ocorrer respostas fisiológicas (revisado por Hodge 2004; James et al. 2009; Mou et al. 2013). De qualquer forma, a alocação semelhante de biomassa para estruturas aéreas e subterrâneas independente das concentrações de nutrientes e do grau de heterogeneidade do sedimento, indica que *U. arrecta* possui plasticidade suficiente para se desenvolver em substratos com diferentes concentrações e heterogeneidade de recursos. Ressalta-se que a plasticidade fenotípica para absorver nutrientes é uma importante característica em invasoras de sucesso (Keser et al. 2014), como é o caso de *U. arrecta*. Além disso, tendo em vista que a biomassa de *U. arrecta* foi dependente da biomassa de plantas nativas, indicando um efeito da competição, a alocação semelhante de biomassa para raízes em todos os tratamentos indica que a distribuição dos nutrientes não alterou o balanço entre a competição pelas partes aéreas (por radiação solar) e pelas raízes. De fato, estudos anteriores com a mesma espécie indicam que a competição tanto por luz como por nutrientes pode mediar a interação entre *U. arrecta* e as espécies nativas (Michelan et al. 2013).

Cabe, no entanto, considerar as limitações a que estão sujeitas as abordagens experimentais no sentido de não representarem a real multiplicidade de fatores que interagem para determinar o sucesso ou não das invasões (Mitchel et al. 2006; Heger et al. 2013). Nesse sentido, permanece a necessidade de investigações e experimentos que contemplem outros fatores que podem interagir com ou mediar o efeito da heterogeneidade no processo de invasão, como os próprios atributos da heterogeneidade (Hutchings et al. 2008) e interações com a microbiota (Burns e Brandt 2014). Apesar dessas limitações, nossos resultados indicam que a heterogeneidade não influenciou o sucesso dos estágios iniciais da invasão por *U. arrecta*, em pequena escala espacial (mesocosmos) e curto período (três meses). Essa conclusão baseia-se no fato de que não houve diferença no estabelecimento da invasora nem na biomassa das plantas nativas entre os locais homogêneos e heterogêneos.

Em conclusão, nossos resultados indicam que a heterogeneidade de nutrientes em pequena escala não afeta o desempenho inicial de *U. arrecta* e que a resistência biótica pode ser o fator determinante do sucesso dessa planta em seus estágios iniciais. Se de fato esses resultados forem confirmados em outras simulações, eles apontam para uma direção não esperada no que tange às invasões (mas ver Funk 2013), ou seja, que locais mais oligotróficos, representados pelo nosso tratamento controle, seriam mais susceptíveis à invasão por oferecerem menor resistência biótica. Mais estudos incorporando diferentes desenhos de variabilidades nas manchas de sedimento, desenvolvidos em escalas espaciais maiores e por longos períodos de tempo podem contribuir para uma melhor compreensão do papel da heterogeneidade ambiental no sucesso das invasões.

4 Poaceae invasora *Urochloa arrecta* reduz oxigênio dissolvido de habitats litorâneos do reservatório de Rosana (SP/PR - Brasil)

4.1 Introdução

Macrófitas aquáticas criam habitats distintos nos ecossistemas aquáticos, provendo estruturas utilizadas para colonização, refúgio e alimentação por uma grande variedade de organismos (Dibble et al. 1996; Taniguchi et al. 2003; Gomes et al. 2012). Algumas espécies são consideradas engenheiras do ecossistema (Bouma et al. 2005; Caraco et al. 2006) por causa dos importantes efeitos que têm na qualidade física e química da água e do sedimento (Urban et al. 2009; Kleeberg et al. 2010; Tall et al. 2011; Rodríguez et al. 2012). Elas também têm um grande potencial de se tornarem invasoras devido à sua alta adaptabilidade a uma vasta gama de condições ambientais, alta capacidade de reprodução vegetativa e alta taxa de crescimento (Santamaría 2002). Quando macrófitas aquáticas se tornam invasoras, e especialmente se são exóticas, sua “engenharia” pode criar condições às quais os organismos nativos não são adaptados e nas quais podem não ser capazes de sobreviver.

Temperatura da água, concentração de oxigênio dissolvido, radiação subaquática, e pH são algumas das características limnológicas reconhecidamente importantes na distribuição de muitos organismos aquáticos, já que determinam o meio no qual todas as atividades e interações bióticas ocorrem (Wetzel 2001). Todas essas

características e muitas outras são diretamente influenciadas pelas macrófitas aquáticas através de suas atividades básicas, como produção de biomassa, fotossíntese, respiração e senescência (Schultz e Dibble 2012). Dessa forma, alterações na vegetação aquática promovidas pela introdução de espécies invasoras podem alterar a qualidade do habitat e conseqüentemente as espécies que o utilizam (e.g. Strayer et al. 2003; Colon-Gaud et al. 2004).

Impactos negativos significativos têm sido atribuídos à ocorrência de Poaceae invasoras em lagos, rios, reservatórios e córregos, e incluem alterações nas comunidades nativas de macrófitas aquáticas (Michelan et al. 2010; Fernandes et al. 2013), peixes (Cassatti et al. 2009; Carniatto et al. 2013) e macroinvertebrados (Douglas e O'Connor 2003) e mudanças na dinâmica hidro-sedimentológica (Bunn et al. 1998). Os impactos na biota nativa ocorrem através de diversos mecanismos. Peixes por exemplo, podem encontrar dificuldades na movimentação dentro dos bancos de macrófitas devido à alta biomassa e/ou a baixas concentrações de oxigênio dissolvido, limitando a utilização dos bancos como local de alimentação e refúgio (e.g. Dibble et al. 1996). Além disso, podem ser afetados indiretamente através de interações tróficas (e.g. via mudanças nas comunidades de macroinvertebrados; Strayer et al. 2003; Kornijów et al. 2010).

Neste trabalho investigamos se a colonização pela macrófita exótica invasora *U. arrecta* modificou os habitats da zona litorânea com relação à disponibilidade de radiação sub-aquática, concentração de oxigênio dissolvido, pH e condutividade elétrica com relação a locais sem vegetação e locais com dominância de uma espécie nativa (*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms). Nossa hipótese é de que a invasora forma habitats distintos dos formados pela espécie nativa dominante e dos locais sem vegetação. Essa hipótese se baseia no fato de que *U. arrecta* produz e acumula mais biomassa do que as espécies nativas no geral (Fernandes et al. 2013) e por isso seu potencial de alterar os habitats tende a ser maior com relação à espécie nativa dominante. A grande produção de biomassa e lenta decomposição propiciam grande acúmulo de biomassa e detritos, que podem reduzir a radiação disponível para outros organismos autotróficos, diminuindo a produção de oxigênio via fotossíntese. Ainda, o contínuo processo de decomposição consome o oxigênio dissolvido e disponibiliza íons e ácidos orgânicos na coluna de água, tendendo a diminuir o oxigênio dissolvido, aumentar a condutividade elétrica e reduzir o pH. Assim, testamos as predições de que

nos locais com dominância da invasora i) a disponibilidade de radiação sub-aquática é menor; ii) a concentração de oxigênio dissolvido é menor; iii) o pH é menor; e (iv) a condutividade é maior do que nos locais sem vegetação aquática e nos locais com dominância da espécie nativa *E. azurea*.

4.2 Metodologia

4.2.1 Área de estudo

Este estudo foi realizado no reservatório de Rosana (entre 22°33'37,94"S 52°48'48,09"W – 22°34'11,63"S 52°45'2,07"W e 22°37'29,07"S 52°51'3,00"W – 22°40'5,37"S 52°46'46,46"W; São Paulo / Paraná - Brasil, Figura 1), o último numa cascata de onze reservatórios no rio Paranapanema. A área litorânea onde foram feitas as observações é caracterizada por profundidades entre 0,6 e 2,4 m e baixas concentrações de nutrientes dissolvidos (média \pm erro padrão: $12 \pm 4 \mu\text{gP-PO}_4^- \cdot \text{L}^{-1}$, $67 \pm 17 \mu\text{gN-NO}_3^- \cdot \text{L}^{-1}$; $6 \pm 1 \mu\text{gN-NO}_2^- \cdot \text{L}^{-1}$, $34 \pm 6 \mu\text{gN-NH}_3 \cdot \text{L}^{-1}$), indicando a prevalência de condições oligotróficas.

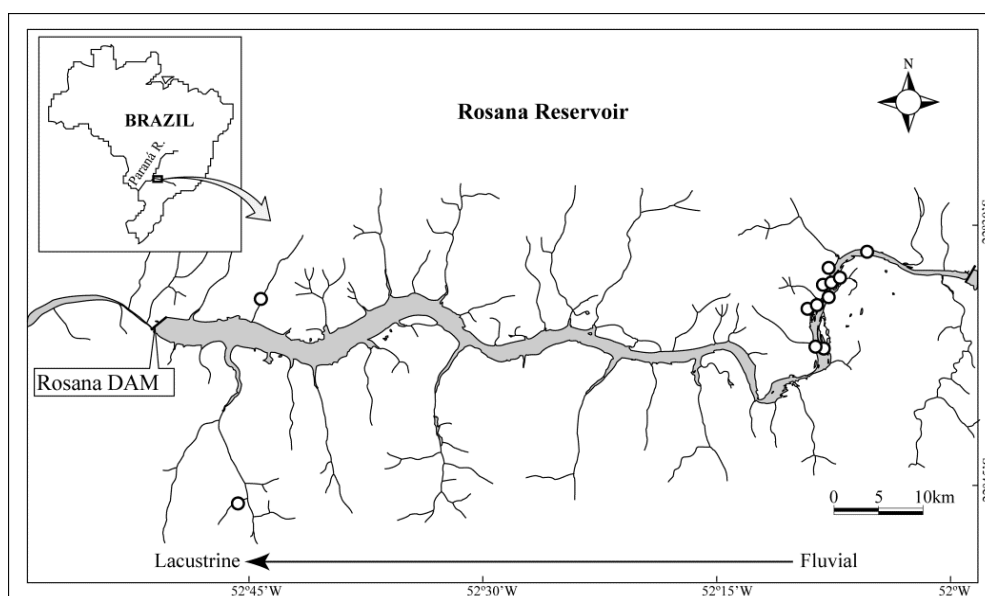


Figura 1 Mapa do reservatório de Rosana com os pontos amostrados. Mapa de Jaime L. L. Pereira.

4.2.2 Métodos

Para testar nossa hipótese medimos a biomassa das plantas (*U. arrecta* e *E. azurea*), radiação sub-aquática (RAD; $\mu\text{mol s}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$), oxigênio dissolvido (OD; Saturação %;), pH e condutividade elétrica (CE; $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$) em bancos de macrófitas dominados pela nativa *E. azurea*, bancos dominados pela invasora *U. arrecta* e em locais sem vegetação aquática. As medidas de RAD, OD, pH e CE foram feitas na sub-superfície e na profundidade de 0,5 m, que representa a profundidade até onde, no geral, há maior acúmulo de biomassa. Aparelhos portáteis foram utilizados para medições de OD (YSI 55), pH (Digimed DM2) e CE (Digimed DM3), e um radiômetro para a medição da radiação sub-aquática (LiCor). O coeficiente de atenuação da radiação foi determinado a partir dos valores de radiação através da fórmula:

$$k = [\ln(I_0) - \ln(I_z)]/z$$

onde I_0 = radiação na subsuperfície, I_z = radiação na profundidade z .

A comparação de bancos da invasora *U. arrecta* com bancos dominados pela nativa *E. azurea* se justifica pela alta frequência de ocorrência desta espécie no Brasil (Pott e Pott 2000) e por já ter sido utilizada como espécie controle em outros estudos que avaliaram a influência de *U. arrecta* em comunidades nativas (Amorim 2012; Carniatto et al. 2013). Comparações entre essas espécies também se justificam por que elas representam a mesma forma biológica de macrófita, são enraizadas emergentes com longos caules ramificados e com raízes nos nós (Figura 2). Por isso ambas possuem o potencial de causar efeitos similares de sombreamento e hipoxia, demonstrados para outras espécies semelhantes (e.g. *Trapa natans*; Caraco et al. 2006).

Para minimizar o efeito de outros fatores além da dominância pela invasora, nativa ou ausência de vegetação, escolhemos doze locais (pelo menos 500 m distantes entre si) onde essas condições fossem encontradas não mais de 10 m distantes entre si e com profundidade semelhante. As coletas foram feitas nos meses de abril e junho de 2012 e março de 2013, sendo também registradas as demais espécies presentes em cada banco.

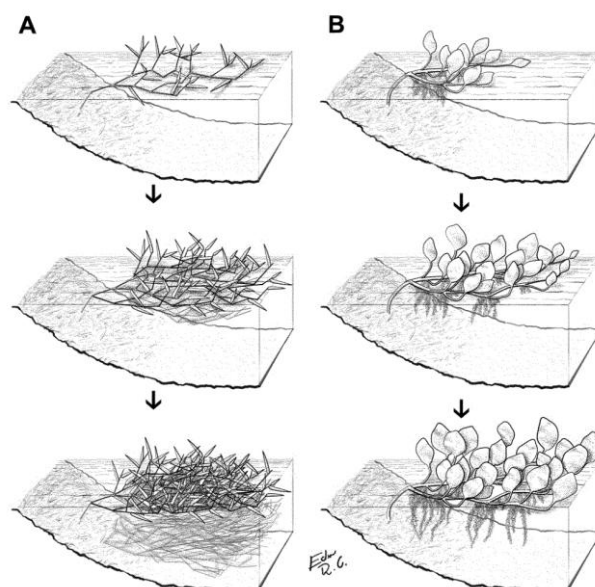


Figura 2 Formas de crescimento de *Urochloa arrecta* (a) e *Eichhornia azurea* (b). Ilustrações por Eduardo R. Cunha.

A biomassa (peso seco; PS) das macrófitas foi mensurada em amostras feitas com um quadrado de $0,0625 \text{ m}^2$ ($0,25 \times 0,25 \text{ m}^2$). Coletamos todo o material vegetal contido no quadrado, da superfície a aproximadamente 30 cm de profundidade. A biomassa coletada foi cuidadosamente lavada, separada por espécie, seca em 60° C até peso constante e pesada.

Para testar se houve diferenças no k , DO, pH e CE entre os locais dominados por *U. arrecta*, *E. azurea*, e os sem vegetação, utilizamos a ANOVA não paramétrica de Friedman estratificada por bloco (pontos como fator de bloco) e teste post-hoc Wilcoxon-Nemenyi-McDonald-Thompson (Hollander e Wolfe 1999), utilizando os pacotes coin e multcomp do R (Hothorn et al. 2008a; 2008b; R Core Team 2013). Utilizamos OD, pH e CE medidos na superfície, em 0,5 m de profundidade e para o OD também as diferenças entre estas profundidades. Testamos a diferença entre as biomassas de *U. arrecta* e *E. azurea* com um teste-t pareado no R (R Core Team 2013) e os gráficos foram feitos com o e Statistica (STATSOFT 2007).

4.3 Resultados

Vinte e uma espécies de macrófitas foram registradas nos bancos e a riqueza de espécies média nos quadrados foi de seis espécies, tanto nos dominados por *U. arrecta* quanto nos dominados por *E. azurea*. As seguintes espécies foram registradas nos quadrados: *Eichhornia crassipes*, *Egeria najas* Planch., *Oxycaryum cubense* (Poepp. & Kunth) Palla, *Pistia stratiotes* L., *Salvinia auriculata* Aubl., *Salvinia herzogii* de La Sota, e *Salvinia minima* Baker. A biomassa das espécies dominantes variou entre 304 e 859 gPS.m⁻² para *E. azurea* e entre 821 e 6866 gPS.m⁻² para *U. arrecta*, ambas representando em média 95% (N=12) da biomassa total dos quadrados. A biomassa total foi significativamente diferente entre os bancos dominados por *U. arrecta* e *E. azurea* ($t = 3,07$; $df = 11$; $p = 0,011$; Figura 3).

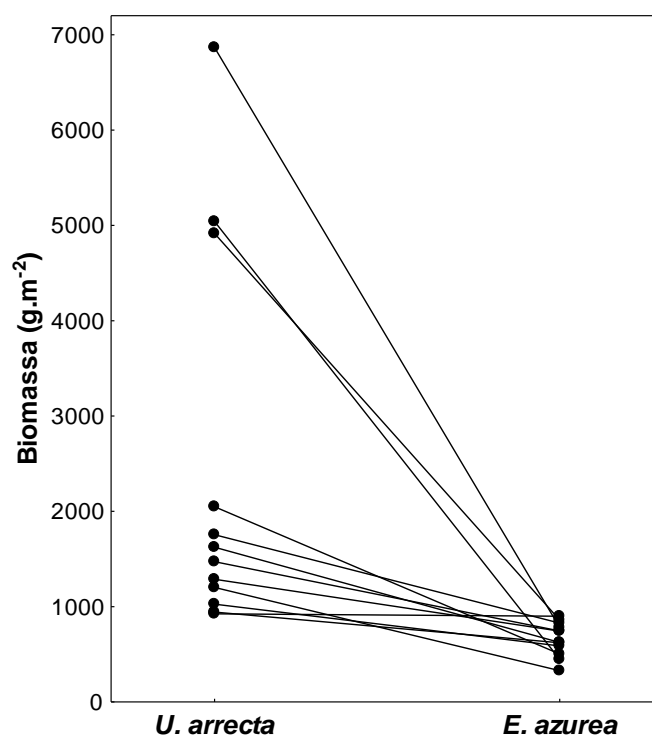


Figura 3 Comparação da biomassa entre bancos dominados por *Urochloa arrecta* e bancos dominados por *Eichhornia azurea*.

Os valores de k variaram significativamente entre *U. arrecta*, *E. azurea* e locais sem vegetação ($\max T = 4,05$; $p = 0,0001$; Figura 4a), mas o teste post-hoc

mostrou que a diferença ocorreu entre os bancos de *U. arrecta* e *E. azurea*, e os locais sem vegetação, sem diferença entre os bancos dominados pelas duas espécies.

A saturação do OD na superfície foi em média (média±desvio padrão) $71,3\pm 19\%$ nos locais sem vegetação, $65,3\pm 16\%$ nos bancos dominados por *E. azurea* e $66,3\pm 31\%$ nos bancos dominados por *U. arrecta*; em 0,5 m de profundidade foi em média $68,4\pm 19\%$ nos locais sem vegetação, $77,5\pm 27\%$ nos bancos com dominância de *E. azurea* e $35,5\pm 21\%$ nos com dominância de *U. arrecta*. A diferença entre os três locais não foi significativa para o OD da superfície ($\max T = 2,0412$; $p = 0,1025$), mas as medidas em 0,5 m diferiram significativamente ($\max T = 4,2866$; $p = 0,001$). O teste post-hoc mostrou fortes diferenças entre os bancos dominados por *U. arrecta* e os dominados por *E. azurea* e sem vegetação. A diferença entre os valores de OD na superfície e em 0,5 m de profundidade também foram significativamente diferentes ($\max T = 3,2660$; $p = 0,0031$; Figura 4b), e o post-hoc apontou diferenças entre os locais dominados por *U. arrecta* e os dominados por *E. azurea* (marginalmente significativo, $p = 0,0637$) e as áreas sem vegetação ($p = 0,0030$).

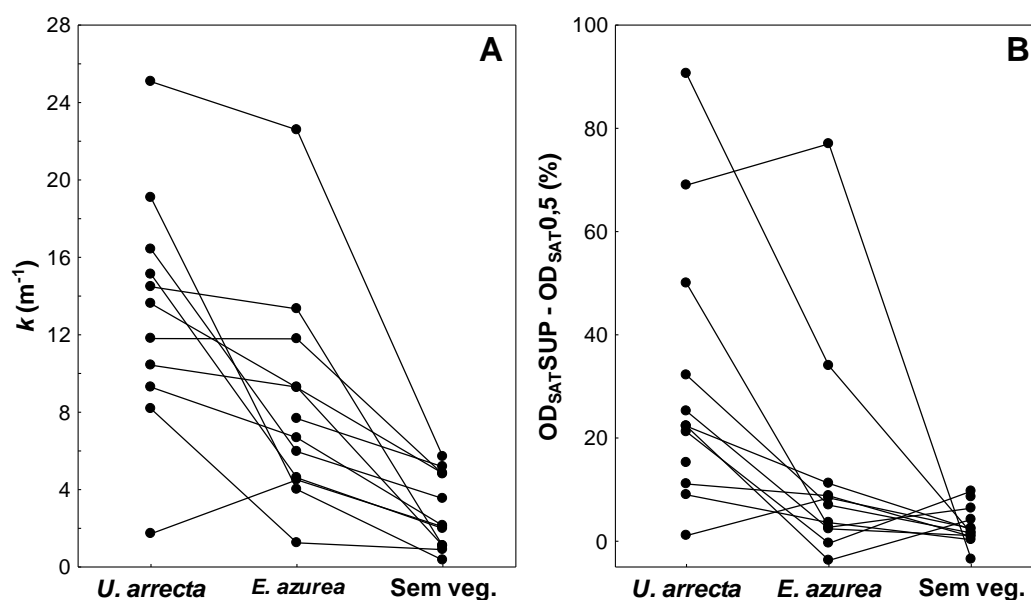


Figura 4 Coeficiente de atenuação luminosa (k ; A) e diferença na saturação de oxigênio dissolvido na superfície e em 0,5 m de profundidade ($OD_{SAT\ SUP} - OD_{SAT\ 0,5}$; B) em bancos dominados por *Urochloa arrecta*, bancos dominados por *Eichhornia azurea* e locais sem vegetação. Em um dos doze pontos dominados por *U. arrecta* não foi possível determinar a radiação em 0,5 m.

Os valores do pH e da CE medidos na superfície e em 0,5 m de profundidade não diferiram significativamente entre os locais (Tabela 1).

Tabela 1 Valores médios e desvio padrão (N=12, exceto para k de *U. arrecta* para o qual N=11), e comparação (teste de Friedman estratificado por pontos) de oxigênio dissolvido (OD), coeficiente de atenuação da radiação (k), pH e condutividade elétrica (CE) entre bancos dominados por *Urochloa arrecta*, *Eichhornia azurea* e locais sem vegetação.

	<i>U. arrecta</i>	<i>E. azurea</i>	Sem vegetação	maxT	<i>p</i>
OD (%)					
Superfície	66,3±31	65,3±16	71,3±19	2,0412	0,1025
0,5 m	35,5±21 ^a	77,5±27 ^b	68,4±19 ^b	4,2866	0,0001
Diferença	30,8±26 ^a	12,1±23 ^b	3±4 ^b	3,2660	0,0031
k	13,2±6 ^a	8,5±6 ^b	2,6±2 ^b	4,0500	0,0001
pH					
Superfície	6,98±0,63	7,09±0,73	6,85±0,45	0,6124	0,8133
0,5 m	6,75±0,46	7,03±0,41	6,82±0,42	1,3416	0,3721
CE (μS.cm⁻¹)					
Superfície	66,03±15,61	63,47±14,45	64±14,57	2,0412	0,1025
0,5 m	62,4±11,00	63,84±14,02	63,99±15,03	1,2792	0,4069

4.4 Discussão

Os dados suportam parcialmente a hipótese de que a *U. arrecta* cria habitats distintos com relação à nativa *E. azurea* e a locais sem vegetação. Os valores de pH e CE não diferiram significativamente entre os locais dominados por *U. arrecta*, *E. azurea* e locais sem vegetação, mas a biomassa das plantas, a disponibilidade de luz (medido pelos valores do *k*) e a concentração de OD diferiram significativamente. Essa última variável merece destaque, pois os valores de OD a 0,5m de profundidade foram significativamente menores nos bancos dominados pela espécie exótica do que nos bancos dominados pela nativa.

A biomassa significativamente mais elevada dos bancos dominados pela *U. arrecta* em comparação com os dominados pela nativa *E. azurea* demonstra o grande sucesso da invasora nesse sistema e se relaciona com sua alta invasividade. Schultz e Dibble (2012) consideram a alta produtividade um dos mecanismos que levam aos impactos causados por macrófitas aquáticas invasoras. De fato, *U. arrecta* produz uma quantidade de biomassa excepcionalmente elevada, formando bancos muito densos que possivelmente impedem a utilização do espaço pelas espécies nativas de macrófitas e por outros organismos.

Além da alta produtividade, uma baixa taxa de decomposição também favorece o acúmulo de biomassa de *U. arrecta* na zona litorânea. Uma espécie congênere muito similar a *U. arrecta* teve sua meia-vida estimada em 6,3 anos (Rocha 2012), enquanto a espécie nativa *E. azurea* possui uma meia-vida de 0,4 anos (Pagioro e Thomaz 1998). O acúmulo de biomassa pode alterar diversos aspectos da zona litorânea, como a velocidade da água e taxas de sedimentação e ressuspensão (Bunn et al. 1998) e a dinâmica dos processos de decomposição e ciclagem de nutrientes (Wilcock et al. 2004). Também pode impor restrições físicas à movimentação de organismos nos bancos, impedindo seu uso como refúgio e local de alimentação, especialmente por peixes (e.g. Dibble et al. 1996).

O OD foi a única variável abiótica analisada que diferiu significativamente entre os bancos dominados por *U. arrecta* e os dominados por *E. azurea*, indicando que nesse sentido os habitats criados pela invasora *U. arrecta* diferem dos criados pela nativa e podem não ser propícios para o uso por outros organismos, como invertebrados e peixes. A redução na concentração de OD é frequentemente observada como consequência de uma vegetação litorânea densa em ambientes de água doce, e como causa de alterações nos componentes bióticos e abióticos desses sistemas (Caraco et al. 2006; Bunch et al. 2010; Turner et al. 2010). Bancos densos de macrófitas emergentes ou de folhas flutuantes liberam o oxigênio da fotossíntese quase que exclusivamente para a atmosfera ao invés da coluna de água, enquanto suas partes submersas consomem OD da água para a respiração (Caraco et al. 2006; Turner et al. 2010). Ainda, o acúmulo de biomassa na superfície e acima dela dificultam as trocas na interface água-ar (Caraco et al. 2006). Isso, juntamente com a decomposição dos detritos que se acumulam nos bancos e com os efeitos do sombreamento sobre fitoplâncton, perifíton e vegetação

submersa, pode levar o local a um estado hipóxico, como sugerido pelos nossos resultados. Este estado pode ser mantido por longos períodos dado o fluxo de água reduzido pela biomassa acumulada nos bancos mais densos (Bunch et al. 2010). Apesar dos valores de oxigênio observados estarem acima do limite considerado prejudicial para a maioria dos organismos (2 mg.L^{-1}), ressaltamos que nossa amostragem se limitou às bordas dos bancos de *U. arrecta*, e que no centro dos bancos, pelo menor contato com água mais bem oxigenada, é possível que ocorram situações de anoxia.

Os resultados mostram que a disponibilidade de radiação subaquática é afetada pela presença de *U. arrecta*, mas não mais do que é afetada pela presença da nativa dominante *E. azurea*. Trabalhos já sugeriram que a competição por luz imposta pela invasora *U. arrecta* levou à diminuição da diversidade de espécies nativas de macrófitas, principalmente de submersas, no reservatório de Itaipú (Michelan et al. 2010), e nossos resultados reforçam a viabilidade deste mecanismo, pois os valores do *k* foram significativamente maiores em locais dominados pela invasora com relação aos locais sem vegetação. No entanto o mesmo efeito foi causado pela nativa *E. azurea*. Todas as macrófitas podem ser afetadas por uma redução na radiação sub-aquática, mas as espécies submersas (como *Utricularia foliosa* e *Egeria najas*, registradas nesse estudo) são as mais afetadas e já foram praticamente erradicadas em locais onde a *U. arrecta* se tornou dominante (Thomaz e Michelan 2011). O sombreamento também pode alterar as comunidades de algas planctônicas e perifíticas, tendo efeitos em outras comunidades via interações tróficas. Cabe ressaltar, no entanto, que o impacto de *U. arrecta* na disponibilidade de radiação dentro dos bancos não diferiu significativamente do impacto de *E. azurea*, indicando que as espécies de macrófitas submersas e algas enfrentam o mesmo desafio para coocorrer com ambas as espécies nativa e exótica invasora.

A não detecção de diferenças nas demais variáveis, pH e CE, pode ser um reflexo da característica mais conservativa desses atributos e/ou do fato dessas variáveis serem afetadas por muitos outros fatores além da atividade das macrófitas.

Em suma, nossos dados nos permitem concluir que a macrófita invasora *U. arrecta* cria habitats diferentes na zona litorânea do reservatório de Rosana com relação à espécie nativa dominante *E. azurea* considerando a concentração de OD. Esses habitats podem oferecer grandes desafios para os organismos, como invertebrados e

peixes, que utilizam a zona litorânea do reservatório. Investigações mais detalhadas desses habitats criados recentemente pela invasora *U. arrecta* são necessárias para revelar os impactos dessa invasão no reservatório e em suas comunidades.

5 Conclusão

Os resultados dos experimentos se encaixam dentro de alguns paradigmas da ecologia de invasões ao mesmo tempo em que representam evidências contrárias a outros. A hipótese de resistência biótica ganha suporte com estes resultados, pois em ambos os experimentos a comunidade nativa afetou negativamente o sucesso da invasora. Demonstrou-se, no entanto, que a resistência biótica pode ser mediada pelo meio (maior resistência quando em situação de enriquecimento de nutrientes), fator que é frequentemente desconsiderado nos testes experimentais desta hipótese, que são mais direcionados a testes de variações na diversidade e densidade das espécies nativas. De qualquer forma, persiste a importância das comunidades nativas como filtros bióticos às invasões, e esforços para prevenir a ocorrência de invasões devem levar isto em consideração.

As ideias de que ambientes impactados são mais susceptíveis às invasões e de que as invasoras aproveitam melhor recursos excedentes não foram corroboradas pelos resultados dos experimentos. Alternativamente, observou-se que os impactos do enriquecimento de nutrientes favoreceram mais a comunidade nativa do que a espécie invasora. Com relação ao efeito da distribuição espacial dos nutrientes, pode-se dizer que são necessários novos experimentos para resultados mais conclusivos. Isso por que o efeito de resistência biótica se sobrepôs ao efeito da distribuição dos nutrientes, que então não pôde ser observado isoladamente.

Quanto aos impactos observados na zona litorânea do reservatório de Rosana, seria interessante que estudos mais focados na dinâmica do oxigênio dissolvido fossem desenvolvidos. Constatou-se que há diferenças nas concentrações de oxigênio entre os bancos dominados pela invasora, os dominados pela nativa e locais sem vegetação. Estudos considerando variações do oxigênio dentro dos bancos da invasora (gradientes da margem para o centro, por exemplo) poderiam definir melhor se tais bancos cumprem as funções que normalmente as macrófitas têm na zona litorânea (de local de

alimentação, abrigo e refúgio para diversos organismos) ou se estão formando zonas “mortas”, que não podem ser utilizadas pela biota. Estudos que quantifiquem melhor as trocas de oxigênio entre os bancos e as áreas ao redor, e também o tamanho e quantidade de bancos no reservatório seriam interessantes para saber o quanto de oxigênio é consumido pelos bancos na escala de reservatório.

No geral, fica evidente que o processo de invasão é afetado por e pode afetar uma grande variedade de fatores. Assim como a maioria dos processos na ecologia, uma visão mais holística se faz necessária juntamente aos olhares mais reducionistas que visam a encontrar relações de causa e efeito. Dessa forma, sugere-se a utilização dessas abordagens em conjunto para que os processos de invasão tenham suas causas e efeitos desvelados de forma mais efetiva e relevante.

Referências

- Amorim SR (2012) Efeito da biomassa da espécie exótica (*Brachiaria arrecta* (trin.) hitchc.) e nativa (*Eichhornia azurea* (sm.) Kunth) sobre a estrutura da comunidade de macrófitas aquáticas. Dissertação de mestrado. Universidade Estadual Paulista, Rio Claro
- Anderson MJ, Gorley RN, Clarke KR (2008). Permanova+ for PRIMER. Primer-E, Plymouth, UK
- Anderson MJ, Walsh DC (2013) PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: What null hypothesis are you testing? *Ecological Monographs* 83: 557-574
- Bartomeus I, Sol D, Pino J, Vicente P, Font X (2012) Deconstructing the native–exotic richness relationship in plants. *Global Ecology and Biogeography* 21: 524-533
- Bouma TJ, De Vries MB, Low E, Peralta G, Tánczos C, Van de Koppel J, Herman PMJ (2005). Trade-offs related to ecosystem engineering: a case study on stiffness of emerging macrophytes. *Ecology* 86: 2187-2199
- Bunch AJ, Allen MS, Gwinn DC (2010) Spatial and temporal hypoxia dynamics in dense emergent macrophytes in a Florida lake. *Wetlands* 30: 429-435

- Bunn SE, Davies PM, Kellaway DM, Prosser IP (1998) Influence of invasive macrophytes on channel morphology and hydrology in an open tropical lowland stream, and potential control by riparian shading. *Freshwater Biology* 39: 171-178
- Burns JH, Brandt AJ (2014) Heterogeneity in plant-soil feedbacks and resident population dynamics affect mutual invasibility. *Journal of Ecology* 102: 1048-1057
- Byers JE (2002) Impact of non-indigenous species on natives enhanced by anthropogenic alteration of selection regimes. *Oikos* 97: 449-458
- Byers JE, Noonburg EG (2003) Scale dependent effects of biotic resistance to biological invasion. *Ecology* 84: 1428-1433
- Byun C, de Blois S, Brisson J (2013) Plant functional group identity and diversity determine biotic resistance to invasion by exotic grass. *Journal of Ecology* 101: 128-139
- Cahill Jr JF, McNickle GG, Haag JJ, Lamb EG, Nyanumba SM, St Clair CC (2010) Plants integrate information about nutrients and neighbors. *Science* 328: 1657
- Callaway RM, Montesinos D, Williams K, Maron JL (2013) Native congeners provide biotic resistance to invasive *Potentilla* through soil biota. *Ecology* 94: 1223-1229
- Caraco N, Cole J, Findlay S, Wigand C (2006) Vascular plants as engineers of oxygen in aquatic systems. *BioScience* 56: 219-225
- Caraco NF, Cole JJ (2002) Contrasting impacts of a native and alien macrophyte on dissolved oxygen in a large river. *Ecological Applications* 12: 1496-1509
- Carniatio N, Thomaz SM, Cunha ER, Fugi R, Ota RR (2013) Effects of an invasive alien Poaceae on aquatic macrophytes and fish communities in a neotropical reservoir. *Biotropica* 45: 747-754
- Cassati L, Ferreira C de P, Carvalho FR (2009) Grass-dominated stream sites exhibit low fish species diversity and dominance by guppies: an assessment of two tropical pasture river basins. *Hydrobiologia* 632: 273-283
- Catford JA, Jansson R, Nilsson C (2009) Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and Distributions* 15: 22-40
- Chapin III FS, Schulze E-D, Mooney HA (1990) The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 423-447

- Clark GF, Johnston EL, Leung B (2013) Intrinsic time dependence in the diversity-invasibility relationship. *Ecology Letters* 14: 52-57
- Coetzee JA, Hill MP (2012) The role of eutrophication in the biological control of water hyacinth, *Eichhornia crassipes*, in South Africa. *BioControl* 57: 247-261
- Colon-Gaud J, Kelso WE, Rutherford DA (2004) Spatial distribution of macroinvertebrates inhabiting hydrilla and coontail beds in the Atchafalaya Basin, Louisiana. *Journal of Aquatic Plant Management* 42: 85-91
- Crawley MJ; Brown SL, Heard MS e Edwards GR (1999) Invasion-resistance in experimental grassland communities: species richness or species identity? *Ecology Letters* 2: 140-148
- Davies KF, Chesson P, Harrison S, Inouye BD, Melbourne BA, Rice KJ (2005) Spatial heterogeneity explains the scale dependence of the native-exotic diversity relationship. *Ecology* 86: 1602-1610
- Davis MA (2009) *Invasion biology*. Oxford University Press Inc., New York, 244p
- Davis MA, Grime JP, Thompson K (2000) Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88: 528-534
- Day KJ, Hutchings MJ, John EA (2003) The effects of spatial pattern of nutrient supply on the early stages of growth in plant populations. *Ecology* 91: 305-315
- Dibble ED, Killgore KJ, Harrel SL (1996) Assessment of fish-plant interaction. *American Fisheries Society* 16: 357-372
- Domingos VD, Martins D, Costa NV, Marchi SR (2011) Fatores ambientais na distribuição de populações de *Brachiaria arrecta* presentes no reservatório de Barra Bonita-SP. *Planta Daninha* 29: 37-49
- Douglas MM, O'Connor R (2003) Effects of the exotic macrophyte, para grass (*Urochloa mutica*), on benthic and epiphytic macroinvertebrates of a tropical floodplain. *Freshwater Biology* 48: 962-971
- Elton CS (1958) *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London. 196 p
- Engelhardt KAM (2011) Eutrophication, aquatic. In: *Encyclopedia of biological invasions*. Simberloff D e Rejmánek M. (eds) pp. 209-212. University of California Press, US.

- Fargione JE, Tilman D (2005) Diversity decreases invasion via both sampling and complementarity effects. *Ecology Letters* 8: 604-611
- Fasoli JVB, Michelan TS, Thomaz SM (no prelo) Sediment composition mediates the invasibility of aquatic ecosystems by a non-native Poaceae species. *Acta Limnologica Brasiliensia*
- Fernandes LFG, Teixeira MC, Thomaz SM (2013) Diversity and biomass of native macrophytes are negatively related to dominance of an invasive Poaceae in Brazilian sub-tropical streams. *Acta Limnologica Brasiliensia* 25: 202-209
- Fransen B, de Kroon H, Berendse F (2001) Soil nutrient heterogeneity alters competition between two perennial grass species. *Ecology* 82: 2534-2546
- Fridley JD, Stachowicz JJ, Naeem S, Sax DF, Seabloom EW, Smith MD, Stohlgren TJ, Tilman D, VonHolle B (2007) The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology* 88: 3-17
- Funk JL (2013) The physiology of invasive plants in low-resource environments. *Conservation Physiology* DOI: 10.1093/conphys/cot026
- Gaeta, JW, Hrabik, TR, Sass, GG, Roth, BM, Gilbert, SJ, Vander Zanden MJ (2014) A whole-lake experiment to control invasive rainbow smelt (*Actinopterygii*, *Osmeridae*) via overharvest and a food web manipulation. *Hydrobiologia* DOI 10.1007/s10750-014-1916-3
- García-Palacios P, Maestre FT, Gallardo A (2011) Soil nutrient heterogeneity modulates ecosystem responses to changes in the identity and richness of plant functional groups. *Journal of Ecology* 99: 551-562
- Gomes LC, Bulla CK, Agostinho AA, Vasconcelos LP, Miranda LE (2012) Fish assemblage dynamics in a Neotropical floodplain relative to aquatic macrophytes and the homogenizing effect of a flood pulse. *Hydrobiologia* 685: 97-107
- Grace TB (1985) Juveniles vs. adult competitive abilities in plants: size-dependence in cattails (*Typha*). *Ecology* 66: 1630-1638
- Gurevitch J, Padilla DK Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends in Ecology and Evolution* 19: 470-474
- Heger T, Pahl AT, Botta-Dukát Z, Gherardi F, Hoppe C, Hoste I, Jax K, Lindström, Boets P, Haider S, Kollmann J, Wittmann MJ, Jeschke JM (2013) Conceptual framework and methods for advancing invasion ecology. *Ambio* 42: 527-540

- Hodge A (2004) The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist* 162: 9-24
- Hollander M, Wolfe DA (1999) *Nonparametric statistical methods*, second ed. Wiley-Interscience, New Jersey, 816 p
- Hothorn T, Bretz T, Westfall P (2008a) Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical J* 50: 346-363
- Hothorn T, Hornik K, Van de Wiel MA, Zeileis A (2008b). Implementing a class of permutation tests: the coin package. *Journal of Statistical Software* 28: 1-23
- Howard TG, Goldberg DE (2001) Competitive response hierarchies for germination, growth, and survival and their influence on abundance. *Ecology* 82: 979-990
- Hummel M, Findlay S (2006) Effects of water chestnut (*Trapa natans*) beds on water chemistry in the tidal freshwater Hudson River. *Hydrobiologia* 559: 169-181
- Hutchings MJ, John EA, Wijesinghe DK (2003) Toward understanding the consequences of soil heterogeneity for plant populations and communities. *Ecology* 84: 2322-2334
- Hutchings MJ, Wijesinghe DK (2008) Performance of a clonal species in patchy environments: effects of environmental context on yield at local and whole-plant scales. *Evolutionary Ecology* 22: 313-324
- James JJ, Mangold JM, Sheley RL, Svejcar T (2009) Root plasticity of native and invasive Great Basin in response to soil nitrogen heterogeneity. *Plant Ecology* 202: 211-220
- Jeschke JM, Aparicio LG, Haider S, Heger T, Lortie CJ, Pysek P, Strayer DL (2012) Support for major hypotheses in invasion biology is uneven and declining. *NeoBiota* 14: 1-20
- Keser LH, Dawson W, Song Y, Yu F, Fisher M, Dong M, van Kleunen M (2014) Invasive clonal plant species have a greater root-foraging plasticity than non-invasive ones. *Oecologia* 174: 1055-1064
- Kleeberg A, Köhler J, Sukhodolova T, Sukhodolov A (2010) Effects of aquatic macrophytes on organic matter deposition, resuspension and phosphorus entrainment in a lowland river. *Freshwater Biology* 55: 326-345

- Kornijów R, Strayer DL, Caraco NF (2010) Macroinvertebrate communities of hypoxic habitats created by an invasive plant (*Trapa natans*) in the freshwater tidal Hudson River. *Fundamental and Applied Limnology* 176: 199-207
- Lamb EG, Cahill JF (2006) Consequences of differing competitive abilities between juvenile and adult plants. *Oikos* 112: 502-512
- Levine JM (2000) Species diversity and biological invasions: relating local process to community pattern. *Science* 288: 852- 854
- Levine JM, Adler PB, Yelenik SG (2004) A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters* 7: 975-989
- Loo SE, MacNally R, O'Dowd DJ, Lake PS (2009) Secondary invasions: implications of riparian restoration for in-stream invasion by an aquatic grass. *Restoration Ecology* 17: 378-385
- Lundholm JT (2009) Plant species diversity and environmental heterogeneity: spatial scale and competing hypothesis. *Journal of Vegetation Science* 20: 377-391
- Macek P, Rejmánková E, Leps J (2010) Dynamics of *Typha domingensis* spread in *Eleocharis* dominated oligotrophic tropical wetlands following nutrient enrichment. *Evolutionary Ecology* 24: 1505-1519
- Maestre FT, Reynolds JF (2007) Amount or pattern? Grassland responses to the heterogeneity and availability of two key resources. *Ecology* 88: 501-511
- Martins D, Costa NV, Terra MA, Marchi SR (2008) Caracterização da comunidade de plantas aquáticas de dezoito reservatórios pertencentes a cinco bacias hidrográficas do estado de São Paulo. *Planta Daninha* 26: 17-32
- Melbourne BA, Cornell HV, Davies KF, Dugaw CJ, Elmendorf S, Freestone AL, Hall RJ, Harrison, Hastings A, Holland M, Holyoak M, Lambrinos J, Moore K, Yokomizo H (2007) Invasion in a heterogeneous world: resistance, coexistence or hostile takeover? *Ecology Letters* 10: 77-94
- Michelan TS, Thomaz SM, Mormul RP, Carvalho P (2010) Effects of an exotic invasive macrophyte (tropical signalgrass) on native plant community composition, species richness and functional diversity. *Freshwater Biology* 55: 1315-1326
- Michelan TS, Thomaz SM, Bini LM (2013) Native macrophyte density and richness affect the invasiveness of a tropical Poaceae species. *Plos One* 8:e60004

- Mitchell CE, Agrawal AA, Bever JD, Gilbert GS, Hufbauer RA, Klironomos JN, Maron JL, Morris WF, Parker IM, Power AG, Seabloom EW, Torchin ME, Vázquez DP (2006) Biotic interactions and plant invasions. *Ecology Letters* 9: 726-740
- Molina-Montenegro MA, Palma-Rojas C, Acayaga-Olivares Y, Oses R, Corcuera LJ, Cavieres LA, Gianoli E (2013) Ecophysiological plasticity and local differentiation help explain the invasion success of *Taraxacum officinale* (dandelion) in South America. *Ecography* 36: 718-730
- Mommer L, van Ruijven J, Jansen C, van de Steeg HM, de Kroon H (2012) Interactive effects of nutrient heterogeneity and competition > implications for root foraging theory? *Functional Ecology* 26: 66-73
- Mou P, Jones RH, Tan Z, Bao Z, Chen H (2013) Morphological and physiological plasticity of plant roots when nutrients are both spatially and temporally heterogeneous. *Plant Soil* 364: 373-384
- Naeem S, Knops JMH, Tilman D, Howe KM, Kennedy T, Gale S (2000) Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying extrinsic factors. *Oikos* 91: 97-108
- Pagioro TA, Thomaz SM (1998) Loss of weight and concentration of carbon, nitrogen, and phosphorus during decomposition of *Eichhornia azurea* in the floodplain of the Upper Paraná River, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 58: 603-608
- Perna C, Burrows D (2005) Improved dissolved oxygen status following removal of exotic weed mats in important fish habitat lagoons of the tropical Burdekin River floodplain, Australia. *Marine Pollution Bulletin* 51: 138-148
- Peter CR, Burdick DM (2010) Can plant competition and diversity reduce the growth and survival of exotic *Phragmites australis* invading a tidal marsh? *Estuaries and Coasts* 33: 1225-1236
- Pott VJ, Pott A (2000) Aquatic plants of Pantanal (in Portuguese), Embrapa, Brasília
- Pott VJ, Pott A, Lima LCP, Oliveira AKM (2011) Aquatic macrophyte diversity of the Pantanal wetland and upper basin. *Brazilian Journal of Biology* 71: 255-263
- Preukschas J, Zeiter M, Fischer M, Stampfli A (2014) Biotic resistance to plant invasion in grassland: Does seed predation increase with resident plant diversity. *Basic and Applied* 15: 133-141

- Price JN, Gazol A, Tamme R, Hiiesalu I, Pärtel M (2014) The functional assembly of experimental grasslands in relation to fertility and resource heterogeneity. *Functional Ecology* 28: 509-519
- R Core Team (2013) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <http://www.R-project.org> (acesso em 19 de dezembro de 2014)
- Richardson DM, Pyšek P (2006) Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography* 30: 409-431
- Richardson DM, Pysek P (2008) Fifty years of invasion ecology – the legacy of Charles Elton. *Diversity and Distributions* 14: 161-168
- Richardson DM, Pysek P, Rejmánek M, Barbour MG, Panetta FD, West CJ (2000) Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6: 93-107
- Robinson D (1994) The responses of plants to non-uniform supplies of nutrients. *New Phytologist* 127: 635-674
- Rocha RJS (2012) Decomposition of aquatic macrophytes in reservoirs with different trophic states (in Portuguese). Master dissertation, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos
- Rodríguez P, Pizarro H, Vera MS (2012) Size fractionated phytoplankton production in two humic shallow lakes with contrasting coverage of free floating plants. *Hydrobiologia* 691: 285-298
- Sagoff M (2005) Do non-native species threaten the natural environment? *Journal of Agricultural and Environmental Ethics* 18: 215-236
- Santamaría L (2002) Why are most aquatic plants widely distributed? Dispersal, clonal growth and small-scale heterogeneity in a stressful environment. *Acta Oecologica* 23: 137-154
- Schlaepfer MA, Sax DF, Olden JD (2010) The potential conservation value of non-native species. *Conservation Biology* 25:428-437
- Schultz R, Dibble E (2012) Effects of invasive macrophytes on freshwater fish and macroinvertebrate communities: the role of invasive plant traits. *Hydrobiologia* 684: 1-14

- Sexton JP, McKay JK, Sala A (2002) Plasticity and genetic diversity may allow saltcedar to invade cold climates in North America. *Ecological Applications* 12: 1652-1660
- Shea K, Chesson P (2002) Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 170-176
- Simberloff D (2005) Non-native species do threaten the natural environment! *Journal of agricultural and environmental ethics*. 18: 595-607
- Smith SDP (2014) The roles of nitrogen and phosphorus in regulating the dominance of floating and submerged aquatic plants in a field mesocosm experiment. *Aquatic Botany* 112: 1-9
- Smith VH, Schindler DW (2009) Eutrophication science: where do we go from here? *Trends in Ecology and Evolution* 24: 201-207
- STATSOFT Inc. STATISTICA (data analysis software system), version 8.0, 2007
- Strayer DL, Lutz C, Malcom HM, Munger K, Shaw WH (2003) Invertebrate communities associated with a native (*Vallisneria americana*) and an alien (*Trapa natans*) macrophyte in a large river. *Freshwater Biology* 48: 1938-1949
- Strayer DL (2010) Alien species in fresh waters: ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. *Freshwater Biology* 55: 152-174
- Strayer DL (2012) Eight questions about invasions and ecosystem functioning. *Ecology Letters* 15: 1199-1210
- Tall L, Caraco N, Maranger R (2011) Denitrification hot spots: dominant role of invasive macrophyte *Trapa natans* in removing nitrogen from a tidal river. *Ecological Applications* 21: 3104-3114
- Taniguchi H, Nakano S, Tokeshi M (2003) Influences of habitat complexity on the diversity and abundance of epiphytic invertebrates on plants. *Freshwater Biology* 48: 718-72
- Thomaz SM, Michelan TS (2011) Associations between a highly invasive species and native macrophytes differ across spatial scales. *Biological Invasions* 13: 1881-1891
- Thomaz SM, Agostinho AA, Gomes LC, Silveira MJ, Rejmánek M, Aslan CE, Chow E (2012) Using space-for-time substitution and time sequence approaches in invasion ecology. *Freshwater Biology* 57: 2401-2410

- Thomaz SM, Silveira MJ, Michelan TS (2012) The colonization success of an exotic Poaceae is related to native macrophyte richness, wind disturbance and riparian vegetation. *Aquatic Sciences* 74: 809-815
- Tilman, D (1987) On the meaning of competition and the mechanisms of competitive superiority. *Functional Ecology* 1: 304-315
- Tilman, D (1999) The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology* 80: 1455-1474
- Turner AM, Cholak EJ, Groner M (2010) Expanding American lotus and dissolved oxygen concentrations of a shallow lake. *American Midland Naturalist* 164: 1-8
- Urban RA, Titus JE, Zhu WX (2009) Shading by an invasive macrophyte has cascading effects on sediment chemistry. *Biological Invasions* 11: 265-273
- Van Ruijven J, De Deyn GB, Berendse F (2003) Diversity reduces invasibility in experimental plant communities: the role of plant species. *Ecology Letters* 6: 910-918
- Wardle DA (2001) Experimental demonstration that plant diversity reduces invasibility – evidence of a biological mechanism or a consequence of sampling effect? *Oikos* 85: 161-170
- Welch BL (1947) The generalization of Student's problem when several different population variances are involved. *Biometrika* 34: 28-35
- Wetzel RG (2001) *Limnology: lake and river ecosystems*, 3^a ed. Academic press, San Diego, 1006 p
- Wijesinghe DK, Hutchings MJ (1999) The effects of environmental heterogeneity on the performance of *Glechoma hederacea*: the interactions between patch contrast and patch scale. *Journal of Ecology* 87: 860-872
- Wijesinghe DK, John EA, Beurskens S, Hutchings MJ (2001) Root system size and precision in nutrient foraging: responses to spatial pattern of nutrient supply in six herbaceous species. *Journal of Ecology* 89: 972-983
- Wijesinghe DK, John EA, Hutchings MJ (2005) Does pattern of soil resource heterogeneity determine plant community structure? An experimental investigation. *Journal of Ecology* 93: 99-112

- Wilcock RJ, Scarsbrook MR, Cooke JG, Costley KJ, Nagels JW (2004) Shade and flow effects on ammonia retention in macrophyte-rich streams: implications for water quality. *Environmental Pollution* 132: 95-100
- Williams BM, Houseman GR (2013) Experimental evidence that soil heterogeneity enhances plant diversity during community assembly. *Journal of Plant Ecology* DOI:10.1093/jpe/rtt056
- Wilson SD e Keddy PA (1991) Competition, survivorship and growth in macrophyte communities. *Freshwater Biology* 25: 331-337
- Wilson SD, Tilman D (1991) Component of plant competition along an experimental gradient of nitrogen availability. *Ecology* 72: 1050-1065
- Wright JT, Byers JE, DeVore JL, Sotka E (2014) Engineering or food? Mechanisms of facilitation by a habitat-forming invasive seaweed. *Ecology* 95: 2699-2706
- Zeiter M, Stampfli A (2012) Positive diversity-invasibility relationship in species-rich semi-natural grassland at the neighbourhood scale. *Annals of Botany* 110: 1385-1393
- Zhou J, Dong B, Alpert P, Li H, Zhang M, Lei G, Yu F (2012) Effects of soil nutrient heterogeneity on intraspecific competition in the invasive, clonal plant *Alternanthera philoxeroides*. *Annals of Botany* 109: 813-818