

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

THAÍSA SALA MICHELAN

**Reprodução vegetativa e efeitos da densidade de uma Poaceae invasora
sobre espécies nativas**

Maringá
2016

THAÍSA SALA MICHELAN

**Reprodução vegetativa e efeitos da densidade de uma Poaceae invasora
sobre espécies nativas**

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

Área de concentração: Ciências Ambientais

Orientador: Prof. Dr. Luis Mauricio Bini

Coorientador: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz

Maringá
2016

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

M623r Michelan, Thaísa Sala, 1987-
Reprodução vegetativa e efeitos da densidade de uma Poaceae invasora sobre espécies nativas / Thaísa Sala Michelan. -- Maringá, 2016.
96 f. : il. (algumas color.).

Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2016.
Orientador: Prof. Dr. Luis Mauricio Bini.
Coorientador: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz.

1. *Urochloa arrecta* (Poaceae: Monocotiledônea) - Espécie invasora - Brasil. 2. Espécies invasoras - Competição - Reprodução, Custo de - Brasil. 3. Macrófitas aquáticas - Alocação de biomassa. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -584.91620981
NBR/CIP - 12899 AACR/2

THAÍSA SALA MICHELAN

**Reprodução vegetativa e efeitos da densidade de uma Poaceae invasora
sobre espécies nativas**

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

COMISSÃO JULGADORA

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

Prof.^a Dr.^a Karina Rodrigues Fidanza
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

Dr.^a Luzia Cleide Rodrigues
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

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

Prof.^a Dr.^a Liliana Rodrigues
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

Aprovada em: 25 de fevereiro de 2016.

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

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz, por estar sempre presente na minha vida. Pelo apoio e inspiração no amadurecimento dos meus conhecimentos e conceitos, por me ensinar o verdadeiro sentido de ciência. Mas acima de tudo, por me fazer uma pessoa melhor!

Ao meu orientador, Prof. Dr. Luis Mauricio Bini (ICB/UFG), pela paciência, dedicação, atenção e pela oportunidade da realização de trabalhos juntos.

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais, pela dedicação com que ensinam ecologia a seus alunos.

Aos amigos do Laboratório de Ecologia de Macrófitas Aquáticas (Nupélia/UEM), pelo apoio, conversas, discussões científicas de quarta-feira à tarde, distribuição de sorrisos, parceria nas coletas, mas especialmente pela amizade que se construiu para além dos espaços da universidade.

A turma de Mestrado/Doutorado 2012, pelo companheirismo nos estudos e até mesmo no desespero.

Aos meus pais, Luis Carlos e Mariuza, que com paciência e amor me ajudaram a ser a pessoa que sou hoje, e por não medirem esforços para que eu chegasse até esta etapa de minha vida.

As minhas irmãs, Kalina e Samiza, pelo amor e por estarmos sempre juntas nos momentos mais importantes.

Ao CNPq pelo apoio financeiro.

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

Aos funcionários do PEA e Nupélia, principalmente: Aldenir Cruz Oliveira, Jocemara Celestino dos Santos, Valmir Teixeira, Valdenir Ferreira de Souza, Sebastião Rodrigues, Celso Pereira dos Santos e Alfredo Soares da Silva.

Reitero aqui minhas palavras, de que não se pode realizar qualquer trabalho sem a ajuda dos que nos cercam e querem bem. A todos, meu muito obrigada!

It took 13.7 billion years to make
something this perfect!

Richard Dawkins

Reprodução vegetativa e efeitos da densidade de uma Poaceae invasora sobre espécies nativas.

RESUMO

A biodiversidade de ecossistemas aquáticos e terrestres está sendo reduzida a taxas nunca antes detectadas na história geológica do planeta. As ameaças têm diversas origens, incluindo a destruição de *habitats*, poluição e a introdução de espécies. Esta última é considerada um dos principais fatores de extinções na atualidade, embora seus efeitos sejam debatidos por ocorrerem simultaneamente a outras causas. No Brasil, estudos mostram que populações de macrófitas exóticas com elevado potencial invasor têm crescido de forma exacerbada em reservatórios e em ecossistemas aquáticos naturais. Por exemplo, a Poaceae africana *Urochloa arrecta* (Hack. ex T. Durand & Schinz) Morrone & Zuloaga é registrada em elevada frequência e abundância em ambientes aquáticos. Sabe-se dos efeitos que essa Poaceae causa na estrutura das populações e comunidades, mas pouco se conhece sobre os fatores que regulam seu potencial invasor via propágulos e o efeito de *U. arrecta* sobre o crescimento e a reprodução de espécies individuais de macrófitas nativas ainda é incipiente. Para tanto, testou-se o efeito de propágulos oriundos de planta parental de diferentes tamanhos, posições e biomassa sobre o desenvolvimento de novos brotos de *U. arrecta*. Os resultados demonstraram que a origem dos propágulos (de planta parental grande ou pequena) é mais importante que a posição e, em alguns casos, até mesmo que a biomassa do propágulo, como determinantes do comprimento e biomassa dos novos brotos de *U. arrecta*. Avaliou-se também experimentalmente o efeito da densidade de *U. arrecta* sobre o sucesso e desenvolvimento de duas espécies de macrófitas aquáticas nativas (*Pontederia cordata* L. e *Leersia hexandra* Sw.). Os dados obtidos indicaram que a biomassa e o comprimento das plantas nativas decresceram com o aumento da biomassa da espécie exótica, demonstrando que a competição entre *U. arrecta* e as nativas é dependente da densidade da espécie exótica. Além disso, as espécies nativas apresentaram estratégias diferentes em relação à competição por nutrientes ou luz quando interagem com *U. arrecta*. Além disso, testou-se experimentalmente o efeito da competição de *U. arrecta*, sobre o custo da reprodução sexual de duas espécies nativas de macrófitas aquáticas (*Pontederia cordata* e *Eleocharis montana* (Kunth) Roem. & Schult). Os resultados evidenciaram que o aumento da competição causou um decréscimo contínuo da biomassa e das estruturas reprodutivas das espécies nativas. Porém, apesar do decréscimo descrito acima, em baixas a moderadas densidades de *U. arrecta*, ambas as espécies nativas aumentaram a alocação de biomassa para reprodução e encurtaram o tempo necessário para a emissão da primeira floração.

Palavras-chave: Competição. Custo de reprodução. Macrófitas aquáticas. *Urochloa arrecta* (Poaceae: Monocotiledônea). Alocação de biomassa.

Vegetative reproduction and effects of density of an invasive Poaceae species on the natives.

ABSTRACT

The biodiversity of aquatic and terrestrial ecosystems is being reduced at rates never before detected in the geological history of the planet. The threats have diverse backgrounds, including the destruction of habitats, pollution and introduction of species. The last one, is considered one of the most important factors influencing extinctions, although its effects are discussed to occur simultaneously to other causes. In Brazil, studies show that populations of exotic macrophytes with high invasive potential have grown in reservoirs and in natural aquatic ecosystems. For example, the African Poaceae *Urochloa arrecta* (Hack. Ex T. Durand & Schinz) Morrone & Zuloaga is recorded in high frequency and abundance in aquatic environments. The effects that this Poaceae cause in the structure of native populations and communities are well known, but the factors that regulate its invader potential via vegetative reproduction and its effects on growth and sexual reproduction of some natives' species are poorly studied. In this context, this thesis consists of three sessions. In the first, we tested the differences of *U. arrecta* sprouts growth from propagules derived in different parent plants sizes, positions and biomass. The results showed that the origin of propagules (small or large parent plant) is more important than their position in the plant and, in some cases, even more important than the biomass of propagules, as determining the length of biomass and new sprouts of *U. arrecta*. In the second session we evaluated experimentally the effects of the density of *U. arrecta* on the success and development of two native species of aquatic macrophytes (*Pontederia cordata* L. and *Leersia hexandra* Sw.). The data showed that biomass and length's of the native plants decreased with increasing biomass of the invasive species, demonstrating that the competition between natives and *U. arrecta* depends on the exotic density. Moreover, the two species showed different strategies related to competition for nutrients or light when they interacted with *U. arrecta*. In the third session, we tested experimentally the effect of the competition of *U. arrecta* on the cost of reproduction of two native species of aquatic macrophyte (*Pontederia cordata* and *Eleocharis montana* (Kunth) Roem. & Schult). The results of this study showed that increased competition between invasive and natives species caused a decreasing of biomass and reproductive structures of native species. However, despite the decrease of total reproductive effort, in low to moderate densities of *U. arrecta*, both native species increased the biomass' relative allocation to reproduction and shortened the time required for issuing a first flower.

Keywords: Competition. Cost of reproduction. Aquatic macrophytes. *Urochloa arrecta* (Poaceae: Monocotyledon). Biomass allocation.

Tese elaborada e formatada conforme as normas das publicações científicas: *Brazilian Journal of Botany*. Disponível em: <http://www.springer.com/life+sciences/plant+sciences/journal/40415>, *Aquatic Botany*. Disponível em: <https://www.elsevier.com/journals/aquatic-botany/0304-3770/guide-for-authors> e *Biological Invasions*. Disponível em: http://www.springer.com/life+sciences/ecology/journal/10530?detailsPage=plctci_1060750.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO GERAL	12
REFERÊNCIAS	15
2 “SIZE MATTERS”: PROPAGULE SUCCESS OF A POACEAE DEPENDS ON SIZE OF PARENTAL PLANTS	18
ABSTRACT	18
2.1 INTRODUCTION	19
2.2 MATERIAL AND METHODS	21
2.2.1 Data Analyses	22
2.3 RESULTS	24
2.4 DISCUSSION	28
REFERENCES	32
3 É IMPROVÁVEL QUE ESPÉCIES DE PLANTAS NATIVAS RECOLONIZEM AMBIENTES DENSAMENTE OCUPADOS POR EXÓTICAS INVASORAS	37
RESUMO	37
3.1 INTRODUÇÃO	38
3.2 MATERIAIS E MÉTODOS	41
3.2.1 Experimento na casa de vegetação	42
3.2.2 Experimento <i>in situ</i>	44
3.2.3 Análise dos Dados	45
3.2.4 Comparação dos resultados com aqueles obtidos na literatura	46
3.3 RESULTADOS	47
3.3.1 Experimento na casa de vegetação	47
3.3.2 Experimento <i>in situ</i>	50
3.3.3 Comparação dos resultados com aqueles obtidos na literatura	51
3.4 DISCUSSÃO	52
REFERÊNCIAS	58
APÊNDICE A - Tendências das relações entre biomassa de <i>Urochloa arrecta</i> e biomassa (A), comprimento (B) e relação raiz:partes aéreas das duas espécies nativas <i>Pontederia cordata</i> e <i>Leersia hexandra</i> com a adição do tratamento 0 no experimento.	66

4 O SUCESSO REPRODUTIVO DE DUAS ESPÉCIES DE MACRÓFITAS NATIVAS DEPENDE DA DENSIDADE DE UMA POACEAE INVASORA.....	68
RESUMO	68
4.1 INTRODUÇÃO	69
4.2 MATERIAIS E MÉTODOS	72
4.2.1 Análise dos dados	76
4.2.2 Comparação dos resultados com aqueles obtidos na literatura	77
4.3 RESULTADOS	78
4.4 DISCUSSÃO	83
REFERÊNCIAS	88
5 CONSIDERAÇÕES FINAIS	93
APÊNDICE B - Artigos publicados durante o período do doutorado.....	95

1 INTRODUÇÃO GERAL

As invasões de espécies decorrentes da atividade humana são cada vez mais reconhecidas como eventos associados a mudanças globais que afetam a biodiversidade (Lodge 1993, Sala et al. 2000, Douglas e O'Connor 2003). Atualmente, as taxas de introduções por atividades humanas superam em várias ordens de magnitude aquelas registradas pela análise dos registros fósseis (Ricciardi 2006).

Uma espécie passa a ser considerada invasora quando se encontra fora de sua área de ocorrência natural e forma populações abundantes e localmente dominantes, que persistem na nova área por muitas gerações (Richardson et al. 2000). Macrófitas aquáticas possuem adaptações que possibilitam profícua dispersão e rápido crescimento e, sob condições adequadas, várias espécies comportam-se como invasoras (Santamaría 2002), podendo comprometer a integridade de ecossistemas aquáticos lênticos e lóticos (Pieterse e Murphy, 1990; Thomaz e Bini 1998).

No Brasil, estudos mostram que populações de macrófitas exóticas com elevado potencial invasor têm crescido de forma exacerbada em reservatórios e em ecossistemas aquáticos naturais. Por exemplo, elevados valores de biomassa da macrófita asiática *Hydrilla verticillata* (L. f.) Royle têm sido detectados em lagos da América Central (Barrientos e Allen 2008), em represas da bacia do rio Paraná e em habitats associados a esse rio (Thomaz et al. 2009). O mesmo ocorre com a Poaceae *Urochloa arrecta* (Hack. ex T. Durand & Schinz) Morrone & Zuloaga que é registrada em elevada frequência e abundância em ambientes aquáticos naturais e artificiais (Thomaz et al. 2009, Michelan et al. 2010a, Pott et al. 2011, Amorin et al. 2015). A formação de estandes homogêneos, com elevada biomassa (Michelan et al. 2010a, Pott et al. 2011, Fernandes et al. 2013), a eficiente dispersão, elevadas taxas de crescimento e regeneração após distúrbios (Thomaz et al. 2009, Michelan et al. 2010b) e o fato de se estabelecer até em ambientes relativamente oligotróficos, compostos por substrato arenoso (Fasoli et al. 2015), indicam que essa Poaceae apresenta um elevado potencial

invasor. Além disso, sabe-se dos efeitos negativos de *U. arrecta* sobre os atributos das comunidades de macrófitas nativas (Michelan et al. 2010a; Fernandes et al. 2013, Amorin et al. 2015), peixes (Carniato et al 2013) e até mesmo pássaros (Reinert et al. 2007).

Considerando as alterações que invasões biológicas dessa Poaceae causam na estrutura das populações e comunidades, pouco se conhece sobre os fatores que regulam o potencial invasor dessa espécie via fragmentos (propágulos). Além disso, estudos que mostram o efeito de *U. arrecta* sobre o crescimento e a reprodução de espécies individuais de macrófitas nativas ainda é incipiente.

Nesta tese foi testada (i) o efeito de propágulos oriundos de planta parental de diferentes tamanhos (grande e pequena) e de diferentes posições (apical, intermediário e basal) sobre o desenvolvimento de novos brotos de *U. arrecta* e (ii) se o sucesso na regeneração de *U. arrecta* está relacionado com a biomassa dos propágulos oriundos de plantas grandes ou pequenas. Os resultados desse trabalho mostraram que a origem dos propágulos (de planta parental grande ou pequena) é mais importante que a posição e, em alguns casos, até mesmo que a biomassa do propágulo, como determinantes do comprimento e biomassa dos novos brotos de *U. arrecta*. Porém, apesar de propágulos oriundos de plantas grande apresentarem maior desenvolvimento dos novos brotos, todos os propágulos testados foram viáveis, alertando que as estratégias de manejo mecânico dessa espécie, que produzem muitos propágulos, podem não ser muito favoráveis para a redução da colonização de *U. arrecta*.

Avaliou experimentalmente o efeito da densidade de *U. arrecta* sobre o sucesso e desenvolvimento de duas espécies de macrófitas aquáticas nativas (*Pontederia cordata* L. e *Leersia hexandra* Sw.). Testamos as hipóteses de que (i) os efeitos da competição entre *U. arrecta* e as macrófitas nativas *P. cordata* e *L. hexandra* são dependentes da densidade da invasora e (ii) que essas espécies nativas respondem de forma distinta à essa interação

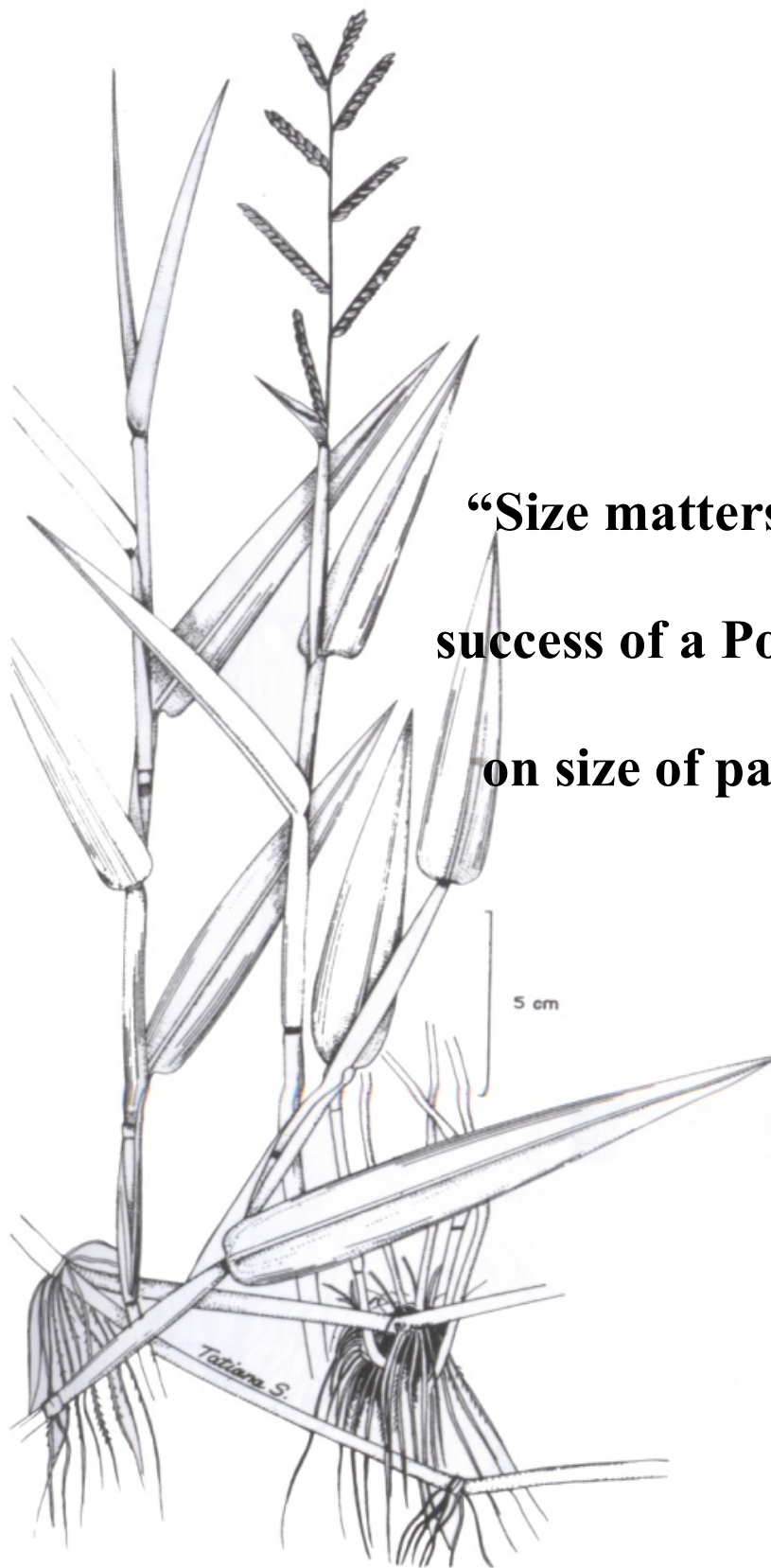
competitiva. Os resultados mostraram que a biomassa e o comprimento das plantas nativas decresceram com o aumento da biomassa da espécie exótica, demonstrando que a competição entre *U. arrecta* e as nativas é dependente da densidade da espécie exótica. Além disso, as espécies nativas apresentaram estratégias diferentes em relação à competição por nutrientes ou luz quando interagem com *U. arrecta*. Assim, os resultados sugerem que, em um cenário de predominância de espécies invasora, a reocupação por espécies nativas é improvável de ocorrer naturalmente e sem intervenções humanas que reduzam a biomassa de *U. arrecta*.

Por último, testou-se experimentalmente o efeito de um gradiente de estresse ambiental, representado pela competição *U. arrecta*, sobre o custo da reprodução sexual de duas espécies nativas de macrófitas aquáticas (*Pontederia cordata* e *Eleocharis montana* (Kunth) Roem. & Schult). Testamos a hipótese de que o aumento da competição (causada pelo aumento da densidade da espécie exótica) entre espécie nativa e invasora faz com que a primeira aloque mais energia para reprodução sexuada. Os resultados encontrados nesse trabalho mostraram que o aumento da competição causou um decréscimo contínuo da biomassa e das estruturas reprodutivas das espécies nativas. Porém, apesar do decréscimo descrito acima, em baixas a moderadas densidades de *U. arrecta*, ambas as espécies nativas aumentaram a alocação de biomassa para reprodução e encurtaram o tempo necessário para a emissão da primeira floração. Esses resultados indicam que locais com alta biomassa da invasora, mostram-se tão restritivos à reprodução sexuada das nativas, que é pouco provável que essas espécies permaneçam em longo prazo nesses habitats. Porém em baixa e moderada biomassa, as macrófitas nativas foram capazes de compensar o estresse acelerando floração e direcionando mais energia para a produção de sementes. Estudos futuros devem avaliar a viabilidade das sementes produzidas nessas condições de competição.

REFERÊNCIAS

- Amorim SR, Umetsu CA, Camargo AFM (2015) Effects of a non-native species of Poaceae on aquatic macrophyte community composition: a comparison with a native species. *J Aquat Plant Manage* 53:191-196.
- Barrientos CA, Allen MS (2008) Fish abundance and community composition in native and non-native plants following *Hydrilla* colonization at Lake Izabal, Guatemala. *Fish Manage Ecol* 15:99-106.
- Carniatto 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.
- Douglas MM, O'Connor RA (2003) Effects of the exotic macrophyte, para grass (*Urochloa mutica*), on benthic and epiphytic macroinvertebrates of a tropical floodplain. *Fresh Biol* 48: 962–971.
- Fasoli JVB, Michelan TS, Thomaz SM (2015) Sediment composition mediates the invasibility of aquatic ecosystems by a non-native Poaceae species. *Acta Limn Bras* 27:165-170.
- 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 Limnol Brasil* 25:202-209.
- Lodge DM (1993) Biological invasions: Lessons for ecology. *Trends Ecol Evol* 8:133-137.
- Michelan TS, Thomaz SM, Mormul RP, Carvalho P (2010a). Effects of an exotic invasive macrophyte (tropical signalgrass) on native plant community composition, species richness and functional diversity. *Freshw Biol* 55:1315–1326.
- Michelan TS, Thomaz SM, Carvalho P, Rodrigues RB, Silveira MJ (2010b) Regeneration and colonization of an invasive macrophyte grass in response to desiccation. *Nat Conserv* 8:133-139.
- Pieterse AH, Murphy KJ (1990) Aquatic weeds. The ecology and management of nuisance aquatic vegetation. Oxford, Oxford Science Publications. 593p.

- Pott VJ, Pott A, Lima LCP, Moreira SN, Oliveira AKM (2011) Aquatic macrophyte diversity of the Pantanal wetland and upper basin. *Braz J Biol* 71:255-263.
- Reinert BL, Bornschein MR, Firkowski C (2007) Distribuição, tamanho populacional, hábitat e conservação do bicudinho-do-brejo *Stymphalornis acutirostris* Bornschein, Reinert e Teixeira, 1995 (Thamnophilidae). *Rev Bras Orn* 15(4):493-519
- Ricciardi A (2006) Are modern biological invasions an unprecedented form of global change? *Conservation Biology* 21:329-336.
- Richardson DM, Pyšek P, Rejmánek M, Barbour MG, Panetta FD, West CJ (2000) Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Divers Distrib* 6:93-107.
- Sala OE, Chapin FS, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, Kinzig A, Leemans R, Lodge DM, Mooney HA, Oesterheld M, Poff NL, Sykes MT, Walker BH, Walker M, Wall DH (2000) Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science* 287:1770-1774.
- Santamaria L (2002) Why are most aquatic plants widely distributed? Dispersal, clonal growth and small-scale heterogeneity in a stressful environment. *Acta Oecol* 23:137-154.
- Thomaz SM, Bini LM (1998). Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas em reservatórios. *Acta Limn Bras* 10:103-116.
- Thomaz S M, Carvalho P, Mormul RP, Ferreira FA, Silveira MJ, Michelan TS (2009) Temporal trends and effects of diversity on occurrence of exotic macrophytes in a large reservoir. *Acta Oecol* 35:614-620.



“Size matters”: Propagule
success of a Poaceae depends
on size of parental plants

2 “SIZE MATTERS”: PROPAGULE SUCCESS OF A POACEAE DEPENDS MORE ON SIZE OF PARENTAL PLANTS

ABSTRACT

In perennial grasses, the development of new sprouts by vegetative reproduction has higher survivorship and growth rates than seedlings. *Urochloa arrecta* (Hack. ex T. Durand & Schinz) Morrone & Zuloaga, a macrophyte native to Africa, is considered an aggressive invasive plant in aquatic ecosystems. The viability and successful colonization of propagules (vegetative reproduction) by this invasive species may depend on several factors, such as propagules stem part where it originated (apical versus basal portions), parental plant size and propagules' biomass. In this study, we first tested the effect of propagules' origin (from large and small parental plants) and the position in the parental stem (apical, intermediate and basal) on the early development of the new sprouts of *U. arrecta*. After that we tested if the regeneration success of *U. arrecta* was related with propagule biomass that comes from large or small parental plants. We found that large parental individuals produced sprouts with longer length and greater biomass when compared with smaller parental individuals. The position where propagules originated in the parental plant had no significant effect on the success of this exotic species. Furthermore, when we considered the propagule biomass as a predictor of the invasive species success, we found a positive and significant effect in the development of sprouts just for propagules from small parental plants. Thus, the vegetative reproduction of this plant is more successful when propagules are produced by large plants, what was expected because adult individuals allocate more energy to vegetative reproduction than young ones. In addition, the propagule biomass played a role in the development of sprouts just for propagules from small parental plants. This is likely explained by the fact that small plants are still driving energy for growth, while larger plants invest more energy towards reproduction. Independently of the effects we observed, we highlight that all propagules were viable, what partially explain the reasons for this plant to be a successful invader.

Keywords: exotic macrophyte, invasiveness, non-native macrophyte

2.1 INTRODUCTION

Aquatic macrophytes have adaptations that allow efficient dispersion and rapid growth. Under appropriate conditions, several species are highly invasive (Santamaría 2002) and can compromise the integrity of aquatic ecosystems (Pieterse and Murphy 1990; Fernandes et al. 2013). The high capacity to disperse and spread of invasive species is mainly due to their vegetative reproduction by rhizomes, stolons, tubers, turions and plant fragments (Barrat-Segretain and Cellot 2007; Riis et al. 2009). Macrophyte fragments can be generated by disturbances, such as herbivory and water flow (Riis and Sand-Jensen 2006). These fragments can disperse over large distances, transported by birds, water and boats, and they can colonize distant habitats (Madsen and Smith 1999; Santamaría 2002).

Vegetative offspring typically have much higher survivorship and growth rates than seedlings (Benson and Hartnett 2006; Ott and Hartnett 2011). The viability and successful colonization of fragments depend on several factors. For example, plant fragments coming from apical portions can develop faster than those coming from basal portions (Wu et al. 2007; Jiang et al. 2009), because the former portions are young and they have more meristematic activity (Riis et al. 2009). Also, fragments with high biomass have more reserves allowing to achieve greater regeneration and colonization success (Langeland and Sutton 1980; Jiang et al. 2009; Riis et al. 2009). Plants with different sizes (consequently different ages) can also generate propagules with different viability, because adult individuals allocate more energy to vegetative reproduction than young ones (Hartnett 1990; Méndez and Obeso 1992; Sato 2002).

Urochloa arrecta (Hack. ex T. Durand & Schinz) Morrone & Zuloaga is an aquatic Poaceae native to Africa with an emergent habit. This invasive species reaches high biomass in natural (e.g., lakes, river and streams) and artificial (reservoirs)

environments (Michelan et al. 2010a; Pott et al. 2011; Fernandes et al. 2013; Amorin 2015). *Urochloa arrecta* is considered an aggressive species in aquatic environments because it regenerates quickly, even in sediments with low concentrations of nutrients and organic matter (Fasoli et al. 2015). It also has an efficient dispersal strategy and the fragments from stem apex are more resilient to desiccation (Michelan et al. 2010b). Despite the wide distribution of *U. arrecta* and its negative effect on native flora (Michelan et al. 2010a; Fernandes et al. 2013) and on fish communities (Carniatto et al. 2013), few studies investigated its vegetative reproduction (e.g., Michelan et al. 2010b). For example, it is not known how or if the size (or age) of the parental plants affects the vegetative reproduction of *U. arrecta* propagules. This result could be important because the regeneration by propagules can regulate the dynamics of plant communities and influence the management of aquatic ecosystems (Bakker et al. 2013; Ogdahl and Steinman 2015; Xie et al. 2015). The propagule regeneration capacity is an important issue in population ecology and the understanding of the regeneration capacity of *U. arrecta* propagules could help to understand the formation of new stands of this species in initial or advanced stages of invasion in aquatic environments.

Here, we experimentally evaluated the success of vegetative reproduction of *Urochloa arrecta*. First, we tested the effects of the size of the parental plant (whether the propagule came from large or small plants) and positions from which the fragment originates (apical, intermediate and basal portions) on the new sprouts of *U. arrecta*. After that, we tested if the regeneration success of *U. arrecta* were related with propagule parental origin (i.e. large and small plants) and propagule biomass. We tested three hypotheses: (i) propagules from large parental plants have higher regenerative capacity than small plants; (ii) propagules from apical portions have higher regenerative

capacity than basal portions and (iii) the regenerative capacity of propagules is positively correlated with their biomass.

2.2 MATERIAL AND METHODS

We conducted the experiment in a greenhouse at the Universidade Estadual de Maringá. We selected 16 individuals of *U. arrecta* that grew in the greenhouse and separated them in two groups: eight were categorized as “large” (stem $\pm 1.5\text{m}$; Fig. 1, 2A) and the others as “small” (stem $\pm 0.6\text{m}$; see Fig. 1, 2B). We assumed that plants with large stems were older than plants with small stems. For each individual, we cut three fragments with two nodes (considered hereafter as the "propagule") from the apical, intermediate and basal portions of the stem (Fig.1, 2C). We measured the biomass (g fresh), length (cm) and distance between the two nodes (cm) of all propagules of *U. arrecta*.

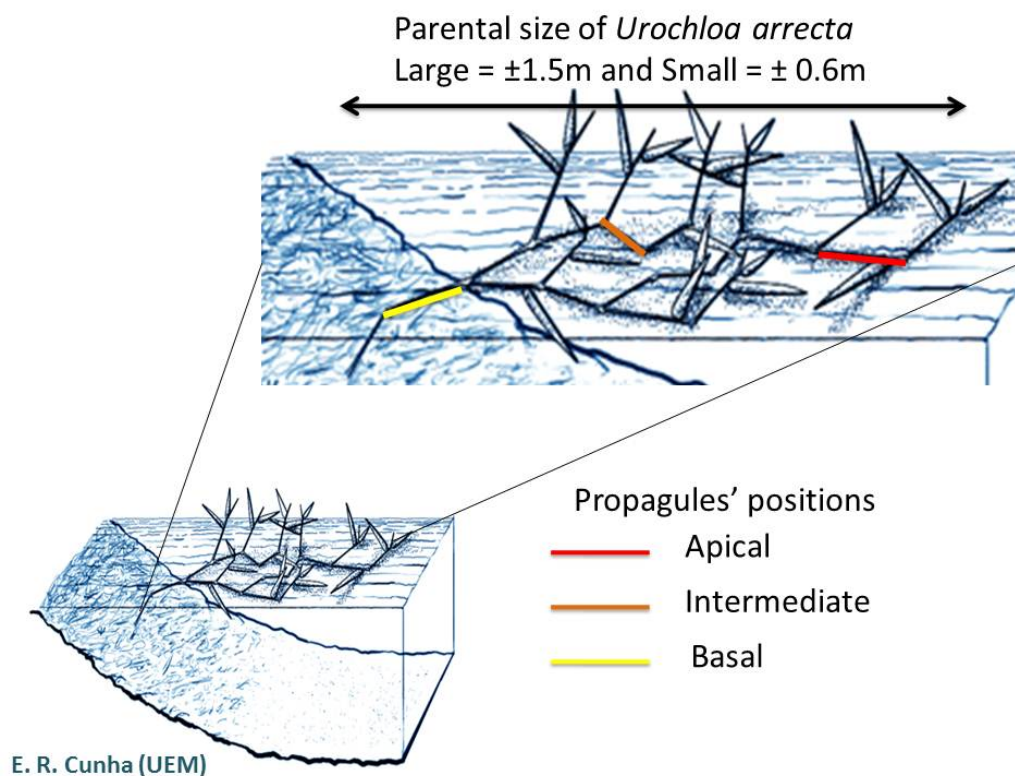


Figure 1. Scheme showing the parental size and propagules' positions of *U. arrecta* that we tested in this experiment. This is a modification of the original drawing by Eduardo Ribeiro da Cunha.

Propagules (apical, intermediate and basal originating from large and small parental' individuals) corresponding to each treatment were placed in trays (0,15x0,15x0,06m) with sediment (Fig. 2A-C). Each tray received one propagule and each treatment was replicated eight times totaling 48 trays (Fig. 2D, E). The trays were placed randomly in the greenhouse and maintained with water (2-4 cm depth), that was replaced whenever necessary.

After 37 days (see Fig. 2F, G), the propagules rooted and formed new sprouts thus we considered them as being established. We highlight that the propagules (composed of *U. arrecta* stems) do not grow, but they sprout new plants, what we used to gather our response variables. We removed each new sprout, washed them (Fig. 2H) and measured their lengths (cm; Fig. 2I) and total dry biomass (sprout + root; g DW). We measured DW after drying the plant material in an oven at 80°C until constant weight.

2.2.1 Data Analyses

The effect of parental size (large or small) and position (apical, intermediate and basal) on the biological attributes of this exotic species (new sprout length and total biomass) was tested with a two-way Analysis of Variance (ANOVA). The normality and homoscedasticity of the data were tested using Shapiro-Wilk and Levene tests, respectively. We used as predictor variable the two categories: parental size (large or small) and the propagule position (apical, intermediate and basal), and as response variables the average value per tray of the invasive species' sprout length and sprout dry mass. We needed to use average values because we used a propagule of *U. arrecta* with two nodes (Fig. 2C) and most of them produced two sprouts (one in each node; see Fig. 2H).

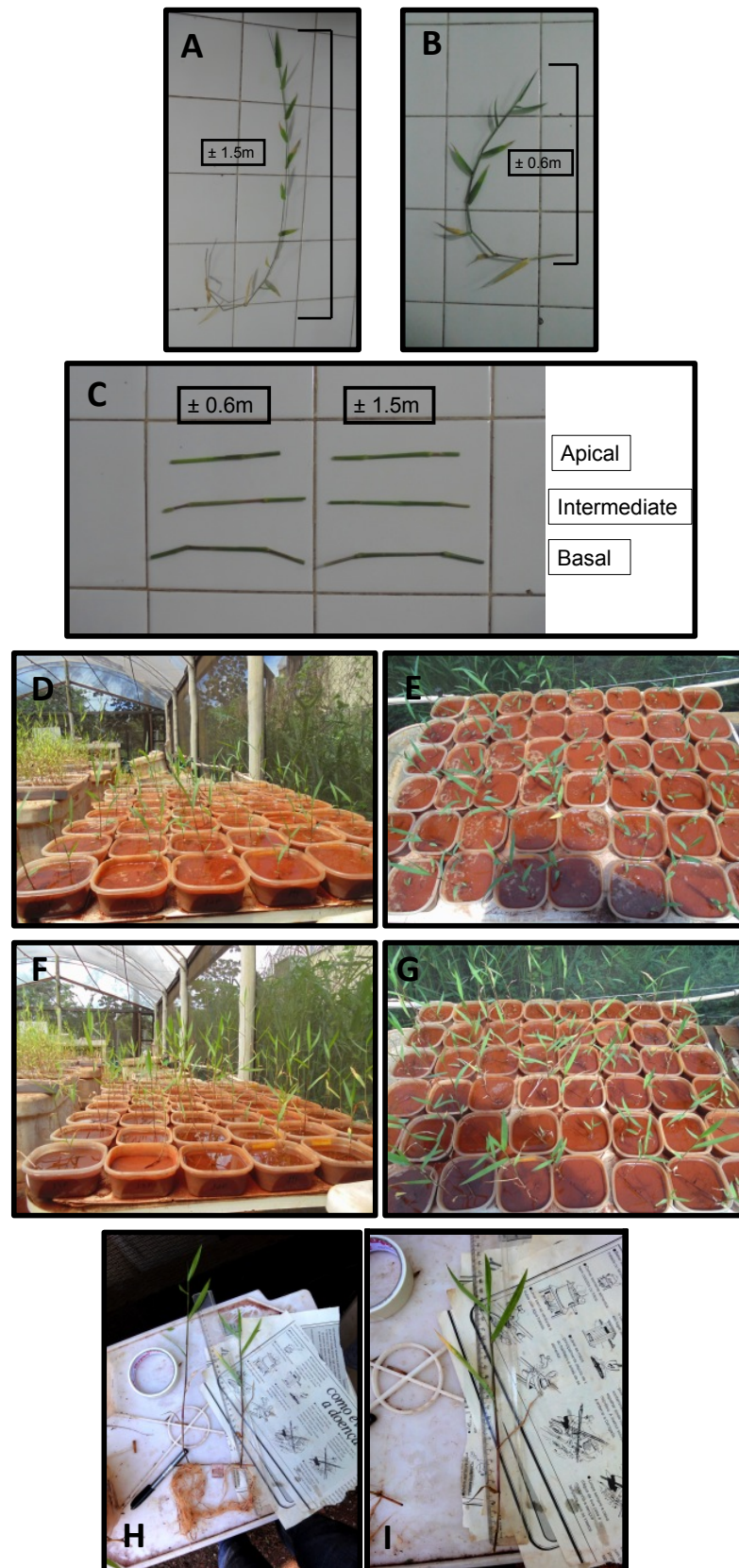


Figure 2. Pictures of parental size and propagules' positions of *U. arrecta* (A, B and C). *Urochloa arrecta*'s develop after 10 days (D and E) that the experiment started and in the end after 37 days (F and G). New sprouts of *Urochloa arrecta* generated of basal position from large individual (H) and the new sprout's length been measure (I).

In addition, we tested if the propagule regeneration success of *U. arrecta* was related to the propagule biomass from large (older) and small (younger) parental plants. For this purpose, we first used a Pearson correlation analysis to evaluate the bivariate relationships between the predictor variables (propagule's biomass, propagule's length and distance between the nodes). Considering that the three variables were significantly correlated (biomass x length: $r = 0.51$; $P < 0.001$; biomass x distance between the nodes: $r = 0.77$; $P < 0.001$; length x distance between the nodes: $r = 0.64$; $P < 0.001$), we decided to use only the propagule's biomass as predictor variable, because this variable better represents the amount of reserves required for a new generation. Then, to test if the propagule regeneration success of *U. arrecta* was related to the propagule biomass, we employed simple regressions between the propagule biomass and total biomass of new sprouts for large and small parental plants separately. We carried out these analyses separately for each group because the ANOVA two way indicated that the parental size of the plant had significant effect on new sprouts formation (see Results). In this analysis the data were log transformed to support the normality assumption. Statistical analysis ANOVA two-way was performed using the program R environment (R development Core Team 2011) with 10000 randomizations and simple regressions were performed using the program STATISTICA 7.0 (StatSoft, Inc. 2007). We considered for all statistical analyses $P < 0.05$ as significant.

2.3 RESULTS

The sprouts generated by different propagules reached an average of $29.73 \pm 9.6\text{cm}$ ($\pm\text{SD}$ – Standard deviation) of length and $0.67 \pm 0.28\text{g}$ ($\pm\text{SD}$) of total biomass after 37 days. The two-way ANOVA showed a significant difference in the length and biomass of sprouts generated by parental plants of different sizes (small and large;

Table 1; Fig. 3). The propagules produced by large parental plants resulted in lengthier sprouts (Fig. 3A) with higher biomass (Fig. 1B), compared with propagules produced by small parental plants.

Table 1. Two-way ANOVA results for effect of parental propagule size (large and small plants) and position (apical, intermediate and basal portions) on sprout length and total biomass.

	DF	<i>F</i>	<i>P</i>
Sprout length (cm)			
Size	1	19.09	<0.001
Position	2	0.82	0.46
Size * Position	2	0.92	0.41
Total Biomass (g)			
Size	1	66.07	<0.001
Position	2	0.38	0.69
Size * Position	2	1.76	0.18

However, the position of the propagules in the parental plant (apical, intermediate and basal) did not affect the length and total biomass of new sprouts of the exotic species (Table 1; Fig. 3). The interaction between size and position was not significant (Table 1).

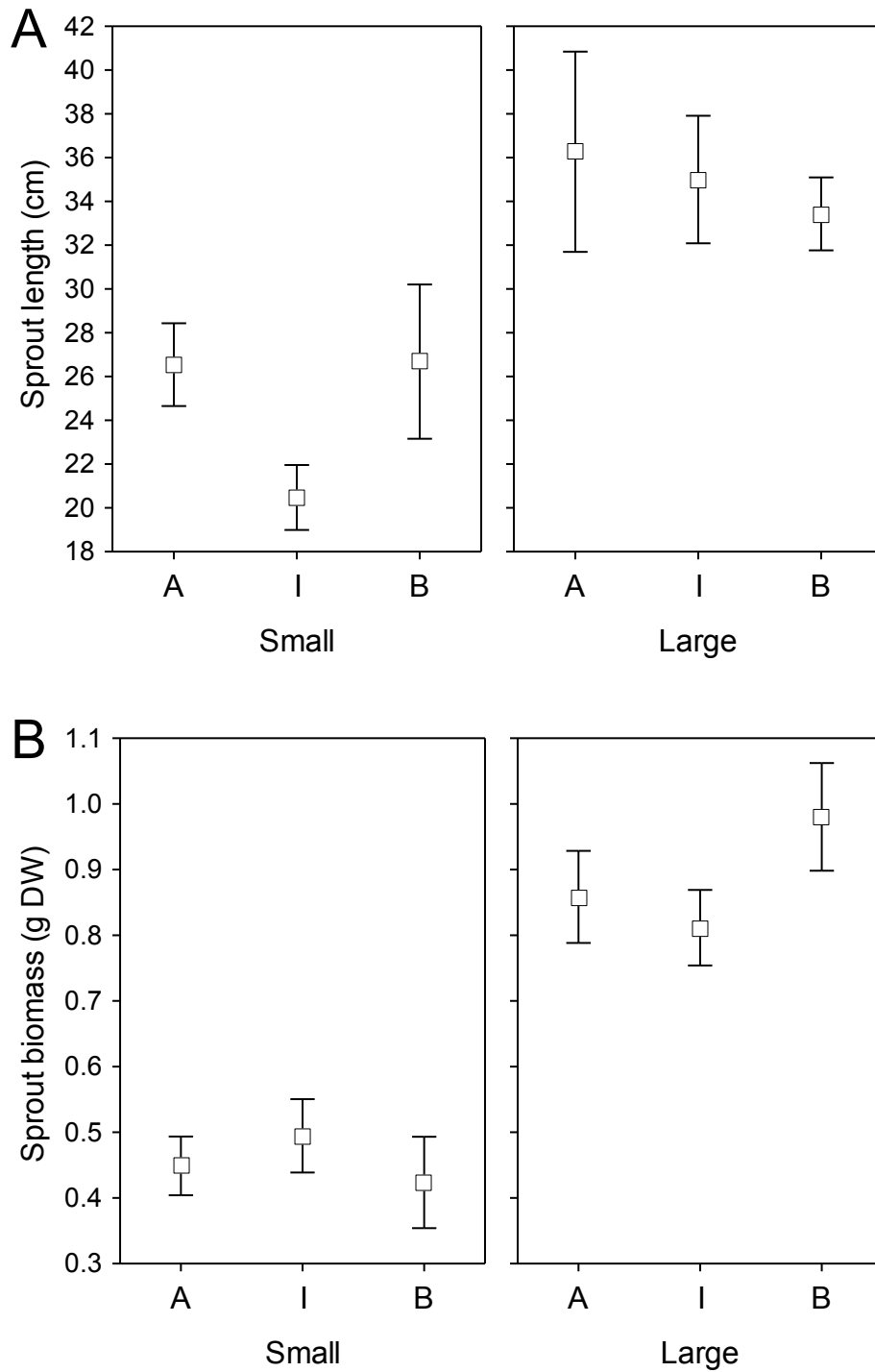


Figure 3. Mean (\pm SE) length (A) and biomass (B) of *U. arrecta*'s new sprouts in relation to parental size (large and small plants) and position from which the fragment originates (apical-A, intermediate-I and basal-B).

The effects of propagule biomass on new sprouts biomass differed between small and large parental propagules. The simple regression between the propagule

biomass and biomass of new sprouts showed a significant and positive relationship for propagules of small parental plant size ($R^2 = 0.19$, $P = 0.03$; Fig. 4A). On the other hand, this relationship was not significant for propagules of large parental plant size ($R^2 = 0.001$, $P = 0.89$; Fig. 4B).

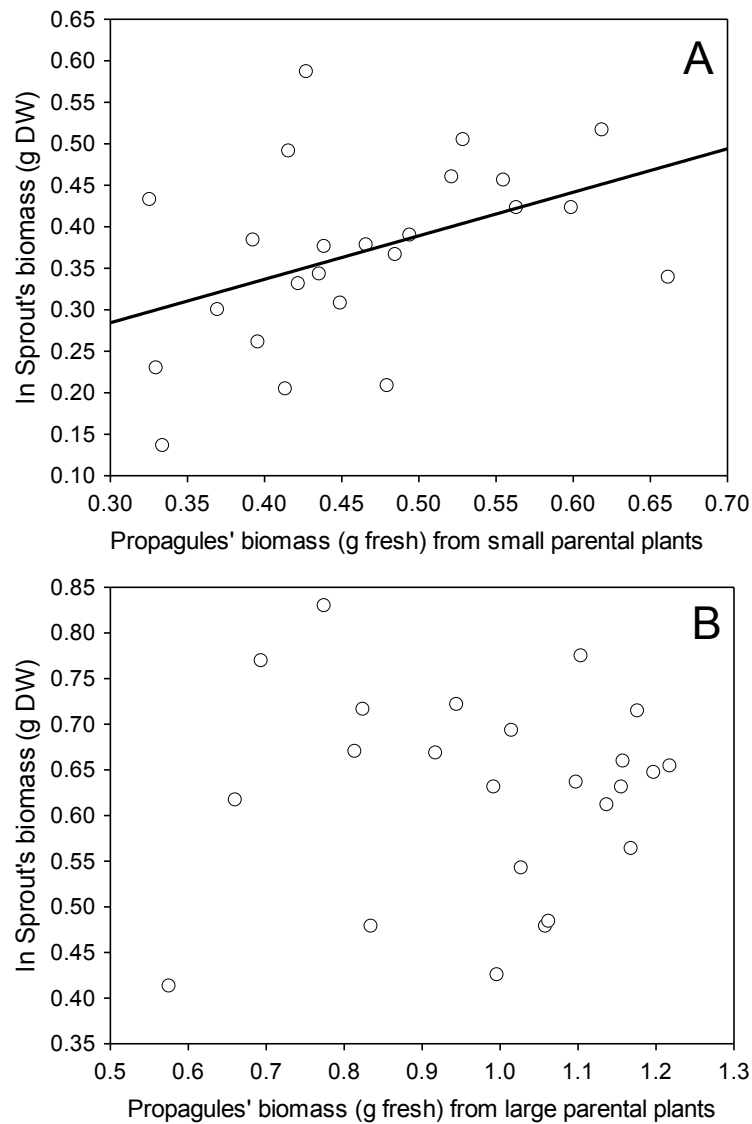


Figure 4. Relationship between *U. arrecta*' sprout biomass (g) and propagule biomass came from small (A) and large parental size (B).

2.4 DISCUSSION

Our results showed that the development of sprouts of the exotic species *Urochloa arrecta* depended on the size of the parental plant (larger plants generated heavier sprouts), what corroborates our first hypothesis. However, sprout development did not depend on their origin in the parental plant (i.e., apical, intermediate or basal portions). Thus, our second hypothesis was rejected. In regard to our third hypothesis, we found mixing outcomes: propagule biomass affected positively new sprouts biomass for propagules from small sized parental plants, but the relation was not significant for large parental plants.

Investigations conducted with other species of terrestrial and aquatic plants have shown that vegetative propagules (e.g., rhizomes, buds and tubers) with higher biomass regenerate more successfully than propagules with lower biomass (Bowes et al. 1979; Weber 2011; Deng et al. 2013). Smaller turions also have been shown to limit long-term survival of offspring (e.g., Van and Steward 1990). So, our results that larger parental individuals (which generate propagules with higher biomass) produced more developed sprouts in terms of length and biomass than smaller parental individuals (which generate propagules with lower biomass) reinforce the results obtained by the authors above.

The vegetative reproduction of *U. arrecta* in the field is probably more important than sexual reproduction, what is a common characteristic in Poaceae (Benson and Hartnett 2006; Ott and Hartnett 2011; Kellogg 2015). Through new sprouts of vegetative reproduction, plants are able to respond rapidly to environmental conditions what leads to high resilience following herbivory, drought, fire or other disturbances. This high resilience can contribute to population persistence in variable environments (Ott and Hartnett 2011), what likely occurs with this invasive species. In

addition, *U. arrecta* has long floating horizontal stems with nodes and internodes that allow it to spread and cover extensive water surface areas, as observed for other species of the same family (Deng et al. 2013). Each node and internode is able to produce roots, new stems and leaves (as we observed in our experiment), increasing the plant reproductive success.

The greater biomass in the new *U. arrecta* sprouts originated from greater parental individuals may be due to the high amount of nutrient reserves stored by older individuals (in this case represented by large parental individuals) in their tissues (e.g., Chapin III et al. 1990). Indeed, there is a higher concentration of starch and glucose in older asexual reproductive structures, such as rhizomes (Klimeš et al. 1999) and maybe the same may occur in stems. Carbohydrate, starch and minerals stored in the nodes have a direct effect on the supply of nutrients to the vegetative reproduction (Chapin III et al. 1990; Klimeš et al. 1999) resulting in larger and more viable sprouts. The form in which carbohydrate, starch and minerals are reserved to be used in vegetative reproduction varies among different species (Chapin III et al. 1990). For example, in aquatic plants there are specific organs to store carbohydrates, such as tubers in *Potamogeton pectinatus* L., turions in *Potamogeton crispus* L. and the base of stems in the water hyacinth *Eichhornia crassipes* Mart. (Solms) (Madsen 1991). Thus, our findings indicate that reserves that occur in stems and/or nodes of *U. arrecta* are also important for successful asexual reproduction of this exotic invasive species.

Urochloa arrecta is a species that can thrive even in habitats with low concentration of nutrients and organic matter (Fasoli et al. 2015). This feature may also favor the storage of reserves in its nodes, since species adapted to low availability of resources accumulate large nutritional reserves to the generation of new individuals (Chapin III et al. 1990). Considering the accumulation of nutrient reserves, shoots

usually perform photosynthesis and export carbohydrates to storage organs (Owens and Madsen 1998). The stored carbohydrates are used during periods of high environmental stress, and they can provide energy for plant regrowth (Owens and Madsen 1998; Kenzo et al. 2013).

Propagule biomass and consequently the reserve present in the nodes, played a minor role when compared with the propagule origin, i.e., if they came from small or large parental plants. Actually, the propagule biomass affected positively the development of new sprouts only for propagules from small parental size (See Fig. 2). For large parental plants, it seems that sprouts regeneration does not depend of propagule biomass, as demonstrated by our simple regression results. The difference of the effects of propagule biomass on success of *U. arrecta* by parental size, probably occurs because of the variation of the fresh biomass of propagules used in our experiment (0.32g to 0.66g for small parental plants and 0.57g to 1.21g for large ones). In this sense, the regenerative capacity of propagules from large parental plants may possibly has reached a saturation point, above which the regeneration remains constant (see Fig. 2). The reason to find significant effects on propagule biomass on its success only when propagule originates from small parental plants is likely due to the fact that these plants are still investing in growth (through hormones), while the larger ones probably come from parental plants which are no longer investing in growth, but in reproduction.

Investigations testing the vegetative reproduction of plants have found that propagules originated in the apical portion of stems are the ones with the most successful development (Riis et al. 2009). Experiments carried with *U. arrecta* resulted in differences in the propagules' regeneration of apical, intermediate and basal parts, with the apical fragments having the biggest sprouts compared to the basal ones in

response to desiccation (Michelan et al. 2010b). However, our results showed that propagule's viability did not depend on their position in the parental plant, i.e., regeneration did not differ among apical, intermediate or basal fragments in normal situation (without stress, like desiccation). It has been shown that seasons influence regeneration features of macrophytes (Vári 2013) and maybe the development of experiments in different periods of the year along with stress conditions, may explain differences between ours and other results (e.g., Michelan et al. 2010b). Although this is a speculation, our results suggest that asexual reproduction by propagules in *U. arrecta* occurs idiosyncratically, and this is a matter of concern because it suggests that any *U. arrecta*'s propagule can regenerate in lotic and/or lentic environments when the water levels are relatively constant, as simulated in our experiment.

In short, we found that the size of the parental individual is an important determinant of the development of new sprouts of this invasive species. Also, propagule biomass has a positive and significant influence in the success of *U. arrecta* only for propagules from smaller parental plants. Thus, in the future, experimental studies using *U. arrecta*'s propagules and other species of Poaceae to test hypotheses about the success of invasion should take into consideration the parental plants size that generated the propagules and the propagule' biomass. These procedures are important for the interpretations of the data and for avoiding skewed results produced by experimental design errors.

Considering these results and due the quick development of *U. arrecta* in situations where even small propagules and with low biomass are able to generate new individuals (as observed in this study), it is possible to propose an alert to the management strategy for this exotic species when mechanical methods are used.

Because these methods usually produce many fragments, they can facilitate the spread of this exotic species by propagules dispersal in different types of aquatic environments.


REFERENCES

- Amorim SR, Umetsu CA, Camargo AFM (2015) Effects of a non-native species of Poaceae on aquatic macrophyte community composition: a comparison with a native species. *J Aquat Plant Manage* 53:191-196.
- Bakker ES, Sarneel J, Gulati RD, Liu Z, van Donk E (2013) Restoring macrophyte diversity in shallow temperate lakes: biotic versus abiotic constraints. *Hydrobiologia* 710:23–37.
- Barrat-Segretain MH, Cellot B (2007) Response of invasive macrophyte species to drawdown: The case of *Elodea* sp. *Aquat Bot* 87:255–261
- Benson EJ, Hartnett DC (2006) The role of seed and vegetative reproduction in plant recruitment and demography in tallgrass prairie. *Plant Ecol* 187:163–177.
- Bowes GE, Van TK, Garrard LA, Haller WT (1979) Adaptation to low light levels by hydrilla. *J Aquat Plant Manage* 15:32-35
- Carniatto N, Thomaz SM, Cunha ER, Fugli R, Ota RR (2013) Effects of an Invasive Alien Poaceae on Aquatic Macrophytes and Fish Communities in a Neotropical Reservoir. *Biotropica* 45(6):747-754
- Chapin III FS, Schulze E-D, Mooney HA (1990) The ecology and economics of storage in plants. *Annu Rev Ecol Syst* 21:423–447
- Deng Z, Chen X, Xie Y, Li X, Pan Y, Li F (2013) Effects of size and vertical distribution of buds on sprouting and plant growth of the clonal emergent macrophyte *Miscanthus sacchariflorus* (Poaceae). *Aquat Bot* 104:121–126

- Fasoli JVB, Michelan TS, Thomaz SM (2015) Sediment composition mediates the invasibility of aquatic ecosystems by a non-native Poaceae species. *Acta Limnol Brasil* 27(2):165-170
- 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 Limnol Brasil* 25:202-209
- Hartnett DC (1990) Size-dependent allocation to sexual and vegetative reproduction in four clonal composites. *Oecologia* 84:254-259
- Jiang J, An S, Zhou C, Guan B, Sun Z, Cai Y, Liu F (2009) Fragment propagation and colonization ability enhanced and varied at node level after escaping from apical dominance in submerged macrophytes. *J Integr Plant Biol* 51:308–315
- Kenzo T, Ichie T, Yoneda R, Tanaka-Oda A, Azani MA, Majid NM (2013) Ontogenetic Changes in Carbohydrate Storage and Sprouting Ability in Pioneer Tree Species in Peninsular Malaysia. *Biotropica* 45:427-433
- Klimeš L, Klimešová J, Cízková H (1999) Carbohydrate storage in rhizomes of *Phragmites australis*: the effects of altitude and rhizome age. *Aquat Bot* 64:105-110.
- Kellogg EA (2015) Flowering Plants. Monocots: Poaceae. Springer International Publishing Switzerland
- Langeland KA, Sutton DL (1980) Regrowth of hydrilla from axillary buds. *J Aquat Plant Manage* 18:27–29
- Madsen JD (1991) Resource allocation at the individual plant level. *Aquat Bot* 41:67-86
- Madsen JD, Smith DH (1999) Vegetative spread of dioecious Hydrilla colonies in experimental pounds. *J Aquat Plant Manage* 37:25-29
- Méndez M, Obeso JR (1992) Size-dependent reproductive and vegetative allocation in *Arum italicum* (Araceae). *Can J Bot* 71:309-314

- Michelan TS, Thomaz SM, Mormul RP, Carvalho P (2010a) Effects of an exotic invasive macrophyte (tropical signalgrass) on native plant community composition, species richness and functional diversity. *Fresh Biol* 55:1315-1326
- Michelan TS, Thomaz SM, Carvalho P, Rodrigues RB, Silveira MJ (2010b) Regeneration and colonization of an invasive macrophyte grass in response to desiccation. *Nat & Conserv* 8:133-139
- Ogdahl ME, Steinman AD (2015) Factors influencing macrophyte growth and recovery following shoreline restoration activity. *Aquat Bot* 120:363–370.
- Ott JP, Hartnett DC (2011) Bud production and dynamics of flowering and vegetative tillers in *Andropogon gerardii* (Poaceae): The role of developmental constraints. *Am J Bot* 98(8): 1293–1298.
- Owens CS, Madsen JD (1998) Phenological studies of carbohydrate allocation in *Hydrilla*. *J Aquat Plant Manage* 36:40-44
- Pieterse AH, Murphy KJ (1990) *Aquatic Weeds: The Ecology and management of Nuisance Aquatic Vegetation*. Oxford Science Publications, Oxford
- Pott VJ, Pott A, Lima LCP, Moreira SN, Oliveira AKM (2011) Aquatic macrophyte diversity of the Pantanal wetland and upper basin. *Braz J Biol* 71: 255–263
- R Core Team (2011) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing: Vienna. Available from: <<http://www.R-project.org/>>.
- Riis T, Sand-Jensen K (2006) Dispersal of plant fragments in small streams. *Fresh Biol* 51:274–286
- Riis T, Madsen TV, Sennels RSH (2009) Regeneration, colonisation and growth rates of allofragments in four common stream plants. *Aquat Bot* 90:209–212

- Santamaría L (2002) Why are most aquatic plants widely distributed? Dispersal, clonal growth and small-scale heterogeneity in a stressful environment. *Acta Oecol* 23:137–154
- Sato T (2002) Size-dependent resource allocation among vegetative propagules and male and female functions in the forest herb *Laportea bulbifera*. *OIKOS* 96:453–462
- StatSof Inc (2007) STATISTICA. Data analysis software system. Version 8.0. Available from: <www.statsof.com>.
- Van TK, Steward KK (1990) Longevity of monoecious hydrilla propagules. *J Aquat Plant Manage* 28:74–76.
- Vári A (2013) Colonization by fragments in six common aquatic macrophyte species. *Fundam Appl Limnol* 183(1):15–26
- Weber E (2011) Strong regeneration ability from rhizome fragments in two invasive clonal plants (*Solidago canadensis* and *S. gigantea*). *Biol Invas* 13:2947–2955
- Wu Z, Zuo J, Ma J, Wu J, Cheng S, Liang W (2007) Establishing submerged macrophytes via sinking and colonization of shoot fragments clipped off manually. *Wuhan Univ J Nat Sci* 12: 553–557
- Xie D, Zhou H, Zhu H, Ji H, Li N, An S (2015) Differences in the regeneration traits of *Potamogeton crispus* turions from macrophyte- and phytoplankton-dominated lakes. *Sci Rep* 5:12907, DOI: 10.1038/srep12907.



É improvável que espécies de plantas nativas recolonizem ambientes densamente ocupados por exóticas invasoras.

3 É IMPROVÁVEL QUE ESPÉCIES DE PLANTAS NATIVAS RECOLONIZEM AMBIENTES DENSAMENTE OCUPADOS POR EXÓTICAS INVASORAS

RESUMO

A resposta das plantas nativas à competição com invasoras depende da densidade dessas últimas e da capacidade dessas espécies em competir por recursos, predominantemente pela aquisição de nutrientes ou de luz. Nesse trabalho testamos a influência da biomassa da espécie exótica invasora *Urochloa arrecta* sobre o estabelecimento e colonização de duas espécies nativas de macrófitas aquáticas. Testamos as hipóteses de que (i) os efeitos da competição entre *U. arrecta* e as macrófitas nativas *Pontederia cordata* e *Leersia hexandra* são dependentes da densidade e (ii) que essas espécies respondem de forma distinta à essa interação competitiva. Os experimentos foram realizados em uma casa de vegetação e *in situ*, no reservatório de Rosana (PR). Na casa de vegetação, a biomassa de *U. arrecta* foi manipulada em 30 bandejas com densidades variando entre 0 e 30 propágulos. Após o estabelecimento da espécie exótica, adicionamos um propágulo de *P. cordata* e um de *L. hexandra* em cada bandeja. *In situ*, em 36 locais com diferentes densidades de *U. arrecta*, um propágulo de *P. cordata* foi plantado em cada local. Após um ano do experimento na casa de vegetação e 90 dias do experimento *in situ*, as biomassas das espécies nativas e invasora foram mensuradas. Em ambos os experimentos a biomassa e o comprimento das plantas nativas decresceram com o aumento da biomassa da espécie exótica, demonstrando que a competição entre *U. arrecta* e as nativas é dependente da densidade da espécie exótica. A biomassa de *P. cordata* decresceu mais rapidamente do que a biomassa de *L. hexandra* com o aumento da biomassa de *U. arrecta*. A relação raiz:parte aérea de *L. hexandra* decresceu com o aumento da biomassa de *U. arrecta*, mas o contrário foi observado para *P. cordata*. Esses resultados indicam que as espécies nativas apresentam estratégias diferentes em relação à competição por nutrientes ou luz quando interagem com *U. arrecta*. O forte efeito competitivo de *U. arrecta* em elevados valores de biomassa e as respostas diferentes das espécies nativas ajudam a explicar um decréscimo da diversidade das macrófitas nativas observado *in situ*. Os resultados também sugerem que, em um cenário de predominância de espécies exóticas (invasão bem sucedida), a reocupação por espécies nativas é improvável de ocorrer naturalmente e sem intervenções humanas que reduzam a biomassa de exóticas.

Palavras-chave: Competição, macrófitas aquáticas, Poaceae, densidade

3.1 INTRODUÇÃO

Em geral, apenas uma fração das espécies introduzidas se estabelecem com sucesso e também uma fração delas apresentem crescimentos populacionais a ponto de se tornarem “invasoras” (Levine, 2008; Davis, 2009). Porém, quando se tornam invasoras, podem reduzir a riqueza e abundância de espécies nativas (Madsen et al., 1991; Daehler e Strong, 1994; Roberts et al., 1999, Michelan et al., 2010a). Adicionalmente, podem até mesmo alterar as condições ambientais dos locais invadidos (Pyšek et al., 2008; Strayer, 2010) causando danos ecológicos e econômicos (Richardson e Pyšek, 2008).

Os impactos das espécies invasoras sobre as nativas dependem, em grande parte, de suas capacidades em competir por recursos (Seabloom et al., 2003). A competição é uma importante interação biológica que influencia a estrutura e desenvolvimento de comunidades vegetais (Kaier et al., 2013), que respondem de forma variada dependendo das condições abióticas e da densidade das populações (Gopal e Goel, 1993). Como resultado direto da competição com espécies invasoras, ecossistemas invadidos podem apresentar redução da diversidade e mudanças da composição de espécies em escalas locais e regionais (Powell et al., 2011, 2013; Michelan et al., 2013). Os impactos de uma invasora são maiores caso essa espécie colonize algum habitat antes do que as nativas, conforme previsto pelo modelo da “preempção competitiva” (Grace, 1987), também conhecido como “modelo da florística inicial de preferência” (Krebs, 2009). Segundo esse modelo, espécies que ocupam primeiro um habitat alteram as condições locais deixando-as inadequadas para germinação, desenvolvimento e crescimento de outras espécies (Grace 1987).

Os resultados da competição entre plantas podem refletir se a mesma ocorre predominantemente pela aquisição de nutrientes (“competição de raízes”) ou de luz (“competição aérea”). As raízes e a parte aérea das plantas adquirem diferentes recursos

do ambiente e por isso alguns estudos tentam separar os efeitos da competição de cada uma dessas partes (Wang et al., 2008; Kiaer et al., 2013; Richer e Gross, 2013). Um dos métodos de avaliar qual órgão encontra-se mais envolvido na competição consiste em usar a razão entre a biomassa de raiz e a biomassa aérea (Robinson et al., 2010). Elevados valores dessa razão indicam que a competição por nutrientes e água (pela raiz) é mais importante, enquanto menores valores indicam maior competição por luz pelas porções aéreas (Wang et al., 2008; Craine e Dybzinski 2013; Kiaer et al., 2013; Richer e Gross, 2013).

Plantas aquáticas invasoras também podem competir tanto por nutrientes como por luz (Madsen et al., 1991; Bunn et al., 1998). Espécies da família Poaceae, como por exemplo, *Brachiaria mutica*, *Glyceria maxima* e *Hymenachne amplexicaulis* que são descritas como altamente invasivas em vários ecossistemas aquáticos (Bunn et al., 1998; Bell et al., 2011; Mugwedi et al., 2015), em geral possuem maiores efeitos competitivos do que espécies pertencentes a outros grupos, como herbáceas e leguminosas (Kiaer et al., 2013). Esse também é o caso de *Urochloa arrecta* (Hack. ex T. Durand & Schinz) Morrone & Zuloaga, nativa da África, que vem ocupando vários ecossistemas aquáticos tropicais e subtropicais. Particularmente, esta espécie está invadindo e causando impactos ecológicos em diferentes ecossistemas aquáticos brasileiros (Pott et al., 2011; Amorim et al., 2015). *Urochloa arrecta* é considerada uma espécie agressiva que forma bancos com elevada biomassa (Michelan et al., 2010a; Pott et al., 2011; Fernandes et al., 2013), regenera-se rapidamente após distúrbios (Michelan et al., 2010b) e se estabelece até em ambientes relativamente oligotróficos, compostos por substrato arenoso (Fasoli et al., 2015). Apesar dos reconhecidos efeitos negativos sobre os atributos das comunidades de macrófitas nativas (Michelan et al., 2010a; Fernandes et

al., 2013), o efeito *U. arrecta* sobre espécies individuais de macrófitas ainda é incipiente.

Apesar da reconhecida importância da densidade para o resultado da competição entre duas ou mais espécies, vários trabalhos realizados com plantas invasoras não considera os efeitos dependentes da densidade (ver Thomaz et al., 2015). A coexistência em condições naturais pode ser propiciada por vários mecanismos, tais como, distúrbios e compromissos entre capacidade competitiva e capacidade de dispersão (Grime, 1973; Connell, 1978). Mesmo assim, os efeitos competitivos de espécies invasoras que ocorrem em altas densidades podem ser suficientemente intensos para que, pelo menos em escalas locais, as espécies nativas sejam excluídas por competição (Madsen et al., 1991; Thomaz e Michelan, 2011). No entanto, pouco se conhece sobre os limites de biomassa de macrófitas invasoras (incluindo *U. arrecta*) toleráveis para o desenvolvimento de espécies nativas de macrófitas. Assim, é importante avaliar a interação competitiva com espécies que coocorrem com a invasora em diferentes abundâncias no ambiente natural e os limites de biomassa da invasora a partir dos quais as nativas são eliminadas por competição. Estudos dessa natureza ajudariam a identificar as espécies nativas com maiores capacidades de recolonizar ambientes previamente ocupados (e dominados) por espécies invasoras.

Nesse trabalho investigamos a influência da biomassa de *U. arrecta* sobre o estabelecimento e colonização de duas espécies nativas de macrófitas (*Pontederia cordata* L. e *Leersia hexandra* Sw.) e verificamos se os efeitos competitivos sobre elas diferem. Primeiro, desenvolvemos um experimento em casa de vegetação para testar os efeitos da espécie invasora sobre o acúmulo de biomassa e sobre a relação raiz:parte aérea (associados à aquisição de recursos) das duas espécies nativas. Em seguida, com o objetivo de testar a validade dos nossos dados experimentais para situações reais, repetimos o experimento com uma das espécies (*P. cordata*) em manipulações *in situ*.

Testamos as hipóteses de que (i) os efeitos da competição entre *U. arrecta* e as macrófitas nativas *P. cordata* e *L. hexandra* são dependentes da densidade da invasora e (ii) que essas espécies respondem de forma distinta à essa interação competitiva. A primeira hipótese baseia-se no fato de que os efeitos de *U. arrecta* sobre a diversidade de espécies nativas é dependente da densidade (Michelan et al., 2010a). A segunda hipótese foi postulada porque estudos prévios mostraram que as probabilidades de coocorrências entre espécies de macrófitas nativas e *U. arrecta* são espécie-específica (Thomaz e Michelan, 2011). Nossa expectativa é de que os efeitos de *U. arrecta* sejam mais intensos em *L. hexandra*, pois ambas são morfologicamente mais semelhantes entre si do que com *P. cordata* e pertencerem à mesma família. Consequentemente, devem usar recursos de forma mais semelhantes, o que intensifica a competição. Por pertencer à família Poaceae, que tem provocado os maiores impactos ecológicos entre as plantas invasoras (Kiaer et al., 2013), acreditamos que o uso de *U. arrecta* como planta modelo em nossos estudos contribua para uma visão mais ampla em relação aos impactos de plantas exóticas sobre populações de espécies nativas individuais. As conclusões obtidas por nossa investigação devem ser de especial interesse para ecossistemas aquáticos Neotropicais uma vez que estudos sobre invasões são incipientes nesses ambientes comparativamente aos ecossistemas terrestres e aquáticos temperados (Lowry et al., 2013; Thomaz et al., 2015).

3.2 MATERIAL E MÉTODOS

Para testar a capacidade de espécies nativas de macrófitas aquáticas se estabelecer em locais com diferentes biomassas (densidades) de *U. arrecta*, foram realizados três experimentos empregando um delineamento aditivo (Gibson et al., 1999), dois na casa de vegetação *Oikos* da Universidade Estadual de Maringá e outro *in*

situ no reservatório de Rosana, Paraná. O experimento com delineamento aditivo é adequado para responder nossas perguntas por que ele permite identificar se uma espécie (no nosso experimento, a invasora) afeta o crescimento de outras espécies (em nosso experimento, as nativas) e/ou se a intensidade da competição entre espécies depende da densidade (Gibson et al., 1999).

3.2.1 Experimento na casa de vegetação

Para o experimento na casa de vegetação foram utilizadas as macrófitas aquáticas *U. arrecta* (exótica), *P. cordata* e *L. hexandra* (nativas). As macrófitas foram coletadas 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) e levadas para a casa de vegetação.

Na casa de vegetação, a biomassa de *U. arrecta* foi manipulada em bandejas (0,30 x 0,37 x 0,14 m) com densidades de 0, 5, 10, 15, 20, 25 e 30 indivíduos plantados por bandeja, com cinco réplicas para cada tratamento, totalizando 35 bandejas. As bandejas foram preenchidas até a metade com sedimento e mantidas com uma lâmina de água de 3-5 cm. A reposição com água de torneira foi feita sempre que necessário. Propágulos (com dois nós cada um) de *U. arrecta* foram plantados para atingir as densidades dos tratamentos mencionados acima. Após 200 dias da introdução dos propágulos da espécie exótica (tempo suficiente para o estabelecimento), um indivíduo (propágulo) de *P. cordata* e *L. hexandra* foram adicionados, cada um próximo a uma extremidade de cada uma das 30 bandejas. Essa distância foi suficiente para que as duas espécies nativas não interagissem, pois as raízes e tampouco as folhas se tocaram, conforme constatamos em experimentos prévios. Assim, os efeitos observados sobre as espécies nativas foram decorrentes da interação com a espécie invasora.

Todas as unidades experimentais foram aleatorizadas dentro da casa de vegetação.

O experimento foi encerrado após três meses da introdução das duas espécies nativas. O comprimento de *P. cordata* e a média do comprimento dos brotos gerados por *L. hexandra* foram mensurados com fita métrica (cm). Logo em seguida, a biomassa de cada uma das três espécies (nativas e a exótica) foi separada, lavada para a remoção do sedimento e as raízes foram separada das partes aéreas. Em seguida, elas foram embaladas e colocadas em estufa à 70°C até peso constante. Posteriormente, a massa seca de raiz e parte aérea de cada espécie foi pesada em balança com precisão de 0,01g. Ressalta-se que o desenho experimental desse trabalho simula uma situação em que a recolonização por espécies de macrófitas aquáticas nativas ocorre após o estabelecimento de uma exótica invasora que é dominante em um dado ecossistema. Essa situação é comum em vários ambientes aquáticos Neotropicais (Michelan et al., 2010a; Amorin et al., 2015).

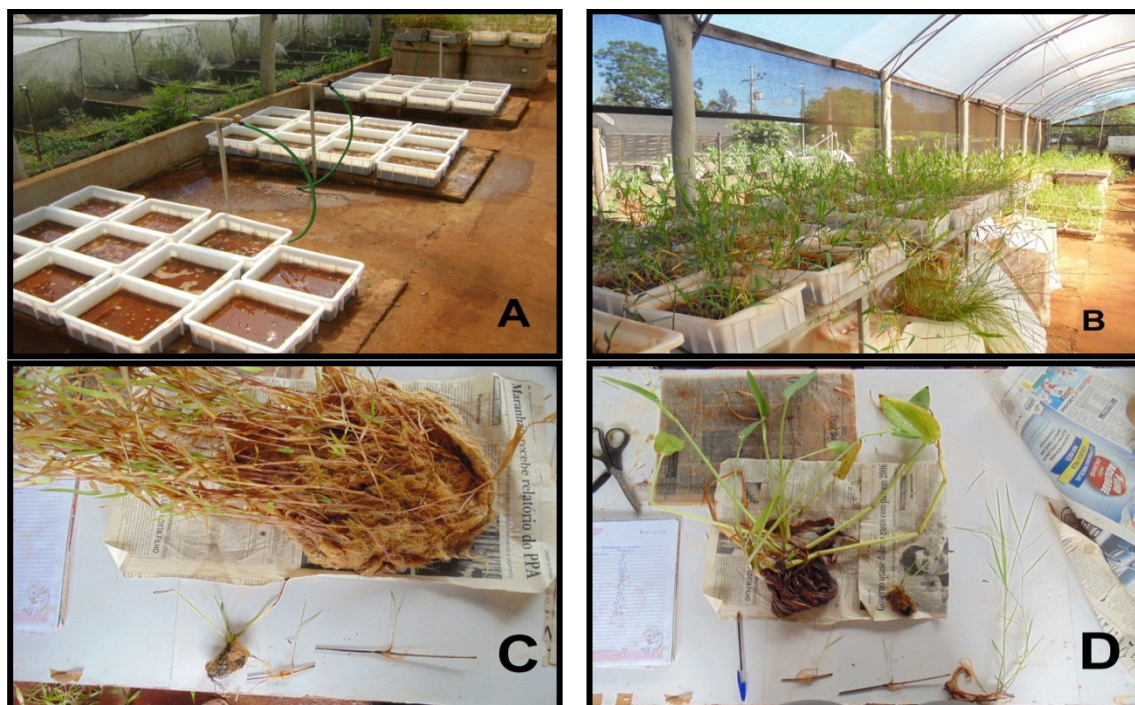


Figura 1. Fotos dos experimentos na casa de vegetação (A-D) e *in situ* (E-K). A e B – Começo e fim do experimento; C – na parte inferior da figura, *Pontederia cordata* e *Leersia hexandra* presentes no tratamento com alta densidade de *U. arrecta*; *Continua*.

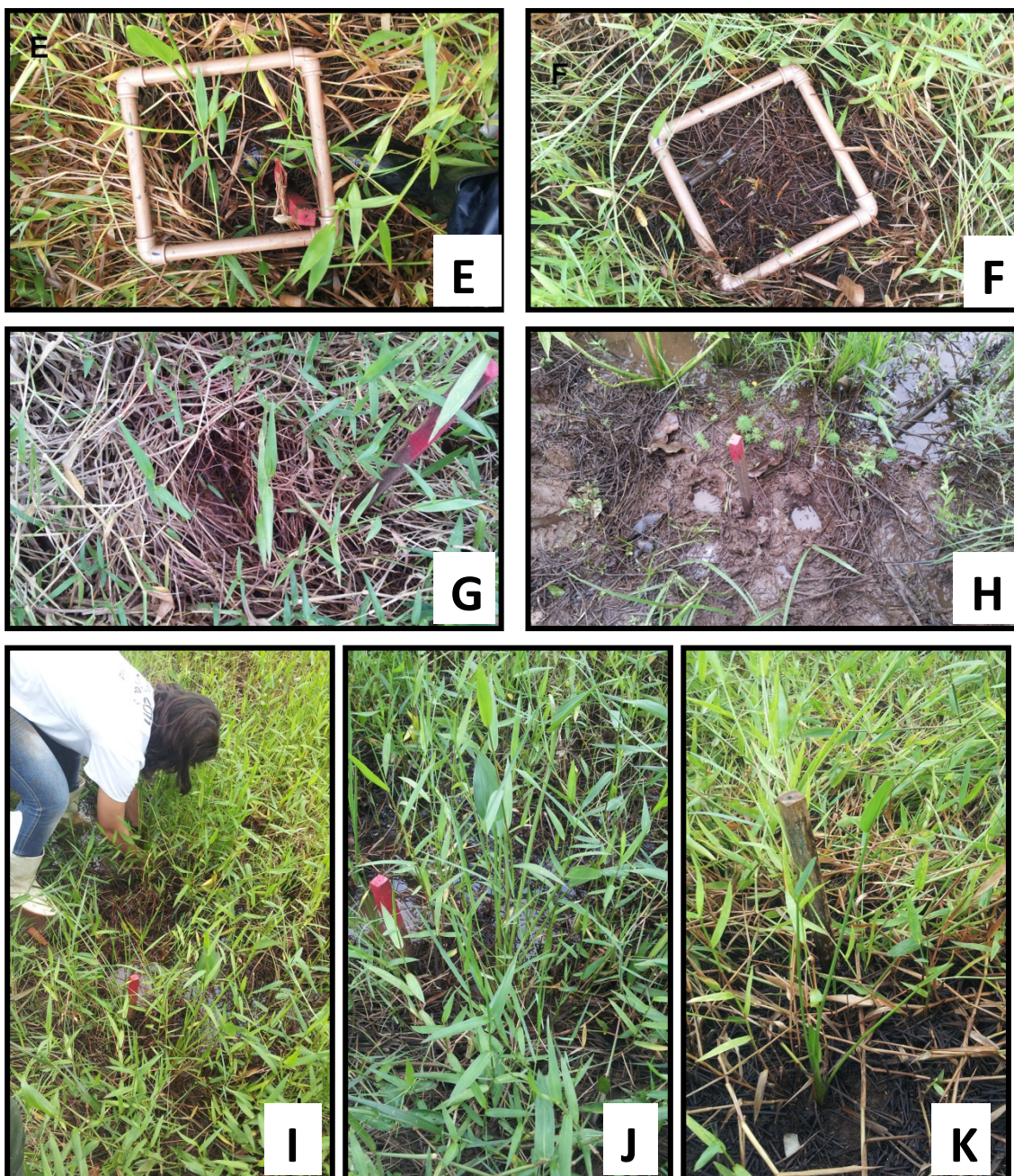


Figura 1. *Continuação* - D – Nativas que se desenvolveram sem (exemplares grandes) e com (exemplares menores) competição com a espécie invasora; E e F – Ponto *in situ* com a nativa e exótica se desenvolvendo e após a coleta da biomassa da espécie nativa e da invasora; G e H – Local com densidade moderada de *U. arrecta* e ausência da mesma e I, J e K – Espécie nativa e invasora co-ocorrendo no experimento realizado *in situ*.

3.2.2 Experimento *in situ*

O experimento *in situ* foi realizado em um dos braços do reservatório de Rosana (entre 22°39'19.29" S; 52°46'58.93" O – 22°40'27.19"S; 52°47'10.32" O e 22°39'32.42"

S; 52°46'36.52" O – 22°40'26.18" S; 52°46'47.43" O; Paraná– Brasil), próximo aos locais nos quais as macrófitas nativas foram coletadas para o experimento conduzido na casa de vegetação. Foram demarcados 50 pontos (quadrado de 0,09m² - 0,3 x 0,3m) com diferentes densidades de *U. arrecta*. Esses pontos foram identificados e demarcados com estacas e um propágulo de *P. cordata* foi plantado no local. Os propágulos de *P. cordata* foram coletados, trazidos para casa de vegetação e manipulados, retirando-se as folhas e aparando-se as raízes. Além disso, selecionamos os propágulos com pesos similares, evitando enviesamento dos resultados finais, pois o crescimento dos indivíduos pode ser afetado pelos seus pesos iniciais. Após três meses de estabelecimento da espécie nativa, somente 36 pontos apresentaram resultados que poderiam ser utilizados nesse trabalho, pois nos outros 14 pontos os propágulos de *P. cordata* sucumbiram em decorrência de herbivoria. O fato dos indivíduos de *P. cordata* terem sido acompanhados duas vezes por semana nos permitiu identificar que essas plantas foram realmente afetadas pela herbivoria e não pela competição com *U. arrecta*.

No final do experimento, em cada um dos 36 pontos foi coletado o indivíduo de *P. cordata* e as partes aéreas da espécie exótica presentes em uma área delimitada por um quadrado (Fig. 1E e F). Para cada ponto, as plantas pertencentes às duas espécies (exótica e nativa) foram lavadas e separadas, embaladas e colocadas em estufa à 70°C até peso constante. No final, a biomassa seca aérea de *U. arrecta* e a biomassa aérea e de raiz de *P. cordata* foram obtidas em balança com precisão de 0,01g.

3.2.3 Análise dos dados

Nos experimentos na casa da casa de vegetação e *in situ*, os efeitos do aumento da densidade de *U. arrecta* sobre a biomassa, comprimento e relação raiz:partes aéreas de *P. cordata* e *L. hexandra* (espécies nativas) foram testados utilizando-se análises de

regressão linear. Para tanto, os valores de biomassa total, comprimento e razão raiz:partes aéreas de *P. cordata* (para os experimentos na casa de vegetação e *in situ*) e de *L. hexandra* (na casa de vegetação) foram utilizados como variáveis respostas, enquanto os valores de biomassa de *U. arrecta* foram utilizados como variável explanatória. A intensidade do efeito competitivo foi avaliada utilizando os coeficientes angulares das relações entre traços das espécies nativas e biomassa de *U. arrecta* (Gibson et al., 1999).

No experimento *in situ*, o efeito da biomassa da espécie exótica sobre a biomassa de *P. cordata* foi testado através de regressão polinomial (segunda ordem). A opção pela análise não linear para a biomassa de *P. cordata* levou em conta a falta de linearidade dos dados. Como nosso objetivo era analisar a competição entre a espécie invasora e as nativas, bem como avaliar se essas respondiam de forma diferenciada ao efeito da competição, num cenário de dominância da exótica, optamos por remover o tratamento zero (ausência de invasora). Porém ressalta-se que as análises com esse tratamento são apresentadas no APÊNDICE A. Todas as análises estatísticas foram realizadas no programa STATISTICA 7.0 (StatSoft Inc. 2007).

3.2.4 Comparação dos resultados com aqueles obtidos na literatura

Para contrastar nossos resultados com aqueles obtidos na literatura, primeiro nós transformamos as correlações de Pearson (r) entre biomassa total da espécie exótica e biomassa total das nativas em tamanhos de efeito. Para tanto, a estatística d de Cohen foi utilizada (ver Borenstein et al., 2009): $d = 2r/\sqrt{1-r^2}$. A variância desse tamanho do efeito (V_d) é dada por: $V_d = 4V_r/(1-r^2)^3$, onde V_r é a variância de r ($V_r = (1-r^2)^2/n-1$), considerando um número n de amostras. Finalmente, d foi

transformada na estatística g de Hedges após multiplicar d por $j = 1 - (3/(4x(n - 2)) - 1)$. A variância de g foi estimada por $Vg = j^2 \times V_d$. Segundo, nós comparamos os valores de g estimados em nosso trabalho com os resultados da recente meta-análise realizada por Jauni e Ramula (2015). Essa meta-análise foi baseada em 75 estudos de competição entre espécies exóticas e nativas. Esses estudos (observacionais ou experimentais) avaliaram “o efeito da presença de uma dada espécie de planta exótica nos seguintes componentes de aptidão das espécies de plantas nativas” (Jauni e Ramula 2015): estabelecimento (e.g., germinação), taxa de crescimento, biomassa, sucesso reprodutivo e sobrevivência (ou mortalidade). Cinquenta e oito espécies exóticas foram incluídas e é importante notar que nenhum estudo com *Urochloa arrecta* foi utilizado nessa meta-análise, garantindo a independência dos resultados. Nós focalizamos nossa comparação com os resultados obtidos para biomassa, baseados em estudos com 19 espécies exóticas (principalmente da Ordem Poales) e 36 espécies nativas (ver Figura 1 do trabalho de Jauni e Ramula 2015). Os dados foram extraídos da Figura 1 do trabalho de Jauni e Ramula (2015) utilizando o programa MS Powerpoint e regra de três simples. Em geral, a abordagem de comparar quantitativamente os resultados obtidos em um experimento em particular com aqueles obtidos em meta-análises pode ser considerada um tipo de meta-análise acumulativa (Leimu e Koricheva et al., 2004). Nós utilizamos essa abordagem, portanto, para colocar nossos resultados em uma perspectiva mais ampla.

3.3 RESULTADOS

3.3.1 Experimento na casa de vegetação

No experimento na casa de vegetação, a biomassa das espécies nativas foi afetada negativamente pela biomassa da espécie exótica (Fig. 2) e a biomassa de ambas

as espécies nativas decresceu linearmente com o aumento da biomassa de *U. arrecta* ($R^2 = 0,58$; $P < 0,001$ para *P. cordata* e $R^2 = 0,77$; $P < 0,001$ para *L. hexandra*). A biomassa de *L. hexandra* foi menos afetada pelo crescimento da exótica ($b = -0.003 \pm 0.0007 DP$) quando comparada com *P. cordata* ($b = -0.015 \pm 0.004 DP$). No entanto, o nível de dispersão dos dados ao redor da reta de regressão para *L. hexandra* foi substancialmente menor do que aquele observado para *P. cordata* (ver coeficientes de determinação acima). O fato de *L. hexandra* ter sido a espécie com menor variação na sua biomassa com o aumento da densidade da invasora, demonstra que a mesma tem maior resistência na sobrevivência com a variação da biomassa de *U. arrecta* do que *P. cordata*.

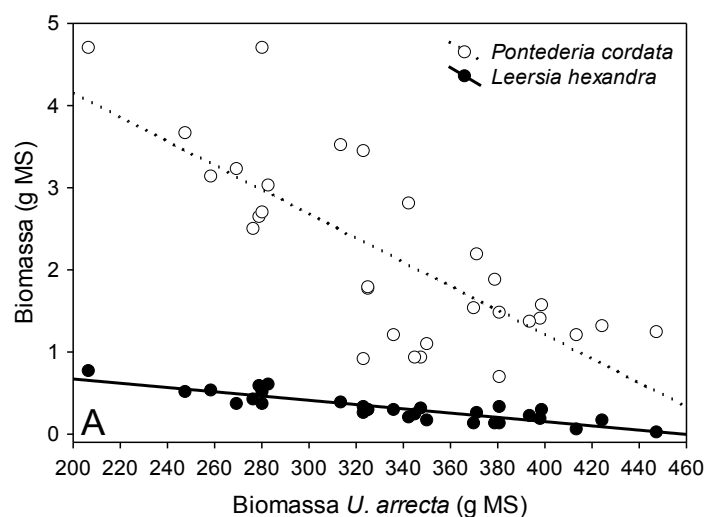


Figura 2. Relação entre a biomassa aérea de *Urochloa arrecta* e a biomassa total de duas espécies nativas.

A biomassa de *U. arrecta* afetou negativa e significativamente o comprimento dos novos indivíduos das espécies nativas (Fig. 3; $R^2 = 0,45$; $P < 0,001$ para *P. cordata* e $R^2 = 0,51$; $P < 0,001$ para *L. hexandra*). No entanto, os coeficientes angulares das relações entre biomassa de *U. arrecta* e comprimento de *L. hexandra* e *Pontederia* foram similares ($b = -0,11 \pm 0,03 DP$ e $b = -0,08 \pm 0,04 DP$, respectivamente).

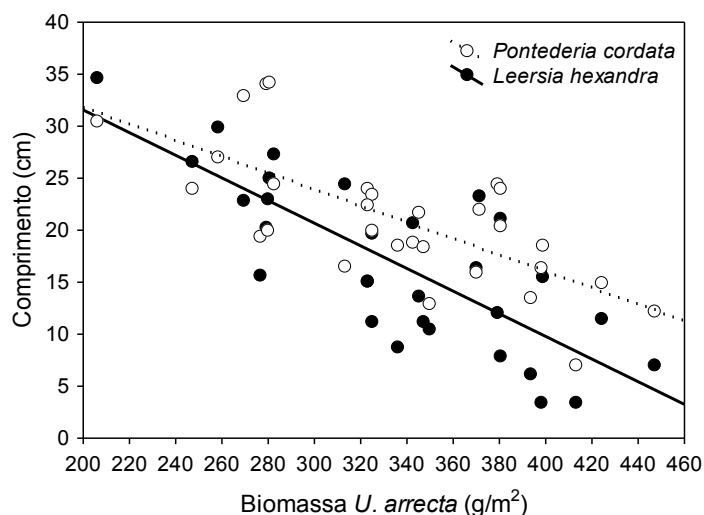


Figura 3. Relação entre biomassa aérea de *Urochloa arrecta* e comprimento de duas espécies de macrófitas nativas.

O efeito da biomassa da exótica sobre a razão raiz:parte aérea foi oposto nas duas espécies nativas (Fig. 4). O aumento da biomassa da exótica reduziu a razão raiz:parte aérea de *P. cordata* significativamente ($R^2 = 0,51$, $P < 0,001$) mas elevou a mesma razão em *L. hexandra* ($R^2 = 0,62$, $P < 0,001$). Apesar de exercer efeito inverso sobre a razão raiz:parte aérea, esses efeitos apresentaram intensidade semelhante sobre as duas espécies nativas, conforme é possível observar pelos valores dos coeficientes angulares: $0,007 (\pm 0,002 \text{ DP})$ para *P. cordata* e $-0,007 (\pm 0,002 \text{ DP})$ para *L. hexandra*. Esses resultados evidenciam que com o aumento da competição com *U. arrecta*, *L. hexandra* investe mais em raízes enquanto *P. cordata* investe mais em estruturas aéreas.

As relações entre biomassa de *U. arrecta* e os traços morfológicos das nativas foram ainda mais fortes quando os dados para o tratamento controle (bandejas sem a espécie invasora) foram utilizados nas análises (APÊNDICE A).

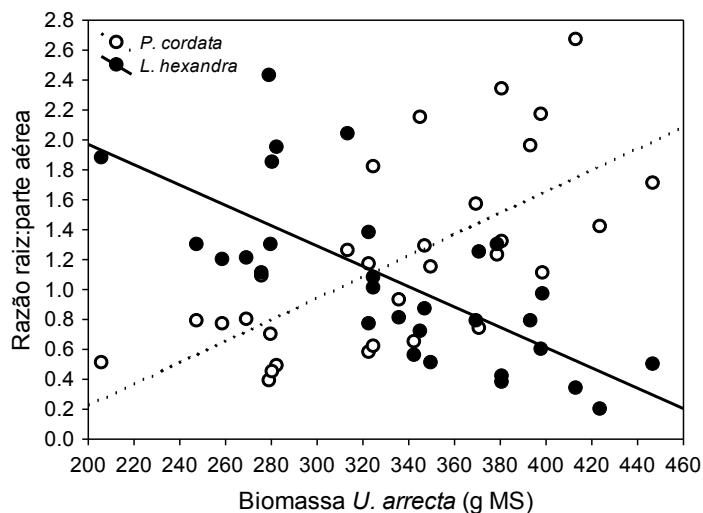


Figura 4. Relação entre a biomassa aérea de *Urochloa arrecta* e a razão raiz:parte aérea de duas macrófitas nativas.

3.3.2 Experimento *in situ*

Os resultados obtidos *in situ* com *P. cordata* seguiram o mesmo padrão encontrado na casa de vegetação, ou seja, nossos dados dos microcosmos foram validados com o experimento conduzido *in situ*. A biomassa de *U. arrecta* afetou negativamente a biomassa de *P. cordata* ($R^2 = 0,85$; $P < 0,001$; Fig. 5A). Já a razão da biomassa da raiz:parte aérea dessa nativa foi afetada positiva e significativamente pela biomassa da espécie invasora ($R^2 = 0,76$; $P < 0,001$; Fig. 5B).

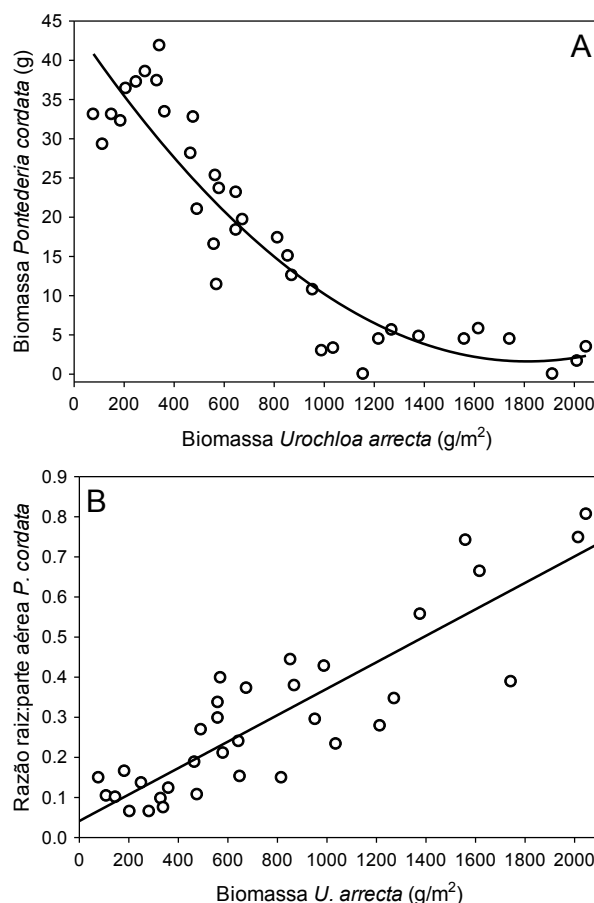


Figura 5. Relação entre a biomassa aérea de *Urochloa arrecta* e a biomassa (A) e a razão raiz:parte aérea (B) de *Pontederia cordata* *in situ*.

3.3.3 Comparação dos resultados com aqueles obtidos na literatura

Os tamanhos de efeito de *U. arrecta* sobre as nativas, estimados nesse estudo, embora menos precisos, foram substancialmente maiores que aquele estimado por Jauni e Ramula (2015). Os resultados dessa comparação também indicam que o tamanho de efeito para *Leersia hexandra* foi maior (em módulo) que aquele estimado para *Pontederia cordata* no experimento na casa de vegetação. Porém, o maior tamanho de efeito foi estimado para *P. cordata* quando o experimento foi realizado *in situ*, a despeito da elevada sobreposição entre os intervalos de confiança (Fig. 6).

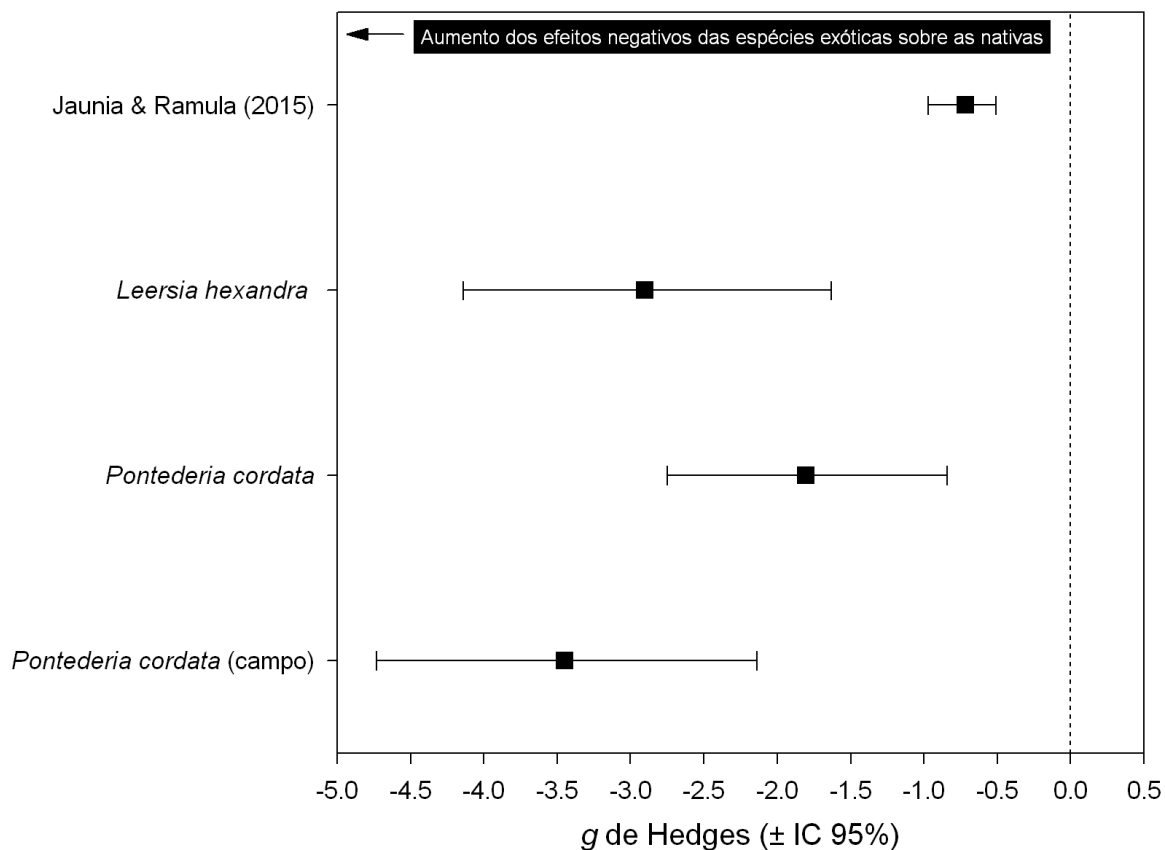


Figura 6. Tamanho de efeito acumulado estimado por Jauni e Ramula (2015) e tamanhos de efeito estimados nesse estudo. Esses avaliam os efeitos de plantas exóticas sobre a biomassa de plantas nativas.

3.4 DISCUSSÃO

Os resultados encontrados nesse trabalho mostraram que os efeitos da competição entre *U. arrecta* e as macrófitas nativas *P. cordata* e *L. hexandra* são dependentes da densidade, ou seja, o aumento da biomassa da espécie invasora afetou negativamente o desenvolvimento das espécies nativas. Mais importante, nossos resultados demonstraram que as duas espécies nativas responderam de forma distinta à interação competitiva com a invasora. Em relação à biomassa, *Pontederia cordata* é a espécie mais afetada pela competição com *U. arrecta* (Fig. 2), sendo que o aumento da biomassa da exótica acentua mais a competição por aquisição de nutrientes nessa espécie do que em *L. hexandra*, já que *P. cordata* investiu mais em raiz quando em maior interação competitiva com *U. arrecta*

(Fig. 4). Assim, a hipótese de que os efeitos da competição entre *U. arrecta* e as macrófitas nativas *P. cordata* e *L. hexandra* são dependentes da densidade foi corroborada. Porém, apesar dessas espécies nativas responderem de forma distinta à interação competitiva com a invasora (hipótese ii), a Poaceae *L. hexandra* não foi a mais afetada negativamente por *U. arrecta*, o contrário do que havíamos predito em relação a esse aspecto.

De acordo com o experimento de séria aditiva, no qual simulamos a recolonização por espécies nativas em um ambiente invadido por *U. arrecta*, foi possível verificar um forte efeito negativo da espécie invasora sobre o desenvolvimento de ambas as espécies nativas (ver Fig. 2). Este resultado indica que elevadas densidades da espécie invasora aumentam o insucesso de colonização por espécies nativas, o que pode explicar o padrão observado *in situ* de redução da diversidade de macrófitas com o aumento da biomassa de *U. arrecta* em pequenas escalas espaciais (Michelan et al., 2010a; Amorim et al., 2015). Trabalhos realizados com outras espécies invasoras também mostraram essa importância da densidade no sucesso de estabelecimento de espécies nativas, principalmente em experimentos (Doyle et al., 2003; Martin e Coetzee, 2014).

Os coeficientes angulares das relações entre a biomassa da espécie invasora e a biomassa das nativas, que indicam a intensidade da competição (Gibson et al., 1999), apontam para um efeito maior de *U. arrecta* sobre a biomassa de *P. cordata*. Nossos resultados corroboram os dados de coocorrência obtidos na Bacia do Alto rio Paraná, uma vez que *L. hexandra* coocorreu com *U. arrecta* entre 35% e 55% das 1404 amostras, enquanto *P. cordata* coocorreu com *U. arrecta* em menos de 1% dessas amostras (em Michelan et al., 2013). Assim, nosso experimento indica que a competição é, provavelmente, o principal mecanismo que explica os dados de coocorrência obtidos entre essas espécies em ambientes naturais. Dessa forma, os dados obtidos em nossos experimentos, juntamente com os dados de coocorrência apresentados por Michelan et al.

(2013), não oferecem suporte para a hipótese de que as espécies mais semelhantes tenderiam em apresentar maior intensidade competitiva. Vale ressaltar que o menor efeito de *U. arrecta* sobre *L. hexandra*, pode ter acontecido porque a biomassa dessa espécie chegou próximo a uma constante independente do aumento da biomassa da invasora, atendendo a lei da produção final constante (Kira et al., 1953). Segundo essa lei, acima de um determinado valor de densidade, a produção de massa vegetal é independente da densidade de plantas naquela área (Kira et al., 1953; Weiner e Freckleton 2010), o que de fato foi encontrado para *L. hexandra* em nosso experimento e para outras espécies em outros trabalhos (Roscher et al., 2007).

As macrófitas respondem a fatores estressantes como a competição (Burns e Winns 2006) e submersão, provocada por alteração no nível d'água (Gomaa e AbdElgawad, 2012), alterando as taxas de alongamento das partes aéreas. O alongamento (ou estiolamento) de plantas terrestres e aquáticas é, em geral, uma resposta à limitação por luz (e.g. Goldsborough e Kemp 1988; Paciullo et al., 2008 e 2011; Li et al., 2011). Apesar disso, os resultados encontrados nesse trabalho indicam uma redução do comprimento dos novos indivíduos das nativas e não um alongamento com o aumento da sombra causada pelo aumento da densidade de *U. arrecta* (ver Fig. 3). Uma explicação plausível, consistente apenas para *L. hexandra*, é que a limitação por luz tenha sido compensada pelo aumento de investimento na biomassa das partes aéreas, conforme demonstrado pelos resultados da razão raiz:parte aérea. Outros estudos demonstram que nem todas as espécies são capazes de estiolar diante de limitação por luz. Por exemplo, Burns e Winns (2006) demonstraram que a competição reduziu o alongamento de duas espécies de gramíneas, uma resposta congruente com os resultados de nosso experimento.

Ainda em relação ao comprimento de *L. hexandra*, sabe-se que *U. arrecta* é uma espécie emergente e enraizada nas margens, que apresenta caules flutuantes, uma

particularidade que a faz se expandir em direção à zona pelágica. Considerando-se os efeitos do aumento da biomassa de *U. arrecta* sobre as espécies nativas, constatou-se que a invasora apresentou um efeito negativo sobre o comprimento de *L. hexandra*. Igualmente a *U. arrecta*, essa Poaceae nativa também apresenta caule flutuante e alcança locais tão distantes da margem como a exótica. Essa semelhança morfológica com a exótica pode explicar esse efeito negativo sobre seu comprimento, já que as estruturas aéreas dessas espécies devem competir para obtenção de luz nos habitats litorâneos. Resultados que corroboram essa observação foram obtidos quando testado o efeito de espécies nativas sobre o desenvolvimento de *U. arrecta*, no qual dentre cinco espécies nativas, *L. hexandra* foi a que mais afetou negativamente o comprimento dessa invasora (Michelan et al., 2013).

As duas espécies nativas responderam de forma inversa em termos de investimento relativo em raízes ao longo do gradiente de biomassa da invasora (ver Fig. 4). O aumento da densidade de plantas eleva a competição entre elas e essa competição pode ocorrer por espaço, nutrientes e/ou luz (Witkowski, 1991; Daehler 2003; Doyle et al., 2003; Davis, 2009). O maior investimento em raiz por *L. hexandra* quando ela coocorre com a espécie invasora em baixa/moderada densidade, provavelmente decorre do fato dessas espécies pertencerem à mesma família (Poaceae) e ao mesmo tipo funcional, e conseqüentemente, ocuparem nichos semelhantes no ambiente aquático, competindo assim por nutrientes no sedimento. Por outro lado, o maior investimento em partes aéreas de *L. hexandra* com o aumento da biomassa de *U. arrecta* pode estar associada à uma adaptação morfológica que facilita o acesso à luz em condições de elevada competição, conforme observado para outras espécies de herbáceas (Gibson et al., 2004; Awan et al., 2015).

Diferentemente de *L. hexandra*, quando *P. cordata* coocorre com *U. arrecta*, essa nativa apresenta uma maior competição por luz já em baixos níveis de biomassa da

exótica. Com o aumento da densidade da espécie exótica, *P. cordata* produz mais raízes (ver Fig. 4). Provavelmente isso se deve ao fato dessa nativa ser uma espécie emergente e restrita às margens dos ecossistemas aquáticos e por isso compete mais eficientemente com *U. arrecta* por espaço. Além disso, a intensidade da competição entre raízes é altamente relacionada à densidade de plantas de um local (Schiffers et al., 2011). De fato, um aumento do estresse ambiental (no nosso caso, causado pela competição com a invasora) tem sido apontado como a causa de um aumento da competição entre raízes de algumas espécies de herbáceas (Zhu et al., 2015), o que pode também ter acontecido para *P. cordata*.

As respostas das espécies nativas ao gradiente de competição não foram suficientes para aumentar o sucesso dessas espécies em locais com elevada densidade de *U. arrecta*. De fato, nesses locais, houve redução de ca. 90% da biomassa das espécies nativas, quando comparada à situação de baixa densidade. A redução significativa do sucesso das nativas em situações em que a exótica já estava presente, conforme simulado em nosso experimento, suporta o modelo da preempção competitiva, um padrão confirmado em outros trabalhos (Grace 1987; Seabloom e van de Valk 2003; Moore e Franklin 2012; Moore et al., 2014). Em termos práticos, nossos resultados experimentais indicam que locais onde a espécie invasora é dominante têm baixa capacidade de recolonização por espécies nativas. Além disso, considerando também resultados de experimentos de “invasibilidade” (e.g., Xu et al., 2004; Michelan et al., 2013), nossos resultados sugerem que a pré-ocupação de um local é fundamental para prever os efeitos da competição. Pode-se supor que os efeitos negativos sobre as nativas derivados da pré-ocupação da exótica sejam mais acentuados em ecossistemas submetidos à impactos antropogênicos, pois esses são mais propícios ao sucesso de plantas invasoras (Daehler 2003; Havel 2005; Engelhardt 2011). Em síntese, é possível dizer que em ambientes dominados por *U.*

arrecta é pouco provável a restauração natural por espécies nativas e o sucesso das mesmas só pode ocorrer se a espécie invasora for manipulada, reduzindo-se sua ocupação.

Experimentos em casas de vegetação e condições controladas são criticados por utilizarem escalas espaciais pequenas, escalas temporais curtas e por não reproduzirem a complexidade encontrada em ambientes naturais (Gibson et al., 1999). Porém, os dados obtidos *in situ* para *P. cordata*, demonstram que pelo menos a direção e a intensidade dos efeitos competitivos exercidos por *U. arrecta* foram semelhantes aos encontrados na casa de vegetação. Essa congruência sugere que os dados obtidos experimentalmente na casa de vegetação podem ser extrapolados para situações de campo, uma vez que os resultados obtidos *in situ* também apontam para a importância dos efeitos dependentes da densidade de uma espécie invasora sobre as nativas.

O consistente efeito negativo de plantas exóticas sobre a biomassa de plantas nativas, de acordo com Jauni e Ramula (2015), pode ser explicado considerando três mecanismos que são mutuamente excludentes. O primeiro mecanismo, e provavelmente o mais importante, está relacionado com a competição por luz e nutrientes. Assim, “a redução da biomassa causada pela competição por recursos com espécies de plantas exóticas pode levar a um decréscimo do sucesso reprodutivo e sobrevivência das espécies de plantas nativas e, conseqüentemente, ao declínio populacional” (Jauni e Ramula, 2015). Em condições naturais, existe ainda a possibilidade de que a redução da biomassa causada por competição interaja com outros processos naturais (e.g., variação do nível da água) que causam a redução da biomassa das plantas nativas, diminuindo assim o efeito de Allee (“safe in numbers”). Segundo, as plantas exóticas podem restringir a reprodução de plantas nativas ao interferirem com polinizadores. No entanto, esse mecanismo parece pouco provável considerando a prevalência de reprodução assexuada das espécies de *P. cordata* e *L. hexandra*.

Terceiro, as espécies de plantas exóticas podem limitar o crescimento de espécies de plantas nativas ao inibir a sobrevivência de recrutas. Interessantemente, os resultados obtidos por Jauni e Ramula (2015) sugerem que as plantas nativas podem se estabelecer normalmente quando associadas com plantas exóticas. Esses autores sugerem que a dinâmica populacional de plantas nativas pode não ser limitada pela disponibilidade de micro-locais e sim pela competição com espécies exóticas em fases posteriores do ciclo de vida. Nossos resultados corroboram essa expectativa, pois a maioria dos propágulos das nativas se estabeleceu mesmo em elevadas biomassa da exótica, embora não tenham alcançado a maturidade nessa condição.

Em suma, nossas hipóteses de que os efeitos da competição entre *U. arrecta* e as macrófitas nativas são dependentes da densidade e que *P. cordata* e *L. hexandra* respondem de forma distinta à essa interação competitiva foram corroboradas. Ainda demonstramos a aplicabilidade dos resultados de experimentos em casa de vegetação para situações reais. Nossos resultados indicam que a redução da diversidade de macrófitas nativas constatada em locais colonizados por *U. arrecta* podem ser explicados pelos efeitos competitivos oferecidos por essa espécie invasora. Em termos práticos, em função dos efeitos competitivos dependentes da densidade, torna-se evidente que onde não for possível eliminar a espécie invasora, uma estratégia que a mantenha em baixa densidade seria adequada para manter a biodiversidade local.

REFERÊNCIAS

Amorim, S.R., Umetsu, C.A., Camargo, A.F.M., 2015. Effects of a non-native species of Poaceae on aquatic macrophyte community composition: a comparison with a native species. *J. Aquat. Plant Manage.* 53,191-196.

- Awan, T.H., Sta Cruz, P.C., Chauhan, B.S., 2015. Ecological significance of rice (*Oryza sativa*) planting density and nitrogen rates in managing the growth and competitive ability of itchgrass (*Rottboellia cochinchinensis*) in direct-seeded rice systems. *J. Pest. Sci.* 88, 427-438.
- Bell, K.L., Heard, T.A., Van Klinken, R.D., 2011. Natural enemies of invasive *Hymenachne amplexicaulis* and its native congener in Australia and the potential for biological control. *Biol. Control.* 57,130-137.
- Borenstein, M., Hedges, L.V., Higgins, J. P.T., Rothstein, H.R., 2009. Introduction to meta-analysis. West Sussex, John Wiley & Sons.
- Bunn, S.E., Davies, P.M., Kellaway, D.M., Prosser, I.P., 1998. Influence of invasive macrophytes on channel morphology and hydrology in an open tropical lowland stream, and potential control by riparian shading. *Freshw. Biol.* 39,171-178.
- Burns, J.H., Winn, A.A., 2006. A comparison of plastic responses to competition by invasive and non-invasive congeners in the Commelinaceae. *Biol. Invas.* 8,797-807.
- Connell, J.H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coralreefs. *Science* 199, 1302-1310.
- Eggeling, W. J. 1947. Observations on the
- Craine J M., Dybzinski R. 2013. Mechanisms of plant competition for nutrients, water and light. *Funct. Ecol.* 27, 833-840.
- Daehler, C.C., 2003. Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: Implications for Conservation and Restoration. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34,183-211.
- Daehler, C.C., Strong, D.R., 1994. Native plant biodiversity vs. the introduced invaders: status of the conflict and future management options. In: Majumdar, S.K., Brenner,

- F.J., Lovich, J.E., Schalles, J.F., Miller, E.W. (Eds.), Biological Diversity: Problems and Challenges., Easton, PA: Penn. Acad. Sci. pp. 92–113.
- Davis, M.A., 2009. Invasion Biology. Oxford University Press, Oxford, UK. 244p.
- Doyle, R.D., Francis, M.D., Smart, R.M., 2003. Interference competition between *Ludwigia repens* and *Hygrophila polysperma*: two morphologically similar aquatic plant species. *Aquat. Bot.* 77,223-234.
- Engelhard K.A.M. 2001 Aquatic eutrophication. In: Simberloff D., Rejmanek M. 2011. Encyclopedia of biological invasions. University of California Press Ltd., London, England.)p.209.
- Fasoli, J.V.B., Michelan, T.S., Thomaz, S.M., 2015. Sediment composition mediates the invasibility of aquatic ecosystems by a non-native Poaceae species. *Acta Limn. Bras.* 27,165-170.
- Fernandes, L.F.G., Teixeira, M.C., Thomaz, S.M., 2013. Diversity and biomass of native macrophytes are negatively related to dominance of an invasive Poaceae in Brazilian sub-tropical streams. *Acta Limn. Bras.* 25,202-209.
- Gibson, D.J., Connolly, J., Hartnett, D.C., Weidenhamer, J.D., 1999. Designs for greenhouse studies of interactions between plants. *J. Ecol.* 87,1-16.
- Gibson, K.D., Fischer, A.J., Foin, T.C., 2004. Compensatory responses of late watergrass (*Echinochloa phyllopogon*) and rice to resource limitations. *Weed Sci.* 52,271–280.
- Goldsborough, W.J., Kemp, W.M., 1988. Light responses of a submersed macrophyte: implications for survival in turbid tidal waters. *Ecology.* 69,1775-1786.
- Gomaa, N.H., AbdElgawad, H.R., 2012. Phytotoxic effects of *Echinochloa colona* (L.) Link. (Poaceae) extracts on the germination and seedling growth of weeds. *Span. J. Agric. Res.* 10,492-501.

- Gopal, B., Goel, U., 1993. Competition and allelopathy in aquatic plant communities. Bot. Rev. 59,155-210.
- Grace, J.B. 1987. The impact of preemption on the zonation of two *Typha* species along lakeshores. Ecol. Monog. 57:283-303.
- Grime. J.P. 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. Nature 242, 344-347
- Havel, J.E., Lee, C.E., Zanden, M.J.V., 2005. Do Reservoirs Facilitate Invasions into Landscapes? BioScience. 55,518-525.
- Jauni, M., Ramula, S., 2015. Meta-analysis on the effects of exotic plants on the fitness of native plants. Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst. 17,412-420.
- Krebs, C.J. 2009. Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance. 6th ed. Benjamin Cummings, San Francisco. 655 pp.
- Kiaer, L.P., Weisbach, A.N., Weiner, J., 2013. Root and shoot competition: a meta-analysis. J. Ecol. 101,1298-1312.
- Kira T, Ogawa H, Shinozaki K. 1953. Intraspecific competition among higher plants. I. Competition density yield inter-relationships in regularly dispersed populations. J. Inst. Polytech. Osaka City. Univ. D 4:1-16
- Leimu, R., Koricheva, J., 2004. Cumulative meta-analysis: a new tool for detection of temporal trends and publication bias in ecology. Proc. R. Soc. B. 271,1961-1966.
- Levine, J.M., 2008. Species diversity and biological invasions relating local process to community pattern. Science. 288, 852-854.
- Li, F., Li, Y., Qin, H., Xie, Y., 2011. Plant distribution can be reflected by the different growth and morphological responses to water level and shade in two emergent macrophyte seedlings in the Sanjiang Plain. Aquat. Ecol. 45,89-97.

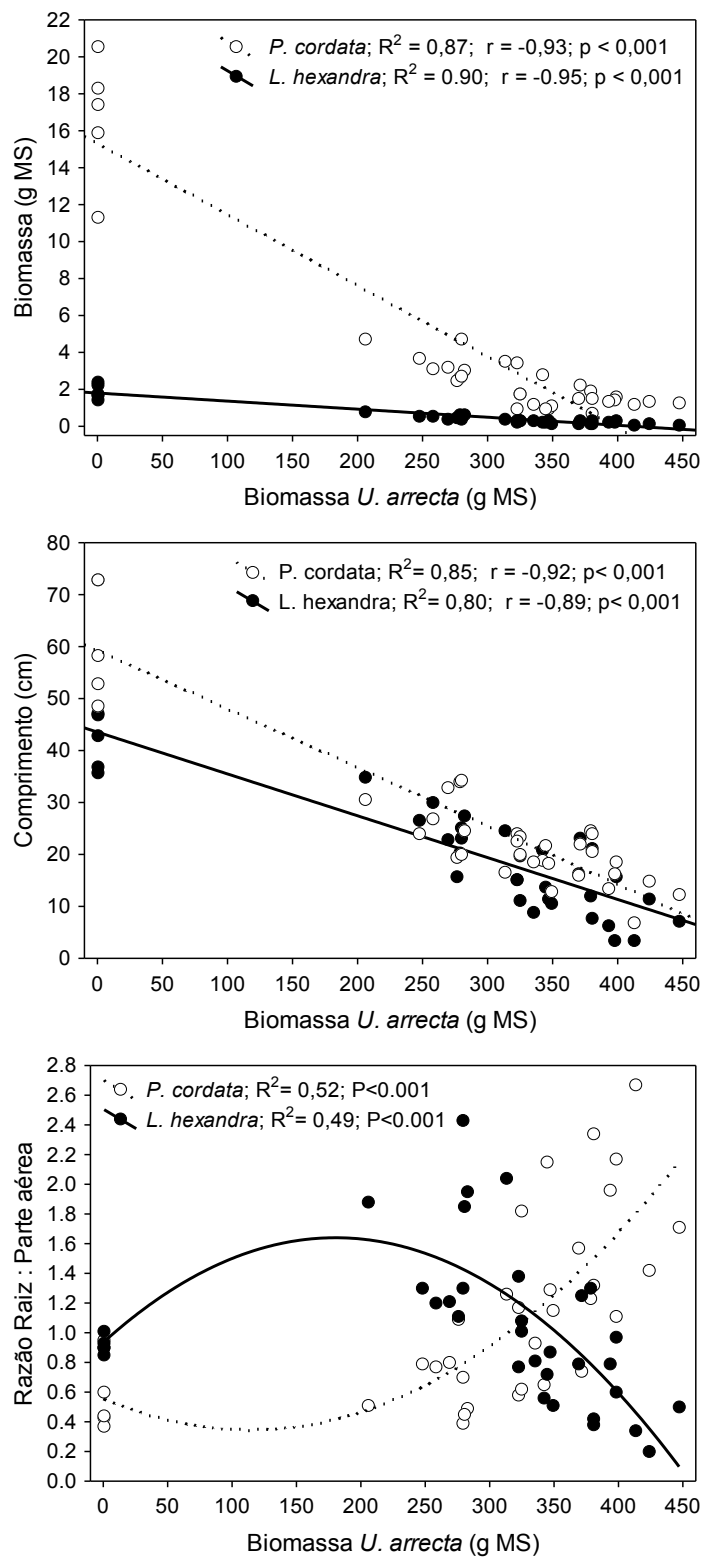
- Lowry E., Rollinson E.J., Laybourn A.J., Scott T.E., Aiello-Lammens M.E., Gray S.M., Mickley J., Gurevitch J. 2013. Biological invasions: a field synopsis, systematic review, and database of the literature. *Ecol. Evol.* 3, 182–196.
- Madsen, J.D., Sutherland, J.W., Bloomfield, J.A., Eichler, L.W., Boylen, C.W., 1991. The decline of native vegetation under dense Eurasian watermilfoil canopies. *J. Aquat. Plant Manage.* 29,94–99.
- Martin, G.D., Coetzee, J.A., 2014. Competition between two aquatic macrophytes, *Lagarosiphon major* (Ridley) Moss (Hydrocharitaceae) and *Myriophyllum spicatum* Linnaeus (Haloragaceae) as influenced by substrate sediment and nutrients. *Aquat. Bot.* 114,1-11.
- Michelan, T.S., Thomaz, S.M., Mormul, R.P., Carvalho, P., 2010a. Effects of an exotic invasive macrophyte (tropical signalgrass) on native plant community composition, species richness and functional diversity. *Freshw. Biol.* 55,1315–1326.
- Michelan, T.S., Thomaz, S.M., Carvalho, P., Rodrigues, R.B., Silveira, M.J., 2010b. Regeneration and colonization of an invasive macrophyte grass in response to desiccation. *Nat. Conserv.* 8,133-139.
- Michelan, T.S., Thomaz, S.M., Bini, L.M., 2013. Native macrophyte density and richness affect the invasiveness of a tropical Poaceae species. *PLoS One.* 8,1-8.
- Moore, J.E., Franklin, S.B. 2012. Water stress interacts with early arrival to influence interspecific and intraspecific priority competition: a test using a greenhouse study. *J. Veg. Sci.* 23, 647-656.
- Moore, J.E., Wolfe, J.D., Franklin, S.B. 2014. Growth responses of different aged individuals of *Xanthium strumarium* L. in flooded conditions. *J. Torrey Bot. Soc.* 14,72-79.

- Mugwedi, L.F., Goodall, J., Witkowski, E.T.F., Byrne, M.J., 2015. The role of reproduction in *Glyceria maxima* invasion. Afr. J. Range Forage Sci. 32,59-66.
- Paciullo, D.S.C., Campos, N.R., Gomide, C.A.M., Castro, C.R.T., Tavela, R.C., Rossiello, R.O.P., 2008. Crescimento de capim-braquiária influenciado pelo grau de sombreamento e pela estação do ano. Pesqui. Agropecu. Bras. 43,917-923.
- Paciullo, D.S.C., Fernandes, P.B., Gomide, C.A.M., Castro, C.R.T., Sobrinho, F.S., Carvalho, C.A.B., 2011. The growth dynamics in *Brachiaria* species according to nitrogen dose and shade. Rev. Bras. Zootecn. 40,270-276.
- Pott, V.J., Pott, A., Lima, L.C.P., Moreira, S.N., Oliveira, A.K.M., 2011. Aquatic macrophyte diversity of the Pantanal wetland and upper basin. Braz. J. Biol. 71,255-263.
- Powell, K.I., Chase, J.M., Knight, T.M., 2011. A synthesis of plant invasion effects on biodiversity across spatial scales. Am. J. Bot. 98,539-248.
- Powell, K.I., Chase, J.M., Knight, T.M., 2013. Invasive plants have scale-dependent effects on diversity by altering species-area relationships. Science. 339,316-318.
- Pyšek, P., Richardson, D.M., Pergl, J., Jarošík, V., Sixtová, Z., Weber, E., 2008. Geographical and taxonomic biases in invasion ecology. Trends Ecol. Evol. 23,237-244.
- Richardson, J.D.M., Pyšek, P., 2008. Fifty years of invasion ecology – the legacy of Charles Elton. Divers. Distrib. 14,161-168.
- Richter, D., Gross, E.M., 2013. *Chara* can out compete *Myriophyllum* under low phosphorus supply. Aquat. Sci. 75,457-467.
- Roberts, D.E., Church, A.G., Cummins, S.P., 1999. Invasion of *Egeria* into the Hawkesbury-Nepean River, Australia. J. Aquat. Plant Manage. 37,31-34.

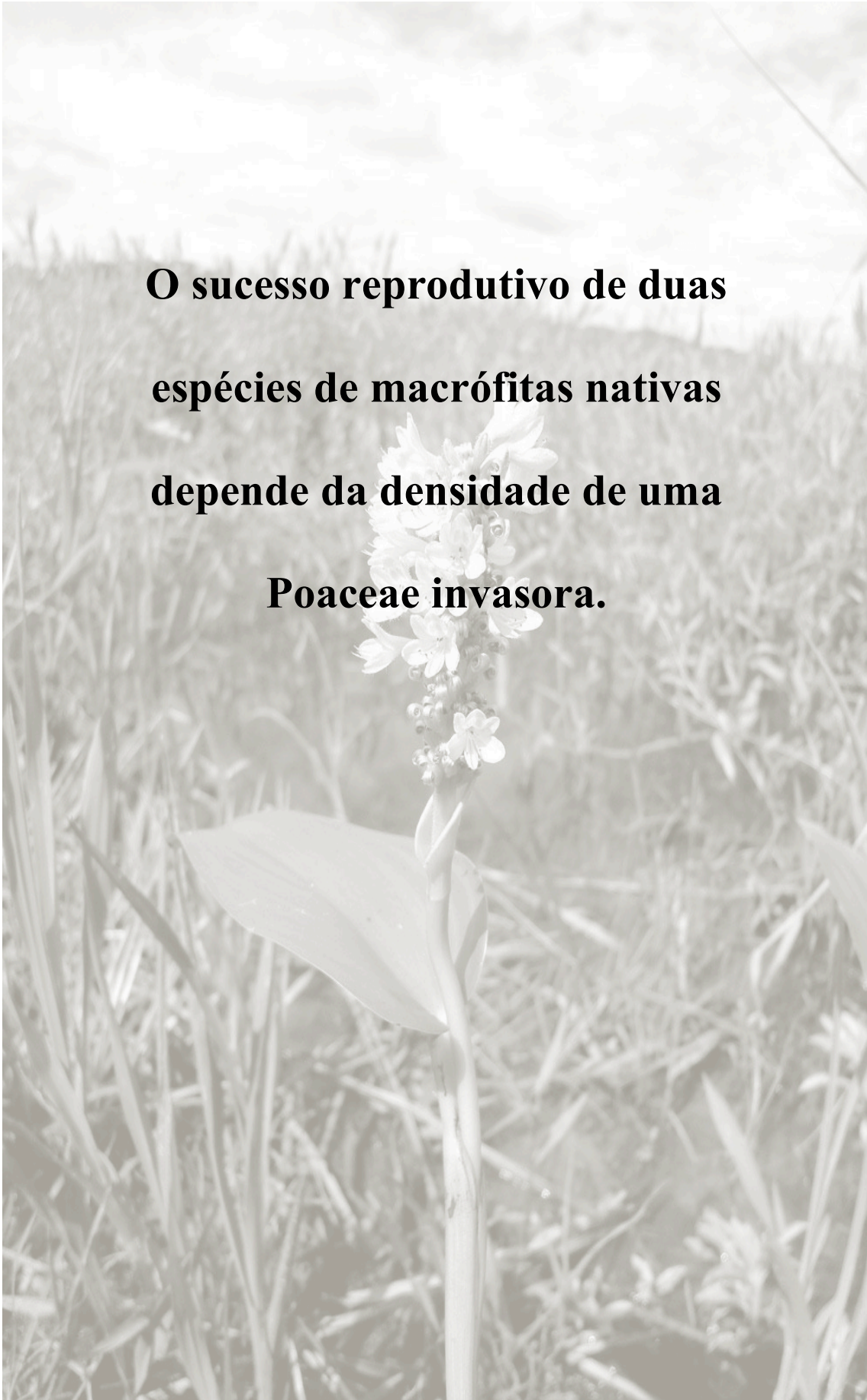
- Robinson, D., Davidson, H., Trinder, C., Brooker, R., 2010. Root –shoot growth responses during inter specific competition quantified using allometric modelling. *Ann. Bot.* 106,921-926.
- Roscher C., Schumacher J., Weisser W.W., Schmid B., Schulze E.D. 2007. Detecting the role of individual species for overyielding in experimental grassland communities composed of potentially dominant species. *Oecologia* 154, 535-549.
- Schiffers, K., Tielborger, K., Tietjen, B., Jeltsch, F., 2011. Root plasticity buffers competition among plants: theory meets experimental data. *Ecology* 92,610-620.
- Seabloom, E.W., Harpole, W.S., Reichman, O.J., Tilman, D., 2003. Invasion Competitive dominance, and resource use by exotic and native California grassland species. *PNAS*. 100, 13384-13389.
- Seabloom, E.W., van der Valk, A.G., 2003. Plant diversity, composition, and invasion of restored and natural prairie pothole wetlands: implications for restoration. *Wetlands* 23, 1-12.
- StatSoft, Inc. 2007. STATISTICA (data analysis software system), version 7.1. www.statsoft.com.
- Strayer, D.L., 2010. Alien species in fresh waters: ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. *Freshw. Biol.* 55,152-174.
- Thomaz, S.M., Michelan, T.S., 2011. Associations between a highly invasive species and native macrophytes differ across spatial scales. *Biol. Invasions*. 13,1881-1891.
- Thomaz, S.M., Mormul, R.P., Michelan, T.S., 2015. Propagule pressure, invasibility of freshwater ecosystems by macrophytes and their ecological impacts: a review of tropical freshwater ecosystems. *Hydrobiologia*. 746,39-59.

- Zhu, J., Jiang, L., Zhang, Y., Jiang, Y., Tao, J., Tian, L., Zhang, T., Xi, Y., 2015. Below ground competition drives the self-thinning process of *Stipa purpurea* populations in northern Tibet. *J. Veg. Sci.* 26,166-174.
- Wang, J.W., Yu, D., Xiong, W., Han, Y.Q., 2008. Above and belowground competition between two submersed macrophytes. *Hydrobiologia.* 607,113-122.
- Weiner J, Freckleton R. 2010. Constant final yield. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 41,173-192.
- Witkowski, E.T.F., 1991. Growth and competition between seedlings of *Protea repens* (L.) L. and the alien invasive, *Acacia saligna* (Labill.) Wendl. in relation to nutrient availability. *Funct. Ecol.* 5,101–110.
- Xu, K. Y., W. H. Ye, H. L. Cao, X. Deng, Q. H. Yang, Y. Zhang, 2004. The role of diversity and functional traits of species in community invasibility. *Botanical Bulletin of Academia Sinica* 45: 149-157.

APÊNDICE A – Tendências das relações entre biomassa de *Urochloa arrecta* e biomassa (A), comprimento (B) e relação raiz:partes aéreas das duas espécies nativas *Pontederia cordata* e *Leersia hexandra* com a adição do tratamento 0 no experimento.



**O sucesso reprodutivo de duas
espécies de macrófitas nativas
depende da densidade de uma
Poaceae invasora.**



4 O SUCESSO REPRODUTIVO DE DUAS ESPÉCIES DE MACRÓFITAS NATIVAS DEPENDE DA DENSIDADE DE UMA POACEAE INVASORA.

RESUMO

A alocação de recursos em plantas pode ser direcionada para diferentes funções e partes da planta, como por exemplo, crescimento, reprodução e defesa. Mas o direcionamento desses recursos acarreta em uma compensação realizada pela planta. Por exemplo, quando há uma quantidade limitada de recursos disponíveis para um indivíduo, deve haver uma compensação no direcionamento desses recursos para crescimento ou reprodução, o qual denomina-se “custo de reprodução”. *Urochloa arrecta* é uma espécie invasora com reconhecidos efeitos negativos sobre algumas comunidades aquáticas, mas para a qual não se conhecem os efeitos sobre reprodução sexual de plantas aquáticas nativas. Nesse trabalho testamos experimentalmente o efeito de um gradiente de estresse ambiental, representado pela competição *U. arrecta*, sobre o custo da reprodução sexual de duas espécies nativas de macrófitas aquáticas (*Pontederia cordata* e *Eleocharis montana*). Testamos a hipótese de que o aumento da competição (causada pelo aumento da densidade da espécie exótica) entre espécies nativas e invasora faz com que as primeiras aloquem mais energia para reprodução sexuada. Os resultados encontrados nesse trabalho mostraram que o aumento da competição causou um decréscimo contínuo da biomassa e das estruturas reprodutivas das espécies nativas *P. cordata* e *E. montana*. Porém, apesar do decréscimo descrito acima, em baixas a moderadas densidades de *U. arrecta*, ambas as nativas aumentaram a alocação de biomassa para reprodução e encurtaram o tempo necessário para a emissão da primeira floração. Assim, suportamos parcialmente a hipótese proposta, pois essa previa uma correlação positiva entre a densidade de *U. arrecta* e a alocação sexuada das duas espécies nativas. Esses resultados indicam que locais com alta biomassa da invasora, mostram-se tão restritivos à reprodução sexuada das nativas, que é pouco provável que essas espécies permaneçam em longo prazo nesses habitats. Porém em baixa e moderada biomassa, as macrófitas nativas ainda encontram condições para reprodução sexuada, já que aceleram a floração e direcionam mais energia, em termos percentuais, para a formação de estruturas reprodutivas. Estudos futuros devem avaliar a viabilidade das sementes produzidas nessas condições de competição.

Palavras-chave: Reprodução sexuada, competição, custo reprodutivo, tradeoff hypothesis.

4.1 INTRODUÇÃO

A alocação de recursos em plantas pode ser direcionada para crescimento vegetativo, reprodução e defesa (Obeso 2002; Townsend et al. 2008). Os recursos investidos em reprodução ou defesa são em geral elevados e, por essa razão, esses investimentos competem com o crescimento vegetativo das plantas (Messina et al. 2002; Knops et al. 2007). Segundo a hipótese da compensação (“tradeoff hypothesis”), em um determinado momento há uma quantidade limitada de recursos disponíveis para um indivíduo, devendo haver, assim, uma compensação no direcionamento desses recursos para crescimento ou reprodução (Obeso 2002; Knops et al. 2007; Townsend et al. 2008). Em função desses mecanismos de compensação, a elevação na reprodução pode implicar na redução de investimentos em mecanismos de defesa ou na sobrevivência e crescimento das plantas. Os efeitos da compensação podem ocorrer ao mesmo tempo em que os indivíduos estão se reproduzindo ou em situações futuras (Reznick 1985; Witkowski e Lamont 1996; Nicotra 1999).

A compensação de recursos entre crescimento e geração de novos indivíduos e reprodução sexuada é expressa pelo “custo de reprodução” (Obeso 2002; Horibata et al. 2007). Apesar de muitos trabalhos encontrarem evidências para esse possível custo reprodutivo (Obeso 2002), existem outros que não o identificaram (Knops et al. 2007). Uma das razões para resultados contraditórios é que os custos de reprodução são influenciados por estresses ambientais (Grime 1979), e esses estresses podem afetar a fisiologia das plantas. As fontes reconhecidas de estresse que afetam os custos de reprodução incluem, *inter alia*, aquelas geradas por herbivoria, alterações das condições ambientais abióticas e competição por luz, nutrientes e espaço (Reznick 1985; Freeman et al. 1993; Cunningham 1997; Horvitz e Schemske, 1988; Mendéz e Karlsson 2004; Thompson e Eckert 2004; Zvereva e Kozlov 2005; Horibata et al. 2007).

Além dos fatores abióticos e bióticos elencados acima, a introdução de espécies pode também acarretar em condições estressantes para espécies nativas. Por exemplo, quando alcançam elevadas densidades, as espécies de plantas exóticas competem com as nativas por luz e nutrientes (Madsen et al. 1991; Bunn et al. 1998) e, assim, aumentam o estresse ambiental. Em função desse estresse, as plantas nativas respondem com alterações no crescimento e reprodução (Jauni e Ranula 2015), ou seja, mudam a alocação de energia para produção de biomassa ou reprodução, nesse último caso alterando a época da floração, tamanho da inflorescência e biomassa das sementes entre outras respostas (Obeso 2002). Assim, espera-se que plantas exóticas exerçam intenso estresse sobre as nativas, afetando suas funções biológicas (incluindo a reprodução).

Macrófitas aquáticas possuem adaptações que possibilitam profícua dispersão e rápido crescimento e, sob condições adequadas, várias espécies comportam-se como invasoras (Pieterse e Murphy 1990; Santamaría, 2002). A Poaceae *Urochloa arrecta* (Hack. ex T. Durand & Schinz) Morrone & Zuloaga é uma macrófita aquática considerada agressiva em lagos, rios e reservatórios. Os bancos são, em geral, homogêneos e com elevada biomassa (Michelan et al. 2010; Pott et al. 2011; Fernandes et al. 2013). O aumento da densidade dessa espécie afeta negativamente o crescimento de macrófitas nativas (ver item 2). Como resultado, essa invasora também influencia negativamente a riqueza, abundância e composição das comunidades de macrófitas nativas em pequena escala espacial (Michelan et al. 2010; Fernandes et al. 2013). Apesar dos reconhecidos efeitos dessa espécie invasora sobre as comunidades de macrófitas e peixes (Michelan et al. 2010; Pott et al. 2011; Carniato et al 2013; Fernandes et al. 2013; ver item 2), não se conhece seus efeitos sobre reprodução sexual de plantas aquáticas. Resultados sobre as respostas reprodutivas das plantas nativas são

importantes na medida em que a manutenção em longo prazo dessas espécies pode depender do seu sucesso reprodutivo para se manter no ambiente.

Apesar dos efeitos das invasões sobre vários aspectos das plantas nativas serem amplamente conhecidos, segundo o levantamento de Jauni e Ranula (2015), nenhum estudo investigou o efeito de plantas invasoras sobre a reprodução sexual de espécies de macrófitas aquáticas de região tropical. Ainda assim, os experimentos que testam esse efeito em geral analisaram condições extremas, tais como locais invadidos versus não invadidos (e.g., Chen et al. 2004; Minchinton et al. 2006; Totland et al. 2006; Cipollini et al. 2011; Gooden et al. 2014), baixa versus alta densidade da espécie invasora (e.g., Munoz e Cavieres 2008; Cawoy et al. 2012) ou a manipulação de alta e baixa densidade no número de flores de nativas e invasoras para a polinização ou para visitação de polinizadores (Brown et al. 2002; Bartomeus et al. 2010; Flanagan et al. 2010; Waters et al. 2014). Experimentos que manipulam um gradiente de biomassa da espécie exótica, esperado em condições naturais, são também escassos na literatura sobre os aspectos reprodutivos das nativas.

Baseado nas colocações acima, o objetivo desse trabalho foi investigar o efeito de um gradiente de estresse ambiental, representado pela competição com uma espécie exótica, sobre o custo da reprodução sexual de duas espécies nativas de macrófitas aquáticas. Esperamos que a reprodução responda ao gradiente de competição porque o estresse decorrente dessa interação, provoca alterações nas taxas de crescimento que por sua vez tem impactos sobre a evolução da história de vida das plantas (Stearns e Koella 1986). Testamos a hipótese de que o aumento da competição (causada pelo aumento da densidade da espécie exótica) entre espécie nativa e invasora faz com que a primeira aloque mais energia para reprodução sexuada. Essa hipótese é baseada no fato de que em condições de estresse, a pressão seletiva deve favorecer a produção de sementes que

podem ser dispersas para outros locais ou permanecer no local até que as condições favoráveis retornem (Loehle 1987).

4.2 MATERIAL E MÉTODOS

Para testar os efeitos da competição da espécie invasora sobre os aspectos reprodutivos das espécies nativas foram realizados dois experimentos com desenhos aditivos na casa de vegetação Oikos da Universidade Estadual de Maringá em 2013. Esse desenho experimental permite identificar os efeitos dependentes da densidade da espécie invasora sobre a reprodução das plantas nativas (Gibson et al. 1999).

Para esses experimentos foram utilizadas três macrófitas aquáticas: *U. arrecta* (espécie exótica) e *Pontederia cordata* L. e *Eleocharis montana* (espécies nativas). Os indivíduos das três espécies foram coletadas no reservatório de Rosana (entre 22°33'37.94"S 52°48'48.09"O – 22°34'11.63"S 52°45'2.07"O e 22°37'29.07"S 52°51'3.00"O – 22°40'5.37"S 52°46'46.46"O; Paraná/São Paulo – Brasil) e levados para a casa de vegetação.

A densidade de *U. arrecta* foi manipulada com 0, 3, 7, 16, 30 e 42 propágulos por bandeja (0,30 x 0,4 x 0,14 m), com 10 réplicas para o tratamento com 0 propágulo e 15 para os demais tratamentos, totalizando 85 bandejas para cada espécie nativa testada. As bandejas foram preenchidas até a metade com sedimento retirado do mesmo local de onde as plantas foram provenientes e mantidas com uma lâmina de água de 3-5 cm, sendo a água repostada sempre que necessário. As bandejas foram aleatorizadas dentro da casa de vegetação.

Cada propágulo de *U. arrecta* apresentava dois nós e após 90 dias da introdução de propágulos (suficientes para seu estabelecimento), os indivíduos das nativas foram adicionados. Escolhemos indivíduos das espécies nativas e com idades próximas. Esses

indivíduos tiveram as folhas cortadas rentes às raízes, deixando todos com o mesmo tamanho e biomassa aproximada. Esse procedimento foi necessário porque a biomassa do propágulo pode exercer influência sobre o desenvolvimento das macrófitas (ver item 1). Em seguida, plantamos um indivíduo (propágulo) de *P. cordata* e um de *E. montana* em bandejas separadas, totalizando, assim, 170 bandejas (85 para cada espécie nativa).

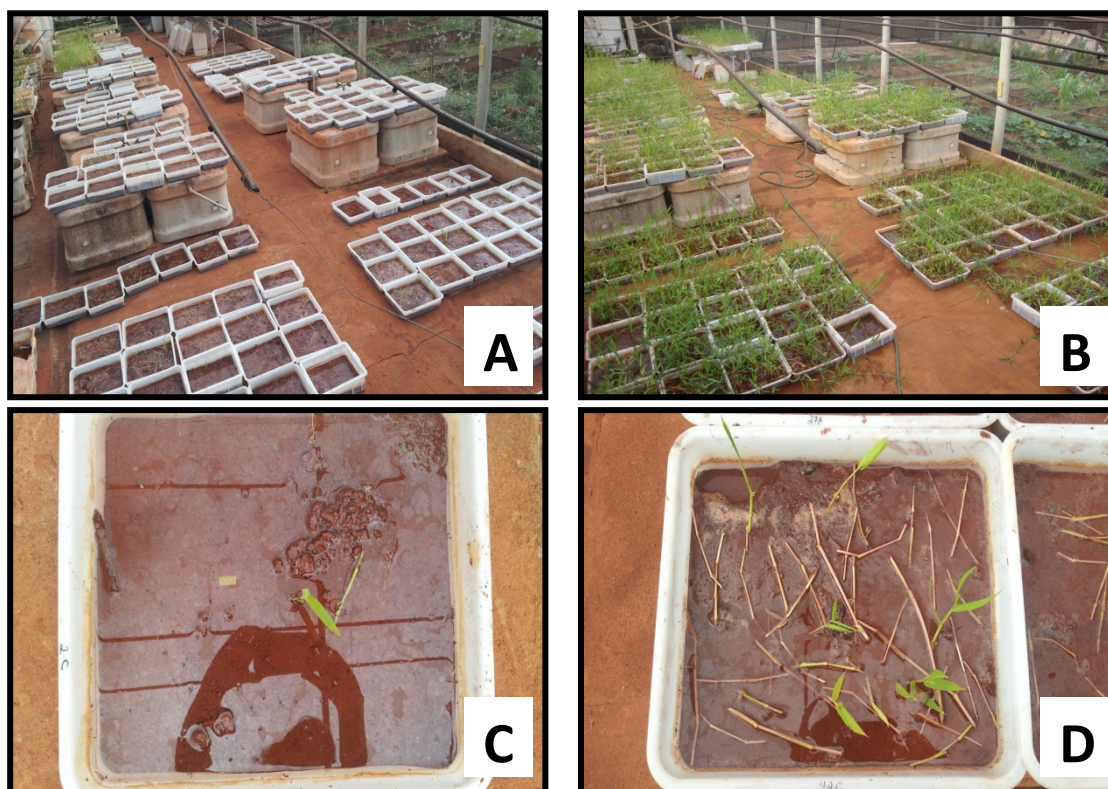


Figura 1. Fotos do experimento realizado na Casa de vegetação Oikos da Universidade Estadual de Maringá. Microcosmos utilizados no experimento, **A**: Início do estabelecimento de *U. arrecta*. e **B**: Etapa na qual foram adicionadas as espécies nativas. **C** e **D**: Tratamento com baixa (2 propágulos) e alta (42 propágulos) densidade de *U. arrecta* no começo do experimento. *Continua*.

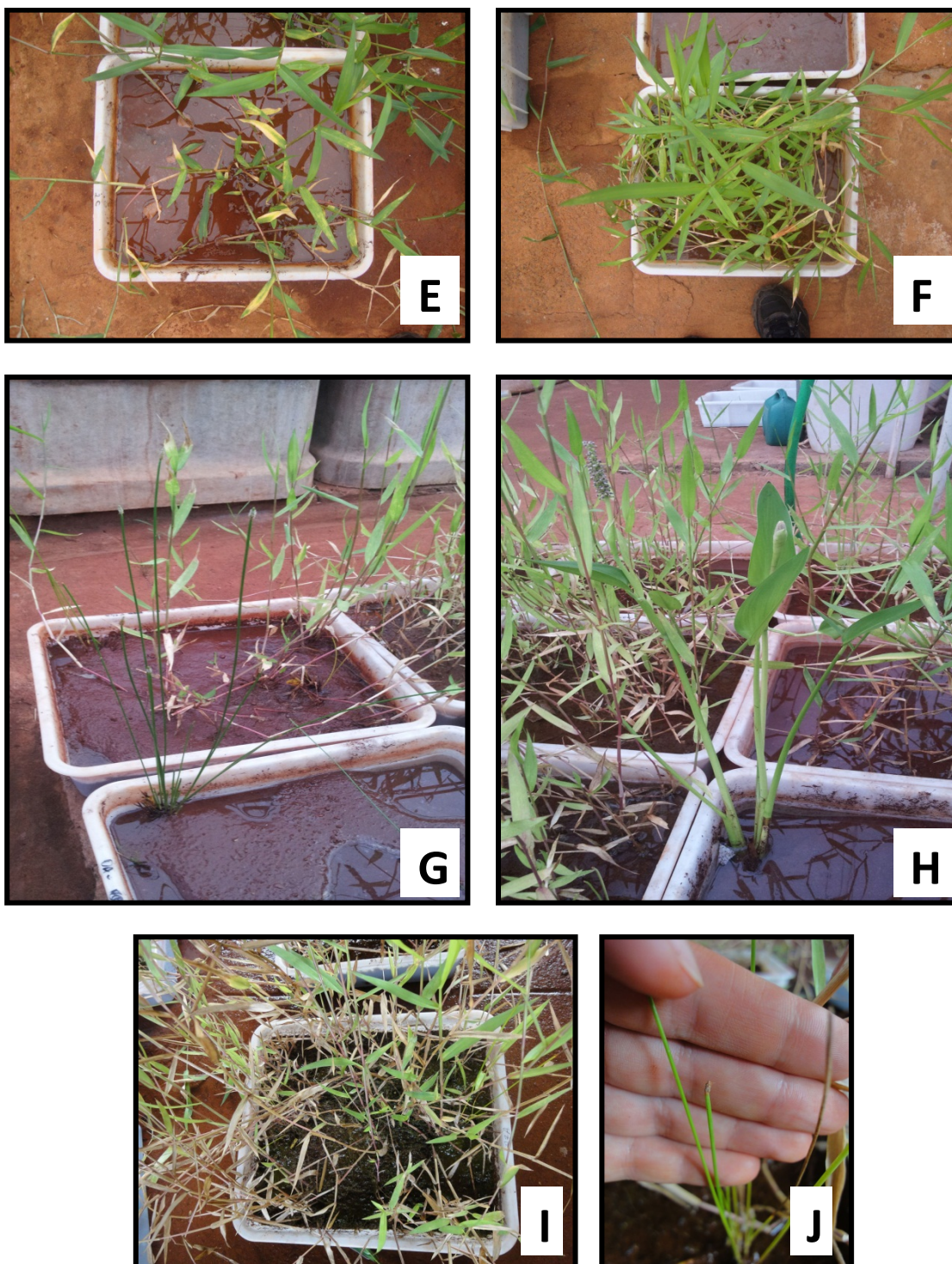


Figura 1. *Continuação* - Fotos do experimento **E** e **F**: Tratamentos com baixa (2 propágulos) e alta (42 propágulos) densidade de *U. arrecta* no começo do experimento e momentos antes de adicionarmos as nativas, respectivamente. **G** e **H**: Floração de *Eleocharis montana* e *Pontederia cordata* em bandejas com ausência de competição com *U. arrecta*. **I** e **J**: Tratamento com biomassa intermediária de *U. arrecta* e inflorescência de *E. montana* presente nesse mesmo tratamento. *Continua*.



Figura 1. *Continuação* - Fotos do experimento **K** e **L**: Inflorescência de *E. montana* e *P. cordata* que se formaram em baixa e alta densidade de *U. arrecta*.

Após plantarmos as espécies nativas, o experimento foi acompanhado diariamente. Inicialmente, identificamos o tempo para floração de cada indivíduo, que foi computado como o número de dias que decorreram até surgir a primeira estrutura reprodutiva. Para as demais análises (massa seca e comprimento das estruturas reprodutivas), consideramos somente a primeira estrutura reprodutiva de *P. cordata*, enquanto para *E. montana* as seis primeiras foram consideradas. Essa diferença no número de estruturas reprodutivas de cada espécie nativa se deve ao fato de *P. cordata* produzir flores com defasagem temporal relativamente grande. Assim, a coleta dessas estruturas ao longo dos dias afetaria o desempenho das plantas e a alocação de recursos para suas diferentes funções, enviesando os resultados. Diferentemente, os indivíduos de *E. montana* apresentavam várias inflorescências em até 2 dias, com biomassa muito reduzida para ser mensurada mesmo na balança de precisão, fazendo-se necessário a utilização de várias estruturas dessa espécie em nossas análises. Além disso, (i) as plantas reabsorvem nutrientes de frutos que sofrem abortos naturais e (ii) a remoção de frutos pode acarretar em redução do crescimento subsequente das plantas, afetando assim, o real custo reprodutivo (Obeso, 2002). Essas duas limitações poderiam implicar em fontes de erros adicionais das medidas da biomassa direcionada para estruturas

reprodutivas, sendo uma justificativa adicional para a nossa escolha de nos concentrarmos somente nas primeiras inflorescências que surgiram em ambas as espécies. Vale ressaltar que em função das diferentes estratégias usadas para obtenção das estruturas reprodutivas (uma e seis inflorescências para *P. cordata* e *E. montana*, respectivamente), não comparamos o efeito de *U. arrecta* sobre a reprodução entre as duas espécies nativas.

Quando as sementes estavam formadas e maduras, os pedúnculos nos quais estavam inseridos foram medidos (comprimento da inflorescência - cm) e cortados para mensurar a massa seca (biomassa da estrutura reprodutiva em g MS). Assim que as estruturas reprodutivas foram retiradas, a biomassa das três espécies (incluindo raízes e porções aéreas) foi separada. Em seguida, a biomassa das partes vegetativas e das reprodutivas foi embalada e deixada em estufa à 70°C até peso constante. Posteriormente a massa seca (MS) das estruturas reprodutivas e das partes vegetativas foi pesada em balança de precisão. Ressaltamos que, a despeito de serem utilizados diferentes tipos de variáveis respostas associadas ao custo reprodutivo na literatura (e.g., conteúdo energético, carbono, nitrogênio etc.), a biomassa também é uma variável útil nesse sentido (Nicotra 1999).

4.2.1 Análise dos dados

Os efeitos do estresse ambiental (aumento da densidade de *U. arrecta*) sobre o investimento em reprodução sexual (biomassa, comprimento da inflorescência e biomassa da estrutura reprodutiva) das nativas *P. cordata* e *E. montana* foram testados utilizando-se regressão linear simples. Essas variáveis respostas foram log transformadas a fim de linearizar as relações. Já para a relação bivariada entre a biomassa da espécie invasora e a alocação reprodutiva e o tempo de floração das

nativas, a curva foi ajustada pela distância dos mínimos quadrados ponderados e o padrão encontrado foi descrito.

Consideramos “biomassa da estrutura reprodutiva” a biomassa total das sementes e da estrutura no qual elas estavam inseridas, o “tempo de floração” como sendo o número de dias no qual detectamos o surgimento da primeira inflorescência e “alocação reprodutiva” como sendo a razão da biomassa da estrutura reprodutiva sobre a biomassa da planta nativa. Os valores de biomassa total, comprimento da inflorescência, biomassa da estrutura reprodutiva, alocação reprodutiva e tempo de floração de *P. cordata* e *E. montana* foram utilizados como variáveis respostas, enquanto que os valores de biomassa de *U. arrecta* foram utilizados como variável explanatória.

Para testar se a alocação de biomassa para reprodução relaciona-se com o tamanho das próprias plantas nativas, realizamos uma análise de correlação de Pearson entre a biomassa das estruturas reprodutivas e a biomassa das partes vegetativas de *Pontederia cordata* e *Eleocharis montana*. Todas as análises estatísticas foram realizadas no programa STATISTICA 7.0 (StatSoft Inc. 2007).

4.2.2 Comparação dos resultados com aqueles obtidos na literatura

Para ter uma perspectiva mais ampla dos resultados encontrados nesse trabalho, comparamos os tamanhos de efeito do nosso experimento com os resultados meta-analíticos obtidos por Jauni e Ramula (2015). Esse modo de comparar resultados obtidos em experimento com outros trabalhos de meta-análises pode ser considerado um tipo de meta-análise acumulativa (Leimu e Koricheva 2004).

No trabalho de Jauni e Ramula (2015), a meta-análise foi baseada em 75 estudos de competição entre espécies exóticas e nativas, dos quais 40 foram utilizados para

testar o efeito da competição sobre a reprodução de nativas (Jauni e Ramula 2015; Material Suplementar). Dentre esses 40 estudos, somente oito enfocaram macrófitas aquáticas e todos eles de regiões temperadas. Nossa comparação dos tamanhos do efeito obtidos por Jauni e Ramula (2015) para reprodução, foram baseados em estudos com 29 espécies exóticas e 53 espécies nativas (Figura 1 e Material suplementar). O tamanho do efeito e sua variância foram extraídos da Figura 1 desse trabalho utilizando o programa MS Powerpoint e regra de três simples.

Para as comparações dos tamanhos de efeito, as correlações entre as estruturas reprodutivas (comprimento da inflorescência e biomassa) de *P. cordata* e *E. montana* e a biomassa total da espécie exótica (r) foram transformadas na estatística g de Hedges (ver Borenstein et al. 2009, veja também detalhes no Cap. 2). Assim, valores negativos da estatística d indicariam maiores efeitos negativos da exótica sobre a reprodução das nativas (comprimento da inflorescência e biomassa da estrutura reprodutiva).

4.3 RESULTADOS

Considerando-se um total de 85 indivíduos de cada espécie de macrófitas nativa usados em nosso experimento, 62 indivíduos de *P. cordata* e 70 indivíduos de *E. montana* floresceram ao final do experimento. Onze propágulos de *P. cordata* e 15 de *E. montana* sequer se desenvolveram. Os 12 indivíduos de *P. cordata* que não floresceram encontravam-se nos tratamentos com biomassa de *U. arrecta* superior a 99 g MS bandeja⁻¹. Esses indivíduos foram excluídos das análises, pois nosso objetivo era o de analisar os efeitos da competição sobre o investimento em estruturas reprodutivas.

A biomassa total das duas espécies nativas decaiu significativamente com o aumento da biomassa de *U. arrecta* (*P. cordata* $R^2 = 0,89$, $p < 0,001$; *E. montana* $R^2 = 0,96$, $p < 0,001$; Fig. 2A). Nos maiores valores de biomassa dessa invasora (>80 gMS

bandeja⁻¹), que denotam maiores intensidades competitivas, *P. cordata* atingiu cerca de 9g MS indivíduo⁻¹ enquanto *E. montana* alcançou cerca de 7g MS indivíduo⁻¹.

O aumento da biomassa de *U. arrecta* também ocasionou uma forte redução do investimento em reprodução das espécies nativas, conforme observado para comprimento das inflorescências (*P. cordata*: $R^2= 0,84$, $p<0,001$; *E. montana*: $R^2= 0,94$, $p<0,001$; Fig. 2B) e para biomassa das estruturas reprodutivas (*P. cordata*: $R^2= 0,87$, $p<0,001$; *E. montana*: $R^2= 0,92$, $p<0,001$; Fig. 2C). Ambas as variáveis relacionadas à reprodução apresentaram um brusco decaimento já em níveis baixos de competição com *U. arrecta* (ca. 20g MS bandeja⁻¹), sendo que nos tratamentos com valores mais altos de biomassa dessa invasora, a reprodução das nativas mostrou-se extremamente mal sucedida.

A produção de estruturas reprodutivas aumentou linearmente com a elevação da biomassa das duas espécies de macrófitas nativas (*P. cordata*: $r= 0,95$, $p<0,001$; *E. montana*: $r= 0,96$, $p<0,001$; Fig. 3A). Esses resultados indicam que a maior produção de estruturas reprodutivas das nativas ocorre em baixos valores de biomassa de *U. arrecta*, conforme também pode ser visualizado nas Figuras 2A e 2C. No entanto, o esforço reprodutivo (razão entre biomassa da estrutura reprodutiva e a biomassa total de cada planta; Fig. 3B) apresentou uma tendência distinta daquela constatada para os valores absolutos das estruturas reprodutivas. A razão foi aproximadamente independente da biomassa de *U. arrecta* até ca. 60 g Ms e decaiu claramente após esse limiar (Fig. 3B). Esse resultado indica um maior investimento relativo em estruturas reprodutivas sexuais em níveis baixos a moderados de competição, representados por níveis intermediários de biomassa de *U. arrecta*.

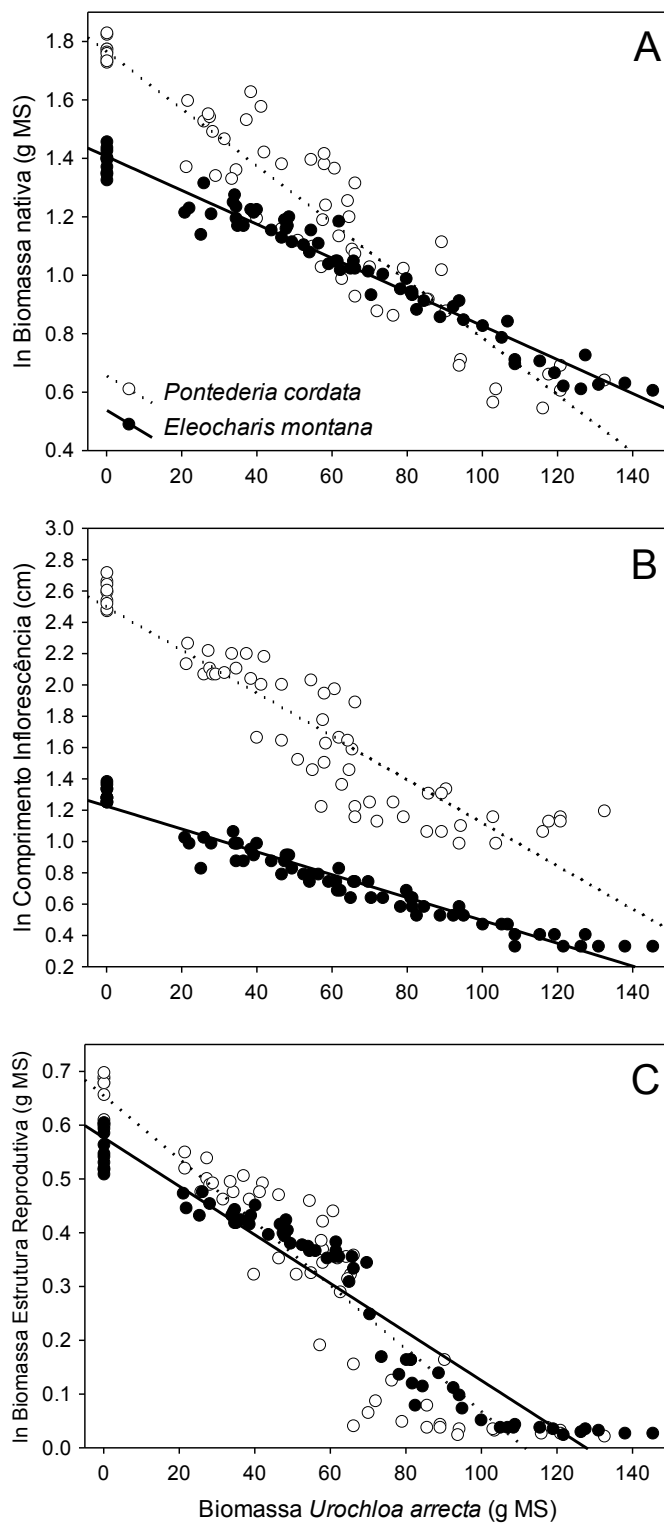


Figura 2. Relação entre a biomassa da espécie invasora *Urochloa arrecta* e a biomassa total (A), o comprimento das inflorescências (B) e massa seca das estruturas reprodutivas (C) das duas espécies nativas de macrófitas. A massa seca das estruturas reprodutivas (biomassa das sementes e da estrutura no qual elas estavam inseridas) refere-se à primeira inflorescência para *Pontederia cordata* e as seis primeiras para *Eleocharis montana*. Notar que as comparações entre as espécies nativas não são pertinentes devido à diferenças na obtenção das estruturas reprodutivas.

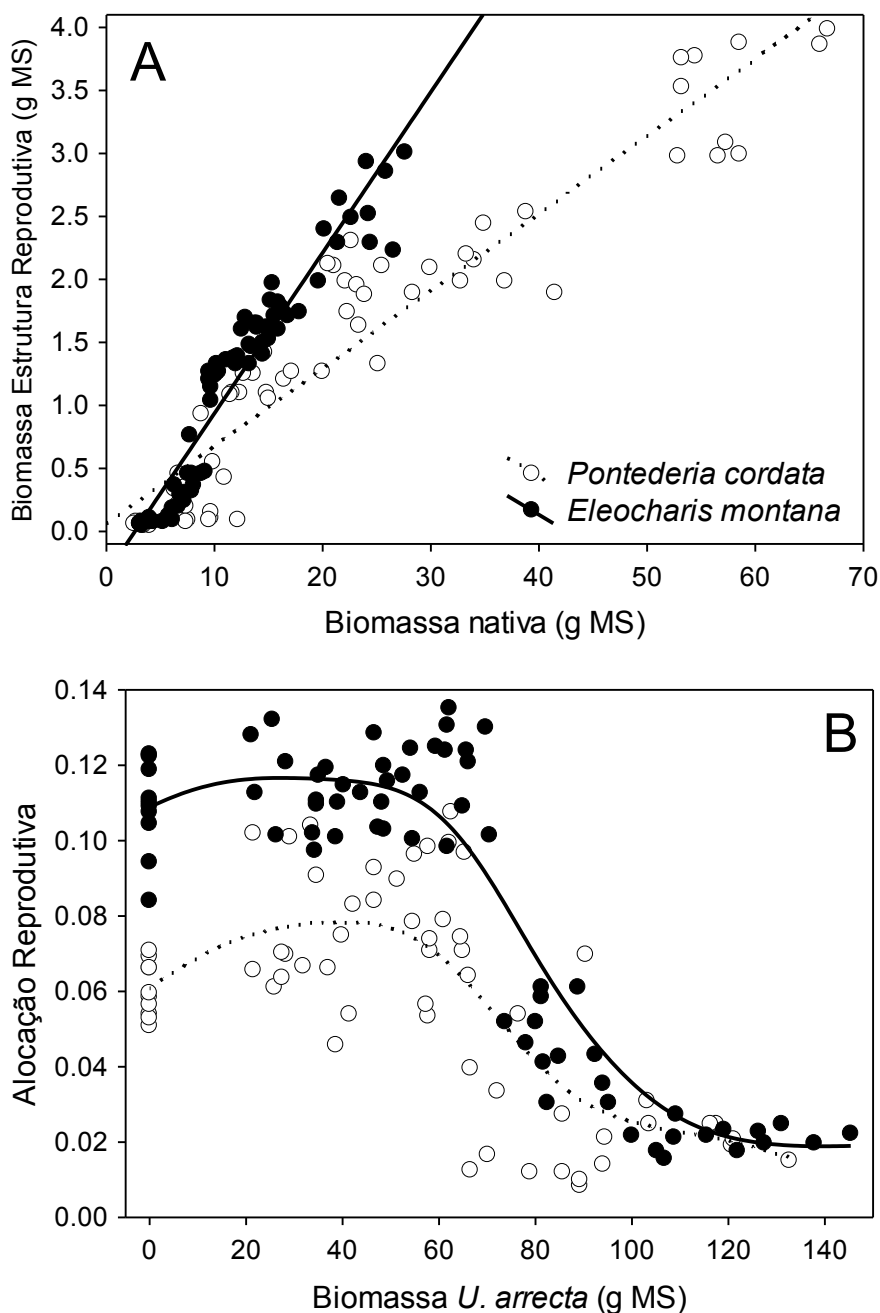


Figura 3. Relação entre a biomassa das estruturas reprodutivas por indivíduo e a massa seca por indivíduo das duas espécies nativas (A) e relação entre a alocação reprodutiva (razão da biomassa da estrutura reprodutiva sobre a biomassa da planta nativa) e biomassa de *Urochloa arrecta* (B) das duas espécies de macrófitas nativas. Ressalta-se que a massa seca das estruturas reprodutivas refere-se à primeira inflorescência para *Pontederia cordata* e as seis primeiras para *Eleocharis montana*.

O tempo para floração foi também influenciado pela biomassa de *U. arrecta* (Fig. 4). A relação não linear demonstrou que as plantas nativas floresceram mais

rapidamente e o tempo de floração era aproximadamente independente da biomassa até ca. 45 gMS. Depois desse limiar, o tempo de floração aumentou de forma aproximadamente sigmoide em relação a biomassa da exótica (Fig. 4).

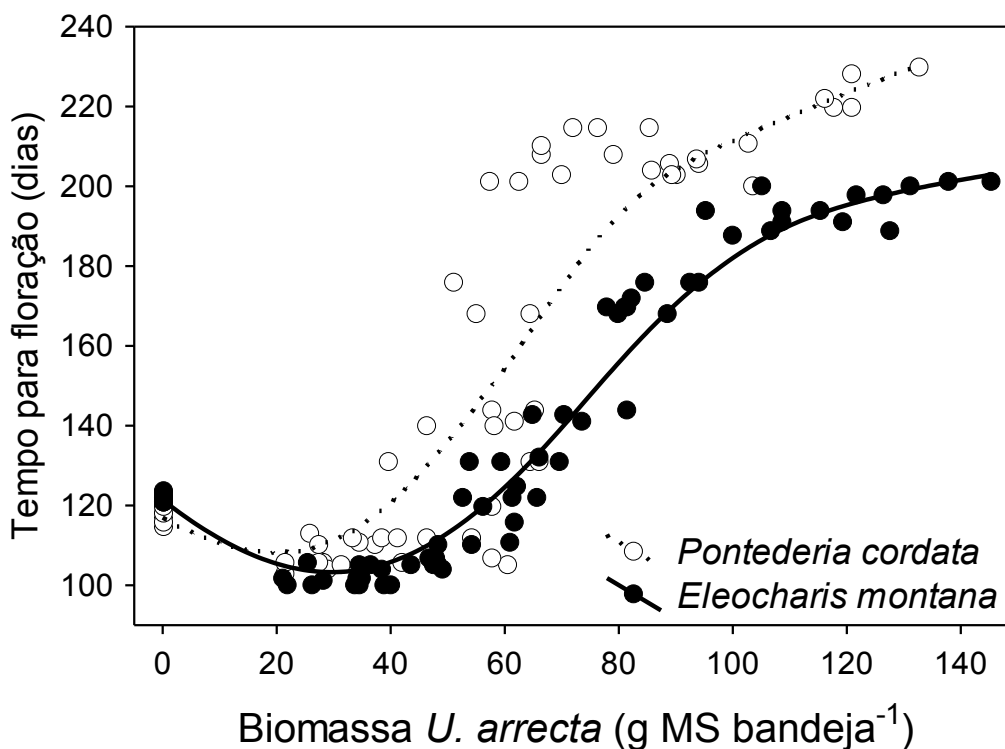


Figura 4. Relação entre a biomassa de *Urochloa arrecta* e o tempo para floração das duas espécies de macrófitas nativas.

O tamanho do efeito da competição de *U. arrecta* sobre a reprodução das espécies nativas (comprimento da inflorescência e biomassa das estruturas reprodutivas) foi negativo (Figura 5). Os efeitos obtidos em nosso experimento foram maiores (em módulo) do que os apresentados por Jauni e Ramula (2015), sugerindo que o estresse competitivo do aumento da biomassa de *U. arrecta* é mais intenso do que o estresse provocado pela maioria da espécies exóticas examinadas até o momento.

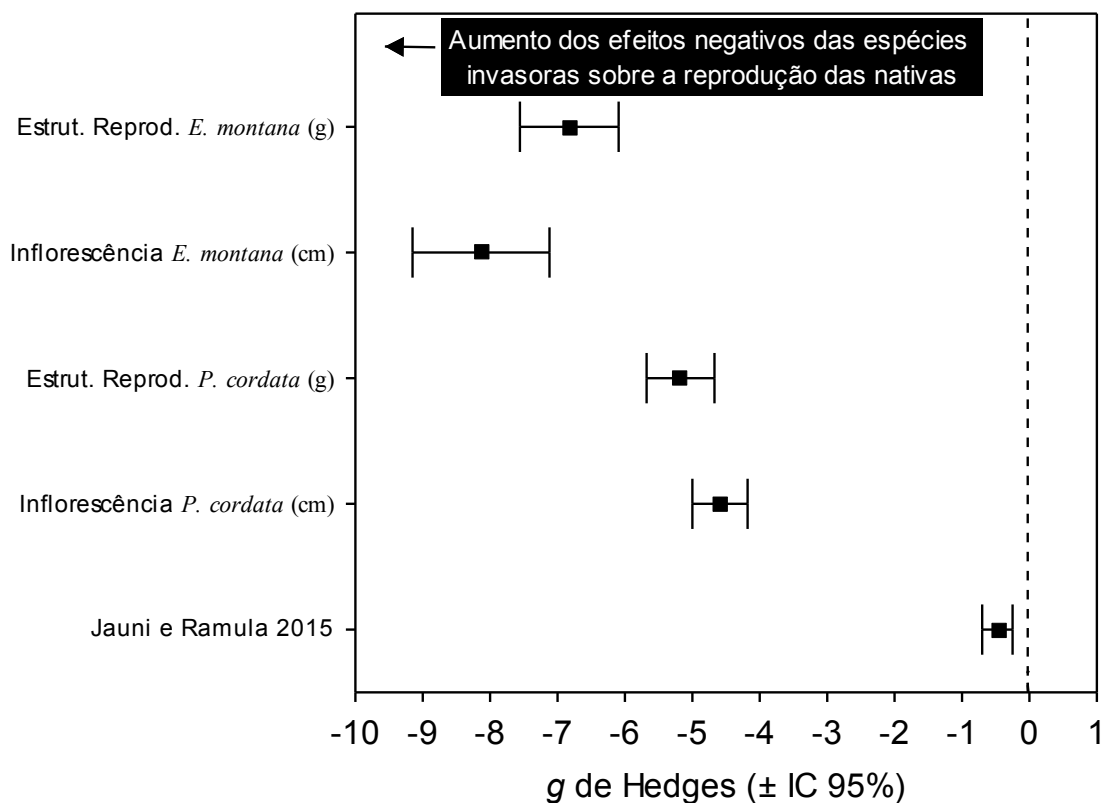


Figura 5. Comparação dos tamanhos de efeito acumulado (g de Hedges) estimado por Jauni e Ramula (2015) e estimados nesse trabalho. Esses avaliam os efeitos de plantas exóticas sobre sucesso reprodutivo de plantas nativas.

4.4 DISCUSSÃO

Nossos resultados demonstraram que o aumento do estresse causado pela competição causou um decréscimo contínuo da biomassa vegetativa (Fig. 2A) e das estruturas reprodutivas das espécies nativas *P. cordata* e *E. montana* (Fig. 2B, C). Nós também detectamos uma relação positiva entre a biomassa vegetativa e a biomassa das estruturas reprodutivas das espécies nativas (Fig. 3A). Porém, o mais importante é que em baixas a moderadas densidades da espécie invasora, ambas as espécies nativas aumentaram a alocação de biomassa para reprodução (Fig. 3B) e encurtaram o tempo necessário para a emissão da primeira floração (Fig. 4). Assim, quando a intensidade de competição é baixa ou moderada, aparentemente há uma compensação das espécies nativas que direcionam mais biomassa para reprodução sexuada, comparativamente ao

crescimento em biomassa. Portanto, o aumento do esforço reprodutivo em baixas valores de biomassa da exótica seguido por uma queda abrupta em elevados valores de biomassa, nos leva a suportar parcialmente a hipótese proposta, pois essa previa uma correlação positiva entre a densidade de *U. arrecta* e a alocação sexuada das duas espécies nativas.

O efeito negativo de *Urochloa arrecta* sobre a biomassa das espécies nativas, constatado em nossos experimentos, também foi observado em trabalhos anteriores com essa mesma invasora (ver item 2) e em trabalhos com outras invasoras aquáticas (Doyle et al., 2003; Martin e Coetzee, 2014). Porém, demonstramos que a redução do crescimento vegetativo foi correlacionada com a redução da produção de estruturas reprodutivas de *P. cordata* e *E. montana* (Fig. 3A). Além disso, alguns indivíduos de *P. cordata* sequer chegaram a produzir inflorescências (12 indivíduos), demonstrando que os efeitos da competição em elevada biomassa da invasora devem ter sido tão intensos, a ponto de inibir a formação de estruturas reprodutivas. Resultados semelhantes foram obtidos para a macrófita aquática *Butomus umbelattus*, que teve a produção de estruturas reprodutivas inibidas em condições de estresse causadas pela restrição nutricional (Thompson e Eckert 2004).

Nossos resultados também indicam que a queda da capacidade reprodutiva total com o aumento do estresse causado pela planta invasora é contínua, e que a partir de 100g MS bandeja⁻¹, a reprodução das nativas torna-se incipiente (ver Fig. 2C). A redução do esforço reprodutivo de espécies nativas com o aumento da abundância de exóticas também foi demonstrada em artigos que testaram esse efeito em espécies de áreas alagadas e em plantas terrestres (e.g., Chen et al. 2004; Waters et al. 2014). Porém, esses trabalhos não demonstraram se o esforço reprodutivo das nativas decaía continuamente ou apresentava uma queda abrupta em resposta ao gradiente de biomassa

de uma espécie exótica, pois os mesmos não empregaram um gradiente de biomassa, como em nossos experimentos.

Além de avaliar o efeito da competição sobre a produção total de estruturas reprodutivas, enfocada acima, pode-se investigar qual a influência da competição sobre a compensação energética derivada da reprodução. Por exemplo, alguns estudos registraram uma relação positiva entre o sucesso da reprodução sexual de plantas e o tamanho dos indivíduos (Kawano 1985; Méndez e Obeso 1993; Méndez e Karlsson, 2004; Thompson e Eckert 2004). Essa tendência também foi observada nos nossos resultados (Fig. 3A). No entanto, esses resultados contradizem a hipótese da compensação de recursos, que prediz que o investimento em reprodução ocorre à custa de crescimento, havendo assim, relação inversa entre crescimento vegetativo e esforço reprodutivo (Obeso 2002; Horibata et al. 2007; Townsend et al. 2008). A relação positiva entre biomassa vegetativa e estruturas reprodutivas encontrada em nossos experimentos pode ser explicada pelo fato de que as plantas pequenas (com menor esforço reprodutivo) ocorreram nos tratamentos com elevada biomassa de *U. arrecta* (> 160g MS por bandeja).

O fato de indivíduos das duas espécies nativas não se desenvolverem ou não investirem em reprodução sexuada em elevada biomassa da invasora, provavelmente ocorreu devido à pressão competitiva exercida pela invasora ter sido muito intensa nessa situação. Em alguns casos, *P. cordata* e *E. montana* não alcançaram um biomassa suficiente sequer para se reproduzir, o que resultou na ausência (dados que foram excluídos das análises) ou na redução no investimento de reprodução sexuada (Fig 2). Resultados assim estão em concordância com a teoria de que abaixo de certo limiar no tamanho da planta, ela não consegue se reproduzir sexualmente, um padrão observado tanto para plantas terrestres quanto aquáticas (Kawano 1985; Hanzawa e Kalisz 1993;

Méndez e Obeso 1993; Bazzaz 1997; Méndez e Karlsson 2004; Coelho et al. 2005). Em suma, em elevada intensidade de competição, as plantas não adquirem energia suficiente para o crescimento nem para reprodução, enquanto em condições de competição mais atenuada, ocorre o inverso, gerando então, o padrão observado na Figura 2.

A compensação reprodutiva, que foi discutida acima, considera se a energia total utilizada em reprodução acarreta algum efeito no crescimento das plantas, mas outra forma de analisar essa questão seria investigar o efeito da competição da invasora sobre a alocação reprodutiva das nativas. A alocação reprodutiva é a proporção que a biomassa de estruturas reprodutivas representa em relação à biomassa vegetativa (Obeso 2002). Nós verificamos que em baixa/moderada biomassa de *U. arrecta*, as plantas nativas investem mais biomassa em reprodução sexual do que em elevada biomassa de *U. arrecta* (Fig. 3B). Esses resultados demonstram haver uma compensação (“trade off”) da energia, com a alocação de maior biomassa (em termos relativos) para estruturas reprodutivas quando as macrófitas nativas encontram-se submetidas a um estresse baixo ou moderado proporcionado pela competição com a invasora. De fato, em condições de estresse competitivo, algumas espécies de plantas alocam mais energia para reprodução sexual (Gadgil e Solbrig, 1972; Newell e Tramer, 1978).

Além da maior alocação reprodutiva de *P. cordata* e *E. montana* em biomassa baixa/moderada biomassa de *U. arrecta*, observamos também que nessas condições as nativas floresceram mais rapidamente, enquanto o tempo de floração foi mais longo em condições extremas de competição (Fig. 4). Assim como no custo reprodutivo, o tamanho limite para que ocorra a reprodução é alterado em ambientes adversos (Obeso 2002), onde as plantas se reproduzem mais jovens e/ou menores (Stearns e Koella 1986; Berrigan e Koella 1994; Méndez e Karlsson 2004), conforme sugerido pelos nossos

resultados do tempo de floração. Assim, o estresse competitivo moderado de *U. arrecta* faz com que *P. cordata* e *E. montana* aumentem a alocação reprodutiva e também se reproduzam mais precocemente. A maior alocação de energia para reprodução sexuada sob estresse é uma estratégia que permite com as sementes persistam no local ou se dispersem em maior número, aumentando as chances de encontrarem um local mais adequado (Loehle 1987).

Nossos resultados meta-analíticos sugerem um maior tamanho de efeito de *U. arrecta* sobre a reprodução das macrófitas nativas do que o efeito apresentado por Jauni e Ramula (2015). Por um lado, o maior efeito encontrado em nossos experimentos indica que *U. arrecta* apresenta um forte impacto negativo sobre a reprodução das duas espécies nativas investigadas, comparativamente com outras espécies invasoras incluídas nesse estudo meta-analítico. Por outro lado, há que se considerar que os dados utilizados por esses autores provêm prioritariamente de ambientes terrestres e temperados, que não usaram um gradiente de estresse causado pela invasora. Assim, se o maior impacto encontrado em nosso estudo é um padrão típico de espécies aquáticas tropicais ou um caso particular de *U. arrecta*, é uma questão que permanece em aberto, merecendo ser enfocada em estudos futuros empregando outras espécies tropicais aquáticas altamente invasoras (e.g., *Eichhornia crassipes*, *Alternanthera phyloxiroides*).

Em suma, nossos resultados suportam a hipótese de que o estresse provocado pela alta densidade da invasora *U. arrecta* acarreta efeitos negativos nos aspectos reprodutivos das macrófitas nativas. Esses resultados indicam que locais colonizados há mais tempo pela invasora (representados pelos nossos tratamentos com alta biomassa), mostram-se tão restritivos à reprodução sexuada das nativas, que é pouco provável que essas espécies permaneçam em longo prazo nesses habitats. Isso justifica ao menos parcialmente a queda da diversidade de macrófitas em locais dominados por *U. arrecta*

(Michelan et al. 2010; Amorim et al. 2015). Por outro lado, as espécies nativas empregaram mecanismos de compensação quando a competição foi baixa ou moderada, que incluem maior direcionamento de biomassa para reprodução sexuada e floração precoce. Assim, em estágios iniciais de invasão, as macrófitas nativas ainda encontram condições para reprodução sexuada, o que eleva as chances delas persistirem nos ecossistemas invadidos. Porém, estudos futuros devem avaliar a viabilidade das sementes produzidas nessas condições de competição.

REFERÊNCIAS

- Amorim SR, Umetsu CA, Camargo AFM (2015) Effects of a non-native species of Poaceae on aquatic macrophyte community composition: a comparison with a native species. *J Aquat Plant Manage* 53:191-196.
- Bartomeus I, Vilà M, Steffan-Dewenter I (2010) Combined effects of *Impatiens flandulifera* invasion and landscape structure on native plant pollination. *J Ecol* 98: 440-450. doi: 10.1111/j.1365-2745.2009.01629.x
- Bazzaz F A (1997). Allocation of resources in plants: state of the science and critical questions. In: Bazzaz F A and Grace J (eds) *Plant resource allocation*. Academic Press, pp. 1–37.
- Berrigan D, Koella JC (1994) The evolution of reaction norms: simple models for age and size at maturity. *J Evol Biol* 7: 549–566.
- Borenstein M, Hedges LV, Higgins JPT, Rothstein HR (2009) *Introduction to meta-analysis*. West Sussex, John Wiley & Sons.
- Bronw BJ, Mitchell RJ, Graham SA (2002) Competition for pollination between an invasive species (purple loosestrife) and a native congener. *Ecology*. 83: 2328-2336
- 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. *Freshw Biol* 39:171-178.

- Carniatto 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.
- Cawoy V, Jonard M, Mayer C, Jacquemart, AL (2012) Do abundance and proximity of the alien *Impatiens glandulifera* affect pollination and reproductive success of two sympatric co-flowering native species? *J Pollination Ecol* 10: 130-139
- Chen Z, Li B, Zhong Y, Chen J (2004) Local competitive effects of introduced *Spartina alterniflora* on *Scirpus mariqueter* at Chongming Island, the Yangtze River estuary and their potential ecological consequences. *Hydrobiologia* 528: 99-106
- Cipollini KA, Schradin KD (2011) Guilty in the Court of Public Opinion: Testing Presumptive Impacts and Allelopathic Potential of *Ranunculus ficaria*. *Am Midl Nat* 166:63-74. doi: <http://dx.doi.org/10.1674/0003-0031-166.1.63>
- Coelho FF, Deboni L, Lopes FS (2005) Density-dependent reproductive and vegetative allocation in the aquatic plant *Pistia stratiotes* (Araceae). *Rev Biol Trop* 53 (3-4):369-373.
- Cunningham SA (1997) The effect of light environment, leaf area, and stored carbohydrates on inflorescence production by a rain forest understory palm. *Oecologia* 111:36-44.
- Doyle RD, Francis MD, Smart RM (2003) Interference competition between *Ludwigia repens* and *Hygrophila polysperma*: two morphologically similar aquatic plant species. *Aquat Bot* 77:223-234.
- 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 Limnol Brasil* 25:202-209.
- Flanagan RJ, Mitchell RJ, Karron J (2010) Increased relative abundance of an invasive competitor for pollination, *Lythrum salicaria*, reduces seed number in *Mimulus ringens*. *Oecologia* 164: 445-454. doi: 10.1007/s00442-010-1693-2
- Freeman DC, McArthur ED, Sanderson SC, Tiedemann AR (1993) The influence of topography on male and female fitness components of *Atriplex canescens*. *Oecologia* 93:538-547.

- Gadgil M, Solbrig OT (1972) The concept of r- and k- selection: Evidence from wild flowers and some theoretical considerations. *Am Nat* 106:14-31.
- Gibson DJ, Connolly J, Hartnett DC, Weidenhamer JD (1999) Designs for greenhouse studies of interactions between plants. *J Ecol* 87:1-16.
- Gooden B, French K, Robinson SA (2014) Alien grass disrupts reproduction and post-settlement recruitment of co-occurring native vegetation: a mechanism for diversity decline in invaded forest? *Plant Ecol* 215: 567-580. doi: 10.1007/s11258-014-0324-0
- Grime J P (1979) *Plant strategies and vegetation processes*. New York: Wiley.
- Hanzawa FM, Kalisz S (1993) The relationship between age, size, and reproduction in *Trillium grandiflorum* (Liliaceae). *Am J Bot* 80: 405–410.
- Horibata S, Hasegawa S, Kudo G (2007) Cost of reproduction in a spring ephemeral species, *Adonis ramosa* (Ranunculaceae): carbon budget for seed production. *Ann Bot-London* 100:565-571. doi:10.1093/aob/mcm131
- Horvitz CC, Schemske DW (1988) Demographic cost of reproduction in a neotropical herb: an experimental field study. *Ecology* 69(6):1741-1745.
- Jauni M, Ramula S (2015) Meta-analysis on the effects of exotic plants on the fitness of native plants. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 17:412-420.
- Kawano S (1985) Life history characteristics of temperate woodland plants in Japan. In: White J (ed) *The population structure of vegetation*. pp. 515–549.
- Knops JMH, Koenig WD, Carmen WJ (2007) Negative correlation does not imply a tradeoff between growth and reproduction in California oaks. *PNAS* 104(43):16982-16985.
- Leimu R, Koricheva J (2004) Cumulative meta-analysis: a new tool for detection of temporal trends and publication bias in ecology. *Proc R Soc B* 271:1961-1966.
- Loehle C (1987) Partitioning of reproductive effort in clonal plants: a benefit-cost model. *Oikos* 49: 199–208.
- Madsen JD, Sutherland JW, Bloomfield JA, Eichler LW, Boylen CW (1991) The decline of native vegetation under dense Eurasian watermilfoil canopies. *J Aquat Plant Manage* 29:94–99.

- Martin GD, Coetzee JA (2014) Competition between two aquatic macrophytes, *Lagarosiphon major* (Ridley) Moss (Hydrocharitaceae) and *Myriophyllum spicatum* Linnaeus (Haloragaceae) as influenced by substrate sediment and nutrients. *Aquat Bot* 114:1-11.
- Méndez M, Karlsson PS (2004) Between-population variation in size-dependent reproduction and reproductive allocation in *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) and its environmental correlates. *Oikos* 104:59-70.
- Mendez M, Obeso JR (1993) Size-dependent reproductive and vegetative allocation in *Arum italicum* (Araceae). *Can J Bot* 71: 309–314.
- Messina FJ, Durham SL, Richards JH, McArthur E D (2002) Trade-off between plant growth and defense? A comparison of sagebrush populations. *Oecologia* 131:43–51 DOI 10.1007/s00442-001-0859-3
- 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. *Freshw Biol* 55:1315–1326.
- Minchinton TE, Simpson JC, Bertness MD (2006) Mechanisms of exclusion of native coastal marsh plants by an invasive grass. *Ecology* 94: 342-354.
- Muñoz AA, Cavieres LA (2008) The presence of a showy invasive plant disrupts pollinator service and reproductive output in native alpine species only at high densities. *J Ecol* 96: 459-467. doi: 10.1111/j.1365-2745.2008.01361.x
- Newell SJ, Tramer EJ (1978) Reproductive strategies in herbaceous plant communities during succession. *Ecology* 59: 228–234.
- Nicotra AB (1999) Reproductive allocation and the long-term costs of reproduction in *Siparuna grandiflora*, a dioecious neotropical shrub. *J Ecol* 87:138-149.
- Obeso JR (2002) The costs of reproduction in plants. *New Phytol* 155:321-348.
- Pieterse AH, Murphy KJ (1990) Aquatic weeds. The ecology and management of nuisance aquatic vegetation. Oxford, Oxford Science Publications. 593p.
- Pott VJ, Pott A, Lima LCP, Moreira SN, Oliveira AKM (2011) Aquatic macrophyte diversity of the Pantanal wetland and upper basin. *Braz J Biol* 71:255-263.

- Reznick D (1985) Costs of Reproduction: An Evaluation of the Empirical Evidence. *Oikos* 44: 257-267.
- Santamaria L (2002) Why are most aquatic plants widely distributed? Dispersal, clonal growth and small-scale heterogeneity in a stressful environment. *Acta Oecol* 23:137-154.
- StatSoft Inc (2007) STATISTICA (data analysis software system), version 7.1. www.statsoft.com
- Stearns SC, Koella JC (1986) The evolution of phenotypic plasticity in life-history traits: predictions of reaction norms for age and size at maturity. *Evolution* 40: 893–913.
- Thompson FL, Eckert CG (2004) Trade-offs between sexual and clonal reproduction in an aquatic plant: experimental manipulations vs. phenotypic correlations. *J Evol Biol* 17:581-592. doi:10.1111/j.1420-9101.2004.00701.x
- Totland Ø, Nielsen A, Bjerknes AL, Ohlson M (2006) Effects of an exotic plant and habitat disturbance on pollinator visitation and reproduction in a boreal forest herb. *Am J Bot* 93: 868-873.
- Townsend CR, Begon M, Harper JL (2008) *Essentials of Ecology*. Wiley-Blackwell; 3rd Edition. pp.172-210.
- Water SM, Fisher SE, Lambers JHR (2014) Neighborhood-contingent indirect interactions between native and exotic plants: multiple shared pollinators mediate reproductive success during invasions. *Oikos* 123: 433-440. doi: 10.1111/j.1600-0706.2013.00643.x
- Witkowski ETE, Lamont BB (1996) Disproportionate allocation of mineral nutrients and carbon between vegetative and reproductive structures in *Banksia hookeriana*. *Oecologia* 105:38-42.
- Zvereva EL, Kozlov MV (2005) Growth and reproduction of dwarf shrubs, *Vaccinium myrtillus* and *V. vitis-idaea*, in a severely polluted area. *Basic Appl Ecol* 6:261-274. doi:10.1016/j.baae.2004.11.003

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Considerando as alterações que invasões biológicas causam na estrutura das populações e comunidades, nessa tese foi possível conhecer sobre os fatores que regulam o potencial invasor de *Urochloa arrecta* via propágulos e o efeito dessa invasora sobre o crescimento e a reprodução de espécies nativas.

Nesse contexto, os resultados mostraram que a origem dos propágulos (de planta parental grande ou pequena) é mais importante que a posição e, em alguns casos, até mesmo que a biomassa do propágulo, como determinantes do comprimento e biomassa dos novos brotos de *U. arrecta*. Apesar desse resultado, vale ressaltar que todos os propágulos foram viáveis, ou seja, estratégias de manejo mecânico dessa espécie podem não ser eficientes para seu controle. Já que esse tipo de manejo produz muitos propágulos, e pode não ser muito favorável para a redução da colonização de *U. arrecta*.

Além disso, foi possível identificar que as espécies nativas apresentaram estratégias diferentes em relação à competição por nutrientes ou luz quando interagem com *U. arrecta*. Assim, os resultados sugerem que, em um cenário de predominância de espécies invasora, a reocupação por espécies nativas é improvável de ocorrer naturalmente e sem intervenções humanas que reduzam a biomassa de *U. arrecta*. Por último, os resultados encontrados nesse trabalho mostraram que o aumento da competição (entre invasora e nativa) causou um decréscimo contínuo da biomassa e das estruturas reprodutivas das espécies nativas. Porém, apesar do decréscimo descrito acima, em baixas a moderadas densidades de *U. arrecta*, as espécies nativas aumentaram a alocação de biomassa para reprodução e encurtaram o tempo necessário para a emissão da primeira floração. Esses resultados indicam que locais com alta biomassa da invasora, mostram-se tão restritivos à reprodução sexuada das nativas, que

é pouco provável que essas espécies permaneçam em longo prazo nesses habitats. Porém em baixa e moderada biomassa, as macrófitas nativas foram capazes de compensar o estresse acelerando floração e direcionando mais energia para a produção de sementes. Estudos futuros devem avaliar a viabilidade das sementes produzidas nessas condições de competição.

APÊNDICE B - Artigos publicados durante o período do doutorado

- THOMAZ, S. M. ; MORMUL, R. P. ; MICHELAN, T. S. . Propagule pressure, invasibility of freshwater ecosystems by macrophytes and their ecological impacts: a review of tropical freshwater ecosystems. *Hydrobiologia*, v. 746, p. 39-59, 2015.
- FASOLI, J. V. B. ; MICHELAN, T. S. ; THOMAZ, S. M. . Sediment composition mediates the invasibility of aquatic ecosystems by a non-native Poaceae species. *Acta Limnologica Brasiliensia (Online)*, v. 27, p. 165-170, 2015.
- BANDO, FABIELLE M. ; Michelan, Thaisa S. ; CUNHA, EDUARDO R. ; FIGUEIREDO, BRUNO R. S. ; THOMAZ, SIDINEI M. . Macrophyte species richness and composition are correlated with canopy openness and water depth in tropical floodplain lakes. *Revista Brasileira de Botânica (Impresso)*, v. 38, p. 289-294, 2015.
- BRAGHIN, LOUIZI S. M. ; FIGUEIREDO, BRUNO R. S. ; MEURER, THAMIS ; Michelan, Thaisa S. ; SIMÕES, NADSON R. ; BONECKER, CLAUDIA C. . Zooplankton diversity in a dammed river basin is maintained by preserved tributaries in a tropical floodplain. *Aquatic Ecology (Print)*, v. 49, p. 175-187, 2015.
- RAGONHA, F. H. ; PETSCH, D. K. ; ALVES, G. H. Z. ; SANTANA, H. S. ; MICHELAN, T. S. ; TAKEDA, A. M. . Tributaries as refuges for Oligochaeta assemblage (Annelida) of Neotropical dammed river. *Brazilian Journal of Biology (Online)*, v. 74, p. 861-869, 2014.
- MICHELAN, T. S.; SILVEIRA, M. J. ; PETSCH, D. K. ; PINHA, G. D. ; THOMAZ, S. M. . The invasive aquatic macrophyte *Hydrilla verticillata* facilitates the establishment of the invasive mussel *Limnoperna fortunei* in Neotropical reservoirs. *Journal of Limnology (Testo Stampato)*, v. 73, p. 598-602, 2014.
- TEIXEIRA, M. C. ; THOMAZ, S. M. ; MICHELAN, T. S. ; MORMUL, R. P. ; MEURER, T. ; FASOLI, J. V. B. ; SILVEIRA, M. J. . Incorrect Citations Give Unfair Credit to Review Authors in Ecology Journals. *Plos One*, v. 8, p. e81871, 2013.
- MICHELAN, THAÍSA SALA; THOMAZ, SIDINEI MAGELA ; BINI, LUIS MAURICIO . Native Macrophyte Density and Richness Affect the Invasiveness of a Tropical Poaceae Species. *Plos One*, v. 8, p. e60004, 2013.

THOMAZ, S. M. ; SILVEIRA, M. J. ; MICHELAN, T. S. . The colonization success of an exotic Poaceae is related to native macrophyte richness, wind disturbance and riparian vegetation. *Aquatic Sciences (Printed ed.)*, v. 74, p. 809-815, 2012.

NABOUT, JOÃO CARLOS ; CARVALHO, PRISCILLA ; PRADO, MARCIO UEHARA ; BORGES, PEDRO PAULINO ; MACHADO, KARINE BORGES ; HADDAD, KÁTIA BITTAR ; MICHELAN, THAÍSA SALA ; CUNHA, HÉLIDA FERREIRA ; SOARES, THANNYA NASCIMENTO . Trends and Biases in Global Climate Change Literature. *Natureza & Conservação*, v. 10, p. 45-51, 2012.